

Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux

MICHEL SERVANT, SIMONE SERVANT-VILDARY,
ÉDITEURS SCIENTIFIQUES



IRD

UNESCO

MAB

CRS



Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux

Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux

MICHEL SERVANT, SIMONE SERVANT-VILDARY,
ÉDITEURS SCIENTIFIQUES

Publications issues du Symposium international
« Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux »,
Paris, 20-22 mars 1996

Les responsables d'édition adressent leurs sincères remerciements à
Christian Levêque, Samy Mankoto, Bernard Riéra et Léo Rona-Beaulieu.

Ouvrage publié avec le soutien de :

Centre national de la recherche scientifique, Programme Environnement,
vie et sociétés, 3, rue Michel-Ange, F-75016 Paris

UNESCO, 7 place de Fontenoy, F-75007 Paris
Programme sur l'Homme et la Biosphère (MAB)
Projet PNUD ZAI/97/001-ERAIFT

Ministère des affaires étrangères
Comité MAB France

IRD (Institut de recherche pour le développement),
313, rue Lafayette, F-75010 Paris

ISBN 92-3-203753-X
Mise en page : Valérie Herman
Impression : Imprimerie Jouve
Photo de couverture : Lac Tabéré, Adamaoua, Cameroun

© UNESCO 2000

Avant propos

Les déserts tropicaux, comme le Sahara où se rencontrent en abondance des traces d'anciennes occupations humaines, sont associés dans l'imaginaire collectif à la malédiction d'une aridification récente qui pourrait être liée pour l'essentiel aux actions anthropiques. Les forêts tropicales, le plus souvent perçues comme des milieux « primaires » qui datent des époques les plus reculées de l'histoire géologique, sont à leur tour aujourd'hui menacées de disparition tout comme les savanes qui occupaient le Sahara il y a seulement deux ou trois mille ans. L'Homme en serait le principal responsable et l'on peut s'attendre à ce que son intervention, renforcée par les outils modernes de l'exploitation des ressources, aura par effet boomerang des conséquences hautement préjudiciables au développement.

Cette vision est entretenue par les travaux scientifiques dont les médias se font l'écho. La déforestation des régions tropicales, dont le suivi d'année en année est maintenant possible grâce aux images par satellites, est une réalité évidente qui bouleverse les paysages. De nombreuses espèces sont volontairement ou non transportées d'un continent à un autre, et certaines modifient significativement le fonctionnement des écosystèmes. Les sociétés qui ont précocement développé dans le passé une agriculture intensive semblent avoir été dramatiquement déstabilisées, comme cela fut le cas en Amérique Centrale, par des modifications qu'elles auraient elles-mêmes provoquées dans leur environnement.

Pendant, de nombreuses études développées depuis une vingtaine d'années suggèrent que le climat est tout autant que les actions anthropiques un facteur

décisif des évolutions forestières. Les grands incendies, qui ont eu lieu par exemple en 1982-1983 à Bornéo, en 1987 au Brésil et tout récemment en 1997-1998 dans le Sud-Est asiatique et en Amérique du Sud en donnent un exemple : ils ont eu lieu à la faveur d'intenses sécheresses, elles-mêmes corrélées à de fortes perturbations dans la circulation de l'océan pacifique équatorial (phénomène « El Niño »). Mais il est évident que ces intenses sécheresses n'auraient pas eu des effets aussi catastrophiques si les forêts n'avaient pas été considérablement fragilisées par le défrichement et une exploitation mal contrôlée des ressources. Ces événements de courte durée se superposent à des tendances climatiques décennales à séculaires dont on peut présumer qu'elles jouent un rôle décisif mais encore difficile à appréhender par les données instrumentales, celles-ci n'étant disponibles que sur de courtes périodes.

Dans ce contexte, le Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux » (Paris, 20-22 mars 1996) a eu pour objectif de confronter les points de vue qui privilégient, selon les disciplines, les actions anthropiques ou les variations du climat, les évolutions à court ou à long terme. Les communications – près d'une centaine – illustrées par de nombreux posters, ont présenté quelques uns des progrès les plus récents obtenus à partir de ces différents points de vue. Elles ont porté notamment sur la variabilité du climat au cours des dernières décennies en relation avec les températures océaniques, sur la déforestation à l'échelle régionale, sur les processus en jeu dans la réponse des sols aux contraintes climatiques et anthropiques, le rôle des facteurs édaphiques sur la végétation. À ces observations

sur la période actuelle se sont ajoutées des études sur l'histoire de la forêt durant les derniers siècles et les derniers millénaires dans différentes régions d'Amérique du Sud, d'Afrique et du Sud-Est asiatique. Ces études, qui s'appuient sur l'analyse des enregistrements sédimentaires et pédologiques, ont porté une attention particulière aux aspects méthodologiques, les reconstructions paléoenvironnementales devant être précédées par la calibration des indicateurs biologiques ou géochimiques sur les écosystèmes actuels, terrestres ou aquatiques.

Le présent volume, qui reprend une partie de ces communications, reflète la très large gamme des études qui sont mises en œuvre pour la compréhension des écosystèmes forestiers par les Sciences physiques, les Sciences naturelles et les Sciences de l'homme. À ce stade, le croisement entre les différentes informations, s'il n'est pas encore systématiquement affiché, dans les publications, n'en a pas moins alimenté de passionnantes discussions. Nous espérons que le lecteur trouvera dans le présent volume l'opportunité de renouveler sa vision de la forêt tropicale. Celle-ci que l'on croyait stable depuis 10 000 ans a connu en réalité d'évidentes modifications qui varient en intensité selon les lieux ; dans les régions où la végétation n'a pas connu de changements considérables, les processus de régénération n'en ont pas moins été fortement affectés. Les comparaisons entre différents sites d'étude révèlent que les évolutions à long terme de la forêt ne sont pas forcément en phase d'un continent à un autre et peut être aussi au sein des grands massifs forestiers. Il faut certainement y voir les conséquences régionales de grands changements planétaires qui commencent à être simulés de manière réaliste par les modèles climatiques globaux. Les effets différés des changements passés sont encore aujourd'hui

très apparents dans la distribution géographique de certaines formations végétales ou de certaines espèces. La diversité biologique pourrait pour certains de ses aspects être héritée de modifications qui datent seulement de quelques siècles ou de quelques millénaires. En un mot, il est devenu évident que notre regard sur la forêt, sa diversité et son hétérogénéité à toutes les échelles spatiales, doit aujourd'hui s'inscrire sur des perspectives temporelles à très long terme.

L'équipe du Programme CNRS-ORSTOM « ECO-FIT » a saisi l'opportunité de ce symposium pour faire un bilan de ses recherches sur les années 92 à 95, et engager un large débat avec d'autres équipes issues de pays de la zone tropicale et de pays européens. De ce débat, il ressort de nouvelles priorités de recherche où les outils de la modélisation, déjà largement mis en œuvre par d'autres programmes aux échelles de la parcelle et des grands biomes planétaires, doivent maintenant être appliqués à l'échelle du paysage et de la région. Ces outils, qui peuvent aider à une meilleure représentation des évolutions spatio-temporelles, ne pourront cependant être pleinement exploités que s'ils sont associés à une approche plus rapide de la caractérisation des écosystèmes. En outre, l'imbrication des variations climatiques à différents pas de temps, de même que les délais plus ou moins longs de la réponse des écosystèmes aux contraintes externes imposent une plus grande précision dans les reconstructions paléoenvironnementales et leurs datations. Les défis méthodologiques, auxquels s'affrontent les spécialistes de l'étude de la forêt tropicale, doivent être aujourd'hui relevés dans l'urgence. Cela ne sera possible que dans un cadre conceptuel commun aux différentes disciplines.

Michel Servant et Simone Servant-Vildary

Sommaire

1	Le programme ECOsystèmes et Paléoécosystèmes des Forêts InterTropicales (ECOFIT) <i>Michel Servant</i>	13
2	Les Rinorea et l'étude des refuges forestiers en Afrique <i>Gaston Achoundong</i>	19
3	Formation et évolution des recrûs sur savanes <i>Gaston Achoundong, Joseph Youta Happi, Bernard Guillet, Jacques Bonvallot, Véronique Kamgang Beyala</i>	31
4	Enregistrement de la phase sèche d'Afrique Centrale vers 3 000 ans BP par la spectrométrie IR dans les lacs Sinnda et Kitina (Sud-Congo) <i>Jacques Bertaux, Dominique Schwartz, Annie Vincens, Abdelfettah Sifeddine, Hilaire Elenga, Majid Mansour, André Mariotti, Marc Fournier, Louis Martin, Denis Wirrmann, Michel Servant</i>	43
5	Stabilité de la variabilité pluviométrique en Afrique tropicale entre 1951 et 1988 <i>Sylvain Bigot, Pierre Camberlin, Vincent Moron, Yves Richard, Pascal Roucou</i>	51
6	Évolution du couvert forestier ivoirien sur la période 1950-199, en relation avec la variabilité du climat et les activités anthropiques <i>Telesphore Brou Yao, Eric Servat, Jean-Emmanuel Paturel</i>	57
7	Reconstitution des perturbations anciennes d'une forêt tropicale humide de Guyane par l'étude des dépôts sédimentaires et l'analyse des graines de plantes pionnières contenues dans un carottage <i>Pierre Charles-Dominique, Michel Servant</i>	63

8	Incidents climatiques et modifications de l'écosystème forestier, depuis 3 000 ans en Guyane française	71
	<i>Pierre Charles-Dominique, Marie-Lucia Absy, Denis Larpin, Marie-Pierre Ledru, Bernard Riéra, Michel Servant, Corinne Sarthou, Christophe Tardy, Bruno Turcq</i>	
9	La biodiversité dans la reconquête forestière post-culturelle	77
	<i>Philippe Daget, Kutso-Atsu Guelly</i>	
10	Évolution des relations spatiales entre forêt et agriculture de 1952 à 1992 au Viet Nam, Province de Lâm Đông	81
	<i>Sonia Darracq, Bernard Rollet, Vincent Simonneaux</i>	
11	Écotone forêt-savane et système agraire des Tikar du Haut Mbam (Cameroun central)	85
	<i>Edmond Dounias</i>	
12	Histogramme des peuplements en forêt tropicale à partir d'images prises au sol	103
	<i>Marc Dubois, Bernard Riera</i>	
13	Les andosols noirs d'altitude : matériaux bioformés marqueurs des végétations passées	109
	<i>Didier Dubroeuq, Marie-Pierre Ledru</i>	
14	Marquage paléoclimatique des morphologies fluviales dans les bassins tectoniques : cas du bassin subandin péruvien	115
	<i>Jean François Dumont, Marc Fournier</i>	
15	Étude des relations pollen-végétation dans les formations forestières du Sud-Congo (Massif du Mayombe et forêts littorales) : apports de la statistique	121
	<i>Hilaire Elenga, Christian De Namur, Maurice Roux</i>	
16	Carte archéologique du nord de la Sanaga. Paysage des sites et mise en évidence de la transgression forestière sur la savane (Centre du Cameroun)	133
	<i>Martin Elouga</i>	
17	Le contenu pollinique de l'atmosphère dans les forêts du sud Cameroun près de Yaoundé. Résultats préliminaires	139
	<i>Arianne Fredoux, Jean Maley</i>	
18	Source et puits du Carbone dans le Sud-Cameroun, enregistrements lacustres et évolution à long terme	149
	<i>Pierre Giresse, Jean Maley, Simon Ngos</i>	
19	Composante climatique de la transformation d'une couverture pédologique et des relations sol - végétation en Guyane	159
	<i>Michel Grimaldi, Daniel Sabatier, Catherine Grimaldi, Marie-Françoise Prevost</i>	
20	Évidences isotopiques et géochimiques de l'avancée de la forêt sur la savane au Cameroun	169
	<i>Bernard Guillet, Ousmane Maman, Gaston Achoundong, André Mariotti, Cyril Girardin, Dominique Schwartz, Joseph Youta Happi</i>	
21	Essai d'interprétation de la dynamique de la mosaïque forestière dans la zone de contact forêt-savane du sud-est Cameroun	175
	<i>Véronique Kamgang Beyala, Georges E. Ekodeck, Gaston Achoundong</i>	

22	Changements des propriétés des sols après mise en pâturage d'un oxisol en Amazonie orientale <i>L. S. Koutika, F. Andreux, F. Bartoli, T. Choné, G. Burtin, R. Philippy</i>	183
23	Dynamique de la végétation sur l'inselberg des Nouragues (Guyane française) à différentes échelles de temps (pluriannuelle à plurimillénaire) <i>Denis Larpin, Corinne Sarthou, Christophe Tardy</i>	189
24	Reconstitution de l'écosystème forestier guyanais au cours de l'Holocène supérieur : apport de la palynologie <i>Marie-Pierre Ledru, Patrick Blanc, Pierre Charles-Dominique, Marc Fournier, Louis Martin, Bernard Riera, Christophe Tardy</i>	199
25	Variations de la végétation et des paléoenvironnements en forêt dense africaine au cours de l'Holocène. Impact de la variation de températures marines <i>Jean Maley, Patrice Brenac, Sylvain Bigot, Vincent Moron</i>	205
26	Caractérisation temporelle et spatiale d'une oscillation climatique de période décennale à l'aide de la série isotopique de Quelccaya <i>Jean Luc Mélice et Pascal Roucou</i>	221
27	Reconstitution des paléoenvironnements lacustres (Lac Ossa, Cameroun) par l'étude des diatomées au cours des 5 000 dernières années <i>François Nguetsop, Simone Servant-Vildary</i>	225
28	Lac Ossa, Cameroun : relations statistiques diatomées/milieux aquatiques, application à l'estimation des paléo-niveaux lacustres durant les 5 000 dernières années. Comparaisons avec les changements de la végétation <i>François Nguetsop, Simone Servant-Vildary, Maurice Roux, Isabelle Reynaud-Farrera, Michel Servant, Denis Wirrmann</i>	233
29	La Relation Homme/Milieu dans la Réserve de la Lopé (Gabon) au cours de l'Holocène ; les Implications sur l'Environnement <i>Richard Oslisly, Lee White</i>	241
30	Changements de la végétation dans l'État du Rondonia, région amazonienne du sud du Brésil, d'après les isotopes du carbone des sols <i>Luis Carlos R. Pessenda, S. E. M Gouveia, M. B. M. Gomes, R. Aravena, A. S. Ribeiro, René Boulet</i>	251
31	Apports de la télédétection à l'étude de la reconquête forestière dans quelques savanes de l'Afrique de l'Ouest <i>Henri Puig, Kutso-Atsu Guelly</i>	257
32	Observation et simulation de la variabilité interannuelle des précipitations en Afrique et en Amérique tropicales <i>Pascal Roucou, Sylvain Bigot, Pierre Camberlin, Bernard Fontaine, Vincent Moron, Yves Richard, Josyane Ronchail, Armelle Santiago-Jegaden, Sylwia Trzaska</i>	267
33	Analyses factorielles des correspondances (AFC) sur la végétation dans quelques stations forestières (Exemple du Mayombe congolais et des forêts littorales) <i>Maurice Roux, Christian De Namur</i>	281

34	Relations statistiques pluie pollinique-végétation en forêt tropicale africaine <i>Maurice Roux, Gaston Achoundong, Hilaire Elenga, Christian De Namur, Isabelle Reynaud-Farrera, Annie Vincens</i>	289
35	Les phytolithes dans les plantes, les sols et les tourbières. Exemple du Zaïre oriental <i>Freya Runge</i>	297
36	Dynamique du paysage entre 1955 et 1990 à la limite forêt-savane dans le nord du Zaïre, par l'étude de photographies aériennes et de données LANDSAT-TM <i>Jürgen Runge, Marion Neumer</i>	311
37	L'influence des formations végétales sur la convection au Cameroun. Traitement et analyse d'images <i>Armelle Santiago-Jegaden, Laurent Santiago, Jean Bernard Suchel</i>	319
38	Origine et évolution des savanes des marges forestières en Afrique Centrale Atlantique (Cameroun, Gabon, Congo) : approche aux échelles millénaire et séculaires <i>Dominique Schwartz, Hilaire Elenga, Annie Vincens, Jacques Bertaux, André Mariotti, Gaston Achoundong, Anne Alexandre, Christelle Belingard, Cyril Girardin, Bernard Guillet, Jean Maley, Christian de Namur, Isabelle Reynaud-Farrera, Joseph Youta Happi</i>	325
39	Évidence de deux phases de formation dans les tourbières dérivées de forêts pluviales de Bornéo <i>Gaston Sieffermann, Marc Fournier, Jack O. Rieley, Susanne Page</i>	339
40	Feux, sols et écosystèmes forestiers tropicaux <i>Christophe Tardy, Jean-Louis Vernet, Michel Servant, Marc Fournier, Jean-Claude Leprun, Carlos Luis Pessenda, Abdelfettah Sifeddine, Maria-Eugenia Solari, François Soubies, Bruno Turcq, Luc Wengler</i> <i>Avec la collaboration de Stéphane Vacher, Sylvie Jeremie, Grégorio Ceccantini, Renato Cordeiro, Rita Scheel</i>	343
41	Approche diagnostique et numérique de l'influence du gradient thermique atlantique en situation ENSO sur la variabilité de la circulation de mousson boréale <i>Sylwia Trzaska, Vincent Moron, Bernard Fontaine</i>	349
42	Originalité climatique de la zone de contact forêt-savane au Cameroun déterminées par les données conventionnelles et satellitaires <i>Maurice Tsalefac, Jean-Paul Lahuec, Bernard Guillot, Béatrice Lengue Fobissie, Jean-Bernard Suchel</i>	353
43	Stratégie de reproduction de deux communautés différentes de forêt dense en Amazonie colombienne. Résultats préliminaires d'une étude sur les arbres de la canopée <i>Arthur van Dulmen</i>	363
44	Mégatransect LIBCI : modélisation en continu dans le temps et dans l'espace du gradient floristique arborescent de 400 km de long dans les forêts de plaine du SE Libéria et SW Côte d'Ivoire <i>Renaat S.A.R. van Rompaey</i>	367
45	Histoire des écosystèmes forestiers du Sud-Congo depuis 6 000 ans <i>Annie Vincens, Hilaire Elenga, Dominique Schwartz, Christian De Namur, Jacques Bertaux, Marc Fournier, Roger Dechamps</i>	375

46	Réponse des forêts aux changements du climat en Afrique Atlantique Équatoriale durant les derniers 4 000 ans et héritage sur les paysages végétaux actuels	381
	<i>Annie Vincens, Hilaire Elenga, Isabelle Reynaud-Farrera, Dominique Schwartz, Anne Alexandre, Jacques Bertaux, André Mariotti, Louis Martin, Jean-Dominique Meunier, François Nguetsop, Michel Servant, Simone Servant-Vildary, Denis Wirrmann</i>	
47	Analyses phytolithariennes : acquis et perspectives	389
	<i>Luc Vrydahgs, Henri Doutrelepont</i>	
48	L'Okoumé (<i>Aucoumea klaineana</i>) : expansion et déclin d'un arbre pionnier en Afrique centrale atlantique au cours de l'Holocène	399
	<i>Lee White, Richard Oslisly, Kate Abernethy, Jean Maley</i>	
49	Évolution paléoécologique et paléoclimatique holocène dans la région moyenne du Rio Doce (Minas Gerais, Brésil) déduite de l'analyse palynologique de deux carottes du lac Dom Helvécio	413
	<i>Jean-Pierre Ybert, Bruno Turcq, Ana Luiza Albuquerque, Christine Cocquit</i>	
50	La colonisation des savanes par la forêt à l'Est du Cameroun	423
	<i>Joseph Youta Happi, Micheline Hotyat, Jacques Bonvallot</i>	
	Index des auteurs	429

1

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

MICHEL SERVANT

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

Questions scientifiques initiales du programme

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

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

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

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

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

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

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

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

Une étude comparative Afrique/Amérique du Sud

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

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

Méthodes

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

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

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

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

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

Premières réponses

Question A : changements de la végétation

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

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

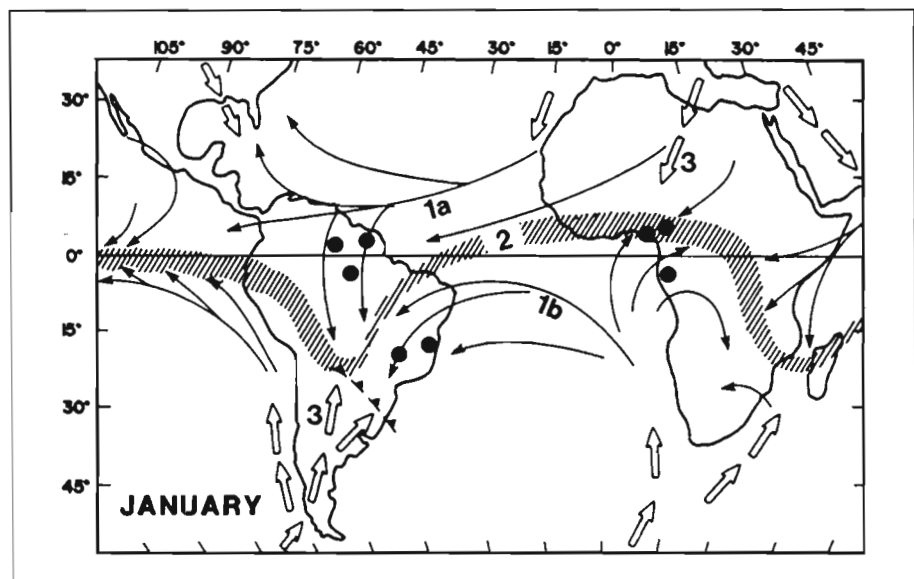
**Dans une même région, les grandes tendances
de l'évolution de la forêt sont synchrones aux
erreurs de datations près**

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

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

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

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



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

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

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

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

Les derniers siècles sont caractérisés par une reconquête forestière.

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

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

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

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

Question B : Relations avec le climat

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

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

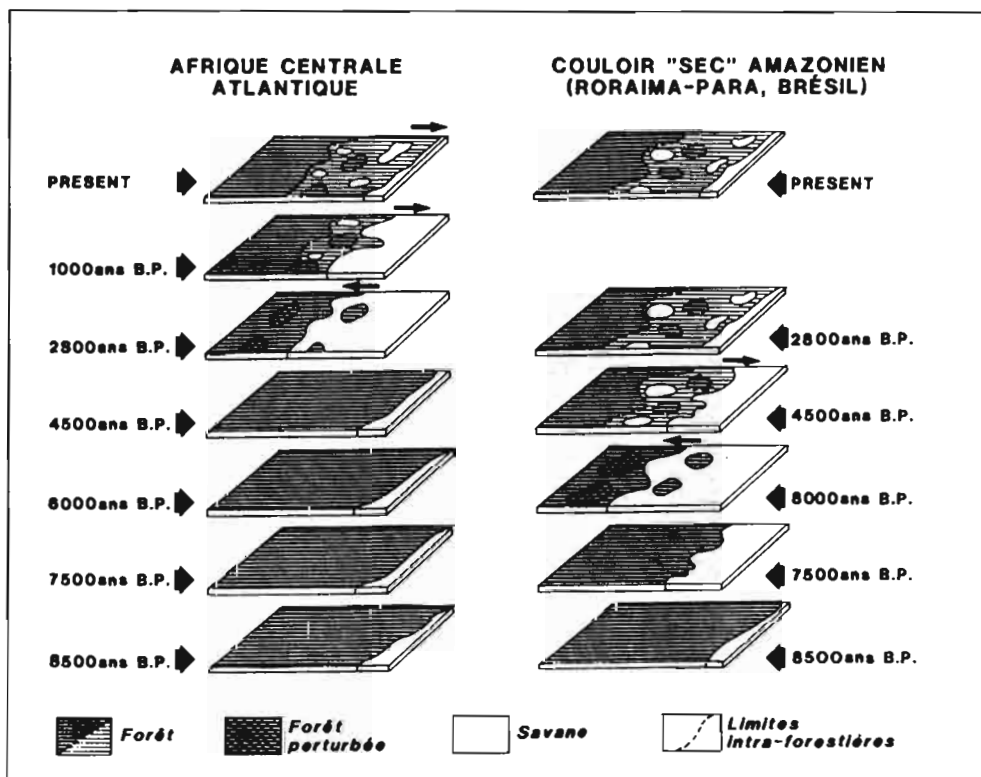


Figure 2
Schéma des évolutions forestières depuis 8 500 ans BP : comparaison Afrique/Amérique du Sud.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Question C : Héritages du passé sur la végétation actuelle

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

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

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

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

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

Problématique actuelle

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

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

Les effets de la fragmentation forestière

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

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

Relation entre les variations climatiques et la forêt

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

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

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

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

Relations avec les changements globaux

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

Relations homme/forêt

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

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

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

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

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

2

Les *Rinorea* et l'étude des refuges forestiers en Afrique

GASTON ACHOUNDONG

Introduction

Dans les études sur les paléoenvironnements quaternaires, les témoignages des changements passés sont à rechercher non seulement dans les dépôts géologiques (données sédimentologiques, polliniques, diatomologiques, etc.), mais aussi dans la répartition actuelle des flores et des faunes (Maley *et al.*, 1990). A la suite d'Aubreville (1962), de nombreux auteurs, dont Guillaumet (1967) ont localisé quelques zones de refuge en Afrique d'après leur richesse floristique. Plus récemment, Sosef (1994), Rietkerk *et al.*, (1995), ont aussi délimité des zones de refuge d'après la distribution actuelle de certains taxons végétaux à faible capacité de dispersion. Dans le même esprit, Hekking (1988) a utilisé les aires de distribution des *Rinorea* néotropicaux pour retrouver les aires de 9 refuges par ailleurs délimitées par d'autres méthodes dans les forêts sud américaines. En effet, comme les *Begonia* étudiés par Sosef (1995) et les *Caesalpinioideae* analysées par Rietkerk *et al.*, (1995), les *Rinorea* sont un groupe à faible pouvoir de dispersion. Leurs fruits sont des capsules déhiscentes qui à maturité projettent des graines à très faible distance du pied-mère. Ces graines sont albumineuses et ne sauraient entrer en dormance ni résister à un long transport. Capturés dans les refuges lors des périodes sèches, les *Rinorea* ne sont pas capables d'en sortir rapidement avec le retour d'un climat plus humide. Pour ce type de plantes à faible pouvoir de dispersion, les biogéographes admettent que les centres de grande fréquence et de grande concentration correspondent à des bastions refuges. « *C'est de ces bastions refuges que sortiront les éléments de reconstitution de la forêt à la reconquête de son*

ancienne emprise lorsque surviendra la réhumidification » (Aubreville, 1962). La distribution actuelle des *Rinorea* africains ne peut-elle pas fournir, à l'instar de ceux d'Amérique, des informations supplémentaires pour localiser les refuges forestiers en Afrique ? Peut-on, d'après la distribution actuelle des *Rinorea* africains, valider en les raffinant, les localisations des refuges délimités par Aubreville (1962), Guillaumet (1967), Sosef (1994) et Maley (1996).

Matériel et méthode

Les aires des espèces sont établies d'après les données des collections des Violacées des herbiers suivants : British Museum, Hambourg, Kew, Manaus, Meise, Paris, Victoria (actuel Limbe), Wageningen, Yaoundé. En plus des observations d'herbier, 48 espèces camerounaises ont été étudiées *in situ*. Leur cartographie étant à présent connue avec plus de précision que celles des *Rinorea* des autres pays cités, ils fourniront les principales illustrations des types d'aires. Toutes les espèces sont déterminées par comparaison aux types. Nous n'utiliserons que les espèces dont l'identification ne souffre d'aucun doute. Les espèces sont regroupées par affinité d'aire. Dans la pratique nous recherchons les *Rinorea* cités des unités phytogéographiques déjà connues, notamment par Schnell (1976) et White (1962, 1978b). Les aires obtenues sont ensuite comparées à celles des refuges reconnus par d'autres auteurs.

Résultats

Rinorea est le seul genre ligneux pantropical de la famille des Violacées (Hekking, 1988). D'après Felix (1995) et

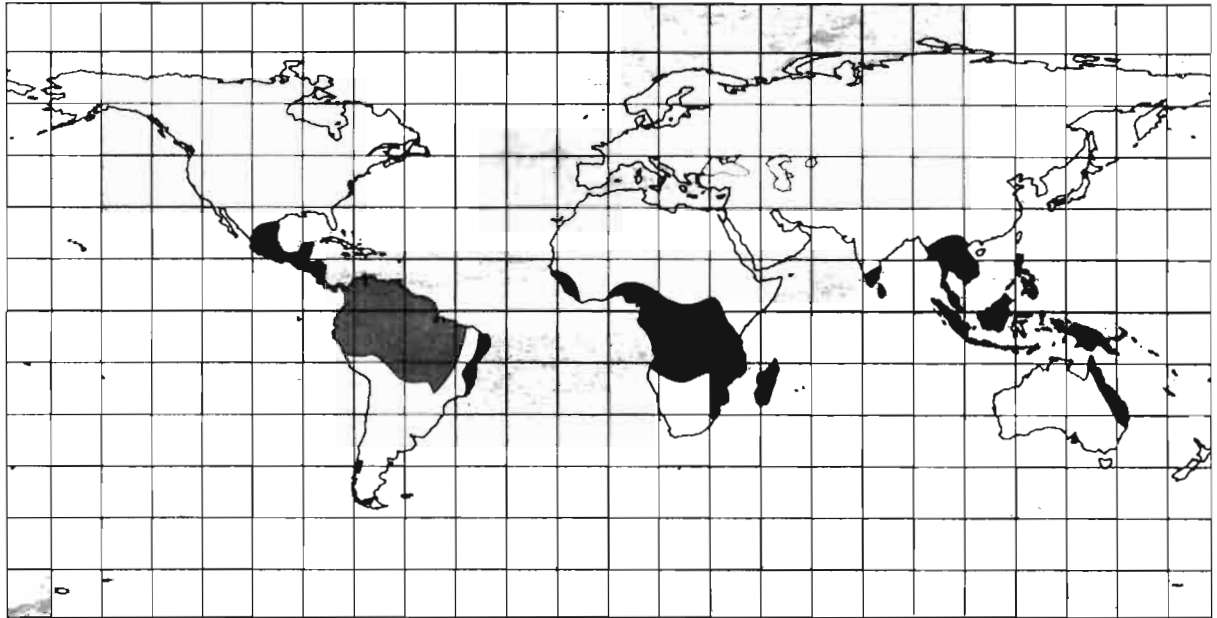


Figure 1 Aire de distribution du genre pantropical *Rinorea*.

bien d'autres, ce type de distribution suppose que le genre s'est étendu et différencié sur le vaste continent Gondwana avant que celui-ci ne se disloque. Aujourd'hui trois centres de diversification ou de spéciation s'observent : Amérique du Sud (48 espèces), Afrique (107 espèces), Asie du sud-est (12 espèces) (Figure 1). Chaque centre a son lot d'espèces et il n'y a pas d'espèces communes (Hekking, 1988). L'Afrique apparaît donc comme le plus grand centre de diversification des *Rinorea*.

La distribution actuelle des *Rinorea* africains permet de délimiter deux sous-centres majeurs de diversification au niveau du continent. On y reconnaît : le domaine forestier ouest-africain (Schnell, 1976) ou Haute-Guinée (White, 1978) et le domaine camerouno-congolais (Schnell, 1976). White (1978) divise la région camerouno-congolaise en deux sous-centres de diversification : la Basse Guinée, ou « Lower Guinea », et la zone du bassin du Congo, ou « Congolia ». Pour la suite nous adopterons ces subdivisions (Figure 2).

Les espèces se répartissent inégalement dans les différents domaines. On peut distinguer deux groupes : les espèces à large distribution et les espèces endémiques (Figure 3).

Les espèces à large distribution

Ce sont les espèces dont les aires s'étendent à plus d'un sous-centre de diversification. Elles se répartissent en trois groupes dits éléments : l'élément guinéo-congolais, l'élément guinéen et l'élément oriental.

Élément guinéo-congolais

Il rassemble les espèces qu'on rencontre sur toute la zone guinéo-congolaise. Ce sont : *R. angustifolia*, *R. convallarioides*, *R. ilicifolia*, *R. welwitschii*, *R. subintegrifolia*, *R. yaundensis*, *R. dentata*, *R. oblongifolia*.

Parmi elles, deux espèces débordent la zone guinéo-congolaise pour s'irradier dans les zones voisines. Vers le nord, *Rinorea ilicifolia* s'étend jusqu'en Éthiopie dans la

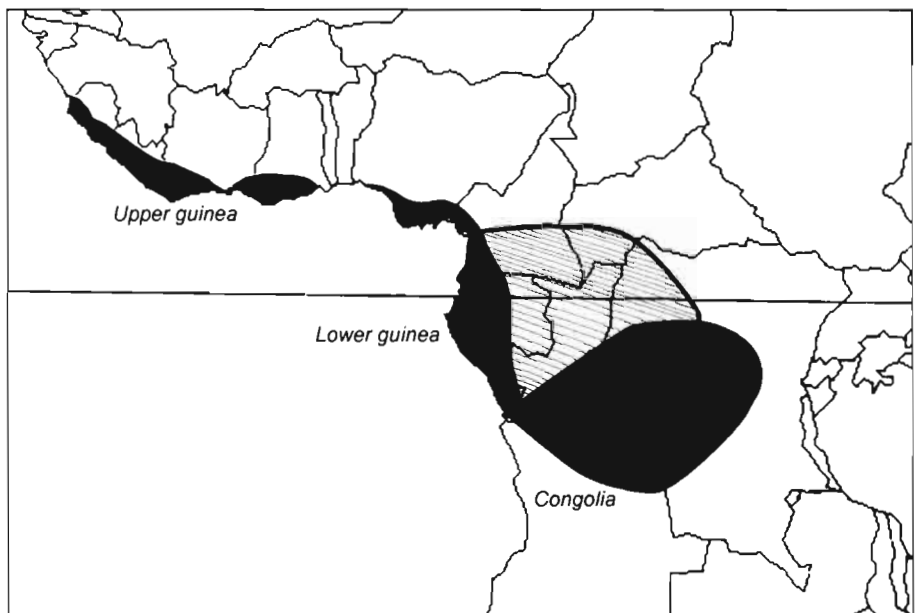


Figure 2 Principaux sous-centres de diversification et de spéciation des *Rinorea* en Afrique.

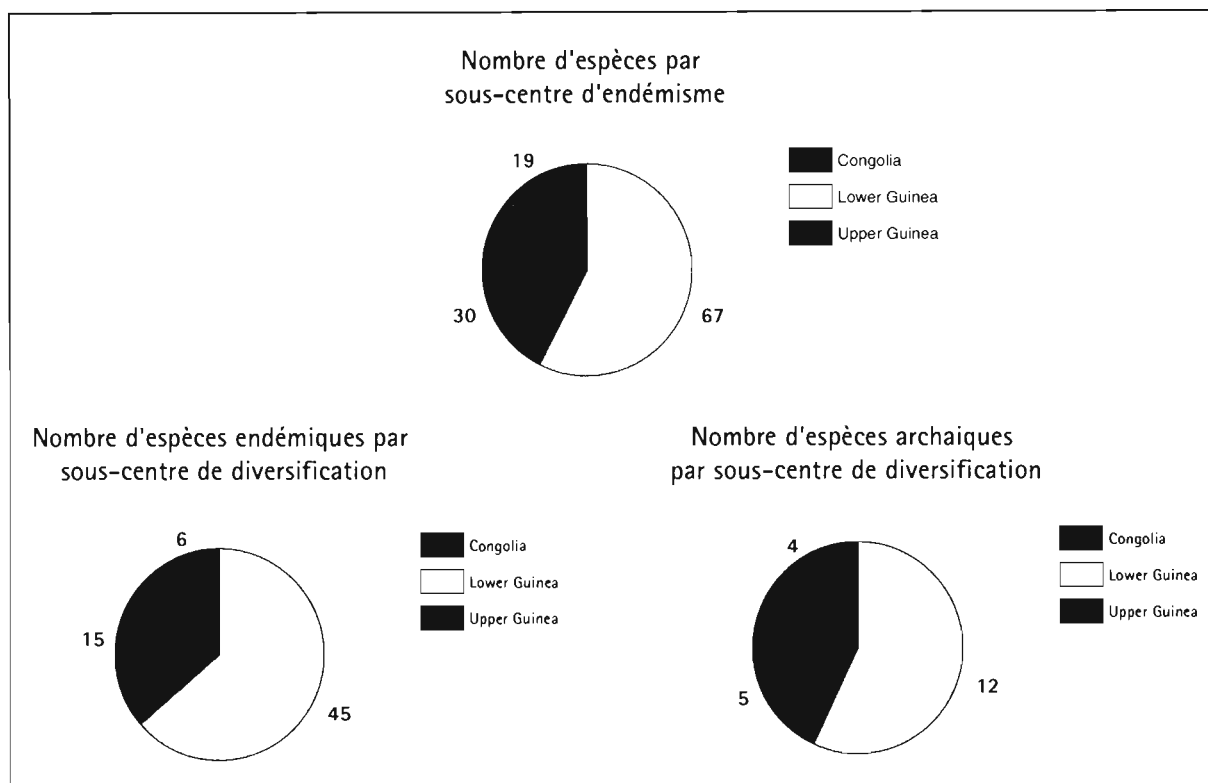


Figure 3 Répartition des différents groupes de *Rinorea* par sous-centre de diversification.

province d'Illubator. Vers le sud-est, deux espèces atteignent Madagascar et les îles Comores, témoignant de leur liaison ancienne avec l'Afrique ; il s'agit de *Rinorea angustifolia*, et de *R. ilicifolia*. L'hypothèse d'une telle liaison est soutenue par l'existence à Madagascar des groupes communs avec l'Afrique. En effet les *Ardisianthus*, groupe africain, sont représentés à Madagascar par *Rinorea angustifolia* et *R. squamosa*. Cette dernière est l'homologue des espèces africaines *Rinorea kassneri*, *R. breviraacemosa*, *R. lepidobotrys*. On peut aussi citer les *Subintegriifoliae*, groupe africain représenté à Madagascar par *Rinorea arborea*. Ce type de liaison n'existe pas entre l'Afrique et les autres continents.

Élément guinéen

Ce sont les espèces communes à l'Afrique de l'ouest et à l'Afrique centrale. Il s'agit de : *R. breviraacemosa*, *R. lepidobotrys*, *R. rubrotincta*, *R. dichroa*, *R. longicuspis*.

Chacune d'elles admet dans la congolia une espèce affine.

Élément oriental

Ils sont communs à la Lower Guinea et à la Congolia. Il s'agit de : *R. ebolowensis*, *R. preussii*, *R. subsessilis*, *R. cerasifolia*, *R. gillettii*. Toutes ont des espèces affines dans les autres sous-centres de diversification.

Au total 19 espèces soit seulement 17,7 % des espèces ont leur aire s'étendant à plus d'un sous-centre de diversification. Cette faible proportion des taxons à large distribution montre que très peu de *Rinorea* ont une grande plasticité écologique. Ils sont pour la plupart strictement localisés dans des sous-centres de diversification. Ce sont par conséquent de bons indicateurs de types forestiers.

Comme chez les *Rinorea* néotropicaux, l'existence des espèces à aires disjointes témoigne d'une aire

autrefois continue puis fragmentée par suite de changements climatiques. La répartition des *Rinorea* confirme ainsi les faits généralement admis que le domaine ouest africain était relié au domaine camerouno-congolais et que les forêts de la région guineo-congolaise formaient un seul bloc.

Espèces endémiques

Des cent sept *Rinorea* répertoriés en Afrique, quatre-vingt neuf, soit plus de 83 % du total, sont restreints à des sous-centres de diversification. On distingue les endémiques de la Upper Guinea, de la Lower Guinea et de la Congolia.

Les espèces endémiques de la Upper Guinea

Parmi les cent sept *Rinorea* que compte l'Afrique (Jacobs et Moore, 1971), dix-neuf seulement se rencontrent en Afrique de l'ouest. Ce chiffre ne représente que 17,7 % des *Rinorea* africains. Parmi eux six, soit seulement 5 % du total, ne sont connus que de cette région. Le domaine ouest africain particulièrement pauvre en *Rinorea* l'est davantage en taxons endémiques. A l'intérieur du domaine, la répartition des endémiques n'est pas uniforme. Les six endémiques ouest africains sont présents à l'ouest de ce domaine, dans la région Sierra Leone, Liberia. Trois espèces y sont confinées et n'atteignent pas vers l'Est, la Côte d'Ivoire. Ce sont : *Rinorea liberica*, *R. afzelii*, *R. microdon*. Deux *Rinorea* endémiques atteignent le sud-ouest de la Côte d'Ivoire. Ce sont *Rinorea oblancoolata* et *R. aylmeri* (Figure 3). Dans les forêts de l'ouest africain *Rinorea prasina* est le seul *Rinorea* endémique qui atteint vers l'est l'extrême sud-ouest du Ghana (Figure 4).

Par son taux d'endémisme relativement élevé, la zone Sierra Leone - Libéria affirme nettement son ori-

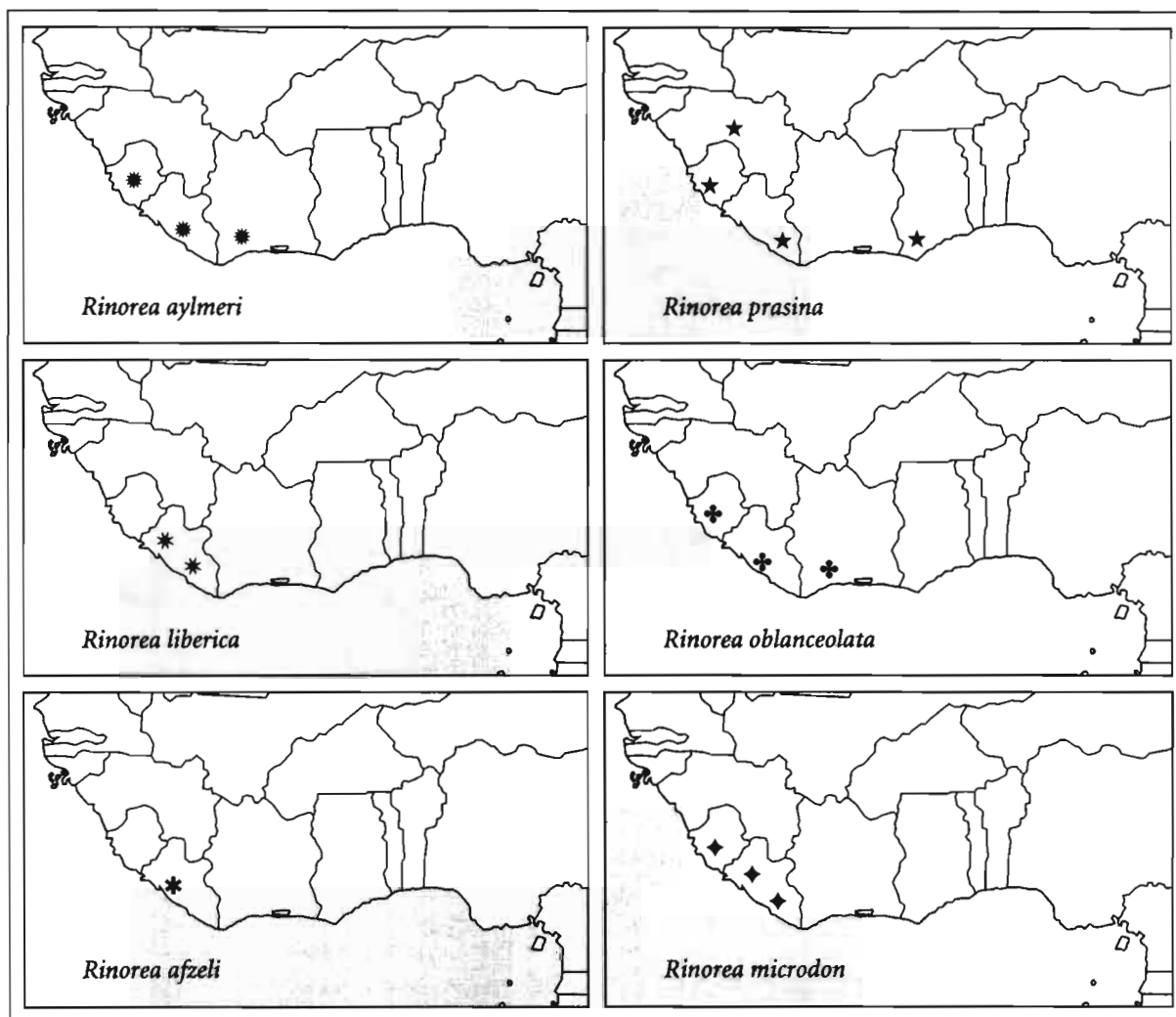


Figure 4 Répartition des espèces endémiques du domaine forestier ouest-africain.

ginalité au sein du domaine ouest africain. Cette originalité est attestée par sa richesse en *Caesalpinioideae* (Van Rompaey, ce volume). L'auteur précise par ailleurs que « de telles forêts n'existent ni en Côte d'Ivoire, ni au Nigeria et qu'il faut aller jusqu'au Cameroun pour trouver des équivalents ». Ce fait est largement confirmé par les *Rinorea*, et justifié par la pluviosité élevée de cette région (pluviosité > 3 000 mm). Par contre d'ouest vers l'est il y a un appauvrissement très net en taxons endémiques. Si on admet avec Cain (1944) qu'un haut degré d'endémisme est généralement en relation avec l'âge, l'isolement et la stabilité de la région: la zone Sierra Leone - Libéria porterait une forêt moins perturbée que celle qui occupe le sud-est de la Côte d'Ivoire et le sud-ouest du Ghana.

Elle correspond à la zone de refuge que Guillaumet (1967), Maley (1978) et Sosef (1994) ont mis en évidence à l'ouest du massif forestier ouest africain. Le deuxième refuge localisé par ces auteurs au sud-ouest du Ghana est aussi repéré, mais par une seule espèce endémique. Il paraît moins important et n'a pour cela permis qu'une faible spéciation.

Par leurs espèces endémiques, les *Rinorea* de l'ouest africain apparaissent comme des bio-indicateurs très sensibles, permettant de repérer tous les types forestiers délimités par d'autres méthodes.

Les espèces endémiques de la Lower Guinea

Des cent sept *Rinorea* répertoriés en région guinéo-congolaise, soixante-sept sont représentés dans la Basse Guinée. Suivant leur aire de distribution, ils se répartissent en deux lots: les *Rinorea* du secteur hygrophile et les *Rinorea* du secteur mésophile.

Les *Rinorea* du secteur hygrophile

Parmi les soixante-sept *Rinorea* de Lower Guinea, quarante-cinq se rencontrent uniquement dans une étroite bande côtière couvrant le sud du Nigeria, le sud du Cameroun, le littoral du Gabon. Cette aire correspond au secteur nigéro-camerouno-gabonais (Letouzey, 1968). Avec plus de 42 % des espèces africaines, cette zone apparaît la plus riche en taxons endémiques. Comme dans l'ouest africain, la répartition de ces endémiques n'est pas uniforme au sein du secteur hygrophile. En effet suivant l'importance et les contours de leur aire de distribution, cinq groupes se distinguent: les espèces de transition, les espèces exclusivement camerounaises, les espèces nigéro-camerounaises, les espèces camerouno-gabonaises et les espèces nigéro-camerouno-gabonaises.

Les espèces de transition

Rinorea johnstonii est une espèce occidentale dont l'aire de distribution, partant du Libéria, trouve sa station la plus

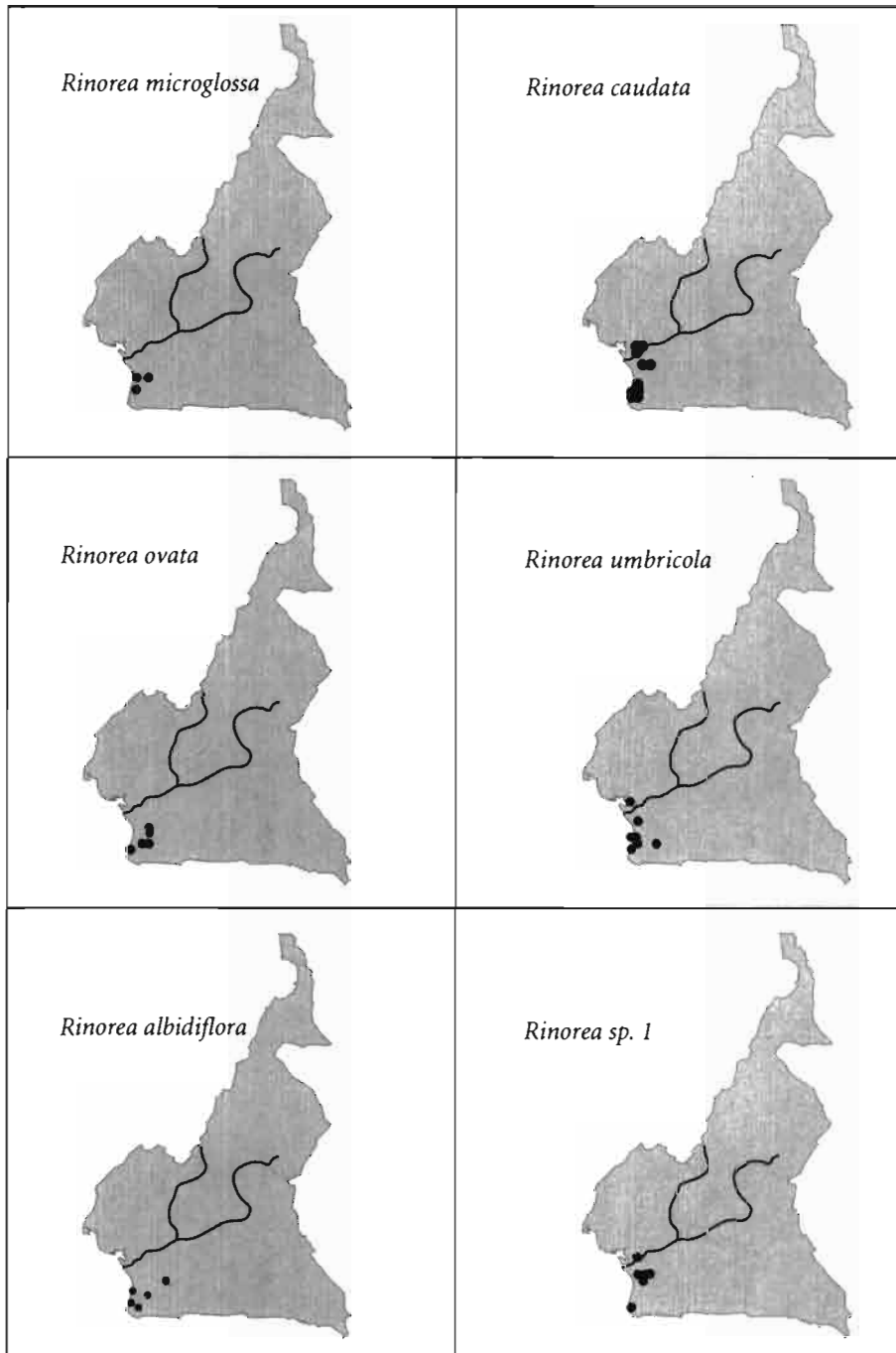


Figure 5
Aire camerounaise
des *Rinorea* endémiques du sud
du secteur camerouno-gabonais.

orientale au Nigeria. Elle admet dans le secteur nigero-camerouno-gabonais un vicariant oriental, *Rinorea woermanniana*, dont l'aire s'étend jusqu'au Gabon.

Rinorea crassifolia est une espèce du sud-est du Nigeria. Elle est signalée dans deux localités de la réserve de Korup. Elle reste encore inconnue dans la région de Mabeta-Moliwe ainsi que dans les régions plus au sud de la plaine.

Rinorea sp 9 (*Rinorea* sp 9 = Thomas D.W.2548) est une espèce très répandue dans la région de Mabeta-Moliwe. Elle est aussi présente dans la réserve de Korup. Jusqu'à présent, elle n'est répertoriée ni du Nigeria, ni du sud-Cameroun. Cependant, il existe au Cameroun, une espèce très affine, *Rinorea sinuata*. Elle se rencontre dans la région de Boumnyebel et sur deux collines de la région de Yaoundé. S'agit-il d'un couple d'espèces vicariantes?

Ces trois espèces à aire centrée à l'extrémité ouest du secteur nigero-camerouno-gabonais, et ayant des irra-

diations soit à l'ouest ou à l'est, attestent les particularités de cette zone. La région Ouest-Cameroun, Sud-Nigeria, marque donc d'après les *Rinorea*, une douce transition entre le domaine ouest africain et le domaine camerouno-congolais. Les *Rinorea* confirment ainsi l'originalité de cette zone biogéographique déjà reconnue par Guillaumet (1967).

Endémiques du littoral camerounais

Quelques *Rinorea* se concentrent surtout en forêt littorale à *Lophira alata* et à *Saccoglottis gabonensis* où ils n'occupent qu'une aire extrêmement réduite, parfois limitée à quelques points de récolte entièrement inclus dans la forêt littorale du Cameroun. Vers l'intérieur, leur aire ne dépasse pas la longitude 10° 30' E. Vers le sud, ces espèces ne semblent pas atteindre le Gabon. Elles sont inconnues au nord du secteur. C'est le cas de *Rinorea microglossa*, *Rinorea* sp. 1 (*Rinorea* sp. 1 = Letouzey 4131) (Figure 5).

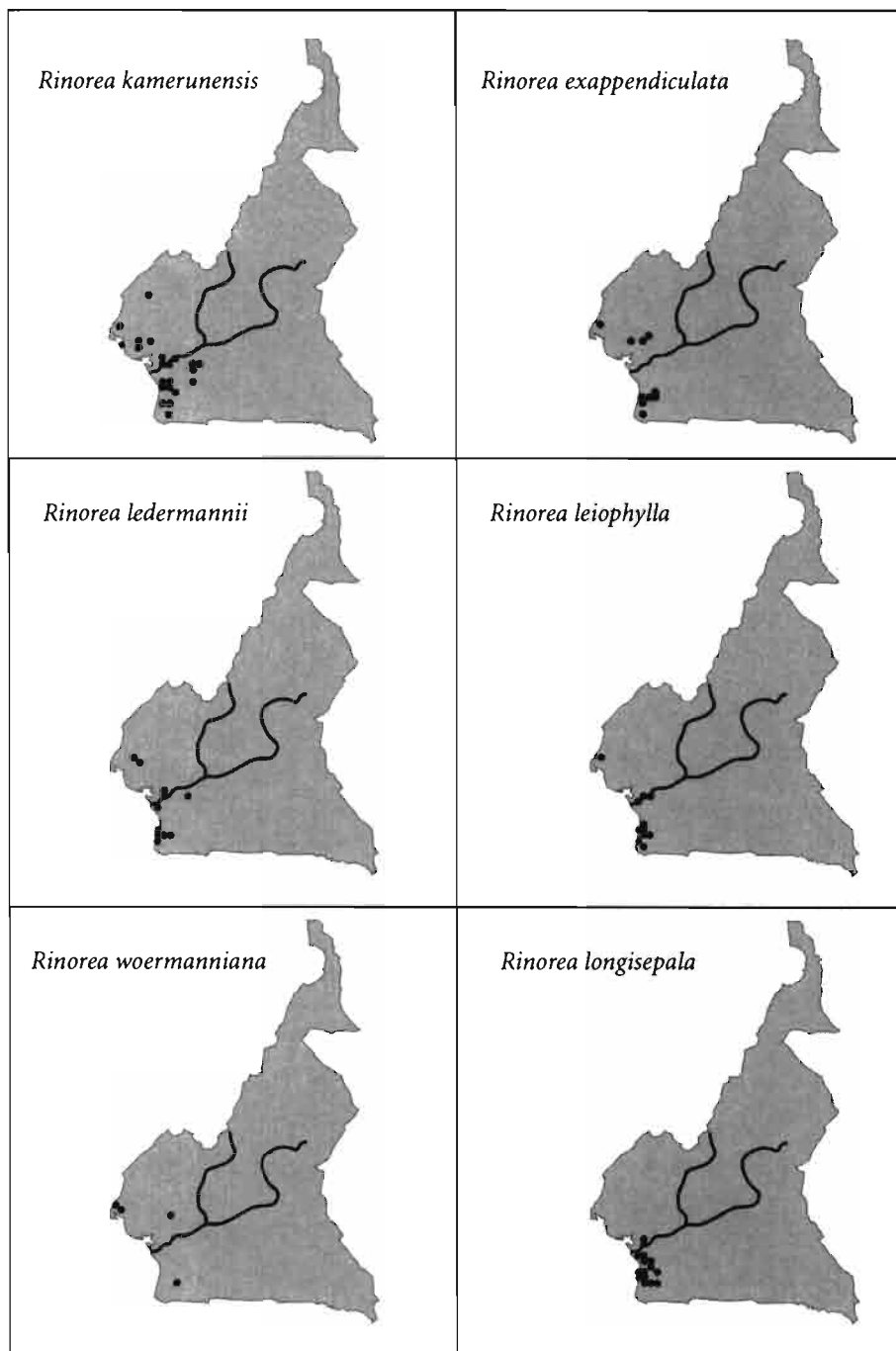


Figure 6
Aire camerounaise
des *Rinorea* du secteur
Nigeria-Cameroun-Gabon.

Endémiques camerouno-gabonais

Ce groupe rassemble des taxons répandus dans les forêts biafréennes autour de Campo et qui se raréfient vers le nord et disparaissent avant Edéa ou juste après. On ne les retrouve pas au-delà du fleuve Dibamba. Vers le Sud, elles s'étendent au Gabon sans toutefois atteindre le Congo. Il s'agit de : *Rinorea caudata*, *R. ovata*, *R. umbricola*, *R. albidiflora*, *Rinorea* sp. 7 (*Rinorea* sp. 7 = Achoundong 1552), *Rinorea* sp. 8 (*Rinorea* sp. 8 = Bos 3771) (Figure 5). Ce groupe comporte également plusieurs *Rinorea* dont l'aire est essentiellement gabonaise. Elles terminent leur montée vers le nord avant Campo. C'est le cas de *Rinorea soyauxii*, *R. glaucophylla*, *Rinorea* sp. 5.

Endémiques du secteur Nigeria-Cameroun-Gabon

La plupart des *Rinorea* du secteur hygrophile s'étendent sur toute l'aire du secteur. L'extension de chaque espèce dans cette aire est cependant inégale : *Rinorea kameru-*

nensis et *R. longisepala* sont sans conteste les espèces les plus fidèles au secteur Nigeria-Cameroun-Gabon.

L'aire de *Rinorea kamerunensis* s'étend du Nigeria au Gabon. Vers le sud, elle n'atteint pas le Congo. Au Cameroun *Rinorea kamerunensis* est l'espèce la plus représentative du secteur nigéro-camerouno-gabonais. Vers l'intérieur, il atteint la longitude 11 °E et longe les bords les plus externes du secteur, (Figure 6). Au Gabon cependant elle pénètre plus à l'intérieur jusqu'aux environs de Lastoursville, à la longitude 12 °41 'E. La plus grande avancée dans le continent au Gabon reflète les différences entre le climat sud-camerounais et celui du nord-ouest du Gabon. En particulier, on observe qu'au Gabon l'isohyète 2 000 pénètre plus profondément dans le continent, induisant une humidité plus forte qu'aux mêmes longitudes au Cameroun.

Rinorea longisepala présente au Nigeria, disparaît dans la région de Korup. Elle n'est pas signalée de la

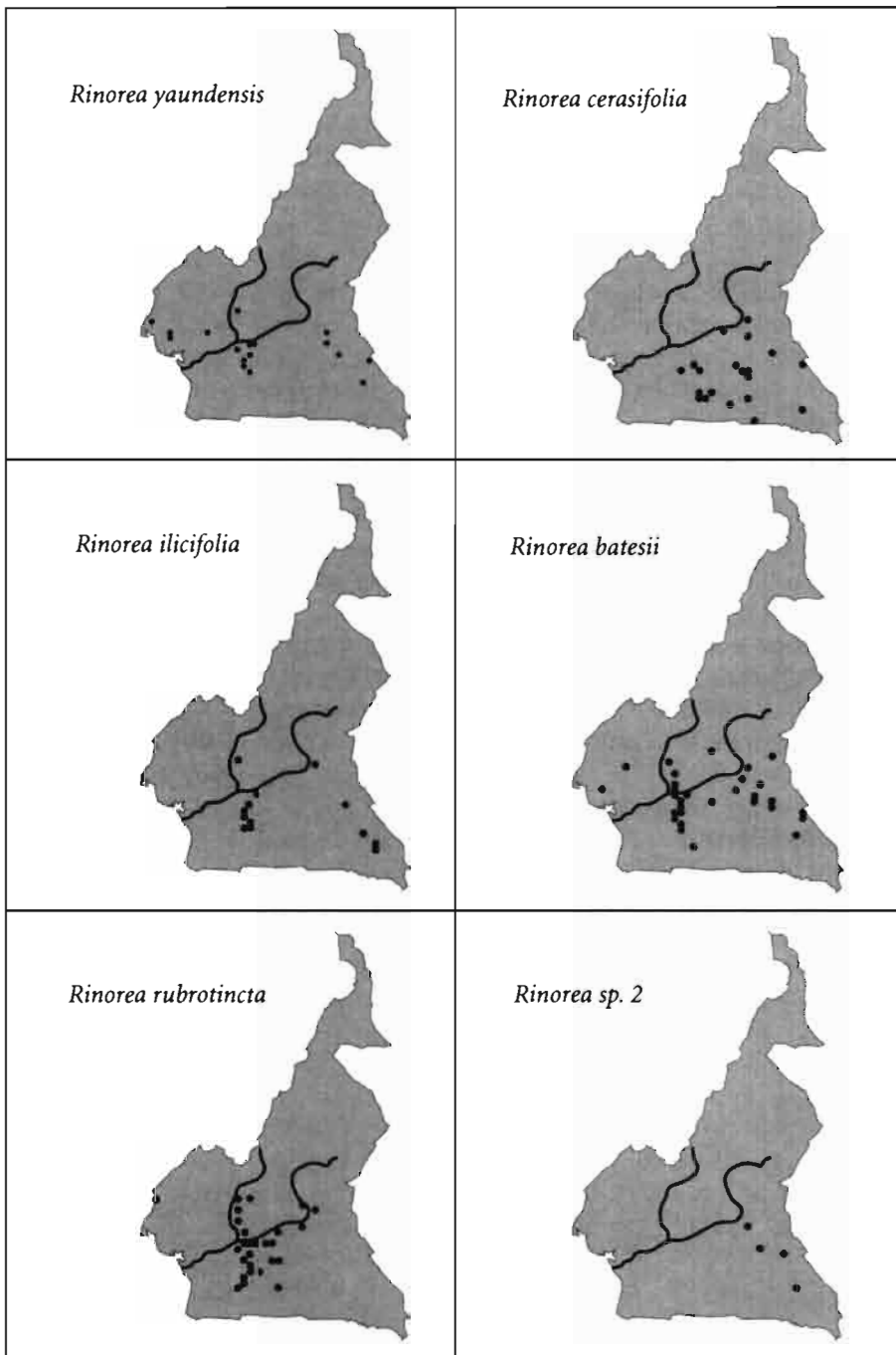


Figure 7
Aire camerounaise
des *Rinorea* du secteur
mésophile.

région de Mabeta-Moliwe. Elle réapparaît plus au sud avant Edéa puis s'étend vers le sud jusqu'au Congo. Son aire montre donc une disjonction entre Japoma et le Nigéria.

Comme *Rinorea longisepala*, plusieurs espèces à large distribution dans le secteur nigero-camerouno-gabonais ont des aires disjointes aux environs de la rivière Dibamba. Exemples : *Rinorea exappendiculata*, *R. woermanniana*, *R. leiophylla*, *R. verrucosa*, *R. longicuspis*. Ces espèces présentes au sud dans les environs de Kribi disparaissent autour d'Edéa et réapparaissent plus au nord dans les forêts de Korup. Amiet (1988) a aussi relevé des signes d'un changement passé autour de la Sanaga d'après la distribution des Anoures.

La composition floristique des *Rinorea* varie donc du sud vers le nord. A cette variation de la composition floristique se greffe une variation de la richesse spécifique. On note en effet une diminution importante de la

richesse spécifique entre le sud et le nord de la plaine. La région de Campo-Bipindi par exemple héberge trente-six *Rinorea* sur les cinquante-deux répertoriés au Cameroun. Parmi les quarante-cinq taxons exclusifs de la plaine littorale, vingt-deux s'y rencontrent.

Par rapport à Campo, la région d'Edéa est déjà très appauvrie. Elle n'héberge plus que vingt-sept *Rinorea* sur les cinquante-deux répertoriés au Cameroun. Parmi les quarante-cinq taxons littoraux, douze seulement y sont représentés. La région de Korup n'en comprend plus que dix-neuf. Tout se passe comme si dans la course pour la conquête du nord de la plaine, plusieurs espèces s'essoufflaient entre Campo et Edéa-Japoma (Figure 8).

La diminution du nombre d'espèces vers le nord est aussi une diminution d'est en ouest. Cette diminution du nombre d'espèces d'est en ouest a déjà été signalée par de nombreux auteurs dont Brenan (1978), White (1978) et Grubb (1982) pour les blocs forestiers africains.

Le secteur mésophile

La fréquence et l'abondance de ces espèces dans le secteur ombrophile tranche avec leur absence absolue hors de ce secteur notamment dans le secteur mésophile. Cette absence souligne les profondes différences séparant les deux flores.

En effet le secteur ombrophile est auréolé par une zone de forêt semi-décidue. Plusieurs *Rinorea* s'y cantonnent. Ce sont : *Rinorea yaundensis*, *R. cerasifolia*, *R. ilicifolia*, *R. batesii*, *R. rubrotincta*, *Rinorea* sp. 2. (*Rinorea* sp. 2 = *Rinorea* Letouzey 2663) (Figure 7). Leur aire déborde souvent sur les marges de la forêt ombrophile. En effet quelques populations très isolées ont été répertoriées dans le domaine de la forêt atlantique :

- ▷ à Barombi Mbo, *Rinorea batesii* est observée en compagnie de *R. yaundensis* ;
- ▷ à Korup, *R. yaundensis* est également signalée en un seul point ;
- ▷ à Eyumojock, dans la plaine de Mamfé, *Rinorea rubrotincta* est connue par une seule récolte. Bien que ces localités soient toutes dans la plaine, Richards (1963) montre qu'elles portent des forêts semi-caducifoliées. Il ne s'agit pas de forêt semi-caducifoliée *stricto sensu*, mais d'une forme de transition, comportant des espèces typiques de forêt mésophile comme *Terminalia superba*, *Triplochiton scleroxylon*, etc.

Rinorea ilicifolia est une espèce mésophile particulière. Au Cameroun, elle est la seule espèce de *Rinorea* qui n'a jamais été observée en forêt toujours verte. Elle existerait même dans les savanes boisées du Zaïre (Taton 1969). C'est le *Rinorea* le plus mésophile.

Opposition flore ombrophile et flore mésophile

L'existence d'un lot hygrophile opposé à un lot mésophile pose le problème de l'origine des ces groupes et par suite celui de leur refuge en période sèche. Letouzey

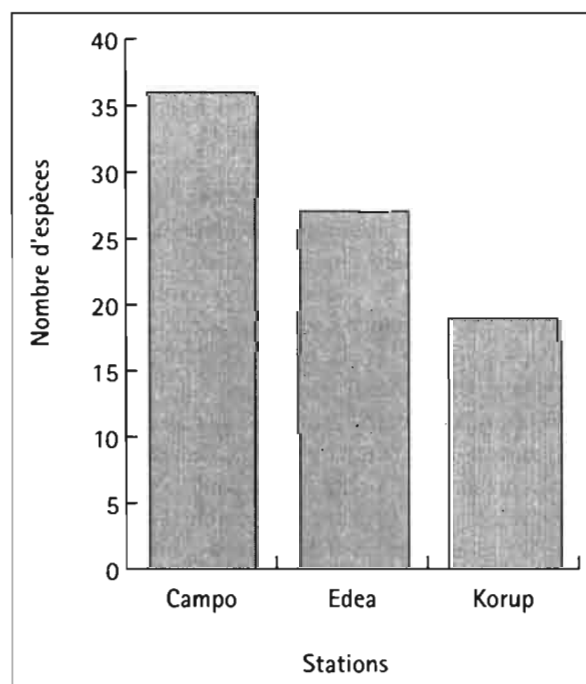


Figure 8 Réduction du nombre d'espèces du sud au nord de la plaine littorale du Cameroun.

(1968) a reconnu au Cameroun deux fonds floristiques forestiers, l'un hygrophile et l'autre mésophile. Le raisonnement est simple et cohérent. « Les forêts semi-décidues renferment des éléments floristiques qui n'existent pas en forêt atlantique biafréenne ou congolaise ni dans les zones soudaniennes septentrionales. Ils ne peuvent donc provenir que d'une forêt semi-décidue préexistante ou tout au moins d'éléments floristiques particuliers que nous considérons comme localisés à l'origine dans la frange septentrionale des forêts sempervirentes dans le cas du Cameroun. Que cette frange soit actuellement en plein élargissement vers le nord sous forme de recrûs sur savane ou vers le sud à l'intérieur de la forêt sempervirente constitue un phénomène indépendant en fait du point de départ. »

La répartition actuelle des espèces camerounaises du genre *Rinorea* confirme cette division. Les *Rinorea* exclusifs de la plaine littorale sont hygrophiles, ceux de la forêt semi-caducifoliée sont mésophiles. Cette division suppose deux origines différentes pour les deux flores. Avec leur centre de diversification dans la plaine littorale, le lot ombrophile aurait, en période sèche, son refuge dans la plaine littorale humide. Le refuge du lot mésophile ne peut logiquement se situer que sur le plateau. Or sur le plateau, les galeries forestières le long des cours d'eau constituent le seul cadre offrant une humidité suffisante pour permettre la survie des *Rinorea*. Peuvent-elles contenir toutes les espèces de forêt mésophile? Une seule galerie ne contient pas tous les *Rinorea*, mais plusieurs galeries contiennent ensemble tous les *Rinorea* de la forêt semi-décidue. En parcourant quelques galeries forestières, on rencontre tous les *Rinorea* de la forêt semi-caducifoliée. Cette observation est en accord avec les vues de Meave *et al.*, (1994) qui montrent qu'au Brésil les forêts galeries hébergent un nombre d'espèces suffisant pour reconstituer la biodiversité après une période sèche.

Actuellement, ces *Rinorea* n'occupent pas les recrûs qui frangent généralement les forêts galeries. Ils se cantonnent dans les zones les plus humides et les plus âgées des galeries. Ils ne colonisent que tardivement les recrûs lorsque ceux-ci auront acquis un sous-bois suffisamment évolué, humide. Ce fait confirme la localisation d'un refuge des *Begonia* sur le plateau sud-camerounais (Sosef, 1994). Il en précise la nature. Il suggère qu'un refuge humide sur le plateau sud-camerounais ne peut pas être une tache de forêt continue. Il est probablement formé des îlots comme ceux qu'on observe aujourd'hui en zone de mosaïque forêt savane. Les galeries forestières constituent les modèles les plus probables.

Les espèces endémiques de la « Congolia » (White, 1978)

Avec trente espèces de *Rinorea*, la région du bassin du Congo (Congolia) est, après la Lower Guinea, le plus grand centre de diversification des *Rinorea* en Afrique. Parmi ces *Rinorea*, quinze, soit 14 % du total des *Rinorea* africains, ne sont connus que de cette région. Elle a en plus un groupe infragénérique propre à cette zone. Il faut signaler que cette zone inclut le massif central du Zaïre qui est sous l'isohyète 2 000 mm de pluie.

Les taxons archaïques

L'une des caractéristiques les plus distinctives des sous-centres d'endémisme est leur richesse en taxons archaïques. Elle indique l'importance et la stabilité du centre de diversification (Cain, 1944). En effet la richesse en taxons archaïques varie d'un sous-centre de diversification à un autre.

Archaïques du domaine ouest africain

L'Afrique compte dix-sept taxons archaïques. Parmi eux, quatre, soit seulement 23 % du total des archaïques, se rencontrent en Afrique de l'Ouest (Tableau 1). Trois sont des espèces ubiquistes présentes dans tous les types forestiers. On les rencontre aussi bien en forêt mésophile qu'en forêt ombrophile. Ce sont : *Rinorea angustifolia*, *R. convallarioides*, *R. lepidobotrys*. La troisième, *Rinorea breviracemosa*, est une espèce exclusive de forêt ombrophile.

Archaïques de la Lower Guinea

La Lower Guinea compte douze espèces archaïques (Tableau 2). Ce chiffre inclut les 4 archaïques déjà rencontrées en Haute Guinée puis sept taxons archaïques exclusifs de la Lower Guinea. Il inclut également une espèce commune avec la Congolia. Au total, cette zone contient à elle seule 70 % du total d'archaïques africains, dont plus de 41 % lui sont propres.

Au sein de la Lower Guinea, la répartition des *Rinorea* archaïques n'est pas uniforme. Il existe par exemple une grande différence entre le sud et le nord de ce secteur nigero-camerouno-gabonais. Le nord ne contient que quatre taxons archaïques soit seulement 33 % des archaïques de la région. Il s'agit de ceux déjà rencontrés en Afrique de l'ouest. Aucun taxon archaïque n'est exclusif du nord du secteur nigero-camerouno-gabonais (Tableau 2). Par contre, les douze *Rinorea* archaïques de la Lower Guinea sont représentés au sud de ce secteur.

L'observation des tableaux 1 et 2 révèle qu'aucun *Rinorea* archaïque n'est endémique du domaine de la forêt semi-caducifoliée. La même constatation est faite du massif forestier ouest africain. Ces tableaux montrent en plus qu'à l'exception de *Rinorea breviracemosa*, les taxons archaïques de la forêt semi-caducifoliée sont aussi ceux que l'on rencontre dans les forêts de l'Afrique de l'Ouest. À cet égard, les forêts de l'Afrique de l'Ouest seraient équivalentes des forêts semi-caducifoliées du Cameroun. Certains auteurs pensent en effet que les forêts semi-décidues seraient issues des recrûs sur savane. Elles sont par conséquent plus récentes que les forêts ombrophiles. En Afrique de l'ouest, les noyaux ombrophiles (ou bastions refuges) ont été extrêmement réduits (Aubreville, 1962) lors des dernières phases climatiques sèches. L'essentiel des forêts actuelles de l'ouest africain est donc constitué des forêts relativement jeunes, comme les forêts semi-décidues de la Lower Guinea.

Archaïques de la région du bassin du Congo ou « Congolia »

La région du bassin du Congo compte cinq taxons archaïques dont trois lui sont exclusifs (Tableau 1). *Rinorea angustifolia* est un ubiquiste présent depuis l'ouest africain. *Rinorea ebolowensis* est une archaïque dont l'aire s'étend du Cameroun au Zaïre. Les trois autres taxons archaïques de la Congolia ne sont connus que de cette région. Ce sont : *R. kimiloënsis*, *R. beniensis*, et *Rinorea* sp6.

L'Afrique de l'Ouest apparaît comme une région extrêmement pauvre en *Rinorea*, en particulier en taxons archaïques.

Discussion et conclusion

Chez les *Rinorea*, la majorité des espèces se concentre dans une étroite bande littorale humide. La zone intérieure pourtant plus large n'héberge qu'un petit nombre d'espèces (Figure 9). Le même type de distribution a été

Phytochoria	Afrique Occidentale (Upper Guinea)						Afrique centrale (Lower)			Congolia	A.E.	
	Guinée	Sierra Leone	Libéria	Côte d'Ivoire	Ghana	Togo Bénin	Nigéria	Cameroun	Gabon			
<i>R. angustifolia</i>	++	++	++	++	++	-	++	++	++	++	++	++
<i>R. convallarioides</i>	-	++	++	++	++	-	+	++	+	+	+	++
<i>R. breviracemosa</i>	-	++	++	++	++	-	++	++	+	+	+	-
<i>R. lepidobotrys</i>	-	++	-	-	-	-	-	++	+	+	+	-
<i>R. ebolowensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	++	+	+	++	-
<i>R. microglossa</i>	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-
<i>R. albidiflora</i>	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-
<i>R. caudata</i>	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-
<i>Rinorea</i> sp. 3	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-
<i>Rinorea</i> sp. 4	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-
<i>R. uniflora</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-
<i>Rinorea</i> sp. 5	-	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-
<i>Rinorea</i> sp. 6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-
<i>R. beniensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	++
<i>R. kimiloënsis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	-
<i>R. kassneri</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++
<i>R. elliptica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++

Tableau 1 Répartition des 17 taxons archaïques en Afrique : *Rinorea* sp. 3 = Thomas D. 9562 ; *Rinorea* sp. 4 = Nkongmeneck 413 ; *Rinorea* sp. 5 = Van Neck 133 ; *Rinorea* sp. 6 = de Foresta 1217.

Habitat	Domaine de forêt dense humide semi-caducifoliée	Domaine de forêt dense humide toujours verte	
Zone		Nord Littoral	Sud-littoral
<i>R. angustifolia</i>	+	+	+
<i>R. lepidobotrys</i>	+	+	+
<i>R. convallarioides</i>	+	+	+
<i>R. breviracemosa</i>		+	+
<i>R. ebolowensis</i>		-	+
<i>R. microglossa</i>		-	+
<i>R. albidiflora</i>		-	+
<i>R. uniflora</i>		-	+
<i>R. caudata</i>		-	+
<i>Rinorea</i> sp.3		-	+
<i>Rinorea</i> sp.4		-	+
<i>Rinorea</i> sp.5		-	+

Tableau 2 Répartition des archaïques dans le secteur Nigeria-Cameroun-Gabon.

observé pour les *Diospyros* par White (1978), pour les *Baphia* par Soladoye (1985). L'abondance des *Rinorea* dans le secteur nigero-camerouno-gabonais de la Lower Guinea (White 1978), confirme l'originalité de cette zone biogéographique. Suivant l'expression de Soladoye (1985) on peut dire que « *the region is perhaps the centre of distribution or diversity of the genus* ». Le secteur apparaît en effet comme le plus important sous-centre de diversification des *Rinorea* en Afrique (et aussi dans le monde). Ici tous les groupes infragénériques africains sont représentés.

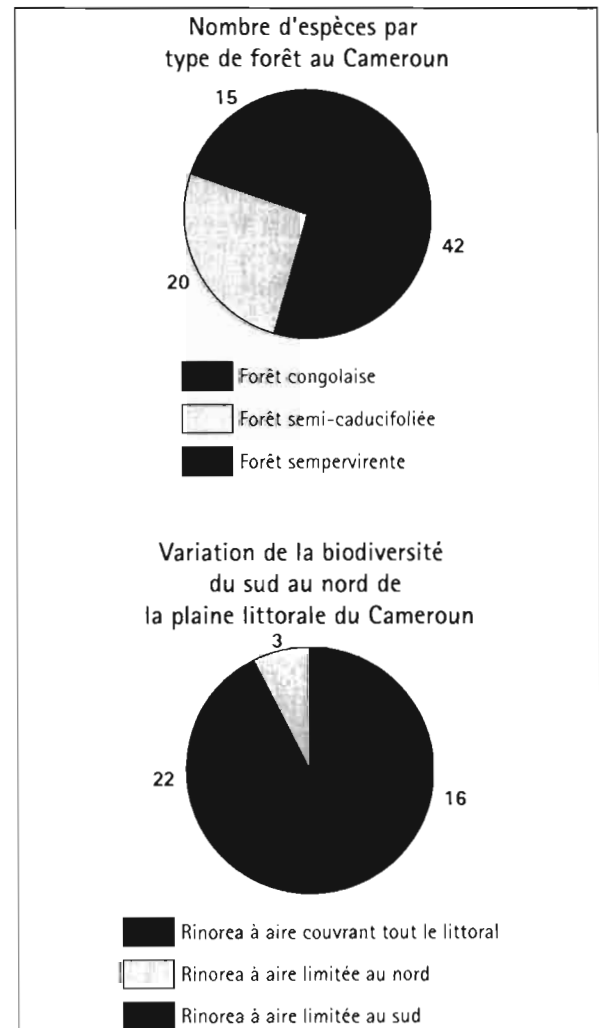
Comme les Aracées africaines (Blanc, 1996) les *Rinorea* africains en général et ceux de la Basse Guinée en particulier ont développé des structures morphologiques non connues des autres centres de diversification. Parmi les plus caractéristiques, on peut citer :

- ▷ les inflorescences corymbiformes (*Rinorea oblongifolia*, *R. ledermannii*, *R. zenkeri*, *R. soyauxii*) corrélées avec un tube staminal très profond ;
- ▷ la fleur solitaire (*Rinorea uniflora* du Gabon et d'Angola). Ces particularités s'interprètent comme preuve d'une origine ancienne et d'une longue évolution dans cette zone. La zone a été plus stable que les autres. Toutes ces particularités, jointes à la biodiversité maximale des *Rinorea* au sud du secteur nigero-camerouno-gabonais de la Lower Guinea confirment le caractère de véritable musée vivant de ce dernier.

Le faible taux d'endémisme en Afrique de l'ouest n'est pas surprenant puisque cette zone est bien reconnue comme relativement pauvre par rapport à la région guinéenne basse et à la région Congo-Zaïroise. (Aubreville, 1949; White, 1962; Richards, 1963; Brenan, 1965, 1978; Hamilton, 1976; Grey-Wilson, 1980). Cette pauvreté de la flore de Haute-Guinée a été attribuée à la relative uniformité physiographique de cette région qui n'offre pas opportunité de migration et de survie durant les périodes arides du Plio-Quaternaire comme le Pléistocène (Maley, 1987).

Pour expliquer la grande richesse du Sud Nigéria, Sud Cameroun, Gabon et Congo, il faut se référer à l'histoire climatique de la zone équatoriale où se sont développées les formations forestières tropicales. En effet les études effectuées sur l'histoire climatique de ces régions (voir entre autres Maley, 1987) ont montré que cette région n'a pas été à l'abri des changements climatiques

globaux et qu'en particulier durant les périodes de refroidissement du Plio-Quaternaire, et en dernier lieu entre 20 000 et 15 000 ans BP, le climat de la zone équatoriale africaine s'est considérablement aridifié, entraînant une large fragmentation du bloc forestier. Toutefois certaines régions limitées dans des secteurs encore actuellement les plus humides ont conservé un climat suffisamment humide et chaud qui a permis la persistance des formations forestières de plaine. Ces régions ont été appelées des refuges par les biogéographes car elles ont permis de conserver la grande



diversité biologique (flore et faune) actuellement recensée dans les divers biotopes forestiers. Les grandes différences taxinomiques constatées entre la Haute et la Basse-Guinée sont dues surtout au fait que durant les phases arides successives du Plio-Quaternaire la forêt aurait presque complètement disparu entre l'est du Nigeria et l'ensemble Ghana-Côte d'Ivoire-Liberia.

Les espèces du genre *Rinorea* apparaissent donc comme des bio-indicateurs des types forestiers longtemps méconnus des biogéographes. D'un type forestier à un autre, des taches à composition floristique variable se relaient. La grande variation spatiale de la diversité spécifique observée chez les *Rinorea* permet de retrouver les contours de tous les types forestiers délimités par d'autres méthodes. La distribution actuelle des taxons du genre *Rinorea* peut donc fournir des informations supplémentaires pour localiser les grandes zones d'endémisme assimilées aux refuges. En confirmant les thèses de Aubreville (1962), Guillaumet (1967), Amiet (1987), Sosef (1994), Maley (1987, 1996), la distribution actuelle des *Rinorea* éclaire d'un jour nouveau l'histoire encore peu connue de la forêt dense équatoriale.

Références

- Aubreville, A. 1940. *Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale*. Société Édition Géographique Maritime et Coloniale, Paris, 99 p.
- . 1962. Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia*, 2, 16-84.
- Brenan, J. P. M. 1978. Some aspects of the phytogeography of tropical Africa. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 65, 437-478.
- Blanc, P. 1996. Disjonctions et singularités dans les flores hygrophiles de sous-bois en Afrique. Dans : J. L. Guillaumet, M. Belin et H. Puig (dir. publ.), *Phytogéographie tropicale, Réalités et Perspectives*. Séminaires et colloques ORSTOM, Paris, p. 25-38.
- Cain, S. A. 1944. *Foundation of plants geography*, Harper, New York, 556 p.
- Guillaumet, J. L. 1967. *Recherches sur la végétation et la flore du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire)*. Mémoire ORSTOM, 20, 247 p.
- 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. *Palaeoecology of Africa*, 9, 63-97.
- Hekking, W. H. A. 1988. *Flora neotropica, Monograph 46, Violaceae, Part I. Rinorea and Rinoreocarpus*. The New York Garden, New York.
- Jacobs M. et Moore D.M. 1971. *Rinorea*. *Flora Malesiana*, série I 7(1); 179-192.
- Letouzey, R. 1968. *Étude phytogéographique du Cameroun*. *Encyclopédie Biologique* 49. Paul Lechevalier, Paris, 511 p.
- Letouzey, R. 1985. *Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1/500 000*. Institut de la carte internationale de la végétation/Institut de la recherche agronomique, Toulouse/Yaoundé.
- Maley, J. 1987. Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent : nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecology of Africa*, 18, 307-334.
- Maley, J. ; Caballé G. ; Sita, P. 1990. Étude d'un peuplement résiduel à basse altitude de *Podocarpus latifolius* sur le flanc congolais du massif du Chaillu. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. Étude de la pluie pollinique actuelle. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. Didactiques, ORSTOM, Paris, p. 336-352.
- Maley, J. 1996. The African rain forest-main characteristics of change in vegetation and climate from Upper Cretaceous to Quaternary. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, B, 104, 31-73.
- Meave, J. ; Kellman, M. 1994. Maintenance of rain forest diversity in riparian forest of tropical savannas : implications for species conservation during pleistocene drought. *Journal of Biogeography*, 21, 121-135.
- Schnell, R. 1976. Introduction à la végétation de l'Afrique tropicale. *La flore et la végétation de l'Afrique tropicale*, 3, 1^{re} partie. Gauthier-Villars, Paris, 459 p.
- Soladoye, M. O. 1985. A revision of *Baphia* (*Leguminosae-Papilionoideae*). *New Bulletin*, 40, 2, 291-386.
- Sosef, M. S. M. 1994. Refuge begonias : taxonomy, phylogeny and historical biogeography of *Begonia* sect. *Loasibegonia* and sect. *Scutobegonia* in relation to glacial rain forest refuges in Africa. (Studies in Begoniaceae V). *Belmontia, Miscellaneous publications in Botany, New Series* 26, 306 p.
- Taton, A. 1969. Flore du Congo, du Rwanda et Burundi, Spermatophytes Violaceae. *Jard. Bot. Nat. Belg.*, 78 p.
- Van Rompaey, R. S. A. R. Megatransect LIBCI (400 km) : Modélisation en continu du gradient floristique arborescent dans les forêts de plaine du S.E. Libéria et S.W. Côte d'Ivoire. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. Ce volume.
- White, F. 1962. Geographic variation and speciation in Africa with particular reference to Diospyros. *Systematics Association Publication*, 4, Taxonomy and Geography, p. 71-103.
- . 1978. The taxonomy, ecology and chronology of African Ebenaceae. I The Guineo-Congolian species. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.*, 48, 245-358.

3

Formation et évolution des recrûs sur savanes

GASTON ACHOUNDONG, JOSEPH YOUTA HAPPI, BERNARD GUILLET, JACQUES BONVALLOT, VÉRONIQUE KAMGANG BEYALA

Introduction

En Afrique la région guinéo-congolaise est essentiellement occupée par des forêts denses humides. Les forêts ombrophiles, les plus rapprochées des côtes, sont auréolées par des forêts semi-caducifoliées. Les forêts semi-caducifoliées sont à leur tour bordées par des savanes dites savanes guinéennes, encore appelées savanes périforestières (Figure 1). Les savanes guinéennes ou périforestières sont caractérisées par la présence d'îlots de forêts semi-caducifoliées entourés de savanes. Actuellement la forêt semi-caducifoliée transgresse les savanes guinéennes. Cette transgression s'observe en Côte d'Ivoire (Miège, 1966 ; Dugerdil, 1970 ; Guillaumet et Adjanohoun, 1971 ; Spichiger, 1975), au Ghana

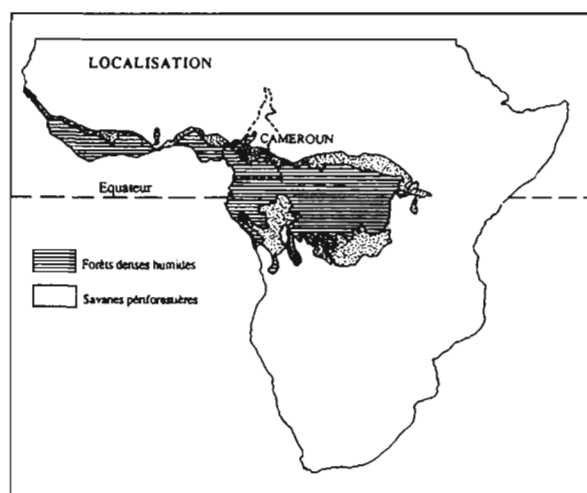


Figure 1 Localisation des forêts humides et savanes périforestières en Afrique.

(Swaine *et al.*, 1976) ; au Nigeria (Keay, 1959b), au Cameroun (Letouzey, 1968, 1985), en Centrafrique (Sillans, 1958 ; Boulvert, 1990), en Ouganda (Eggeling, 1947), au Zaïre (Lebrun, 1936), au Congo (Schwartz *et al.*, 1990 ; De Foresta, 1990).

Les savanes guinéennes sont actuellement sous un climat humide, reconnu comme étant favorable à la forêt. Ces savanes qui sont donc anormalement localisées du point de vue écologique, sont-elles le résultat de la destruction par l'homme ou le témoin d'une période climatique passée plus aride que l'actuelle ? Le problème a déjà fait couler beaucoup d'encre, et il se dégage depuis une vingtaine d'années un consensus favorable à une origine paléoclimatique (De Foresta, 1990). En effet, à la suite d'Aubreville (1962), les chercheurs admettent à présent que cette transgression est une adaptation de la végétation aux modifications climatiques. Certaines savanes ne sont plus en équilibre avec le climat actuel et elles tendent à retrouver cet équilibre par la voie de la reforestation (Letouzey, 1968).

L'une des orientations du programme ECOFIT est de pouvoir dater et évaluer l'ampleur des changements qui ont marqué les écosystèmes forestiers tropicaux. Dans le cas précis de la transgression, évaluer la vitesse de l'envahissement des savanes par les forêts ne peut être possible que si le mécanisme de la progression est bien connu.

Exécutés pour la plupart en lisière, certains travaux botaniques visant surtout à mettre cette progression en évidence la présentent comme une très lente avancée de la forêt sur les savanes (Spichiger, 1975b ; Swaine *et al.*, 1976 ; Puyravaud *et al.*, 1994). Le rythme de progression

ainsi mis en évidence n'est pas compatible avec les vastes espaces conquis par la forêt en périodes relativement courtes. Letouzey (1968) observe au Cameroun des embroussailllements si rapides qu'ils apparaissent sur deux jeux de photographies aériennes prises à trois ans d'intervalle. Les divers modes de cet envahissement rapide ont été récemment résumés par Youta Happi (1996) : densification du couvert ligneux des savanes, essaimage des taches de forêt en savane, envahissement de surfaces importantes par la forêt, disparition totale des taches de savanes incluses.

La présente étude vise à valider par des critères botaniques ces observations de photographie aérienne en montrant qu'actuellement la forêt de Kandara se compose de recrûs à divers stades d'évolution.

Sites d'étude et méthodes

Un site est sélectionné dans les savanes guinéennes du Cameroun (savanes périforestières). Au Cameroun ces savanes s'étendent de 4° à 6° N sur une bande de près de 150 km de largeur sur 550 km de longueur (Figure 2). C'est une zone de mosaïques forêts-savanes qui marque la transition entre la forêt dense semi-caducifoliée et les savanes soudaniennes. Son aire recouvre une zone de climat subéquatorial marquant elle aussi une transition

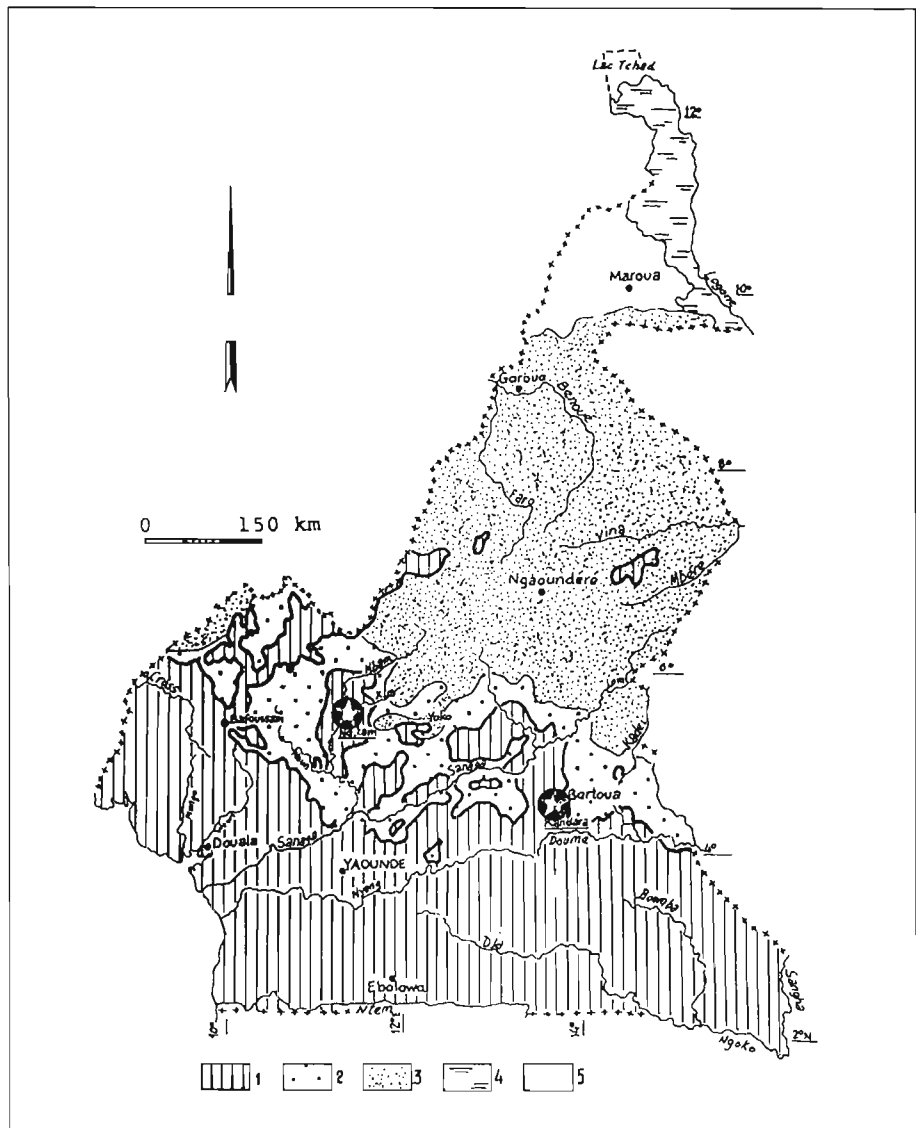
entre un climat équatorial forestier à quatre saisons et un climat tropical soudanien à deux saisons. Le total pluviométrique varie entre 1350 et 1500 mm. Kandara, le site d'étude sélectionné est situé au Sud de Bertoua (Figure 2). Il se localise entre l'interfluve de la rivière Soukato et la rivière Djo. L'altitude maximale est de 640 m. Les pentes sont douces excepté aux abords des rivières. La végétation est constituée d'une savane incluse dans une forêt semi-caducifoliée (Figure 3).

L'un de nous (B. V. Kamgang) a ouvert à Kandara onze layons parallèles espacés les uns des autres par des intervalles réguliers de 200 m. Les layons partent de la rivière Soukato et se terminent à la rivière Djo. Plusieurs visites des onze layons nous ont permis de constater que la savane de Kandara est auréolée par trois bandes concentriques de formations végétales différentes par leur physionomie et leur composition floristique. De la savane à la rivière, on traverse successivement une lisière à *Margarifaria discoidea*, puis une forêt à *Albizia* et enfin une forêt à *Rinorea*. Les trois bandes sont plus nettement représentées le long des layons 5 et 7 (Figure 3). Nous avons choisi leur partie sud pour une étude plus détaillée.

Par sa taille plus basse et sa flore ligneuse pauvre, la lisière apparaît visiblement différente des deux autres

Figure 2 Principales unités phytogéographiques du Cameroun et localisation de Kandara.

- (1) Forêt sempervirente et semi-décidue ;
- (2) Savane périforestière et incluse ;
- (3) Savane arborée soudano-guinéenne ;
- (4) Prairie inondable ;
- (5) Steppe à épineux.



formations. Mais, pour illustrer les différences physiologiques et floristiques qui nous permettent de montrer la juxtaposition de deux forêts, la forêt à *Albizia* et la forêt à *Rinorea*, nous avons besoin de critères plus objectifs. Pour cela, nous avons effectué des relevés dans chacun des deux faciès, sur une surface totale de 15 000 m². Dans cette surface tous les arbres de plus de 10 cm de circonférence ont été déterminés et leur circonférence relevée au niveau de la poitrine. Pour chaque espèce recensée, les indices suivants sont calculés : densité relative, surface terrière relative, IVI (Importance Value Index) (Curtis et McIntosh, 1951) ou sa forme réduite IVIr (Importance Value Index réduit) (Pellissier, 1995).

Pour illustrer la variation de la surface terrière de la lisière à la forêt âgée, nous avons, le long des layons 5 et 7, délimité des parcelles rectangulaires contiguës de 30 m × 10 m disposées comme suit : 30 m le long du layon et 10 m perpendiculairement au layon. À l'intérieur de chaque parcelle ainsi délimitée, tous les arbres de plus de 10 cm de circonférences ont été déterminés et leur circonférence relevée au niveau de la poitrine.

La surface terrière de chaque espèce est calculée. À partir de cette dernière, on établit la surface terrière totale de la parcelle en faisant la somme des surfaces terrières de toutes les espèces recensées dans la parcelle.

Les indices utilisés sont au nombre de six :

1. *Densité relative* : La densité relative de l'espèce A dans une parcelle donnée est égale au rapport entre nombre d'individus de l'espèce A de la parcelle et le nombre total d'individus de toutes les espèces recensées dans la parcelle, multiplié par 100.

$$Dr A = \frac{\text{Nombre d'individus de l'espèce A} \times 100}{\text{Nombre total des individus de toutes les espèces}}$$

2. *La surface terrière relative* : la surface terrière relative de l'espèce A est le rapport entre la surface terrière de tous les individus de l'espèce A, et la somme des surfaces terrières des toutes les espèces de la surface inventoriée multipliée par 100.

$$Str A = \frac{\text{Surface terrière de l'espèce A} \times 100}{\text{Somme des surfaces terrières de toutes les espèces}}$$

3. *IVI : Importance Value Index* = densité relative + surface terrière relative + fréquence relative

$$IVI = Dr A + St A + Fr A$$

4. *IVIr : Importance Value Index réduit* = densité relative + surface terrière relative

$$IVIr A = Dr A + Str A$$

5. *L.D : Leading dominant* = espèces ayant la plus grande valeur de l'IVIr.

6. *Indice de la richesse spécifique I/E* : l'indice de la richesse spécifique est égal au rapport du nombre d'individus I par le nombre d'espèces E.

$$I/E = \frac{\text{Nombre d'individus}}{\text{Nombre d'espèces}}$$

Évidence d'un embroussaillage rapide

Quatre formations végétales juxtaposées

Un transect de la savane à la rivière traverse quatre formations végétales à divers stades de développement. Ces stades d'évolution témoignent des changements récents, marquant les transformations de la savane en forêt

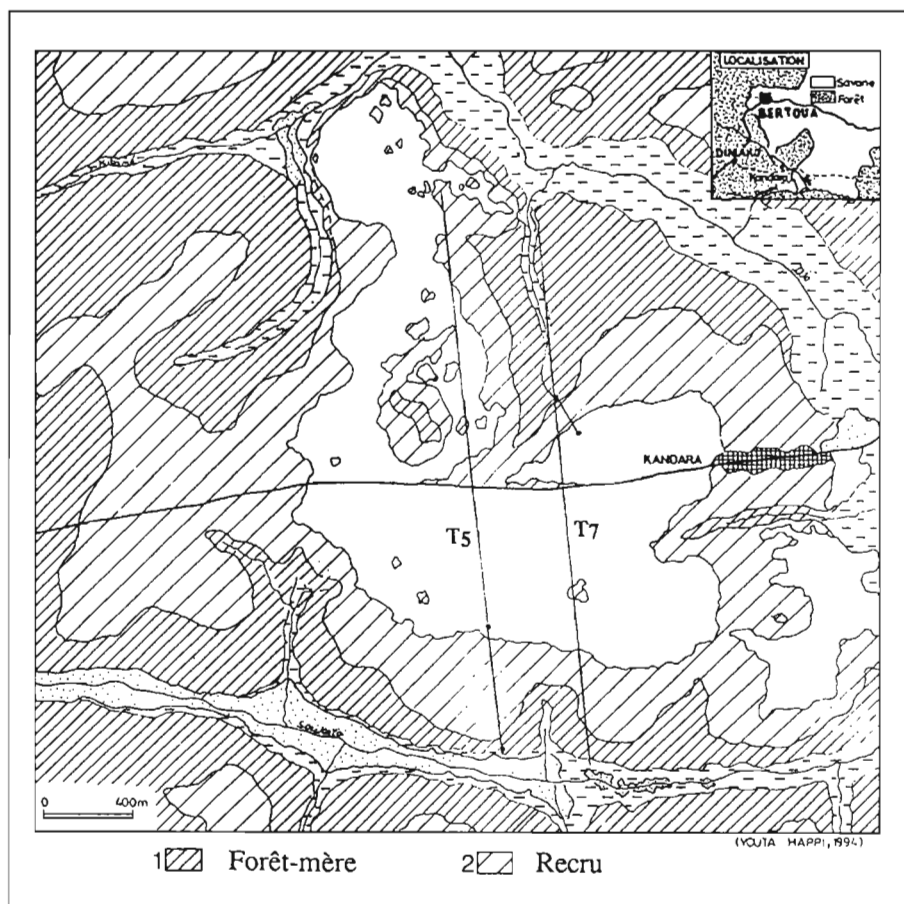


Figure 3 Kandara : principales unités de végétation et localisation des transects T₅ et T₇.

mature. On rencontre successivement : la savane à *Imperata cylindrica*, la lisière à *Margaritaria discoidea*, la forêt à *Albizia*, la forêt à *Rinorea*.

La savane à *Imperata cylindrica*

La savane à *Imperata cylindrica* est caractérisée par la présence d'espèces suffrutescentes émergeant du tapis graminéen. Elles appartiennent aux genres suivants : *Abrus*, *Borrelia*, *Crotalaria*, *Desmodium*, *Dissotis*, *Lippia*, *Triumpheta*. Cette savane est riche en *Albizia* spp (trois espèces). Les autres arbustes relativement bien représentés sont *Markhamia lutea*, *Fernandoa adolfi-friderici* et *Voacanga africana*. Ces arbustes parsèment plus fréquemment les sommets des termitières. *Dichrostachys cinera* est localement abondant, formant des taches importantes. Les arbustes typiques de savane sont peu nombreux. Ils sont représentés par des rares pieds chétifs de *Bridelia ferruginea* et *Annona senegalensis*. Cette rareté des arbustes de savane est une propriété bien connue des savanes incluses (Hopking, 1983). Séparées des espèces soudaniennes les savanes incluses s'appauvrissent progressivement en taxons de savane. La savane de Kandara est une formation rélictuelle ; c'est un lambeau de la grande savane périforestière séparé de cette dernière par la reforestation dont la vitesse diffère suivant les différentes directions.

La lisière à *Margaritaria discoidea*

À la limite forêt-savane, Spichiger (1975) distingue la lisière *sensu stricto* et la lisière *sensu lato*. La lisière *sensu stricto* est représentée par l'arrêt de la dominance des graminées et leur remplacement par des herbacées. C'est une ligne car cette lisière est très nettement tranchée. (Le passage brutal du tapis graminéen à un fourré non graminéen traduit l'opposition entre plantes de lumière et plantes d'ombre. Peu de plantes de savane supportent les stations ombragées). Les herbacées forment toujours des fourrés. Ceux-ci recouvrent les plantules des espèces forestières. Lorsque les plantules poussent et surciment les fourrés, on obtient des buissons. Fourrés et buissons constituent un bouclier, un pare-feu efficace, protégeant les plantules forestières ainsi que les fûts des premiers arbres de la forêt, qui demeurent en retrait. À Kandara, ces fourrés sont constitués de *Chromolaena odorata*, *Aframomum latifolium*, ou *Pteridium aquilinum*. Ces herbacées sont enlacées de nombreuses lianes appartenant pour la plupart au genre *Dioscorea*. Les herbacées non graminéennes marquent le début de la lisière *sensu lato*. C'est la région où coexistent généralement les essences sèches (À Kandara, la lisière *sensu lato* ne comporte que des espèces ligneuses de forêt puisque les

espèces de savane ont presque totalement disparu de la savane incluse) et les essences humides. Sa largeur est variable suivant le type de contact. Des herbacées, on passe insensiblement à une végétation ligneuse. *Margaritaria discoidea*, *Antidesma venosum* sont les arbustes les plus abondants de la lisière à Kandara. Les espèces compagnes les plus fréquentes sont *Psychotria* sp., *Cephaelis peduncularis*, *Funtumia elastica*, *Allophylus africana*, *Voacanga africana*, *Bridelia micrantha*. On note ici l'absence totale de certaines essences pourtant très fidèles des lisières. C'est le cas de : *Lannea nigritana*, *Harrisonia* sp., *Hymenocardia ulmoides*.

Du côté de la forêt, les essences de lisière sont progressivement remplacées par des arbres à croissance rapide comme *Albizia*, *Cordia platythyrsa*, *Rauvolfia macrophylla*. Du côté de la savane la lisière *sensu stricto* grignote la savane. Ce type de progression a été particulièrement bien étudié par Spichiger (1975) et par Puyravaud (1994). Il assure une avancée très lente de quelques m/siècle (Hopking, 1983). Cette progression reste cependant très efficace à cause du nombre élevé des lisières. En 25 ans elle assure une augmentation de 25 % du recouvrement ligneux de la Réserve de Lamto (Gauthier, 1990). Dans certains cas cette progression peut s'accélérer et gagner 60 à 110 m par siècle (Schwartz *et al.*, 1996).

La forêt à *Albizia*

Physionomie : Derrière la lisière *sensu lato*, la forêt présente un secteur très riche en *Albizia adianthifolia*, espèce qui domine nettement la strate supérieure. Cette richesse en *Albizia* est restreinte à une bande de près de 450 m de profondeur et se raréfie près des rivières. La richesse en *Albizia* constitue l'élément floristique et physiologique le plus apparent permettant de distinguer ce faciès de la forêt à *Rinorea*. Outre cet indice floristique la structure de la forêt présente des signes de jeunesse manifeste : voûte émaillée de nombreuses trouées, prédominance des cimes plates, présence de nombreuses tiges moyennes, avec rareté de très gros arbres (Tableau 1), lianes abondantes. Ces caractéristiques structurales sont typiques d'une forêt immature (De Foresta, 1991). Un autre élément très caractéristique de la physionomie de la forêt à *Albizia*, est l'abondance dans cette zone des termitières effondrées mais dont les traces sont nettement visibles. Autour de ces termitières se retrouvent avec une répétition et une constance remarquables les plus grosses tiges observées dans cette zone.

La composition floristique de la forêt à *Albizia*

Dans 15 000 m² nous avons recensé 1 519 tiges réparties en 89 espèces. L'indice de la richesse spécifique I/E est ici

Classes des circonférences en cm	Forêt à <i>Albizia</i>		Forêt à <i>Rinorea</i>	
	Densité tiges/ha	Densité relative %	Densité tiges/ha	Densité relative %
>300	10	2.6	25	5.6
200-299	14	3.7	25	5.6
100-199	74	19.3	107	23.7
50-99	286	74.4	293	65.1
	384		450	

Tableau 1 Densités des arbres de plus de 300 cm de circonférence.

égale à 17. Cette valeur relativement élevée signifie que chaque espèce est représentée par un grand nombre de tiges. On sait que dans les communautés végétales, cet indice croît lorsque la diversification diminue, et décroît lorsque la diversification augmente (Achoundong, 1996). La même variation s'observe chez les populations d'oiseaux. Baillon (1996) fait remarquer en effet que lorsque l'avifaune augmente qualitativement, le nombre d'individus par espèce diminue.

La structure floristique est analysée à l'aide de l'indice IVIr. D'après cet indice les espèces dominantes sont : *Albizia adianthifolia*, *Funtumia elastica*, *Canthium* sp., *Tabernaemontana crassa*.

Albizia adianthifolia est le leading dominant dans ce recrû. Avec plus de 35 %, il réalise une très forte proportion de la surface terrière mais ne constitue qu'une très faible part des effectifs (Figure 4). La grande valeur de son IVIr est le fait de la grande taille de ces représentants. Les plus gros arbres du recrû appartiennent à cette espèce.

Funtumia elastica montre un comportement similaire : effectif faible, recouvrement plus important. Seulement ses représentants n'atteignent pas les grandes dimensions des *Albizia*. Le plus gros pied de *Funtumia elastica* dans le recrû de Kandara a un diamètre de 47 cm.

Canthium sp. est après *Albizia adianthifolia* et *Funtumia elastica*, l'espèce qui montre le plus grand IVIr en recrû. Contrairement à ces deux espèces, *Canthium* sp. réalise une grande proportion des effectifs, mais ne forme qu'une faible part de la surface terrière (Figure 4). C'est un arbre abondant, qui forme surtout des tiges moyennes. D'autres petits arbres représentés par un grand nombre de tiges ne réalisant qu'une faible surface terrière sont : *Tabernaemontana crassa*, *Sterculia rhinopetala*, *Myrianthus arboreus* (Figure 4).

Parmi ces dominantes il y a des pionniers ayant participé les premiers à la constitution du couvert forestier qui a remplacé la savane. Germant dans des conditions

de lumière forte et doués d'une grande capacité de croissance, ces arbres ne peuvent pourtant pas assurer la stabilité du couvert qu'ils ont formé car ils ont une durée de vie brève. C'est le cas de *Albizia adianthifolia*, *Canthium* sp., *Markhamia lutea*, *Myrianthus arboreus*, *Chaetacme aristata*. Certaines sont des espèces qui ne régénèrent plus dans les conditions actuelles de sous-bois du recrû. C'est le cas de *Chaetacme aristata*, de *Canthium* sp. et dans une moindre mesure de *Markhamia lutea*. Les deux premières n'existent ni en savane ni en forêt dense âgée. Le graphe des variations des effectifs par classes des circonférences est en forme de cloche ou une allure très proche. Cette forme est typique des espèces qui ne régénèrent pas en sous-bois (Figure 5). *Chaetacme aristata* et *Canthium* sp. peuvent être considérées comme espèces indicatrices de recrû.

Le deuxième groupe des dominants en recrû est constitué des espèces forestières nées dans les tous premiers stades de recrû. Ils vivront longtemps en recrû et seront les compagnes des espèces d'avenir. C'est le cas de *Cordia platythyrsa*, *Rauvolfia macrophylla*, *Keayodendron bridelioides*, *Trilepisium madagascariense*. Comme *Albizia adianthifolia*, ils doivent leur important IVIr surtout à la taille de leurs représentants. Leurs énormes branches horizontales cassent, créant des grands chablis. Ces chablis, moteurs essentiels de la sylvigénèse, permettent la mise en place des dominants du troisième groupe.

Le troisième groupe des dominants est constitué des espèces forestières qui actuellement sont en transit dans les strates inférieures et germent abondamment en sous-bois. Tous sont pour la plupart représentés par des sujets de petite taille (circonférence > 100 cm). Ce sont les arbres d'avenir qui dans les forêts semi-caducifoliées matures sont des grands arbres. Ce sont *Funtumia elastica*, *Sterculia rhinopetala*, divers *Celtis*, *Sterculia tragacantha*. Pour *Funtumia elastica* et *Sterculia rhinopetala*, la courbe représentant les variations des effectifs par

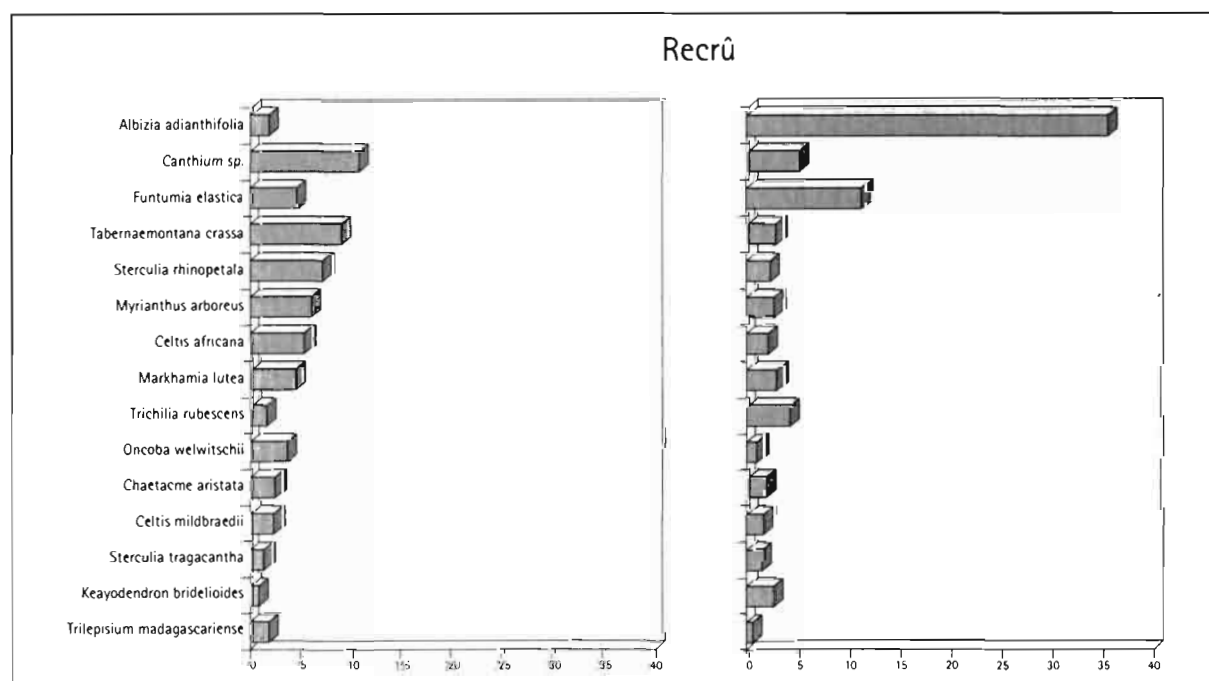


Figure 4 Densité relative et surface terrière des quinze espèces les plus représentatives de la forêt à *Albizia adianthifolia*.

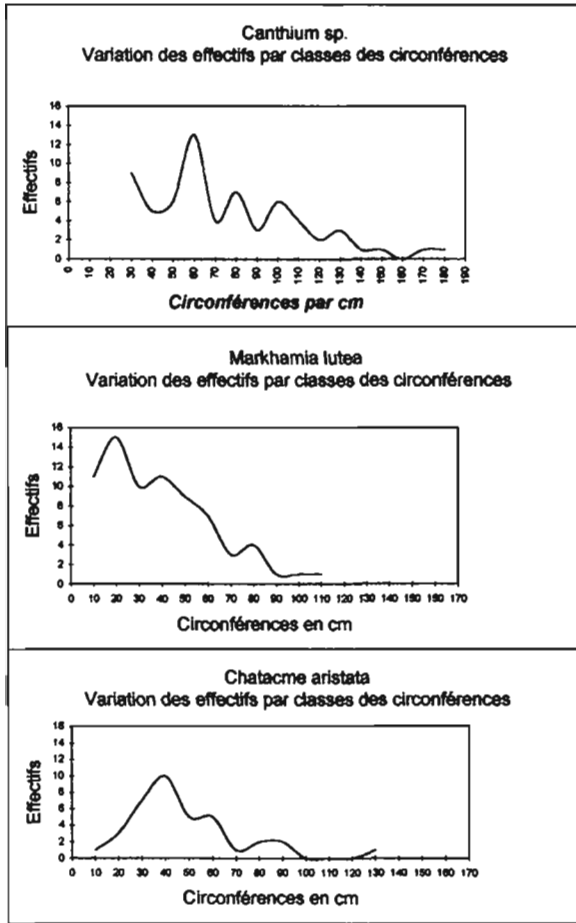


Figure 5 Courbes des variations des effectifs par classes de circonférences chez les espèces typiques de recrû.

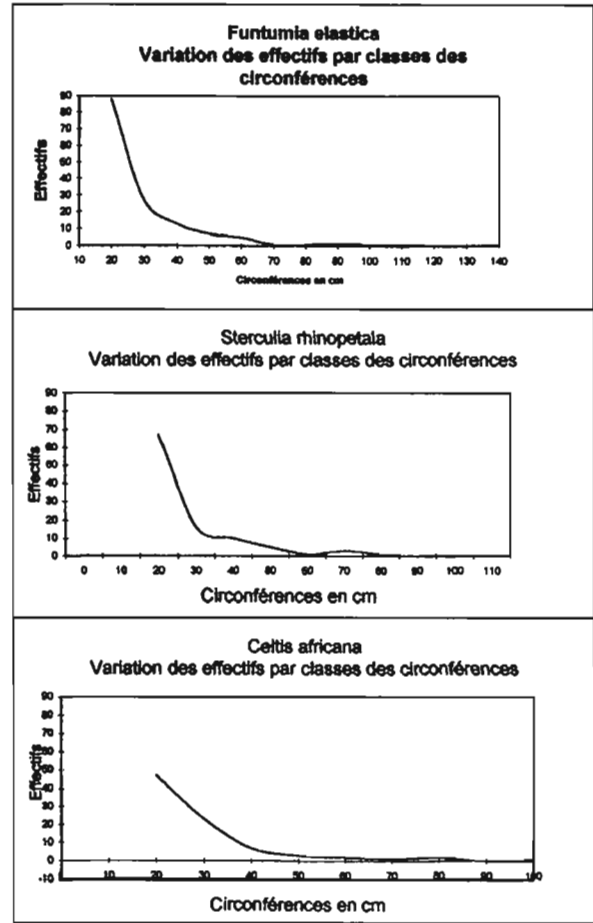


Figure 6 Courbes des variations des effectifs par classes de circonférences chez les espèces d'avenir en recrû.

classe de circonférence descend progressivement vers la droite, ce qui indique pour ces espèces une bonne régénération en sous-bois (Figure 6)

Le quatrième groupe des dominants comporte des espèces pionnières de sous-bois qui à la différence de leur homologue de la voûte vont se maintenir et régénérer en sous-bois de forêt mature. C'est le cas de *Tabernaemontana crassa*, *Trichilia wehvietschii*, *Oncoba wehvietschii*, *Voacanga penduliflora* et divers *Dicranolepis*. *Myriathus arboreus* ne subsiste en forêt mature que dans les chablis. Ainsi, la forêt à *Albizia* évoluera progressivement vers une forêt à Sterculiacées et Ulmacées, terme ultime de l'évolution des recrûs sur savanes.

La forêt à *Rinorea*

Physionomie

La forêt à *Rinorea* borde une forêt de physionomie et composition floristique différentes de la forêt à *Albizia*. Contrairement à la forêt à *Albizia*, elle renferme une large proportion de grands arbres (Tableau 1). La hauteur de la strate supérieure relativement plus élevée peut être comprise entre 35-50 m. Les espèces y sont relativement plus diversifiées. Par conséquent aucune espèce ne domine nettement. Les formes des cimes sont plus variées qu'en recrû. Aucun type de cime ne domine nettement, bien que les cimes en boule, triangulaires ou en trapèze soient relativement bien représentées (*Triplochiton scleroxylon*, *Amphimas pterocarpoides*, *Erythrophloeum suaveolens*, *Milicia excelsa* etc.). On y

recense 450 tiges de diamètre supérieur à 50 cm soit une densité de 300 tiges à l'ha pour cette tranche de diamètre. L'arbre le plus gros atteint une circonférence de 633 cm. Pour la même tranche de diamètre, on compte dans la forêt à *Albizia* 384 arbres, soit une densité de 256 tiges à l'ha. Le record de circonférence est atteint par un arbre de 465 cm de circonférence.

Composition floristique de la forêt à *Rinorea*

Dans 15 000 m² nous avons recensé 991 tiges réparties en 91 espèces. L'indice de la richesse spécifique I/E est de 10,8. Cette valeur est inférieure à celle qui a été notée dans la forêt à *Albizia*. Cette valeur plus basse qu'en recrû signifie qu'en forêt à *Rinorea*, chaque espèce est représentée par un nombre plus petit d'individus. Par rapport à la forêt à *Albizia*, la forêt à *Rinorea* a une biodiversité plus grande.

Les espèces dominantes sont : *Rinorea dentata*, *Triplochiton scleroxylon*, *Piptadeniastrum africanum*, *Tabernaemontana crassa*, *Rinorea batesii*. Quatre espèces sont très abondantes mais ne forment qu'une faible proportion de la surface terrière. Ce sont *Rinorea dentata*, *Tabernaemontana crassa*, *Rinorea oblongifolia*, *Rinorea batesii* (Figure 7). *Triplochiton scleroxylon*, *Piptadeniastrum africanum* sont au contraire deux espèces peu abondantes mais représentées par des gros sujets, ce qui explique leur grand IVI_r (Figure 7).

Comme en recrû, les dominants en forêt mature se répartissent en plusieurs groupes. Le premier groupe ras-

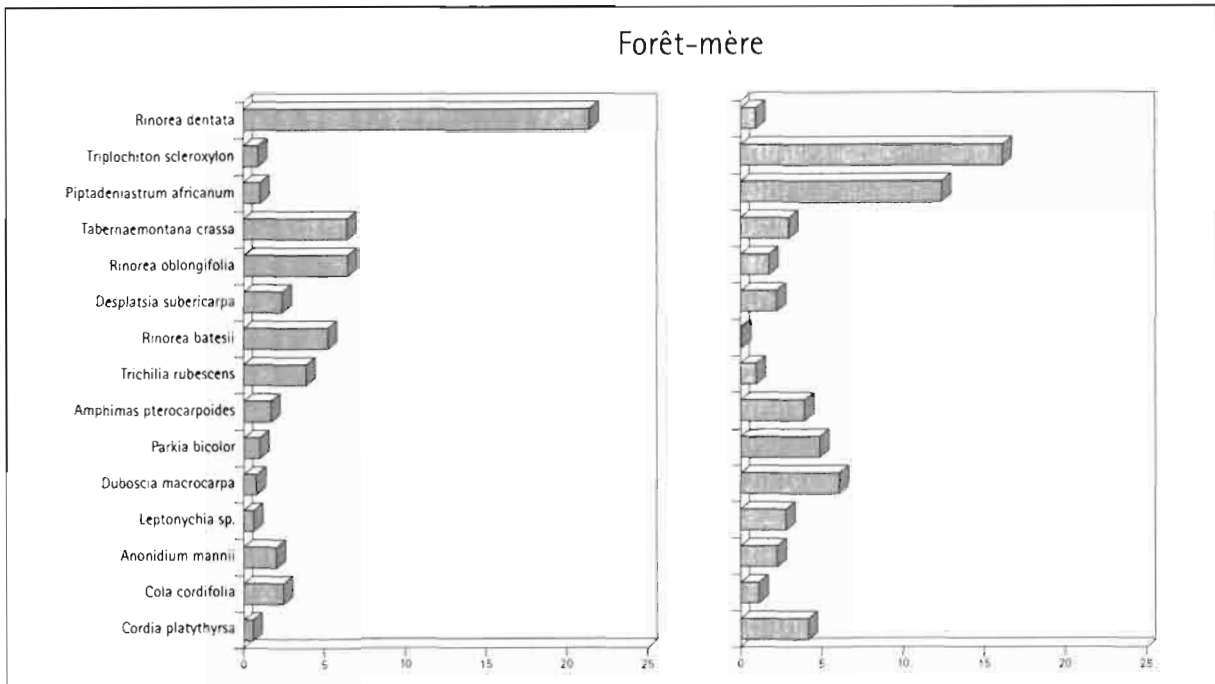


Figure 7 Densité relative et surface terrière des quinze espèces les plus représentatives de la forêt à *Rinorea*.

semble les grands arbres de la forêt semi-caducifoliée. Leur présence dans la strate supérieure indique d'après Letouzey (1985) le stade ultime de l'évolution des recrûs sur savane. Parmi eux, on peut classer: *Triplochiton scleroxylon*, *Terminalia superba*, *Piptadeniastrum africanum*, *Amphimas pterocarpoides*, *Duboscia macrocarpa*, *Desplatsia suberica*, *Parkia bicolor*. Le deuxième groupe comporte les espèces de recrû qui résistent plus ou moins longtemps en forêt âgée. C'est le cas de *Cordia platythyrsa*. Le troisième groupe comporte des espèces exclusives de sous-bois très évolué; ce sont des espèces typiques de forêt mature complètement absentes dans les recrûs. À Kandara, seuls les *Rinorea* sont les représentants abondants de ce groupe. D'autres éléments de ce groupe existent mais sont peu abondants. Ce sont: *Sloetiopsis usambarensis*, *Leptonychia multiflora*, *Dicranolepis* spp. et dans une moindre mesure *Anonidium mannii*.

En définitive, les différences physiologiques et floristiques séparant la forêt à *Albizia* de la forêt à *Rinorea* ressortent nettement si on compare les IVI de quinze espèces les plus représentatives de chacun des deux faciès. En effet les histogrammes des variations des IVI de ces quinze espèces montrent les faits suivants :

1. Le L.D de la forêt à *Albizia* a un IVI (37 pour *Albizia*) environ deux fois plus grand que celui de la forêt à *Rinorea* (23 pour *Rinorea*). Ceci exprime le fait que le phénomène de dominance est plus net en recrû qu'en forêt plus mature. Ici il y a un arbre (*Albizia adianthifolia*) qui cache la forêt. Ce phénomène est moins accentué en forêt âgée où les espèces sont plus diversifiées.
2. Les L.D de la forêt à *Albizia* ne sont pas les mêmes que ceux de la forêt à *Rinorea* plus mature. Si l'on classe par ordre décroissant les quinze premières espèces de plus grand IVI de chaque faciès, on obtient deux lots floristiquement différents (Figures 8 et 9). Deux espèces seulement sont com-

munes. *Tabernaemontana crassa* et *Trichilia rubescens* présentes et importantes dans les deux faciès sont les espèces de sous-bois qui se mettent très tôt en place aux premiers stades du recrû. Contrairement aux pionniers de la voûte elles vont se maintenir en sous-bois où elles régénèrent bien. À ces pionniers de sous-bois se joindront, dans les parties les plus ombragées, lorsque le sous-bois sera assez évolué, les *Rinorea*, *Sloetiopsis usambarensis* et *Diospyros*.

Variation structurale de la lisière à la forêt âgée

Donnée d'une observation visuelle

Un cheminement de la lisière vers l'intérieur de la forêt révèle un fait inattendu: les pionniers sont dispersés sans ordre dans toutes les directions. Les pieds d'*Albizia adianthifolia* situés près de la lisière sont aussi gros que ceux localisés plus à l'intérieur de la forêt. Il en est de même des tiges des autres pionniers: *Canthium* sp., *Chaetacme aristata*, *Cordia platythyrsa*, *Rauvolfia macrocarpa*, *Markhamia lutea*. On n'assiste pas ici à une augmentation de diamètre des individus vers l'intérieur de la forêt comme c'est le cas chez les Okoumés observés dans le littoral congolais (Schwartz, 1996). Visuellement, la physiologie de la forêt à *Albizia* ne varie donc pas sensiblement lorsqu'on progresse vers l'intérieur de la forêt. Il se dégage au contraire une impression d'homogénéité. Cette impression est confortée par la distribution homogène suivant toutes les directions des termitières qu'entourent des gros arbres.

Variation de la surface terrière de la lisière à la forêt à *Rinorea*

Pour vérifier l'impression visuelle donnée par la physiologie, nous étudions la surface terrière qui est une donnée objective. La Figure 10 illustre les variations de

Variation des IVir des 15 principales espèces en recrû

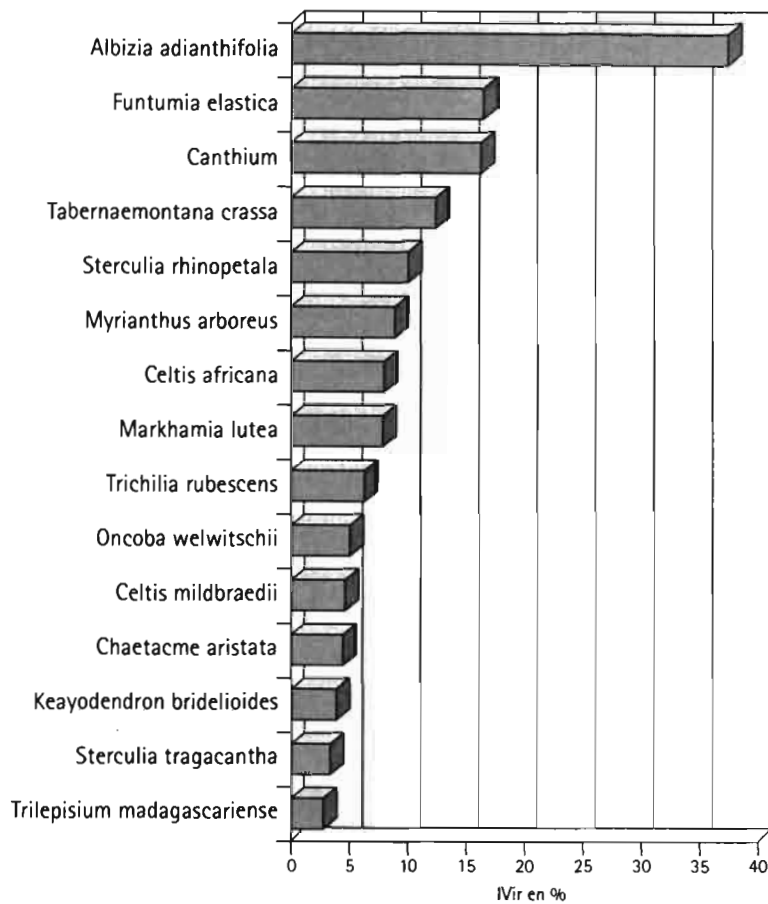


Figure 8
Variation des IVir
des quinze espèces
les plus représentatives
de la forêt à
Albizia adianthifolia.

la surface terrière de la lisière à la rivière. L'allure générale de cet histogramme peut en gros être assimilable à celle du graphe d'une fonction en escalier comportant 4 paliers. Les caractéristiques de ces paliers sont condensées dans le tableau 2.

Le palier 1 correspondant à la lisière est une mince bande où la surface terrière est extrêmement faible. C'est le faciès ligneux le plus jeune, encore en phase d'installation. Sa petite extension est due, d'une part à la faible vitesse de progression en lisière *sensu stricto*, d'autre part à sa résorption par la forêt en lisière *sensu lato*.

Le palier 2 correspondant à la première frange de la forêt à *Albizia* est une bande relativement plus étendue que la première. La surface terrière y est également plus importante. C'est une forêt secondaire jeune. Visuellement, sa physionomie n'est plus différente de celle des autres faciès de la forêt à *Albizia*.

Le palier 3 représente une large bande, avec une surface terrière relativement élevée. Il correspond à la

deuxième frange de la forêt à *Albizia* la plus interne, la plus proche de la forêt à *Rinorea*. C'est une forêt secondaire âgée.

Le palier 4 représente une petite bande, avec des surfaces terrières très élevées. Il correspond à la forêt à *Rinorea* qui est une forêt mature.

Sur chaque palier, les surfaces terrières des parcelles varient en dents de scie. Les amplitudes sur chaque palier sont faibles. Ces variations traduisent d'une part les inégalités de croissance dues à plusieurs aléas (chablis, termitières, pionniers), et d'autre part l'ancienneté des parcelles. On note en particulier que toutes les parcelles de grande surface terrière ($St > 1 \text{ m}^2$) contiennent une grande proportion de pionniers. Par contre les plus basses valeurs de la surface terrière n'apparaissent que dans les parcelles qui n'ont pas de pionniers (Figure 10). Il apparaît que la surface terrière reflète bien l'état de développement de chaque faciès. On peut donc s'en servir pour établir la maturité relative des différents faciès.

Numéro du palier	P ₁	P ₂	P ₃	P ₄
St _{Max} = St maximale en m ²	0,09	1,2	2,3	3,9
St _{Min} = St minimale	0,00	0,5499	0,6982	2
Ecart : St _{Max} et St _{Min}	0,09	0,650	1,6	0,786
Distance de la lisière (m)	0-30	30-180	180-480	480-540
Type de forêt	Buisson	Forêt à <i>Albizia</i>	Forêt à <i>Albizia</i>	Forêt à <i>Rinorea</i>

Tableau 2 Caractéristiques des différents paliers P1 à P4.

Variation des IVir des 15 principales espèces en forêt âgée

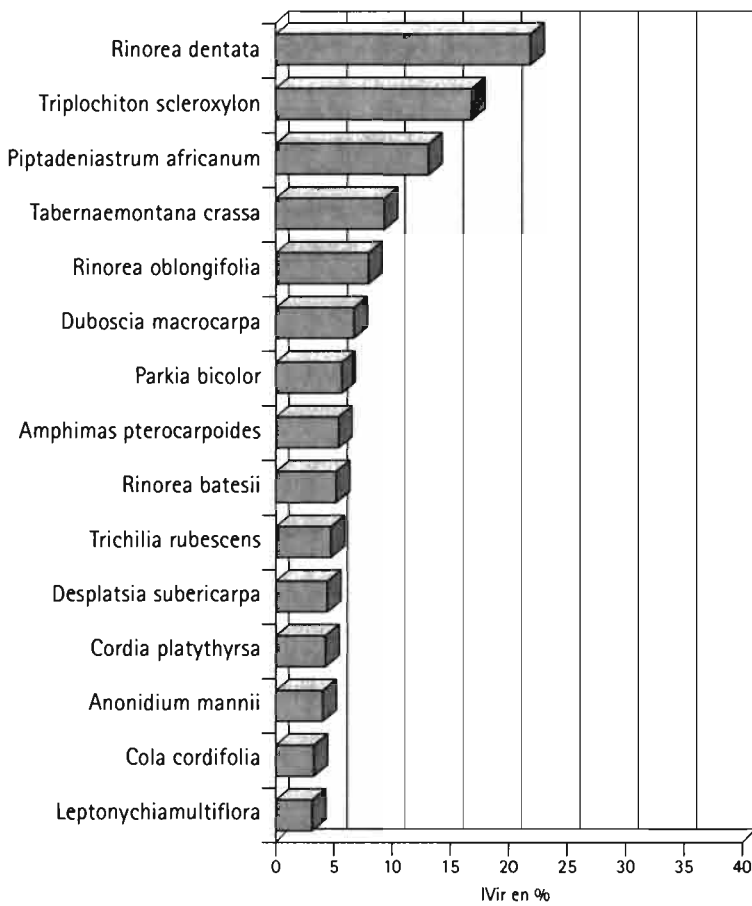


Figure 9 Variation des IVir des quinze espèces les plus représentatives de la forêt à Rinorea.

Variation de la surface terrière par parcelle de 30 x 10 m

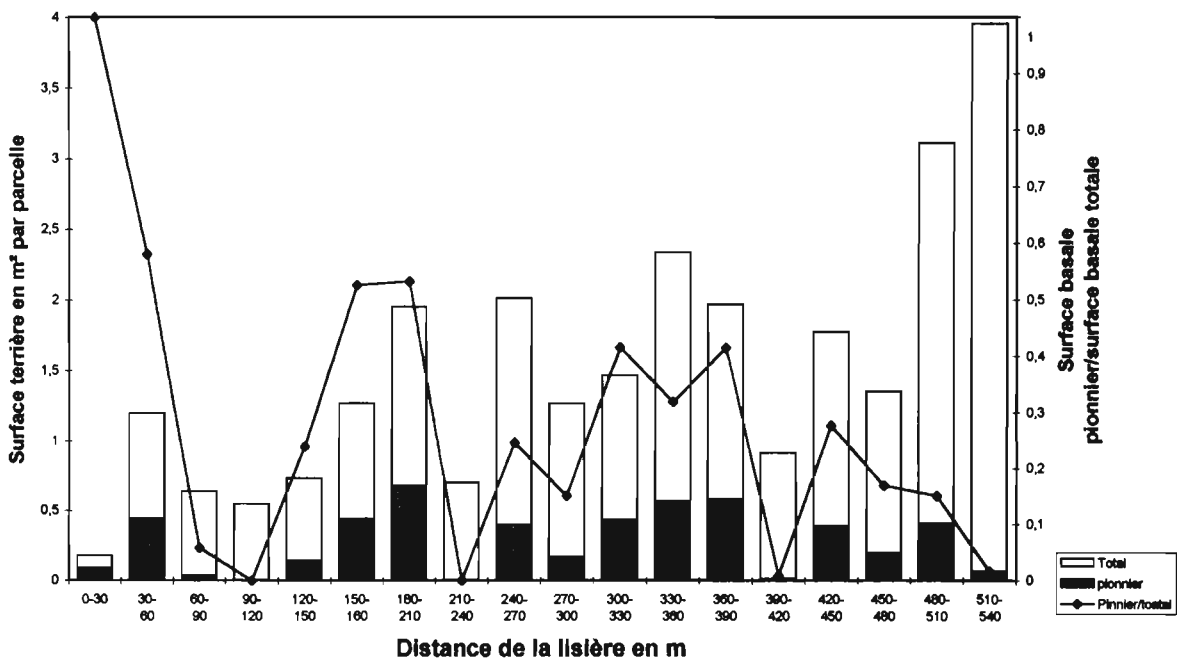


Figure 10 Variation de la surface terrière de la lisière à la rivière.

Les points de la forêt à *Rinorea* ont une surface terrière supérieure à ceux de la forêt à *Albizia*. Dans la forêt à *Albizia*, les points de grande surface terrière qui sont aussi ceux ayant des pionniers sont probablement des pôles de reforestation. Ils sont donc plus forestiers que les points sans pionniers.

Discussion et conclusion

Le recrû de Kandara s'étend sur plus de 450 m de profondeur. L'allure de l'histogramme (Figure 10) simulait le graphe d'une fonction en escalier suggère que le recrû s'est installé par phases successives et non par une progression continue de la lisière. La plus ancienne phase a mis en place la forêt correspondant au palier 3. La phase la plus récente a généré le recrû correspondant au palier 2. Les forêts correspondantes sont actuellement en phase de maturation. Selon une expression de Spichiger (1975), « elles affirment leur caractère forestier ». La forêt évolue vers un type mésophile plus marqué en éliminant les vestiges du recrû par une régénération d'essences humides. La compétition n'est plus entre flore sèche et flore humide en lisière, mais entre flore éphémère et flore de plus en plus longévive en recrû. Globalement l'importance des pionniers diminue de la lisière à la forêt-mère.

La forêt à *Albizia*, dans sa structure actuelle est l'équivalent des forêts clairsemées à strates inférieures de Marantacées décrites au Congo et observées au Cameroun par Letouzey (1968). Toutefois, dans les forêts à *Albizia*, l'évolution vers les forêts semi-caducifoliées est en cours, il n'y a pas de blocage. D'après leur origine elles sont comparables aux forêts à Okoumés et aux forêts à *Lophira alata*. Elles sont comme les forêts à *Lophira alata* issues d'un embroussaillage rapide. À la différence de l'Okoumé et *Lophira alata*, les *Albizia* sont moins longévives.

Si une installation par simple progression de la lisière est à exclure, le phénomène susceptible d'avoir généré ces forêts est l'essaimage à grande distance. Ce phénomène décrit par Spichiger (1975) est confirmé par Gauthier (1990) et plus récemment par Youta Happi (ce volume). Cet auteur admet plusieurs variantes. Dans la première variante, l'essaimage à longue distance des pionnières entraîne des nodules de reforestation sous le couvert des arbres de savane. Ces îlots élimineront peu à peu la flore de savane préexistante. Ce mode de progression nécessite un couvert ligneux savanicole assez dense. Pour la deuxième variante, l'installation des pionnières se fait en pleine savane parmi les herbes, par un apport massif des semences d'*Albizia*. C'est cette deuxième variante qui a dû se produire à Kandara où la savane est particulièrement pauvre en ligneux savanicoles. Aujourd'hui on observe une abondante régénération d'*Albizia* en savane. Cette espèce douée d'une croissance exceptionnellement rapide peut atteindre une croissance de 2 m par an. C'est probablement autour des *Albizia* que les îlots de reforestation se sont formés. Les termitières semblent avoir joué un rôle important. On observe autour d'elles une grande concentration de gros arbres. Ces termitières seraient les pôles de colonisation plus efficaces que des pieds isolés d'*Albizia*. Elles for-

ment en savane des îlots boisés. Ces îlots se coalescent ensuite. Ce mode d'afforestation peut induire l'embroussaillage très rapide des vastes espaces en l'absence de feux et en présence des porte-graines. C'est ce mode d'embroussaillage qui a généré le recouvrement ligneux des savanes du Texas (Archers, 1990). C'est enfin ce que nous observons actuellement en lisière nord de la forêt semi-décidue où le phénomène peut concerner des centaines de milliers d'hectares. Au Cameroun la zone favorable à une telle extension couvre près de 1 000 000 hectares.

L'importance écologique et économique de ce phénomène est méconnue et délaissée dans les plans d'aménagement forestier. Il constitue pourtant une opération naturelle d'afforestation peu coûteuse. Les forestiers camerounais auraient pu en tirer meilleur parti. Au lieu d'ouvrir de vastes chantiers à coût de milliards, pour planter sans assurance des essences exotiques aux conséquences écologiques imprévisibles, on gagnerait à protéger des feux, dans les zones peu habitées, des parcelles de savane judicieusement choisies. Le salaire de quelques gardes suffirait. On obtiendrait à moindre frais des forêts plus riches et écologiquement plus certaines, suivant le vieux principe de la sylviculture française, « imiter la nature, hâter son œuvre ».

Références

- Achoundong, G. 1996. Les forêts sommitales au Cameroun. Végétation et flore des collines de Yaoundé. *Bois et Forêts des Tropiques*, 247, 37-52.
- Archer, S. 1990. Development and stability of grass/woody mosaics in a subtropical savanna parkland, Texas, U.S.A. *Journal of Biogeography*, 17, 453-462.
- Aubreville, A. 1962. Savanisation tropicale et glaciation quaternaires. *Adansonia*, 2,1, 16-84.
- Baillon, F. 1996. L'avifaune de la région Tikar (Cameroun). *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 121-122.
- Boulvert, Y. 1990. Avancées ou recul de la forêt Centrafricaine. Changements climatiques, influence de l'homme et notamment des feux. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. Paris Didactiques, ORSTOM, p. 353-366.
- Curtis, J. T. ; McIntosh, R. P. 1951. An upland forest continuum in the prairie forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32, 476-496.
- De Foresta. 1990. Origine et évolution des savanes intramyombiennes (R.P. du Congo). II. Apport de la botanique forestière. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. Paris Didactiques, ORSTOM, p. 326-335.
- Dugerdil, M. 1970. Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire. II Note floristique sur les îlots de forêts semi-décidue. *Candollea*, 25, 52, 235-243.

- Eggeling, W. J. 1947. Observations on the ecology of Budongo rain forest, Uganda. *Journal of Ecology*, **34**, 20-87.
- Gauthier, L. 1990. Contact forêt-savane en Côte-d'Ivoire centrale : évolution du recouvrement ligneux des savanes de la Réserve de Lamto (sud du V-Baoulé). *Candollea*, **45**, 625-641.
- Guillaumet, J. L. ; Adjanohoun, E. 1971. La végétation de Côte d'Ivoire. *Le milieu naturel de Côte d'Ivoire*, Éditions de l'ORSTOM, Paris, p. 161-263.
- Hopking, B. 1962. The vegetation of the Olokemeji forest reserve, Nigeria. I. General features and research site. *Journal of Ecology*, **50**, 559-598.
- . 1983. Tropical savannas : successional processes. Dans : F. Bourlière (dir. publ.), *Tropical savannas*, Elsevier, Amsterdam, *Ecosystems of the world*, **13**, 605-616.
- Lebrun, J. 1936. La forêt équatoriale congolaise. *Bull. Agr. Congo Belge*, **27**, 163-192.
- Letouzey, R. 1968. Étude phytogéographique du Cameroun. *Encyclopédie Biologique*. Paul Lechevalier, Paris, **49**, 511 p.
- . 1985. *Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1/500 000*. Institut de la carte internationale de la végétation/Institut de la recherche agronomique, Toulouse/Yaoundé.
- Miège, J. 1966. Observations sur les fluctuations des limites forêts-savanes en Basse Côte d'Ivoire. *Annales de la Faculté des Sciences*, Dakar, **19**, 149-166.
- Pellissier, R. 1995. *Relation entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de renouvellement d'une forêt dense humide sempervirente. (Forêt d'Uppangala-Ghâts Occidentaux de l'Inde)*. Thèse. Université Claude Bernard, Lyon I, 236 p.
- Pyravault, J. P *et al.* 1994. Ecotone structure as an indicator of changing forest-savanna boundaries (Linganamakki Region, Southern India). *Journal of Biogeography*, **21**, 581-593.
- Sillans, R. 1958. *Les savanes de l'Afrique centrale. Essai sur la physionomie, la structure et le dynamisme des formations végétales ligneuses des régions sèches de la République Centrafricaine*. Paris, 423 p.
- Spichiger, R. 1975. *Contribution à l'étude des flores sèches et humides sur les lisières des formations forestières humides semi-décidues du V-Baoulé et de son extension nord-ouest (Côte d'Ivoire centrale)*. Thèse. École Normale Supérieure, Paris, 261 p.
- Swaine, M. D. *et al.* 1976. The forest-savanna boundary in West- Central Ghana. *Ghana Journal of Science*, **16**, 1, 35-52.
- Youta-Happi, J. ; Bonvallot, J. La disparition des savanes au centre Cameroun entre 1950 et 1990. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).

4

Enregistrement de la phase sèche d'Afrique Centrale vers 3 000 ans BP par la spectrométrie IR dans les lacs Sinnda et Kitina (Sud-Congo)

JACQUES BERTAUX, DOMINIQUE SCHWARTZ, ANNIE VINCENS,
ABDELPETTAH SIPPEDDINE, HILAIRE ELENGA, MAJID MANSOUR,
ANDRÉ MARIOTTI, MARC FOURNIER, LOUIS MARTIN,
DENIS WIRRMANN, MICHEL SERVANT

Introduction

L'assèchement climatique holocène supérieur mis en évidence dans le Sud du Congo (Schwartz, 1992) a provoqué des changements majeurs de végétations, observés en particulier dans la vallée du Niari (lac Sinnda, Vincens *et al.*, 1994) et dans le massif forestier du Mayombe (lac Kitina, Elenga *et al.*, 1996), sur la base de l'étude du contenu pollinique de sédiments lacustres. Parallèlement à ces études paléobotaniques, une quantification par spectrométrie IR des phases minérales de ces sédiments a permis de calculer les flux minéraux, dans le but de comprendre les relations entre la dynamique sédimentaire et l'évolution du couvert végétal, lui-même conséquence de la variabilité climatique.

Sites étudiés, matériel et méthodes

Le lac Sinnda (12° 48' E, 3° 50' S) est situé dans la vallée du Niari, au Nord de Loudima. Dans cette région, les précipitations moyennes annuelles sont de l'ordre de 1100 mm, avec une saison sèche de cinq mois. La vallée du Niari est dans son ensemble occupée par des savanes qui séparent les massifs forestiers du Mayombe et du Chaillu (Figure 1). Le lac Kitina (12° E, 4° 16'S) est situé sur la bordure ouest du Mayombe, au cœur d'une forêt sempervirente de transition vers un type semi-caducifolié. Les précipitations annuelles sont de l'ordre de 1300 mm, avec une saison sèche de quatre mois.

Les carottes SN2 (lac Sinnda, 380 cm) et KT3 (lac Kitina, 625 cm) ont été prélevées à l'aide d'un carottier à vibration (Martin et Flexor, 1987), respectivement sous une profondeur d'eau de 4,70 et 4,50 m.

La carotte SN2 est représentée dans sa partie supérieure (0 à 80 cm environ) par un sédiment argilo-organique brun-noir riche en débris végétaux (Figure 2); la partie inférieure (80 à 380 cm) est un sédiment argileux gris relativement pauvre en matière organique. La limite entre ces deux niveaux est constituée par un paléosol, identifié comme étant un sol hydromorphe de type gley. Des fentes de dessiccation remplies de matériel identique au sédiment de la partie supérieure recourent le sommet de la partie inférieure. Des analyses par diffraction X, par spectrométrie infrarouge et l'observation de frottis de sédiments au microscope polarisant montrent que le sédiment est composé de matière organique dont une importante fraction figurée d'origine végétale, de quartz, kaolinite, illite, talc, calcite et silice amorphe biogène (diatomées, spicules et phytolithes), avec des traces de smectites et pyrite.

L'analyse isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et δO^{18}) de la calcite (Tableau 1) semble exclure une précipitation synsédimentaire dans un milieu riche en matières organiques, et suggère plutôt une origine détritique, par érosion de carbonates marins. L'illite, le talc et les smectites ne font pas partie du cortège minéralogique des sols ferrallitiques, et comme la calcite proviennent probablement de l'érosion d'affleurement d'altérites. Six datations C^{14} sur matière organique totale sont disponibles sur cette carotte (Tableau 2).

Pour la carotte KT3, de 0 à 60 cm, le sédiment est une vase organique gris foncé. De 60 à 210 cm, le matériau est plus organique, la base de ce niveau étant constituée de deux bandes organiques sombres. De 210 à 625 cm, le sédiment est une argile organique grise riche en vivianite ter-

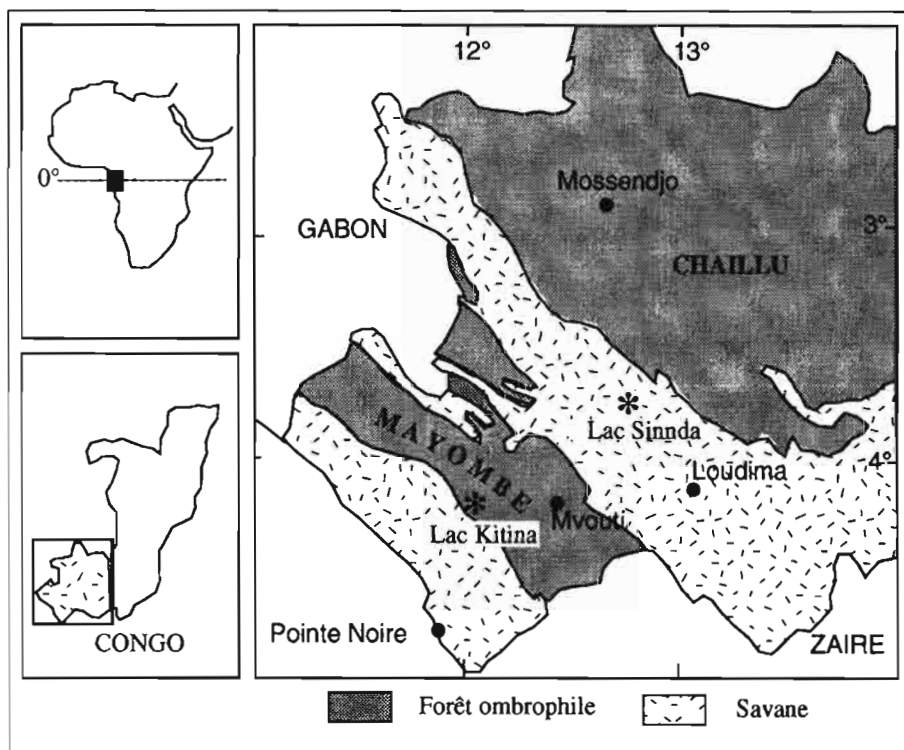


Figure 1
Localisation
des lacs Kitina
et Sinnda.

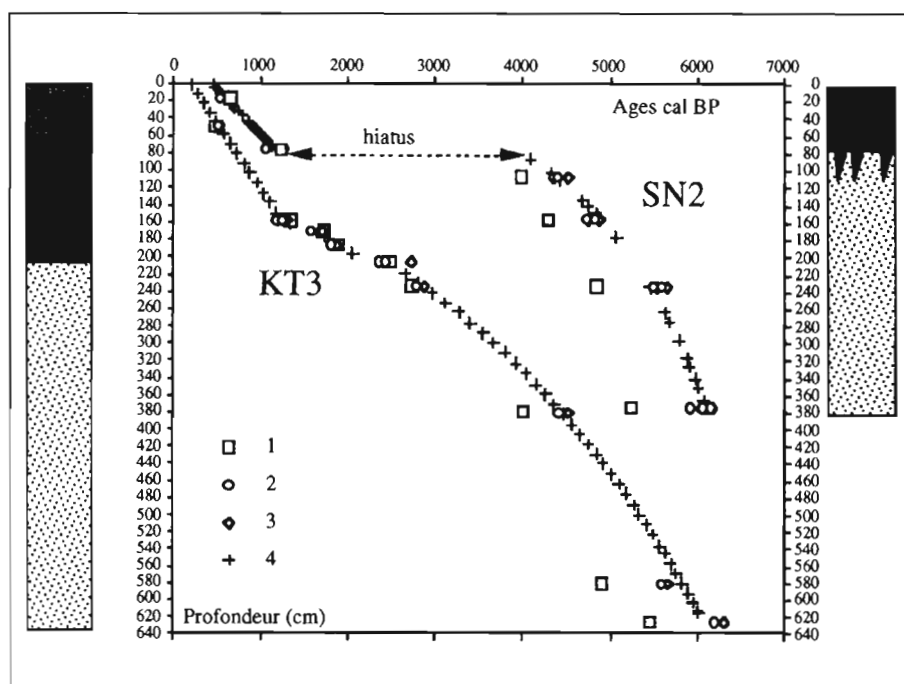


Figure 2
Logs stratigraphiques
schématiques, datation C^{14}
et extrapolations des âges
calendaires BP sur les carottes
SN2 et KT3.
(1) C^{14} BP.
(2) Âges calendaires
BP minimum.
(3) Âges calendaires BP
maximum.
(4) Âges calendaires
BP extrapolés.

reuse bleue. Les analyses par spectrométrie infrarouge et l'observation de frottis montrent que le sédiment est composé de matière organique, quartz, kaolinite, gibbsite, sidérite, vivianite et silice amorphe biogène, essentiellement diatomées et phytolithes. La sidérite (et la vivianite) proviennent de précipitation synsédimentaire (diagenèse précoce) dans le lac, en relation avec des apports détritiques (apport de fer sous forme d'hydroxydes amorphes et flux relativement important de carbone organique) dans un milieu à faible teneur en sulfates dissous (Rajan *et al.*, 1996). Six datations C^{14} AMS sur matière organique totale ont été effectuées (Tableau 2).

Les analyses minérales quantitatives (44 échantillons pour SN2 et 54 pour KT3) ont été effectuées selon la

méthode de Bertaux *et al.* (1996). Les composants minéraux majeurs ont été dosés : quartz, kaolinite, talc, calcite et silice amorphe pour SN2 ; quartz, kaolinite, gibbsite, sidérite et silice amorphe pour KT3. Chaque phase minérale présente dans le sédiment a un spectre d'absorption IR spécifique (Figure 3a), et dans les conditions analytiques utilisées (broyage au dessous de 2μ , dilution de 0,25 % dans du KBr) l'intensité des bandes d'absorption est proportionnelle à la masse de la phase dans le mélange (Fröhlich, 1981). Le spectre d'un mélange est égal à la somme linéaire des spectres de chaque composé (Figure 3b), pondérés de leur proportion dans le mélange.

À partir de la connaissance des spectres IR des constituants, une décomposition du spectre d'un mélange est

Échantillons (profondeur, cm)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰)
102-104	- 2,5	- 5,6
109-111	- 2,4	- 5,2
133-136	- 2,5	- 5,1
140-142	- 2,3	- 5,6

Tableau 1 Analyses isotopiques de la calcite de différents niveaux de la carotte SN2.

Carotte	Échantillon (profondeur, cm)	Laboratoire et N°	Méthode	Age ^{14}C BP	intervalle(s) age cal BP
SN2	18	Bondy 1108	conventionnelle	650 ± 80	547 - 664
SN2	77	Bondy 1106	conventionnelle	1230 ± 70	1062 - 1261
SN2	107	Beta 62248	AMS	3990 ± 70	4359 - 4363 4404 - 4527
SN2	157	Beta 66672	AMS	4290 ± 70	4739 - 4741 4827 - 4872
SN2	234	Utrecht	AMS	4850 ± 70	5489 - 5520 5575 - 5649
SN2	379	Utrecht 2359	AMS	5240 ± 70	5923 - 6043 6065 - 6098 6148 - 6168
KT3	50	Utrecht 3590	AMS	490 ± 40	506 - 536
KT3	158	Utrecht 3591	AMS	1340 ± 50	1194 - 1204 1239 - 1294
KT3	171		AMS	1740 ± 60	1566 - 1703
KT3	168	Utrecht 3592	AMS	1900 ± 40	1808 - 1875
KT3	207		AMS	2490 ± 60	2370 - 2404 2428 - 2729
KT3	235	Utrecht 3593	AMS	2770 ± 40	2791 - 2877
KT3	380	Utrecht 3594	AMS	4020 ± 40	4417 - 4527
KT3	520	Utrecht 3595	AMS	4900 ± 40	5595 - 5655
KT3	625	Utrecht 2358	AMS	5460 ± 70	6192 - 6305

Tableau 2 Datations ^{14}C et conversion en âges cal. BP sur les carottes SN2 et KT3.

possible par un calcul matriciel ; les indices affectés à chaque spectre étalon donnent les proportions relatives de chaque phase, et permettent de calculer un spectre simulé dont la conformité avec celui de l'échantillon souligne la validité de l'analyse (Figure 3b). On peut par ailleurs suivre l'évolution quantitative d'une phase donnée en mesurant la surface d'une de ses bandes d'absorption spécifique non recouverte par une absorption d'un autre composé (Figure 3c, exemple de la calcite pour la carotte SN2). Dans ce travail, seuls seront donnés les résultats concernant les minéraux détritiques issus des sols des bassins versants, c'est-à-dire le quartz, la kaolinite et la gibbsite.

Pour tous les échantillons analysés par spectrométrie infrarouge les densités ont été déterminées par pesée d'un volume constant de sédiment sec.

Résultats

Chronologie

Les âges C^{14} BP ont été calibrés en âges calendaires BP (âges cal. BP) avec le programme CALIB (version 3.0.3c) de Stuiver et Reimer (1993), en utilisant le fichier INT-CAL93.14C (Tableau 2). Pour un âge C^{14} BP avec une incertitude donnée, un ou plusieurs intervalles sont obtenus par intersection avec la courbe de calibration ; les intervalles à 1 sigma ont été retenus (Stuiver et Reimer, 1993). Par exemple, l'échantillon à 18 cm de la carotte SN2, daté à 650 ± 80 ans BP, donne un âge calendaire minimum de 547 ans BP et un âge calendaire maximum de 664 ans BP (Tableau 2). Pour calculer les flux détritiques, il est nécessaire d'extrapoler les âges calendaires à

tous les niveaux échantillonnés. Cette extrapolation a été faite en utilisant les équations des courbes approchant au mieux l'ensemble des âges calendaires, minimum et maximum, en prenant tous les intervalles quand il en existe plusieurs. L'évolution des âges extrapolés par cette méthode en fonction de la profondeur (Figure 2) montre que ce procédé revient à un lissage des différentes datations disponibles, et que l'incertitude maximum qui en résulte est, à la base des deux carottes (c'est-à-dire à 6000 ans cal. BP), de plus ou moins 200 ans. Les deux carottes couvrent les derniers 6000 ans de l'Holocène.

Pour la carotte SN2, la présence d'un paléosol hydromorphe avec fentes de dessiccation montre que le lac s'est asséché et a été remplacé par un marécage. Ceci explique le hiatus sédimentaire entre 4000 et 1200 ans cal. BP, démontré par la coupure lithologique nette et l'évolution des âges avec la profondeur (figure 2). Dans une telle configuration, la date de la reprise de la sédimentation (vers 1200 ans cal. BP) doit être assez fiable. En revanche, l'âge de l'arrêt de la sédimentation est au maximum de 4000 ans cal. BP ; il peut être plus récent car on ne peut exclure une certaine érosion des dépôts précédant le hiatus. Sur le site de Kitina, la sédimentation a été continue avec un ralentissement marqué du taux de sédimentation entre 3000 et 1200 ans cal. BP.

Évolution des flux des minéraux détritiques en provenance des sols

La kaolinite, le quartz et la gibbsite (pour le site de Kitina) sont des minéraux des sols ferrallitiques caractéristiques du contexte climatique régional, et les varia-

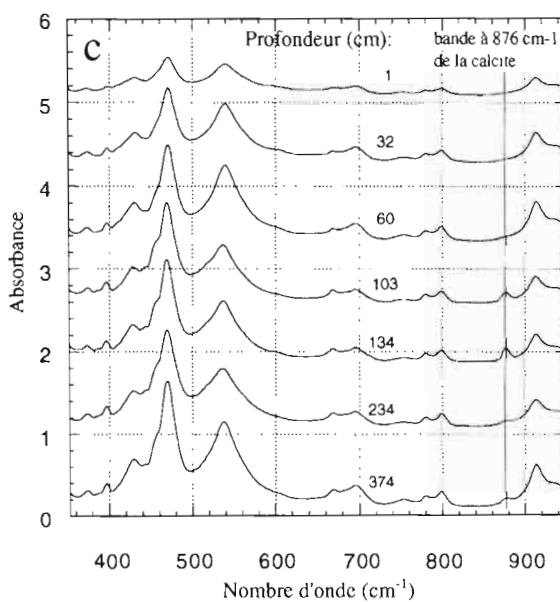
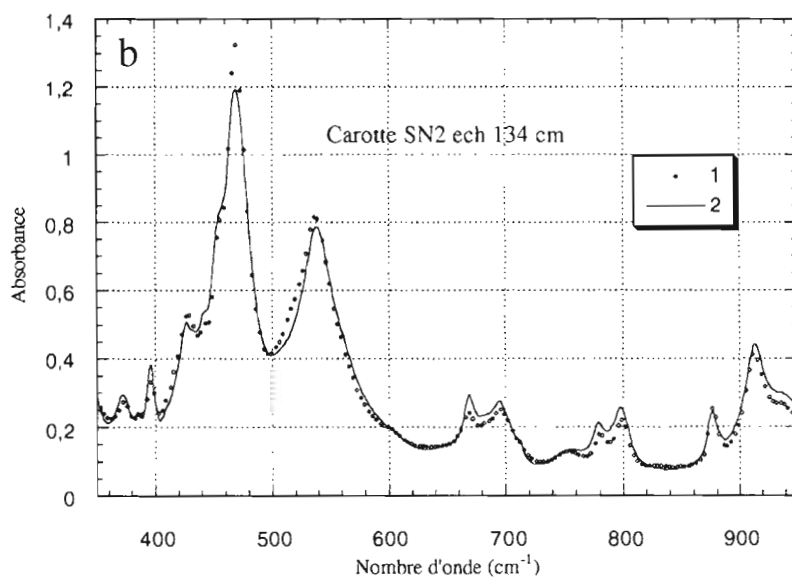
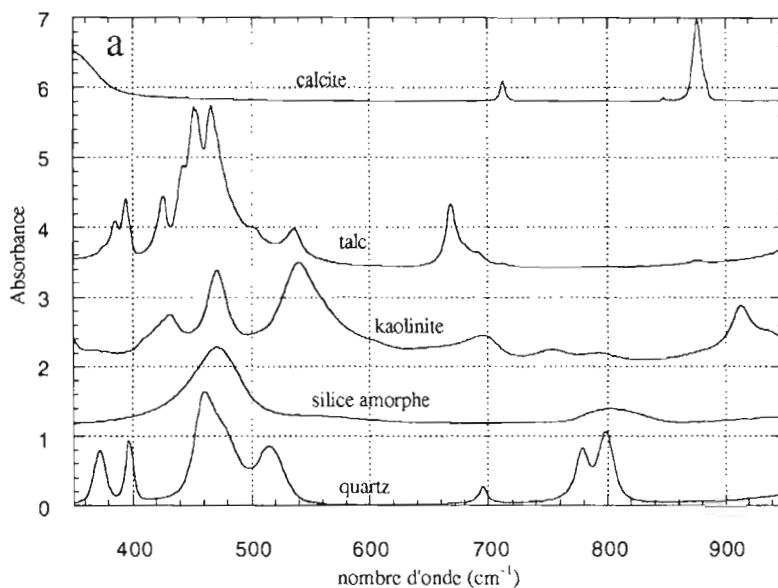


Figure 3 Quantification par spectrométrie IR des phases minérales des sédiments.
 (a) Spectres IR de chaque phase minérale contenue dans les sédiments (Sinnda).
 (b) Exemple de simulation :
 1. Spectre IR mesuré de l'échantillon à 134 cm de la carotte SN2 ; 2. Spectre calculé en faisant la somme pondérée de chacun des constituants.
 (c) Exemple de l'évolution des spectres IR le long de la carotte SN2. La surface de la bande à 876 cm^{-1} de la calcite reflète la quantité de ce minéral dans chaque niveau.

tions de flux de ces minéraux vers les zones lacustres de sédimentation sont de toute évidence moins tributaires de conditions locales que les flux de minéraux tels que les carbonates ou le talc. La Figure 4 ne concerne donc que les trois premiers minéraux cités.

Sur le site de Kitina, l'origine commune du quartz, de la kaolinite et de la gibbsite est attestée par le parallélisme de leurs évolutions. Il en est de même pour le quartz et la kaolinite à Sinnda.

Pour ce qui concerne les principales évolutions observées, on constate une grande similitude de comportement sur les deux sites :

- ▷ jusqu'à environ 5 000 ans cal. BP, les flux oscillent autour de valeurs qui sont les plus importantes enregistrées.
- ▷ ensuite, on note sur les deux sites une décroissance des flux de minéraux détritiques. Cette diminution est plus marquée sur le site de Sinnda, et va même jusqu'à provoquer l'arrêt de la sédimentation, conduisant au hiatus observé.
- ▷ À Kitina, où l'enregistrement des flux est continu, on observe une période de flux détritiques minimum entre environ 2 500 et 1 200 ans cal. BP. Durant cet intervalle la sédimentation est à dominance organique ; cela correspond aux niveaux très sombres entre 160 et 210 cm, avec un taux de sédimentation très faible.
- ▷ À partir de 1 200 ans cal. BP, les flux augmentent à nouveau sur les deux sites.

Discussion

L'examen de l'évolution des flux détritiques à Sinnda et Kitina fournit des informations sur la dynamique sédimentaire dans ce type de milieu, et ses relations avec les variations d'environnement, elles-mêmes en rapport avec la variabilité climatique.

Il convient tout d'abord d'insister sur la similitude des variations de flux observées sur ces deux sites distants d'environ 80 km et situés dans des environnements très

différents. Un inconvénient souvent mis en avant lors de l'interprétation des séries sédimentaires continentales est l'importance des facteurs locaux de sédimentation qui impose une grande prudence quand à la signification régionale des évolutions observées. Sans nier l'influence de paramètres locaux, il apparaît que les minéraux issus des sols environnant les deux lacs sont transportés vers les zones de sédimentation par un processus dynamique ayant une portée régionale suffisamment marquée pour laisser son empreinte dans les deux sites.

Les études palynologiques sur les deux sites (Vincens *et al.*, 1994; Elenga *et al.*, 1996) ont montré qu'ils enregistrent une dégradation du couvert végétal forestier, bien perceptible postérieurement à 4 000 ans BP (environ 4 500 ans cal. BP, Bartlein *et al.*, 1995) à Sinnda et vers 2 500 ans BP (environ 2 600 ans cal. BP) à Kitina. À Sinnda, dès 5 000 ans BP (5 700 ans cal. BP), une modification de la forêt liée à des conditions moins humides est déjà signalée (Vincens *et al.*, 1994). Ces changements de végétation sont les réponses à la phase sèche mise en évidence au Congo vers 3 000 ans BP. En ce qui concerne les flux détritiques, la dégradation du couvert végétal forestier s'accompagne d'une diminution des flux sur les deux sites, ce qui est à l'opposé d'une dynamique sédimentaire de type ruissellement sur des pentes plus susceptibles à l'érosion. Ceci est vrai même à Sinnda où une végétation de type savane s'installe. Ici, l'évolution des flux semble être directement corrélée à l'intensité des pluies. Ceci rappelle ce qui est observé sur les sédiments profonds du delta du Niger (Pastouret *et al.*, 1978) et les sédiments hémipélagiques du delta du fleuve Congo (Giresse *et al.*, 1982). Dans les deux cas, les teneurs en quartz des sédiments sont maximales durant la période la plus humide de l'Holocène inférieur et sont interprétées comme enregistrant l'intensité des pluies et l'érosion et le transport des minéraux des sols qui en résultent par ces deux grands fleuves. Il faut donc envisager une dynamique sédimentaire liée à l'importance du débit au niveau du ou des distributaires prin-

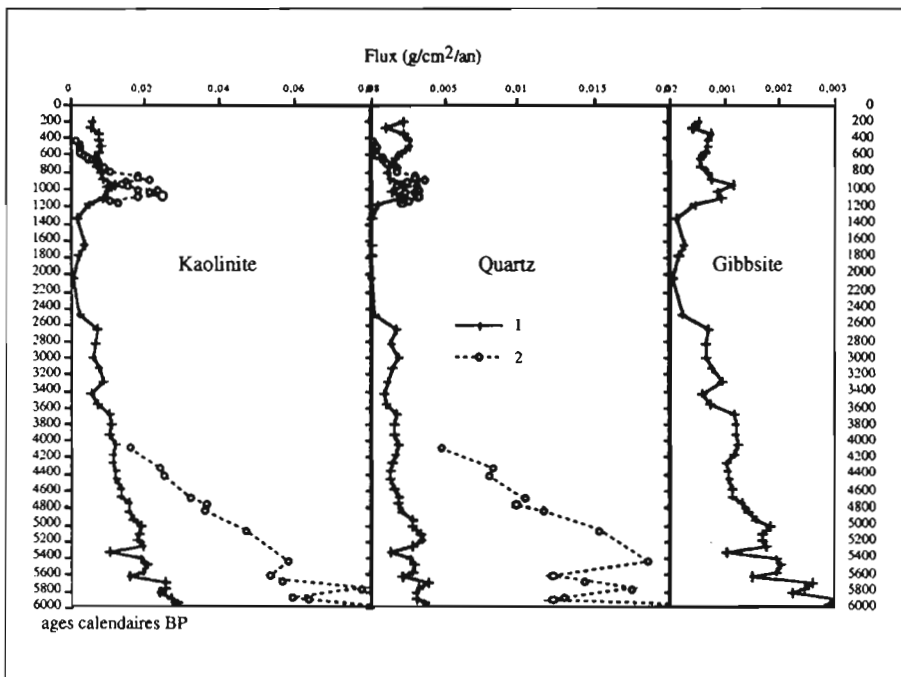


Figure 4 Flux des minéraux détritiques dans les carottes SN2 et KT3 : (1) carotte KT3 ; (2) carotte SN2.

cupaux alimentant les dépressions lacustres, peut-être de type érosion de berge. Le même type de comportement est décrit au lac Barombi M'bo, au Cameroun (Giresse *et al.*, 1991), sous couvert végétal forestier, où une augmentation du taux de sédimentation à l'Holocène inférieur est mise en relation avec une augmentation des précipitations saisonnières. Ce mode d'érosion semble être la règle en zone de forêt équatoriale.

De ce qui précède, il faut avant tout retenir que sur les deux sites étudiés, les flux détritiques des minéraux des sols sont des marqueurs de l'intensité des pluies. Leurs variations sont alors en parfaite cohérence avec ce qui est connu des variations climatiques régionales et leurs conséquences sur les écosystèmes forestiers du Sud-Congo (Vincens *et al.*, ce volume ; Schwartz *et al.*, ce volume) : les variations de flux sont plus brutales à Sinnda qu'à Kitina, ce qui reflète sans aucun doute la plus grande sensibilité du milieu à la variabilité climatique régionale, comme en témoigne d'ailleurs l'établissement d'une végétation de type savane à Sinnda alors que le site de Kitina reste sous forêt tout au long de l'Holocène. Cette plus grande sensibilité aboutit par ailleurs à l'assèchement du lac qui enregistre un long hiatus sédimentaire. Elle est enfin perceptible lors de la remise en eau du lac à 1200 ans cal. BP, avec des flux qui redeviennent d'emblée plus importants qu'à Kitina.

L'utilisation des flux détritiques comme marqueurs de l'intensité des pluies, confortée par la cohérence du signal obtenu sur deux sites différents, permet de démontrer le bénéfice tiré de l'étude minérale quantitative des sédiments pour l'affinement de la chronologie des évolutions climatiques au cours de l'Holocène supérieur.

- ▷ C'est dès avant 5 000 ans cal. BP que les flux et donc la pluviosité diminuent, en réponse à un forçage climatique qui conduit à la phase aride Holocène supérieure.
- ▷ À Kitina, une accentuation de l'aridité est nettement lisible à environ 2 500 ans cal. BP.
- ▷ Sur les deux sites, une brutale augmentation des flux se produit à 1 200 ans cal. BP, avec un synchronisme remarquable, ce qui conduit à penser qu'à cette date le climat évolue rapidement vers des conditions plus humides. Dans les deux sites la reconquête forestière se produit plus tardivement, avec un décalage d'au moins 600 ans qui résulte probablement de la dynamique forestière.

Conclusion

L'évolution des flux de minéraux détritiques en provenance des sols à Kitina et Sinnda, en comparaison avec l'histoire paléobotanique déduite des analyses palynologiques, apporte un éclairage sur la dynamique sédimentaire propre à ce type de milieu intertropical à dominance forestière. Les flux minéraux semblent dépendre principalement de l'intensité des pluies, comme cela avait déjà été suggéré à Barombi M'bo (Cameroun). Cela permet de disposer d'un marqueur utile pour l'étude de la variabilité climatique passée. Les chronologies propres aux flux détritiques, confrontées à celles des changements de végétation, donnent des indications précieuses sur la dynamique de la forêt intertropicale.

Références

- Bartlein, P. J. ; Edwards, M. E. ; Shafer, S. L. ; Barker Jr, E. D. 1995. Calibration of radiocarbon ages and the interpretation of paleoenvironmental records. *Quaternary Research*, **44**, 417-424.
- Bertaux, J. ; Fröhlich, F. ; Ildefonse, P. 1996. Multicomponent analysis of FTIR spectra : quantification of amorphous and crystallized mineral phases in soils and sediments. Manuscrit soumis à *Journal of Sedimentary Research*.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. ; Bertaux, J. ; De Namur, C. ; Martin, L. ; Wirrmann, D. ; Servant, M. 1996. Diagramme pollinique Holocène du lac Kitina (Congo) : mise en évidence de changements paléobotaniques et paléoclimatiques dans le massif forestier du Mayombe. *C.R.Acad. Sci. Paris*, **323**, série II a, 403-410.
- Fröhlich, F. 1981. Les silicates dans l'environnement pélagique de l'Océan Indien au Cénozoïque. *Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle*, Série C, **XLVI**, 206 p.
- Giresse, P. ; Bongo-Passi, G. ; Delibrias, G. ; Duplessy, J.-C. 1982. La lithostratigraphie des sédiments hémipélagiques de delta profond du fleuve Congo et ses indications sur les paléoclimats de la fin du quaternaire. *Bull. Soc. géol. France*, (7), **XXIV**, **4**, 803-815.
- Giresse, P. ; Maley, J. ; Kelts, K. 1991. Sedimentation and palaeoenvironment in crater lake Barombi Mbo, Cameroon, during the last 25,000 years. *Sedimentary Geology* **71**, 151-175.
- Pastouret, L. ; Chamley, H. ; Delibrias, G. ; Duplessy, J.-C. ; Thiede, J. 1978. Late quaternary climatic changes in Western Tropical Africa deduced from deep-sea sedimentation off the Niger delta. *Oceanologica Acta*, **1**, 217-232.
- Rajan, S. ; Mackenzie, F. T. ; Glenn, C. R. 1996. A thermodynamic model for water column precipitation of siderite in the Plio-pleistocene Black Sea. *American Journal of Science*, **296**, 506-548.
- Schwartz, D. 1992. Assèchement climatique vers 3 000 B.P. et expansion Bantu en Afrique Centrale atlantique : quelques réflexions. *Bull. Soc. géol. France*, **163**, **3**, 353-361.
- Schwartz, D. ; Elenga, H. ; Vincens, A. ; Achoundong, G. ; Alexandre, A. ; Bertaux, J. ; Girardin, C. ; Guillet, B. ; Maley, J. ; Mariotti, A. ; Namur, C. de ; Reynaud-Farrera, I. ; Youta Happi, J. Origine et évolution des savanes des marges forestières en Afrique Centrale atlantique (Cameroun, Gabon, Congo). Approche aux échelles millénaires et séculaires. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Stuiver, M. ; Reimer, P. J. 1993. Extended ^{14}C data base and revised CALIB 3.0 ^{14}C age calibration program. *Radiocarbon*, **35**, 215-230.

- Vincens, A. ; Buchet, G. ; Elega, H. ; Fournier, M. ;
Martin, L. ; de Namur, C. ; Schwartz, D. ; Servant,
M. ; Wirrmann, D. 1994. Changement majeur de la
végétation du lac Sinnda (vallée du Niari, Sud-
Congo) consécutif à l'assèchement climatique
holocène supérieur : apport de la palynologie. *C. R.
Acad. Sci. Paris*, **318**, série 11, 1521-1526.
- Vincens, A. ; Elega, H. ; Schwartz, D. ; de Namur, C. ;
Bertaux, J. ; Fournier, M. ; Dechamps, R. Histoire
des écosystèmes forestiers du Sud-Congo depuis
6 000 ans. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary
(dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes
forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Vincens, A. ; Alexandre, A. ; Bertaux, J. ; Dechamps, R. ;
Elega, H. ; Mariotti, A. ; Meunier, J. D. ; Nguetsop,
F. ; Reynaud-Farrera I. ; Schwartz, D. ; Servant-
Vildary, S. Forest response to climate changes in
atlantic equatorial Africa during the last 4 000 years
B.P. and inheritance on the modern landscapes.
Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.),
*Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers
intertropicaux*. (Ce volume).

5

Stabilité de la variabilité pluviométrique en Afrique tropicale entre 1951 et 1988

SYLVAIN BIGOT, PIERRE CAMBERLIN, VINCENT MORON,
YVES RICHARD, PASCAL ROUCOU

Introduction

De nombreux auteurs ont mis en évidence certains modes de la variabilité pluviométrique africaine (Nicholson, 1986 ; Janowiak, 1988). Les principaux résultats indiquent une forte cohérence spatio-temporelle des variations pluviométriques dans la zone sahélienne. À l'inverse, plusieurs régions restent mal connues dans ces travaux, surtout sur la période récente (depuis 1973 essentiellement). Le premier but de notre étude est donc d'améliorer la documentation pluviométrique de l'Afrique intertropicale afin d'analyser sa variabilité interannuelle. Le second objectif est d'éprouver la stabilité dans le temps des structures spatiales des précipitations, en particulier de part et d'autre de 1968, date à laquelle s'est développée une période très sèche en zone sahélienne, mais aussi en fonction de l'oscillation australe, considérée comme un signal climatique ayant une résonance quasi planétaire, essentiellement par le biais des températures de surface océanique.

Données et méthodes

Pour réaliser ce travail, une base de données pluviométriques a été établie sur l'Afrique au sud du Sahara. Ce fichier principal appelé CRC (Centre de recherches de climatologie) compile en fait quatre fichiers stationnels régionaux respectivement réalisés sur l'Afrique de l'Ouest, l'Afrique orientale, l'Afrique australe et l'Afrique centrale (Moron *et al.*, 1995). Une grande partie de ces données sont originales, en particulier pour des espaces où la couverture stationnelle est généralement faible (bassin du Congo et Corne de l'Afrique) (Camberlin, 1994). Après vérification des données et

suppression des stations redondantes, nous avons retenu la période 1951-1988 puisqu'elle offre le maximum de données à l'échelle de l'Afrique tropicale. À partir de ces séries sont calculés les cumuls annuels compris entre octobre année 0 et septembre année + 1 (par exemple octobre 1951 à septembre 1952). À la différence de totaux pluviométriques établis selon l'année civile, cette solution permet de ne pas couper aléatoirement la période des précipitations tropicales australes. Afin d'harmoniser la couverture spatiale, certaines stations ont été exclues des noyaux de plus forte densité. La base de données comporte finalement 466 stations, chacune ayant moins de 10 % de données manquantes (Figure 1). Les résultats des analyses statistiques sont similaires, qu'elles soient réalisées sur le fichier stationnel ou sur une grille régulière de $3^\circ \times 3^\circ$. Cela montre que la relative anisotropie spatiale subsistant dans le fichier ne dégrade pas significativement les résultats.

Des analyses en composantes principales (ACP) ont permis d'extraire les principales structures spatiales de la période 1951-1988. Pour maximiser la variance prise en compte par les différents facteurs, les ACP ont été réalisées avec une méthode de rotation Varimax (Richman, 1986), à partir de la matrice de corrélation (et non celle de covariance), moins sensible aux valeurs extrêmes et plus susceptible de dégager des régions homogènes en terme d'anomalies pluviométriques interannuelles. Le même type d'analyses a été répété sur des sous-périodes afin d'éprouver la stabilité et l'homogénéité des modes spatiaux repérés sur la période 1951-1988. Quatre sous-périodes ont été retenues. Les deux premières documentent les changements des conditions

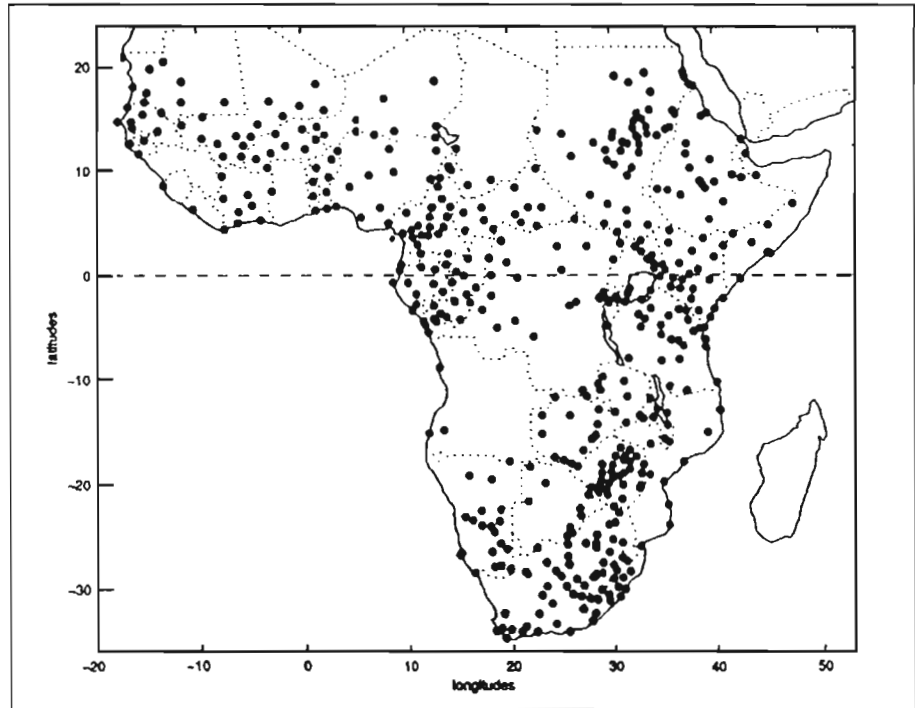


Figure 1 Réseau de stations pluviométriques issu du fichier CRC (1951-1988).

pluviométriques intervenus dès la fin des années 60 dans la zone sahélienne notamment la baisse importante des précipitations après 1967 (Figure 2) (Moron *et al.*, 1995). Les deux suivantes cherchent à caractériser le rôle des phénomènes El Niño Southern Oscillation (ENSO) - La Niña Southern Oscillation (LNSO) dans la structuration régionale des précipitations africaines. L'ACP a donc été successivement calculée avec toutes les années ENSO-LNSO puis avec les années restantes. Le choix de ces années repose sur la classification des phases positives et négatives de l'oscillation australe établie par Halpert et Ropelewski (1992).

Résultats et discussion

Configurations spatiales des précipitations sur la période 1951-1988

L'ACP calculée sur l'ensemble de la période met en évidence cinq régions homogènes (Figure 3). Une grande part de la variance est associée à la première composante qui représente toute la ceinture soudano-sahélienne. Les quatre composantes suivantes se rapportent successivement à l'Afrique orientale, à l'Afrique australe, au bassin du Zambèze et au golfe de Guinée. Ces modes sont

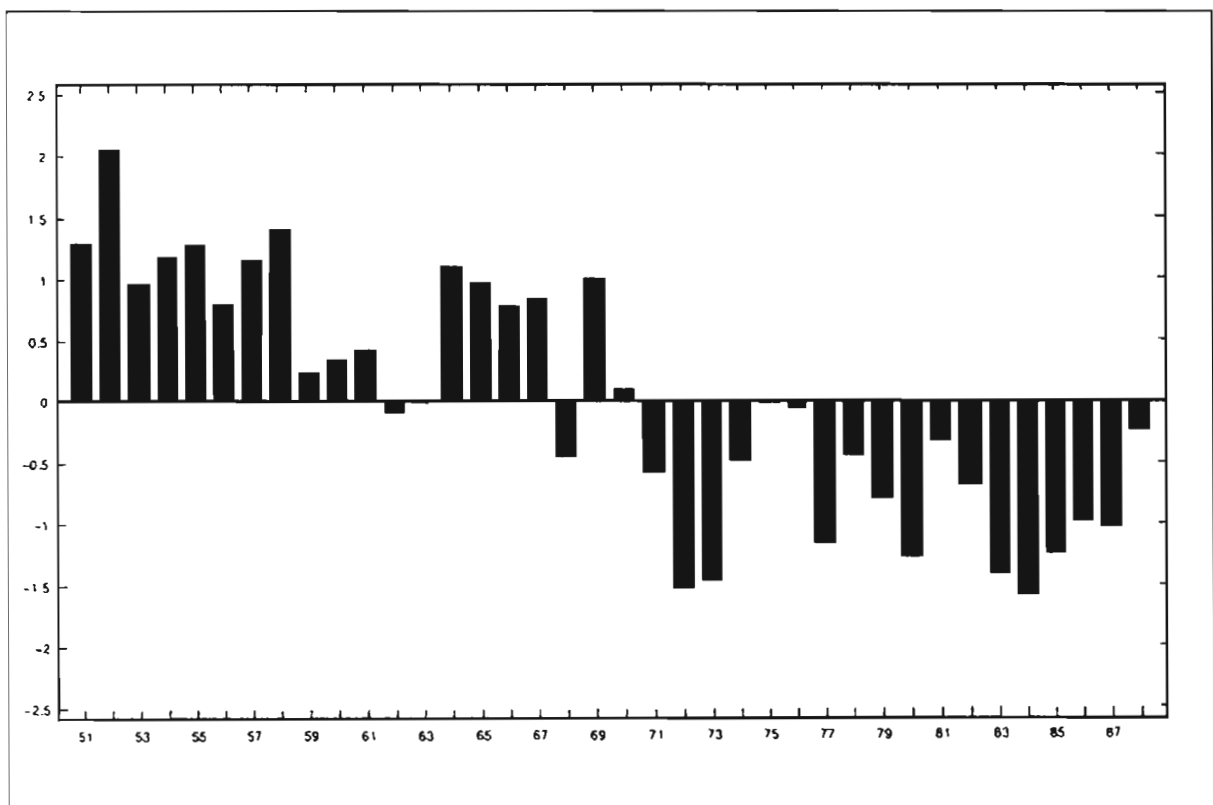


Figure 2 Évolution des précipitations sahéliennes entre 1951 et 1988 (tiré de Bigot et Moron, 1996).

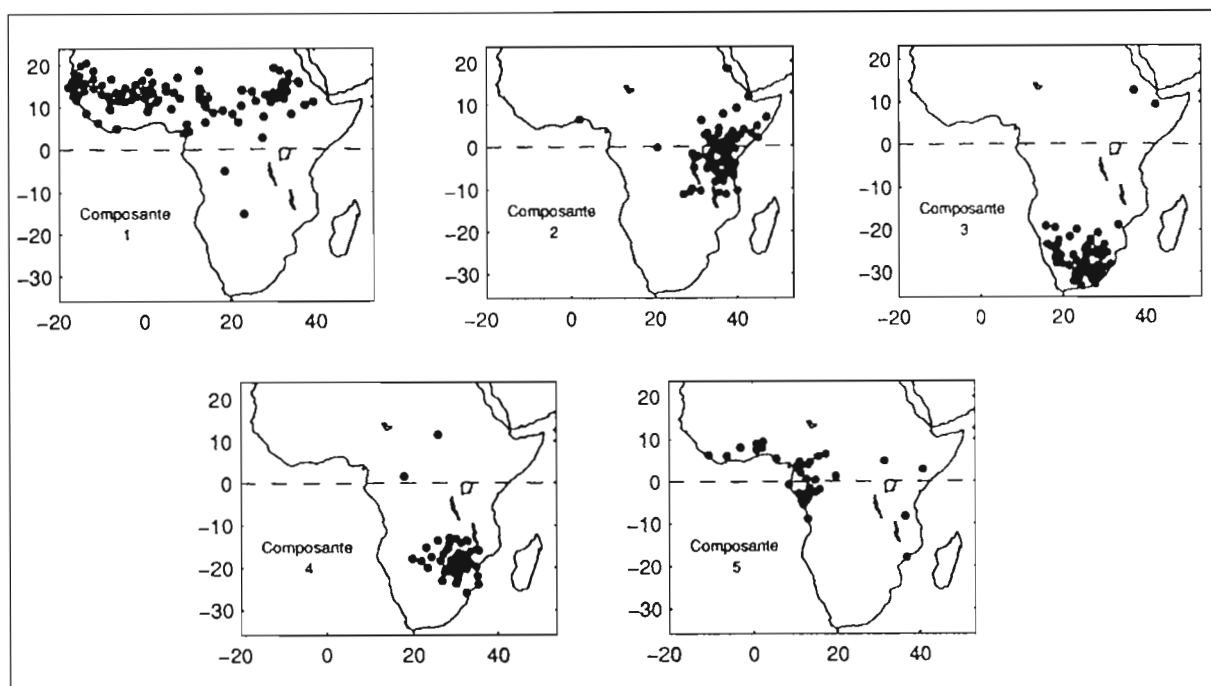


Figure 3 Mise en évidence des principales zones pluviométriques cohérentes entre 1951 et 1988 (résultats issus d'une ACP avec rotation calculée d'après les totaux annuels octobre 1951-septembre 1988).

très proches de ceux obtenus dans des travaux antérieurs, avec d'autres fichiers de données pluviométriques (Nicholson, 1986 ; Hulme, 1992). Cependant, grâce à la meilleure densité stationnelle du fichier CRC, les limites régionales sont plus précises. Pourtant, aucun mode n'est isolé sur l'Afrique centrale. Cela est en partie dû à la faiblesse de la couverture stationnelle. C'est aussi une manifestation de la faible cohérence spatiale de la variabilité pluviométrique interannuelle sur cette zone forestière (Moron *et al.*, 1995).

Configurations spatiales des précipitations sur les périodes 1951-67 et 1968-88

Seuls les quatre premiers modes spatiaux sont significatifs sur la période 1951-1967 (Figure 4a). On retrouve successivement l'Afrique orientale, le bassin du Zambèze, l'Afrique australe et, moins distinctement, la région guinéenne associée à la zone Congo-Gabon. Ces modes restent relativement stables lors d'une analyse effectuée sur la période 1967-1988, même si leur ordre d'apparition diffère (Figure 4b). La différence principale réside dans le fait que la zone soudano-sahélienne redevient une aire à variabilité pluviométrique cohérente sur cette dernière période, alors qu'elle n'apparaissait sur aucune composante auparavant. Avant 1968, il n'existe donc pas d'uniformité dans les variations pluviométriques des différentes stations sahéliennes. Entre 1967 et 1988, l'ensemble soudano-sahélien apparaît sur la quatrième composante alors que c'est la région la plus homogène d'Afrique si l'on considère la totalité de la période 1951-1988.

L'homogénéité spatiale observée sur cette région dans les études de variabilité pluviométrique est en fait essentiellement due au brusque passage à un régime nettement plus sec depuis deux décennies. Moron (1994) note que la période 1950-1967 est arrosée en Afrique de

l'Ouest (maximum durant les années 50 au Sahel et durant les années 60 sur la zone guinéenne). Il ajoute que 1968 marque un tournant dans l'évolution des pluies en Afrique de l'Ouest : d'importants excédents guinéens sont enregistrés alors que c'est la première année sèche au Sahel depuis 1950. La sécheresse, d'abord limitée à la bande sahélienne, s'étend à l'ensemble du domaine à partir de 1971-1972.

Configurations spatiales des précipitations selon les deux phases de l'oscillation australe

Seules les trois premières composantes de l'analyse réalisée à partir de l'échantillon regroupant les années ENSO-LNSO isolent des aires cohérentes (Figure 5a) : l'Afrique australe, la ceinture soudano-sahélienne et l'Afrique orientale. Les résultats obtenus avec les années restantes sont très proches (Figure 5b). Une différence peut cependant être notée entre les deux situations : la cohérence sur l'Afrique australe est très forte lorsque le signal de l'oscillation australe est important alors que sinon, seule la région du Zambèze semble homogène. Ceci montre que dans l'ensemble les structures spatiales de la pluviométrie africaine sont peu sensibles aux modifications de la circulation océano-atmosphérique liées à l'oscillation Australe, ce qui n'exclut pas bien sûr une influence sur les quantités précipitées.

Conclusion

Les configurations spatiales issues d'analyses en composantes principales effectuées à partir de la variabilité pluviométrique africaine montrent que les modes pluviométriques de la période 1951-1988, à l'exception du mode soudano-sahélien, existent aussi sur les sous-périodes 1951-1967 et 1968-1988. En effet, alors que sur la période 1951-1988, la variabilité pluviométrique

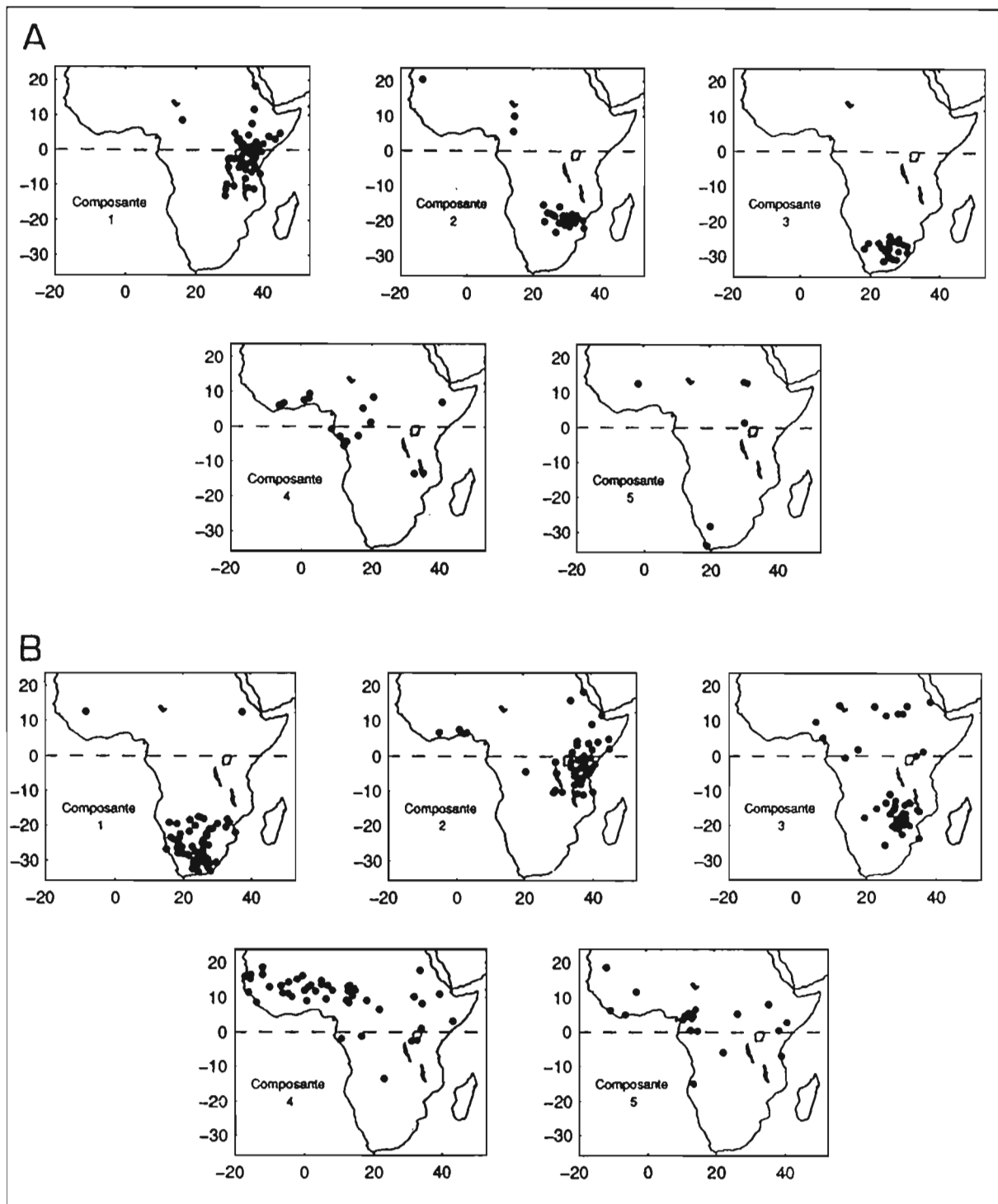


Figure 4 Mise en évidence des principales zones pluviométriques cohérentes : (A) entre octobre 1951 et septembre 1967 ; (B) entre octobre 1967 et septembre 1988.

semble très homogène sur toute la ceinture soudano-sahélienne, cette cohérence s'affaiblit et disparaît même lors d'une analyse sur des échantillons temporels de part et d'autre de 1968. Ainsi, la très forte cohérence spatiale du Sahel sur les quatre dernières décennies semble fortement liée à la transition climatique intervenue à la fin des années 60, avec la baisse brutale des précipitations.

À l'inverse, il n'y a pas de véritable changement dans la configuration spatiale des aires pluviométriques cohérentes lorsque l'on compare les années avec une oscillation australe de forte amplitude (que ce soit un événement chaud ou froid) et le reste de la période. Cette stabilité indique que les structures pluviométriques spatiales de

l'Afrique semblent indépendantes des événements ENSO-LNSO, sauf peut-être en Afrique australe.

Références

- Bigot, S. ; Camberlin, P. ; Moron, V. ; Richard, Y. ; Roucou, P. 1995. Modes of rainfall variability in tropical Africa and their stability through time. *21st Conference on Hurricane and Tropical Meteorology*, 24-28 avril 1995, Miami, AMS Ed., Boston (EU), p. 448-449.
- Bigot, S. ; Moron, V. 1996. Synchronism between temporal discontinuities in African rainfall and sea-surface temperatures, soumis à *Climate Dynamics*.

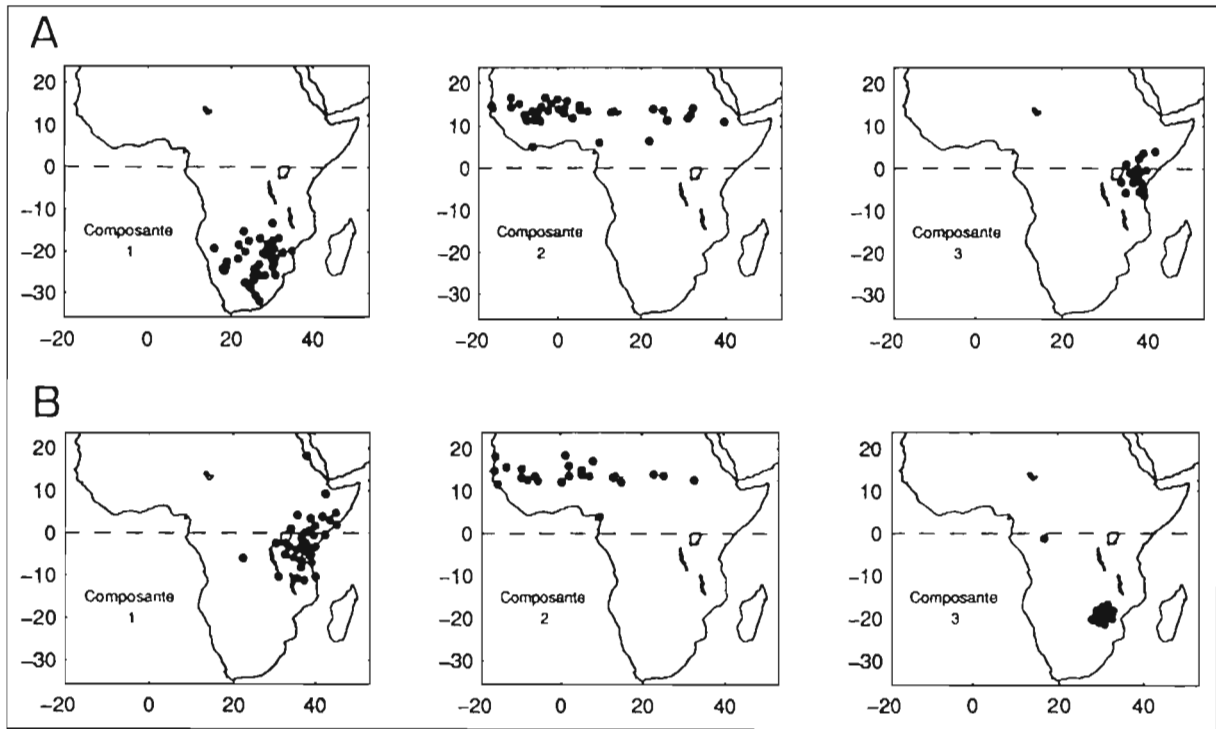


Figure 5 Mise en évidence des principales zones pluviométriques cohérentes : (A) lors des années ENSO/LNSO ; (B) lors des années restantes.
 (Années ENSO : 1951 - 1953 - 1957 - 1963 - 1965 - 1969 - 1972 - 1977 - 1982 - 1987 ; années LNSO : 1954 - 1955 - 1956 - 1964 - 1971 - 1973 - 1974 - 1975 - 1981.)

Camberlin, P. 1994. Les précipitations dans la corne orientale de l'Afrique : climatologie, variabilité et connexions avec quelques indicateurs océano-atmosphériques. *Thèse de doctorat*, Université de Bourgogne, Dijon, 379 p.

Halpert, M. S. ; Ropelewski, C. F. 1992. Surface temperature patterns associated with the Southern Oscillation. *J. Climatol.*, **6**, 577-593.

Janowiak, J. E. 1988. An investigation of interannual rainfall variability in Africa. *Climate*, **1**, 240-255.

Moron, V. 1994. Variabilité des précipitations en Afrique tropicale au nord de l'équateur (1933-1990) et relations avec les Températures de Surface Océanique et la dynamique de l'atmosphère. *Thèse de doctorat*, Université de Bourgogne, Dijon, 219 p.

Moron, V. ; Bigot, S. ; Roucou, P. 1995. Rainfall variability in subequatorial America and Africa and relationships with the main SST modes (1951-1990). *Int. J. of Climatol.*, **15**, 1297-1322.

Nicholson, S. E. 1986. The spatial coherence of african rainfall anomalies : interhemispheric teleconnections. *J. of Climate and Applied Meteo.*, **25**, 1365-1381.

Richman, M. B. 1986. Rotation of principal components. *J. Climatol.*, **6**, 293-336.

6

Évolution du couvert forestier ivoirien sur la période 1950-1990, en relation avec la variabilité du climat et les activités anthropiques

TELESPHORE BROU YAO, ERIC SERVAT, JEAN-EMMANUEL PATUREL

Introduction

Le milieu forestier ivoirien s'étend sur la partie méridionale de la Côte d'Ivoire. Il est limité au nord par la zone de savane préforestière communément appelé « V » baoulé. L'objectif poursuivi est d'étudier les relations entre la baisse de la pluviométrie que l'on observe en Afrique de l'ouest (Paturel *et al.*, 1994) et les activités anthropiques, principalement la déforestation (Gornitz, 1985 ; Monteny, 1985). Il s'agit dans cette analyse sur la Côte d'Ivoire d'arriver à situer historiquement les transformations climatiques locales en rapport avec les dynamiques agricoles et démographiques. L'étude s'articule autour de 2 axes :

- ▷ le premier consiste à identifier, d'une part, les changements intervenus dans les séries pluviométriques, et d'autre part, leurs évolutions spatiales et temporelles,
- ▷ le second consiste à analyser la pression exercée sur le milieu forestier, par l'étude des migrations des populations rurales et des centres de production agricole.

Évolution de la pluviométrie dans le sud forestier ivoirien

L'étude concerne vingt-huit stations pluviométriques couvrant assez bien le milieu forestier ivoirien (Figure 1). Celles-ci ont été retenues en tenant compte du fait qu'elles présentent l'information la plus longue et la plus complète possible. Le contrôle de la qualité des données s'est fait par la méthode du vecteur régional (Hiez, 1992). Les traitements ont été principalement effectués sur les hauteurs pluviométriques annuelles des décennies 1950, 1960, 1970 et 1980.

Détection de rupture dans les séries chronologiques

Une rupture est définie comme un changement de la moyenne de la variable au sein de la série chronologique. L'identification d'éventuels accidents climatiques intervenus sur une série chronologique a été possible à partir de la mise en œuvre de tests statistiques de détection de ruptures. Les tests retenus sont : test statistique de Buishand, test de Pettitt, méthode bayésienne de Lee et Heghinian et segmentation de Hubert. Ces méthodes ont été retenues en fonction de leur robustesse (Lubes *et al.*, 1994).

Nous avons effectué les tests sur les séries chronologiques de 1950 à aujourd'hui. Nous avons fait le même traitement sur des séries plus longues en ajoutant les observations faites depuis l'origine de la station à 1950. La période d'observation des séries chronologiques peut atteindre jusqu'à 60-70 ans. Cela nous permet de juger de l'importance en intensité du changement de la pluviométrie, si il a lieu, au sein du siècle écoulé.

Le tableau 1 présente les résultats des tests en indiquant la date de rupture probable ou deux dates de rupture possibles dans le cas où les méthodes statistiques ne sont pas en accord.

L'examen des résultats montre d'une manière générale une rupture au sein de la série pluviométrique pour chacune des stations étudiées aux alentours de l'année 1970 et ce, quelles que soient les séries étudiées, courtes ou longues. Cela nous montre qu'au cours des soixante à soixante-dix dernières années, un changement net s'est produit il y a environ vingt ans. Les stations d'Abengourou et Agnibilekro qui se situent à l'est de la

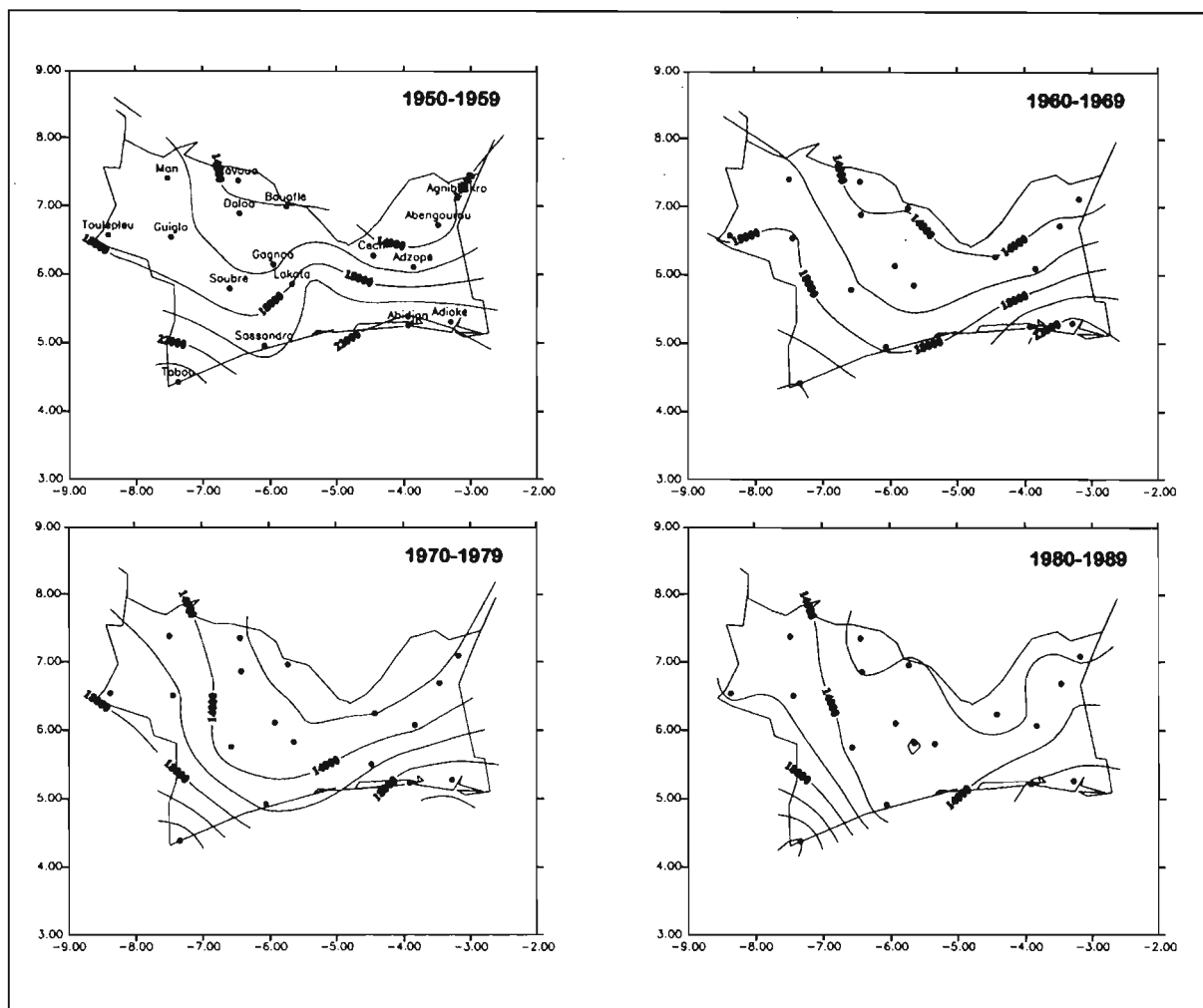


Figure 1 Évolution en Côte d'Ivoire forestière des isohyètes en 1/10 mm au cours des quatre dernières décennies.

Régions pluviométriques	Stations	Longues séries (de l'origine à 1993) Année de rupture	Courtes séries (1950 à 1993) Année de rupture
<i>Littoral - Est</i>	Abidjan	1976- 1982	1976- 1982
	Aboisso	1968	1968
	Adiaké	1982	1970-1982
	Azaguié	1976	1963-1976
	Dabou	1976	1976
<i>Littoral - Centre</i>	Sassandra	1971	1971
	Grand-lahou	1979	1979
<i>Littoral - Ouest intérieur</i>	Tabou	non	non
	Adzopé	1968	1968
	Alépé	1963	1963
	Bouaflé	1972	1972
	Cechi	1963	1963
	Divo	1958-1964	1964
	Gagnoa	non	1966
	Lakota	1970	1970
	Oumé	1976-1979	1976-1979
	Soubré	1970	1970
	Tiassalé	1969	1968 - 1969
Vavoua	1980	1980	
<i>Est</i>	Abengourou	non	non
	Agnibilekro	non	non
<i>Ouest</i>	Daloa	1963-1971	1971-1972
	Danané	1966	1966
	Man	1966	1966
	Toulepleu	1963	1963

Tableau 1 Résultats des tests de détection de rupture dans les séries pluviométriques.

zone n'ont, par contre, connu aucun changement notable de la pluviométrie annuelle. La station de Tabou aurait connu un changement que l'on peut penser moins fort que sur les autres stations puisque l'étude sur la série longue ne décèle rien.

Ce changement se traduit par une baisse de la pluviométrie depuis, donc, une vingtaine d'années. Ce phénomène s'est produit globalement autour de l'année 1970 (Yao, 1989; Quincey, 1987). Dans le détail, on note que certaines stations ont subi ce phénomène très tôt; on parlera de rupture précoce. D'autres l'ont connu plus tard; on parlera de rupture tardive.

Rupture précoce

La diminution de la pluviométrie est observée sur une période charnière allant de 1960 à 1966. Cette situation intéresse surtout le compartiment montagneux ouest du pays avec les stations de Man (1963), Danané (1966), Toulepleu (1966). Au même moment, quelques stations de l'intérieur sont touchées. Il s'agit de Divo (1964), de Cechi (1963) et d'Alépé (1963).

Rupture localisée autour de l'année 1970

La fin des années 60 correspond à une baisse des précipitations sur l'ensemble de la région intérieure de la zone d'étude. Le phénomène s'installe en 1968-1969 pour les stations d'Adzopé, Aboisso, Tiassalé et en 1970-1972 pour Daloa, Bouaflé, Lakota, Soubré, Tiassalé. Une seule station côtière est concernée: Sassandra.

Rupture tardive

Il faut attendre la fin des années 70 pour observer une baisse de la pluviométrie sur le littoral ivoirien, comme en témoignent les stations d'Abidjan (1978-1982), Adiaké (1982), Dabou (1976) et Grand-Lahou (1979). Cette situation concerne aussi les stations de Oumé (1976-79) et de Vavoua (1980), situées au nord de la zone d'étude qui échappaient, jusque là, à cette baisse notable de la pluviométrie.

Rupture non identifiée

Les tests statistiques ne détectent pas de changement notable en certaines stations. Il s'agit de la station de Tabou (région la plus arrosée de la Côte d'Ivoire) située sur le littoral, dans le coin sud-ouest et de deux stations à l'est, Abengourou et Agnibilekro.

Évolution des isohyètes au cours de la période 1950-1990

Cette analyse a pour objectif de voir l'évolution, dans le sud forestier ivoirien, du phénomène de diminution de la pluviométrie observé au cours des dernières décennies.

Au cours des quatre dernières décennies la pluviométrie annuelle a baissé de façon notable. Cela s'est traduit par un glissement continu des isohyètes vers le sud-ouest (Figure 1).

La décennie 50 est assez pluvieuse. Le sud forestier ivoirien est délimité par les courbes isohyètes 2 200 mm sur la position la plus méridionale (à la latitude de

Tabou) et 1 400 mm à l'extrémité nord (au niveau du « V » Baoulé).

La décennie suivante reste humide. Une légère diminution des quantités de pluies annuelles est tout de même observée au niveau de quelques stations.

C'est véritablement pendant les années 70 que la baisse de la pluviométrie prend une importance particulière dans la zone forestière. La quasi totalité des stations a été touchée. La zone de pluviométrie inférieure à 1 400 mm s'évase fortement et occupe près de la moitié du milieu forestier ivoirien. Cette translation vers le sud-ouest de l'isohyète 1 400 mm s'accompagne de la disparition presque totale de l'isohyète 1 800 mm. Désormais seul le littoral sud-ouest (Tabou) et sud-est (Abidjan, Adiaké) reçoivent des précipitations supérieures à 1 800 mm.

La diminution de la pluviométrie s'est encore accentuée au cours de la décennie 80. La zone de pluviométrie inférieure à 1 400 mm s'élargit encore plus et atteint le littoral centre au niveau de Sassandra. Ce régime ne s'applique pas au compartiment montagneux ouest, au littoral est et au littoral ouest.

En résumé une baisse importante des hauteurs pluviométriques annuelles a été observée sur la majeure partie du sud forestier ivoirien. On peut toutefois noter que les stations de l'ouest l'ont ressenti faiblement et que des stations à l'est ne l'ont pas ressenti.

Évolution spatiale et temporelle de l'économie de plantation en côte d'ivoire forestière

Le milieu forestier a connu au cours des années 1960 à 1980, une explosion de sa production cacaoyère et caféière qui a servi de moteur à l'ensemble de l'économie ivoirienne. Généralement peu peuplés, parfois vides d'hommes à certains endroits au moment de l'indépendance, ces espaces forestiers ont été l'objet d'un vaste mouvement de colonisation foncière. Cette situation est le fait de migrants venus des savanes ivoiriennes et des pays soudaniens limitrophes (Burkina Faso, Mali). Une économie agricole basée sur le café et le cacao, dont les succès se limitent aux gains de productivité offerts par le milieu forestier, s'est déployée. Pour contourner la baisse tendancielle de la productivité du travail liée au vieillissement des plantations, la société agraire s'est jusqu'à présent reproduite par le biais de la migration et le déplacement d'une partie de sa population sur la frontière agricole (Schwartz, 1977).

Les effets sur le milieu forestier se font sentir immédiatement et vont en s'amplifiant au fil des années. Ils se manifestent par de fortes densités de populations rurales et un accroissement subséquent de la production; elle-même liée à l'augmentation des superficies cultivées.

Évolution du couvert forestier ivoirien

L'évolution des superficies cultivées s'est faite évidemment au détriment du patrimoine forestier. La Figure 2 présente l'état du couvert forestier de 1955 et celui de 1989. La carte de 1955 a été réalisée à partir de la carte

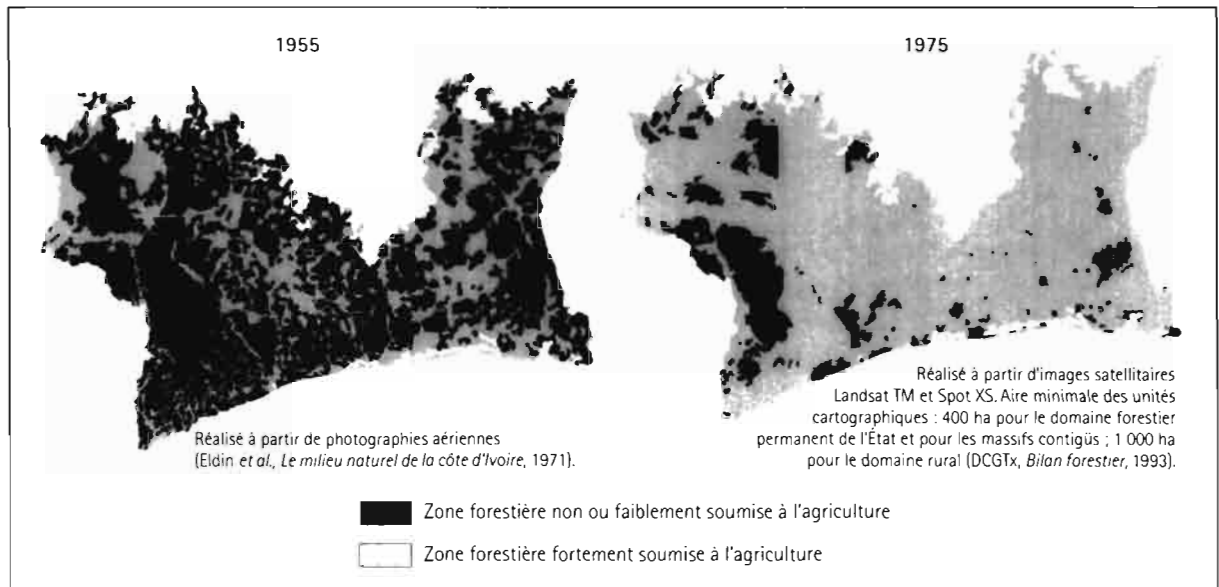


Figure 2 Évolution des massifs de forêt dense humide en Côte d'Ivoire au cours des dernières décennies.

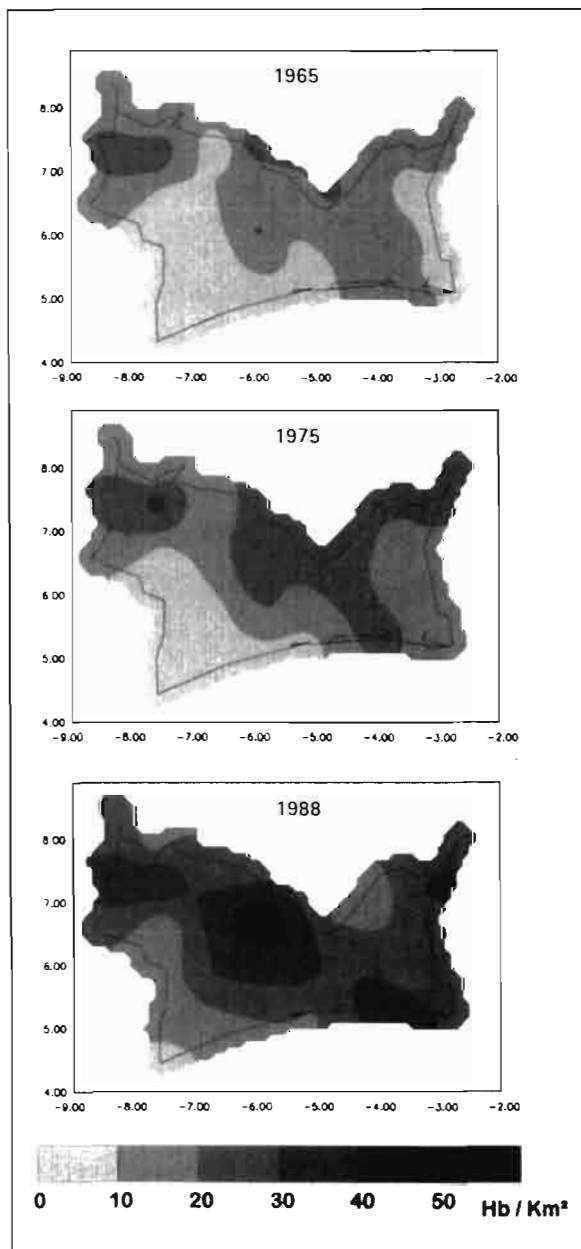


Figure 3 Migration de la population rurale en milieu forestier ivoirien au cours des dernières décennies.

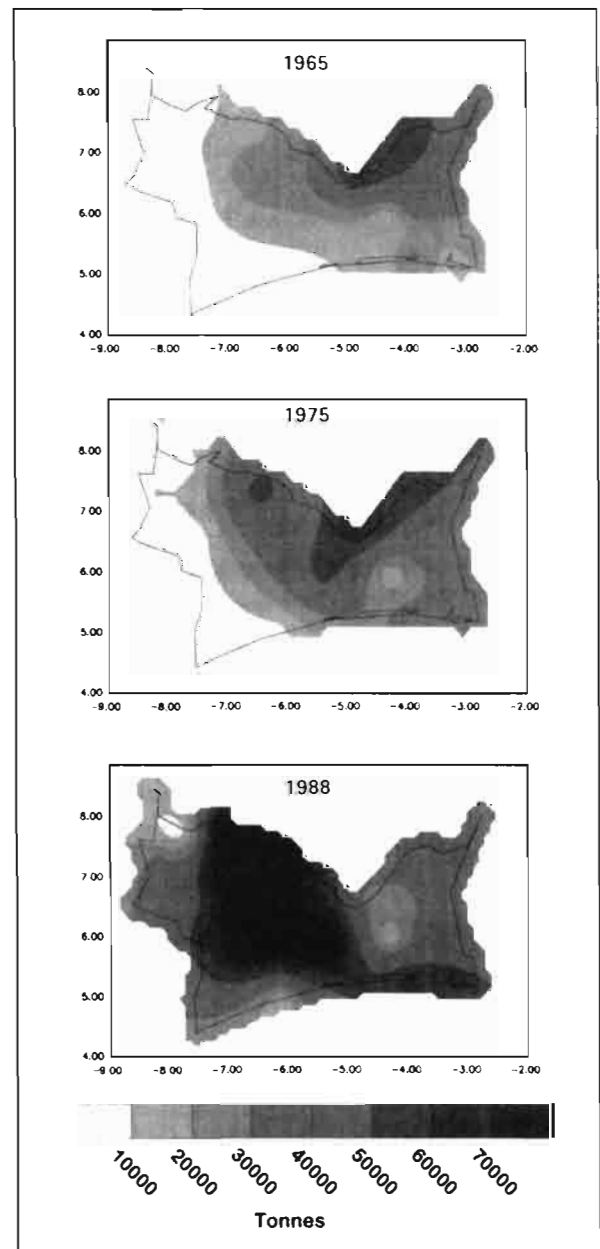


Figure 4 Déplacement du centre de gravité de la production caféière et cacaoyère au cours des dernières décennies.

de végétation de Guillaumet (*Milieu naturel de Côte d'Ivoire*, 1971). Celle de 1989 s'appuie sur le Bilan Forestier, réalisée par la DCGTx, qui est orienté vers une cartographie des forêts classées. Dans cette perspective les forêts du domaine rural n'ont été prises en compte qu'à partir d'une superficie de 1 000 ha (d'un seul tenant) contre 400 ha pour le domaine permanent de l'état. Toutefois, en partant de l'idée qu'aujourd'hui la plupart des grands massifs forestiers n'existent que sous la forme de forêts classées, cette carte peut être utilisée à titre indicatif. L'examen des cartes met clairement en évidence le très net recul des massifs forestiers en Côte d'Ivoire. Entre 1955 et 1990, la superficie totale des zones forestières non soumises à l'agriculture a régressé de 6.8 millions d'hectares, passant de 8.3 à 1.5 millions d'hectares (DCGTx, 1993). Il y a un siècle, la forêt devait avoir une superficie dix fois plus importante que maintenant (Rompaey, 1993)!

Migration des populations et des centres de production

Les Figures 3 et 4 présentent les grands mouvements de l'histoire de l'économie de plantation. Les plages de couleurs foncées indiquent respectivement une forte densité de population et une production caféière et cacaoyère importante.

Jusqu'en 1965, l'immigration de la force du travail pour la culture du café et du cacao se fait en priorité dans le quart sud-est du pays. Les densités de population rurale comptent parmi les plus fortes. L'accroissement de la population y est considérable, plus de 5 % l'an. Cet apport démographique permet ainsi à cette région de connaître un décollage économique très rapide. La densification et l'augmentation spectaculaire de la production qui s'en est suivie se traduisent par un défrichement systématique. Dans cette région, le comportement des planteurs face à la forêt peut se structurer en 3 phases (Schwartz, 1977). Dans un premier temps, la forêt étant disponible, les chefs d'exploitation se sont appropriés la terre, de façon anarchique. Dans un deuxième temps, la forêt commençant à disparaître, les planteurs ont fait pression pour faire déclasser celle qui subsistait (dans le temps ils remettaient en activité d'anciennes plantations à l'abandon et ils s'installaient délibérément dans les forêts classées). Enfin, avec l'épuisement des terres, la seule solution pour avoir accès à la forêt est l'exode en direction des contrées voisines, soit plus au sud.

Au cours des années 70, l'activité agricole bascule vers d'autres territoires. Le mouvement migratoire se poursuit, mais de plus en plus en direction du centre-sud et centre-ouest. Les densités de population rurale sont les plus élevées en ce moment. On y note en effet une augmentation de la population entre 1965 et 1975, soit plus de 5 % l'an. Cela s'est traduit par un rythme accéléré de la mise en exploitation de ces régions au cours de cette période. À cette époque dans le centre-est, le niveau des productions se stabilise, à cause de l'épuisement des terres.

Les années 80 correspondent à une tendance à l'homogénéisation des densités dans la zone forestière. Cette observation exprime la généralisation du système de

l'économie de plantation dans le pays forestier. La région du sud-ouest constitue le dernier espace forestier qui était en 1975 encore peu investi par l'économie de plantation. En effet, il y a quelques années, cette partie du pays était une région sous-peuplée.

Aujourd'hui le flot migratoire, le dynamisme pionnier de ces populations allochtones, l'absence de contraintes foncières apparaissent comme des éléments décisifs capables de diffuser rapidement les plantations caféière et cacaoyère. Les productions qui étaient quasi nulles jusqu'en 1975, se situent à partir de cette date à des niveaux très importants.

Le système de l'économie de plantation s'est donc déroulé en plusieurs phases. La mise en valeur de la zone forestière s'est faite d'abord dans les régions du centre-sud et de l'est. Elle s'étend par la suite vers le sud, vers l'ouest, puis vers le sud-ouest (Ronan, 1993).

Conclusion

On peut noter un certain parallélisme dans les observations faites sur les dernières décennies :

- ▷ la densification et l'augmentation spectaculaire de la production agricole s'accompagnent d'une diminution brutale du couvert végétal. Les paysans entament aujourd'hui les derniers grands espaces de forêts primaires du pays et commencent à « grignoter » ailleurs les dernières réserves forestières.
- ▷ les grands mouvements migratoires de l'histoire de l'activité agricole se superposent au schéma de l'évolution de la pluviométrie.
- ▷ le déplacement de la production cacaoyère et caféière suit le glissement des isohyètes au cours des dernières décennies, du centre-est vers le centre-ouest et le sud-ouest de la Côte d'Ivoire.

Les phénomènes de déforestation, de densification de la production agricole et de diminution de la pluviométrie sont très certainement intimement liés. Mais ces liens de cause à effet ne sont pas tous clairement discernables.

Références

- Eldin, M. ; Guillaumet, J. F. ; Adjonohoun, E. ; Avenard, J. M. ; Girard, G. ; Sircoulon, J. ; Touchebeuf, P. ; Perraud A. *et al.*, 1971. *Le milieu naturel de Côte d'Ivoire*. Édition ORSTOM, 391 p.
- DCGTx. 1993. *Développement rural et préservation de l'environnement forestier : enjeux et perspectives en zone de forêt dense*. DCGTx, 139 p.
- Gornitz, V. 1985. A survey of anthropogenic vegetation changes in West Africa during the last century-climatic implications. *Climatic changes*, 7, 285-325.
- Hiez, G. *et al.* 1982. *Méthode du vecteur régional*. ORSTOM, manuel d'utilisation.
- Lubes, H. 1994. *Caractérisation de fluctuations dans une série chronologique par applications de tests statistiques : étude bibliographique*. ORSTOM-Iccare, 3, 20 p.
- Monteny, B. 1987. Contribution à l'étude des interactions végétation-atmosphère en milieu tropical humide. Thèse de doctorat d'État, Université de Paris-Sud, 170 p.

- Paturel, J. E. ; Servat, E. ; Kouamé, B. ; Boyer, J. F. 1995. Manifestation de la sécheresse en Afrique de l'ouest non sahélienne, cas de la Côte d'Ivoire, du Togo et du Bénin. *Sécheresse*, 6, 95-102.
- Quencey, P. 1987. Évolution de la pluviosité dans le Sud ivoirien. *Cultures et forêt*, 2, 9-13.
- Rompaey, R. S. A. R. van, 1993. The regional gradient forest in Liberia and Côte d'Ivoire. Thèse de doctorat, Université de Wageningen, département de foresterie, p. 17-30.
- Ronan, B. 1994. La dynamique des populations rurales et le développement du système d'économie de plantation. Les éléments d'une approche historique et géographique. *GIDIS-CI*, 7, 27-66.
- Schwartz, A. *Le dynamisme pionnier dans le sud-ouest ivoirien et ses effets sur le milieu forestier*. Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre Mer avec la collaboration de l'Université Nationale de Côte d'Ivoire (IGT et IES) et l'Université de Paris, 209 p.
- Yao, R. 1989. Les changements climatiques en Côte d'Ivoire : tentative d'explication et esquisse de solution. *Séminaire d'agroclimatologie et bioclimatologie*, 10 p.

7

Reconstitution des perturbations anciennes d'une forêt tropicale humide de Guyane par l'étude des dépôts sédimentaires et l'analyse des graines de plantes pionnières contenues dans un carottage

PIERRE CHARLES-DOMINIQUE, MICHEL SERVANT

Introduction

En régions de forêts tropicales humides, les espèces végétales pionnières se trouvent essentiellement dans les jeunes formations secondaires installées dans les zones perturbées (plantations, bordures de routes, grandes ouvertures, etc.), mais aussi, en tout petit nombre, dans les forêts naturelles où elles sont localisées dans les petites trouées formées par les chutes d'arbres (chablis). Ces plantes, qui sont les premières à s'installer dans les ouvertures nouvellement créées (Aubréville, 1947 ; Bazzaz et Pickett, 1980), sont exigeantes en lumière ; leur croissance est rapide et leur vie relativement brève. Elles sont donc progressivement supplantées par les espèces de la grande forêt en quelques décennies, et, dans les conditions naturelles, c'est grâce à la création des nouvelles trouées apparaissant de façon aléatoire qu'elles peuvent se maintenir. La proportion de plantes pionnières est donc corrélée au taux d'ouverture et de perturbation de la forêt, et leurs stratégies de colonisation sont le plus souvent associées à un certain nombre de caractères adaptés à ces contraintes d'opportunisme :

1. production d'un très grand nombre de graines de toute petite taille (Prévost, 1983) ;
2. distribution relativement homogène de ces graines par des petits animaux frugivores (oiseaux et chauves-souris) qui les disséminent à plusieurs centaines de mètres dans leurs fientes (Charles-Dominique, 1986) ;
3. adaptations physiologiques des graines leur permettant de rester en dormance dans les sols jusqu'à l'apparition de conditions d'illumination favorables consécutives à une ouverture de la canopée

(Whitmore, 1975,1983 ; Uhl et Clark, 1983 ; De Foresta et Prévost, 1986) ;

4. téguments suffisamment résistants leur permettant de survivre dans les sols forestiers durant la période de dormance.

Ces caractéristiques font des graines d'espèces pionnières de bons indicateurs des perturbations de l'écosystème forestier environnant. En effet, la « pluie de graines » (toutes espèces pionnières confondues) est dix à quinze fois plus importante dans les forêts secondarisées qu'en forêt primaire (De Foresta *et al.*, 1984). Par ailleurs, la relative bonne résistance de leurs téguments prédisposent ces graines à une longue conservation dans les sédiments, et leurs formes, associées à des ornements particuliers, permettent de les déterminer au niveau générique, et très souvent au niveau spécifique. À l'instar des pollens, les graines de plantes pionnières pourraient donc constituer un bon indicateur des perturbations passées de l'écosystème forestier, hypothèse que nous avons voulu tester dans le cadre du programme ECOFIT. Après un premier test montrant que de telles graines existaient dans la tourbe d'un petit marécage, deux carottages spécifiques y ont été pratiqués à l'occasion d'une campagne de prélèvements destinée à une étude palynologique.

Par ailleurs, ce marécage montrant l'existence de couches de sable et gravier intercalées dans le sédiment, signes de périodes de forte érosion des sols, donc de perturbations du couvert forestier, une étude complémentaire a été entreprise sur les sédiments de façon à mieux comprendre le fonctionnement de cette zone marécageuse, ainsi que sa partie aval.

Caractéristiques de la zone d'étude

L'étude a été faite à la station de recherche des Nouragues (Guyane), située à 100 km de la côte en forêt tropicale humide intacte. (4° 5' N, 54° 40' W). La pluviométrie annuelle y est supérieure à 3 000 mm, réparties à peu près 280 jours par an, avec deux périodes minimales : l'une, « saison sèche », entre septembre et octobre, et l'autre, « petit été », plus courte et parfois absente, vers le mois de mars. La région a été habitée jusqu'au XVIII^e siècle par les amérindiens Nouragues (Grenand, 1979 et com. pers.), mais dans la zone d'étude proprement dite, les traces d'occupation humaine n'ont été datées qu'entre 1 000 et 1 500 ans BP (Tardy, com. pers.), ce qui n'exclut pas d'autres sites d'occupation plus récents ou plus anciens, non encore mis en évidence. La zone d'étude n'a jamais été occupée pendant l'époque coloniale, jusqu'à la création de la station de recherche, en 1986. Le site de carottage choisi est une « pinotière », formation marécageuse où la strate supérieure est principalement occupée par le palmier « pinot » *Euterpe oleracea* (Arecaceae) et le « Manil » *Symphonia globulifera* (Clusiaceae). Le sous-bois y est clairsemé, colonisé par quelques plantes herbacées comme *Asplundia heteranthera*, *Cyclanthus bifida* (Cyclantaceae), *Anthurium* sp., *Spathiphyllum* sp. (Araceae), *Ischnosiphon* sp. (Maranthaceae). Le substrat est constitué d'une « pégasse », sorte de tourbe gorgée d'eau et composée de débris de fibres et de matières organiques accumulées sur une grande épaisseur. Même pendant les fortes pluies, l'écoulement de l'eau est lent, surtout dans les parties les plus larges de la pinotière où elle est évacuée autant en s'infiltrant au travers de cette matière spongieuse, qu'en surface, par un réseau de petits chenaux anastomosés où le courant reste toujours très faible.

Contrairement à la majeure partie des pinotières qui occupent le plus souvent les bas-fonds, celle-ci est située à mi hauteur d'un plateau, à près de 40 m au-dessus du niveau du système hydrographique auquel elle est reliée par un ruisseau franchissant une série de petites cascades, sur une longueur de 200 m. La pinotière étudiée est composée de deux unités distinctes, l'une (P1), de 50 m de large et 0,475 ha de surface, recevant les eaux d'un bassin versant de 12 ha, l'autre (P2), de 40 m de large et 0,725 ha, recevant les eaux d'un bassin versant de 18 ha. Ces deux unités confluent dans une troisième (P3) de 100 m de large et 1,363 ha de surface, correspondant à un drainage total de 51 ha. Le déversoir du dernier bassin est encaissé entre deux pentes abruptes encombrées de gros blocs de latérite. Le fond de ces pinotières est rempli par plusieurs mètres d'épaisseur d'une argile plus ou moins riche en matière organique, surmontée de 80 à 150 cm de tourbe. Une à trois couches fines composées d'un mélange de sable, graviers et petits cailloux sont intercalées dans le sédiment. Le soubassement est une altérite provenant de la dégradation de roches vertes métamorphiques.

Méthodes

Cent trente-trois sondages de la pinotière ont été pratiqués par enfoncement d'une perche métallique graduée dans le sédiment, tous les 4 m, le long de 12 transects

espacés de 30 à 40 m les uns des autres (Figure 1). Lorsqu'un obstacle (bois mort) s'opposait à l'enfoncement de la perche, un emplacement proche était recherché par tâtonnement de façon à atteindre le sédiment argileux compact. La traversée de la tourbe était très facile et les couches de sable et graviers étaient détectées grâce au crissement caractéristique transmis le long de la perche. Par contre, dès que la sonde atteignait la couche profonde argilo-sédimentaire, il devenait impossible de la faire pénétrer plus de quelques décimètres (limite indiquée en pointillé sur le graphique). La profondeur et l'épaisseur de chaque couche d'éléments grossiers (sable et gravier) ont été systématiquement relevées.

En aval du déversoir, un examen des berges a été pratiqué pour y rechercher les restes de terrasses alluviales, témoins d'anciens épisodes d'érosion/dépôt. Ces anciennes terrasses sont actuellement entaillées par la crique principale, surtout au moment des fortes pluies. Des fragments de feuilles mortes inclus à la base d'une terrasse ont été prélevés par tamisage, pour les datations C¹⁴, ainsi que des échantillons de bois collectés directement sur des souches dégagées sous la base des terrasses.

Les carottages ont été pratiqués dans la pinotière à l'aide d'un carottier à vibration par L. Martin, à l'occasion d'une campagne de prélèvements destinée à une étude palynologique (Ledru *et al.*, 1997). Deux carottes prélevées dans un sédiment tourbeux reposant sur un lit de sable et gravier ont été réservées à la recherche des graines. Chacune a été divisée en tranches de un centimètre d'épaisseur, conservées dans des sacs en matière plastique à une température de 4 °. La recherche des graines a été faite sous loupe binoculaire sur la totalité de l'échantillon, sans traitement préalable. La carotte 92/2bis, de 86 cm, provient du bassin P1 et la carotte 92/4 bis, de 134 cm, du bassin P3. Seuls les résultats obtenus en P1 seront présentés, car l'échantillon issu de P3, bien que reflétant les mêmes tendances que le premier, contenait trop peu de graines.

Résultats

Traces d'érosion et de dépôt

Les couches de sable et gravier incluses dans le sédiment organique de la pinotière ont quelques centimètres d'épaisseur. Elles sont irrégulières, parfois absentes, mais souvent organisées en deux, voir trois niveaux superposés, espacés de 5 à 25 cm. Les éléments les plus grossiers mis à jour lors des carottages, mais aussi à l'occasion du creusement d'une fosse de 180 cm de profondeur, peuvent atteindre une taille de quelques cm. La reconstitution graphique des profils montre nettement une légère déclivité de ces couches, des bords vers le centre, indiquant bien qu'il s'agit d'un transport. La couche d'éléments grossiers sur laquelle s'appuie la carotte 92/2 bis est estimée inférieure à 1 390 ans BP, en se basant sur une datation AMS faite à partir des graines situées dans sa limite supérieure. Dans la partie resserrée du bassin P1, avant sa confluence en P3, les couches de sable et gravier semblent être organisées en trois niveaux plus ou moins interrompus (Figure 1).

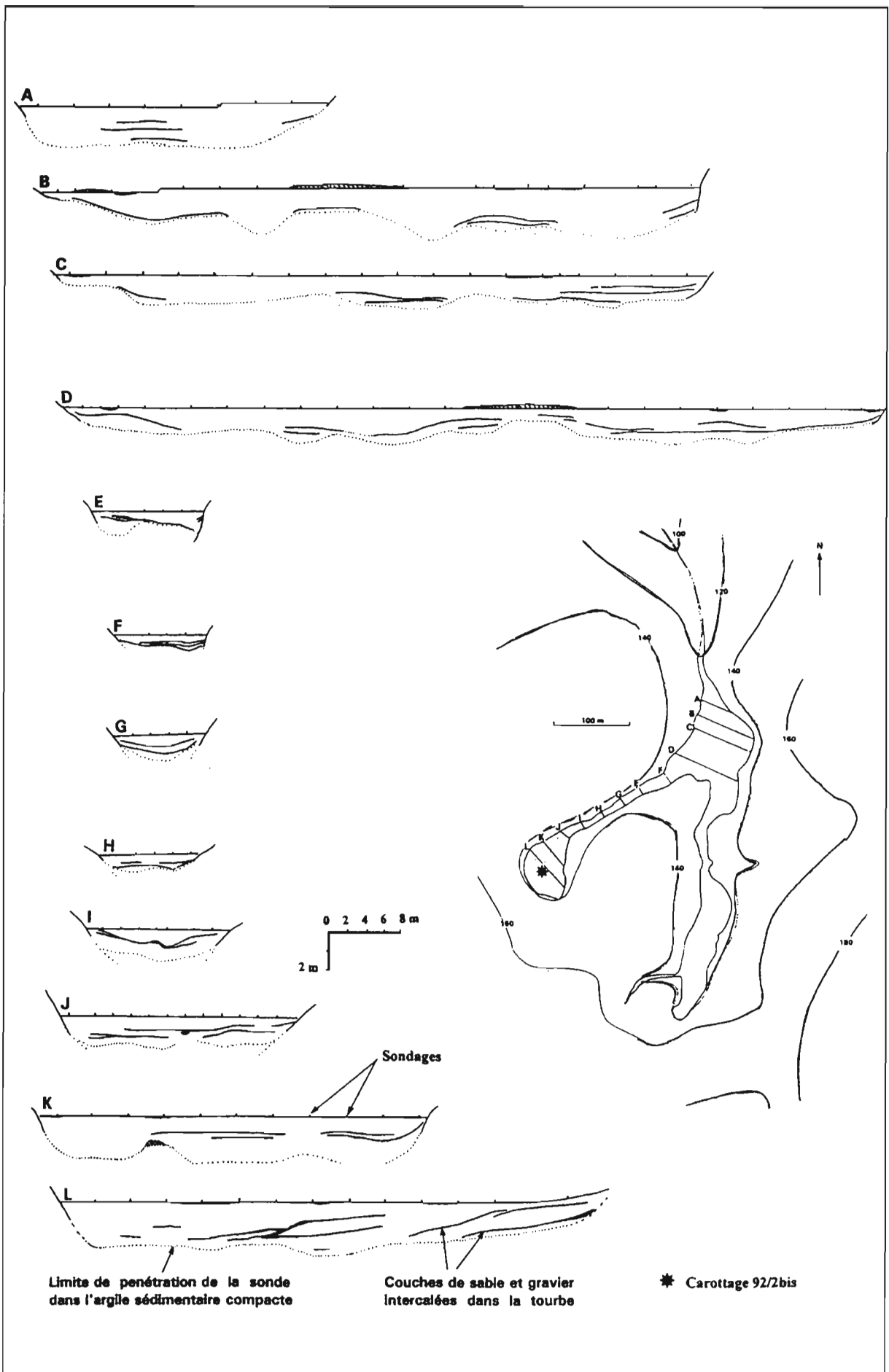


Figure 1 Topographie des coupes transversales de la pinotière perchée (tourbière), d'aval en amont, montrant les différentes couches de sable et gravier incluses dans la tourbe.

En aval de l'exutoire de ce marécage, dans la partie basse de la vallée où de nombreux ruisseaux alimentent la « crique Nourague », cours d'eau principal dont la profondeur moyenne varie entre 30 et 60 cm, des restes de deux terrasses alluviales anciennes, plus ou moins érodées, ont été mis en évidence sur au moins 3 km le long du cours. La plus haute, qui n'a pu être datée, surmonte le lit actuel d'environ 3 m dans le cours supérieur. La plus récente, dont l'âge serait compris entre 556 et 601 ans BP, mesure 1 m de hauteur dans le cours supérieur et environ 1,50 m plus en aval. À la base de cette terrasse, actuellement entaillée par le cours d'eau, se trouvent des lits d'argile et sable mélangés à des charbons, mais aussi à des débris de feuilles mortes qui ont servi à dater le dépôt. L'analyse de graines extraites de ce sédiment indique une forte proportion de plantes pionnières. Des vieilles souches d'arbres, encore enracinées, ont été retrouvées d'une part dans l'eau, à la limite de la basse terrasse en cours de dégagement par le courant, mais aussi sous cette basse terrasse en creusant la berge sur une largeur d'environ 80 cm à partir de la rive actuelle (Figure 2). Les datations C^{14} faites sur ces échantillons de bois donnent des valeurs difficiles à interpréter (Deux dates trop récentes: 130 et 350 ans BP correspondant vraisemblablement à des arbres établis postérieurement à la formation de la terrasse, en bordure de rive, ont été éliminées): 810 ± 60 ans BP, $1\ 250 \pm 50$ ans BP, $1\ 390 \pm 40$ ans BP, $2\ 380 \pm 50$ ans BP, $4\ 310 \pm 50$ ans BP. Peut-être des événements successifs ont-ils permis de protéger ces souches de la décomposition, par recouvrement d'une couche de vase, les dégagant à nouveau avant un nouveau recouvrement (?). Le dernier enfouissement correspondrait à la formation de la basse terrasse et remonterait à l'âge du dépôt des feuilles. En effet, du fait de leur fragilité et donc de l'impossibilité d'une conservation après remaniement, la formation de cette terrasse devrait être contemporaine de l'âge de ces restes de feuilles (530 ± 70 ans BP).

Graines d'espèces pionnières dans le carottage

7 237 graines, dont 5 617 appartenant à 14 espèces pionnières reconnues, ont été dénombrées : 4 592 Melastomataceae (9 espèces des genres *Henriettea*, et *Miconia*), 618 *Piper* (types de graines correspondant aux espèces héliophiles comme *P. hostmannianum* et *P. aduncum*, difficiles à distinguer l'une de l'autre, mais bien distinctes des *Piper* de sous-bois), 131 *Solanum*, 267 *Cecropia obtusa*, 29 *Cecropia sciadophylla*, 42 *Cecropia palmata*. Il faut signaler la présence d'une espèce abondante, non encore déterminée (sp 8, 1 148 graines) dont la distribution est identique à celle des *Solanum* et des *Piper*, ainsi que 124 Cyclantaceae, espèces non pionnières liées aux zones humides et dont les graines sont réparties régulièrement le long du profil. La plupart de ces graines sont de toute petite taille : de 0,25 à 1 mm pour les Melastomataceae, 1 à 5 mm pour les *Cecropia*, *Solanum*, *Piper*, et Cyclantaceae.

Les grosses graines, qui appartiennent toutes à des espèces non pionnières, sont produites en beaucoup plus faible quantité si bien que seulement quelques éléments non significatifs ont été retrouvés dans le carottage dont le diamètre (8 cm) était trop petit pour pouvoir en inclure une quantité suffisante. En outre, leur conservation est moins bonne.

Pour la carotte 92/2 bis, cinq datations AMS ont été effectuées sur des petits lots de graines, chacun provenant de la même profondeur: $1\ 390 \pm 60$ ans BP à 86 cm; $1\ 290 \pm 90$ ans BP à 85 cm; $1\ 230 \pm 42$ ans BP à 68-66 cm; 695 ± 48 ans BP à 38 cm; 336 ± 40 ans BP à 20-18 cm (Beta analytic et Université d'Utrecht, données en âges C^{14} conventionnels). La solution de faire les datations sur les graines, plutôt que sur des fragments de bois, nous a semblé plus fiable, dans la mesure où leur formation ne peut être que contemporaine du dépôt, sans remaniement secondaire. Les taux de sédimentation cal-

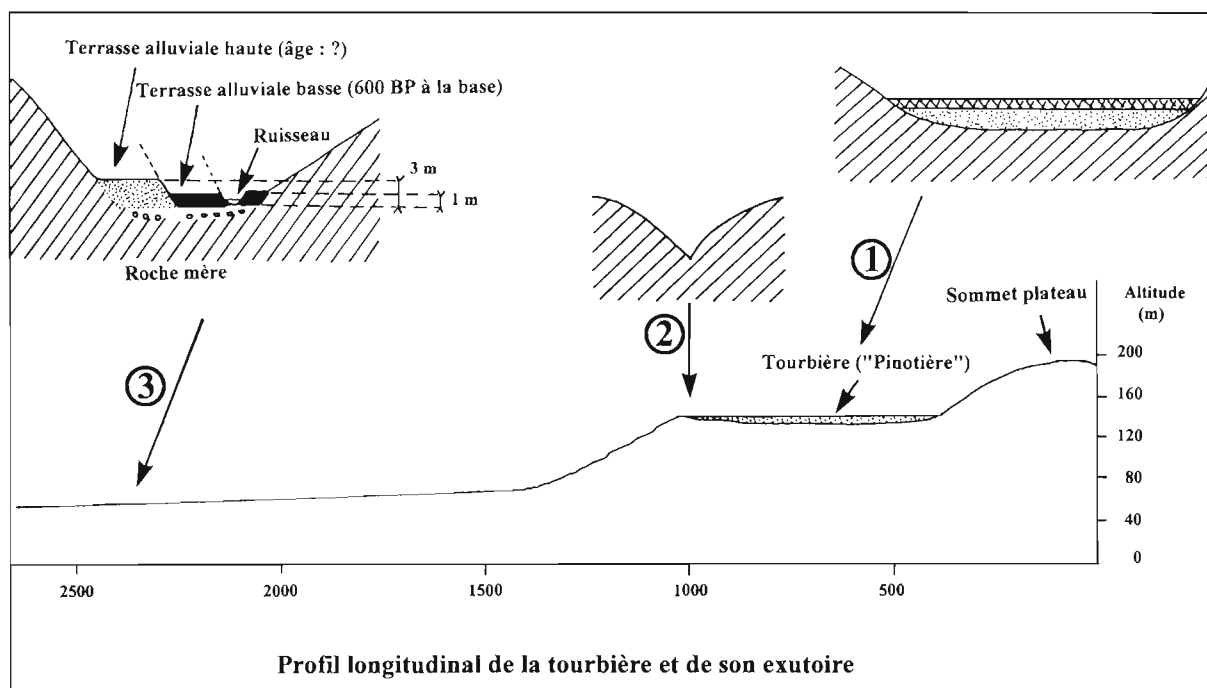


Figure 2 Profil longitudinal et coupes transversales de la pinotière perchée (tourbière) et de son exutoire montrant les terrasses alluviales dans la partie aval : (1) profil transversal au niveau de la tourbière ; (2) profil transversal au niveau du déversoir ; (3) profil transversal au niveau de la vallée.

culés sont les suivants : 1, 1 ou 3 mm/an entre 86 et 68 cm ; 0,056 mm/an entre 68 et 38 cm ; 0,056 mm/an entre 38 et 20 cm ; 0,059 mm/an entre 20 et 0 cm. Ce taux semble donc important dans le bas de la carotte, zone surmontant les graviers, puis plus faible mais homogène tout au long de la carotte.

Les périodes suivantes peuvent être distinguées : 1 400 à 1 200 ans BP, abondance des *Piper*, *Solanum* et *Cecropia palmata* ; 1 200 à 900 ans BP, faible quantité de graines pionnières ; 900 à 600 ans BP, pic de Melastomataceae, accompagné de *Cecropia obtusa* et quelques *Solanum* et *Piper* ; 600 à 300 ans BP, diminution progressive de ce pic, avec prédominance de quelques Melastomataceae ; 300 ans BP à l'actuel, très peu de graines de plantes pionnières (Figure 3).

Interprétation

Dans l'état actuel de l'écosystème forestier on n'observe pas de phénomènes d'érosion des sols capables de générer des dépôts identiques à ceux qui ont été formés dans un passé relativement récent. En effet, l'importante couverture végétale stratifiée, sur 30 à 45 m d'épaisseur, amortit considérablement les fortes pluies qui arrivent sans force en sous-bois. En outre, les sols forestiers sont envahis par un chevelu racinaire qui se développe dans les couches superficielles jusqu'au contact de la litière, formant un immense « filtre » arrêtant les particules. Une partie seulement du drainage se fait en surface, le reste circulant au travers des sols dont l'érosion est essentiellement chimique (Grimaldi *et al.*, 1992). Lors des fortes pluies qui augmentent notablement le débit des petits cours d'eau, très peu de matériaux solides arrivent en provenance des sous-bois. Ce sont essentiellement des sédiments anciens qui sont remaniés par les courants dont la vitesse est ralentie tout au long du trajet par les multiples troncs et branches mortes qui encombrant les lits. Il en va de même pour la zone maré-

cageuse étudiée qui, actuellement, ne reçoit aucun dépôt d'éléments grossiers pendant les fortes pluies. Pour expliquer de tels dépôts dans le passé il faut donc envisager des ouvertures du couvert forestier à grande échelle ayant pu entraîner une fragilisation des sols et leur érosion sur de vastes surfaces. Actuellement, même dans les régions de Guyane où l'agriculture traditionnelle sur brûlis est pratiquée, les sols sont peu exposés à l'érosion. Il est donc vraisemblable qu'à l'époque précolombienne, où l'usage de haches de pierre devait limiter l'étendue des abatis (Harris, 1977), l'impact de l'agriculture sur l'érosion devait être encore plus réduit qu'aujourd'hui. L'hypothèse de perturbations consécutives à des paléocendres, seuls événements capables de destructions massives et simultanées, paraît plus vraisemblable.

La forte proportion de plantes pionnières pendant des périodes étendues sur plusieurs siècles fait penser à des séries d'incidents brefs, répétés au moins tous les 10 à 30 ans, plutôt qu'à un événement unique. En effet, les plantes pionnières ont une durée de vie relativement courte et sont normalement remplacées par les arbres de la grande forêt qui leur succèdent après quelques décennies. Seuls des accidents répétés peuvent donc expliquer leur maintien en abondance sur de si longues périodes.

L'ensemble de ces données suggère l'existence de deux époques ayant connu de fortes perturbations du couvert forestier, séparées par une période pendant laquelle la densité et le spectre de graines pionnières sont semblables à la situation actuelle :

1. Depuis la base de la carotte, c'est-à-dire 1 390 ans BP, jusqu'à 1 200 ans BP, de très grandes perturbations apparaissent, faisant probablement suite à une période plus longue, non analysée ici, et marquée par les sédiments grossiers sur lesquels s'appuie la couche de tourbe. L'étude pollinique faite par Ledru (ce

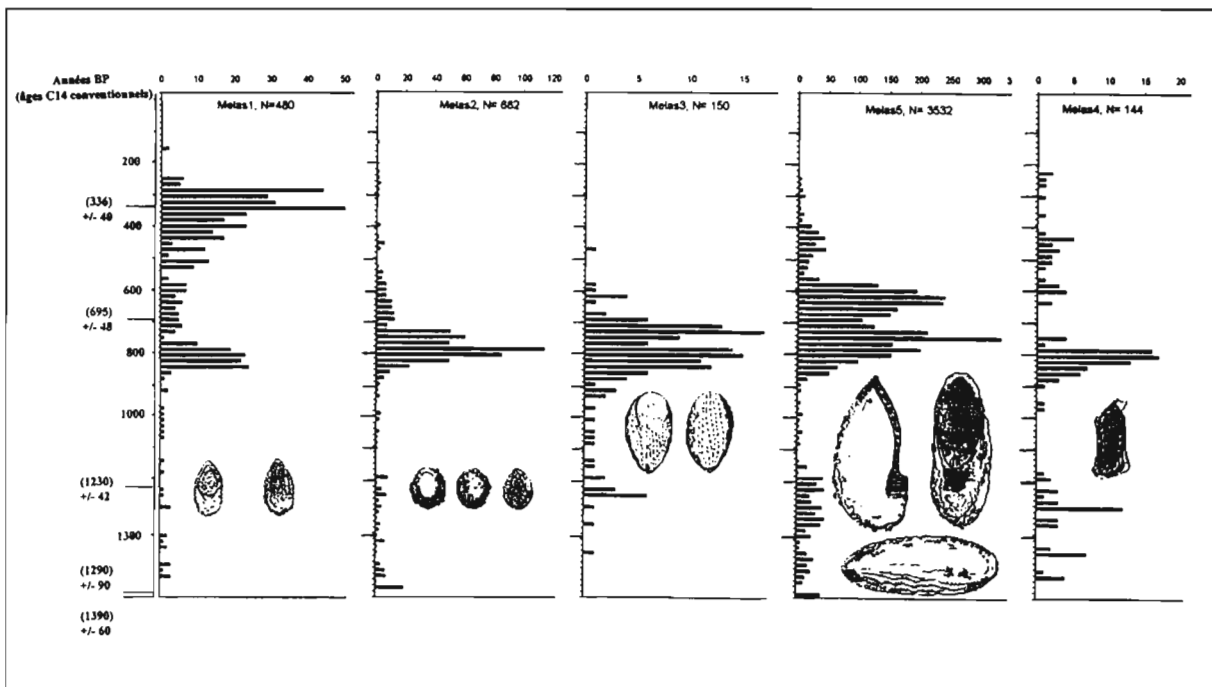


Figure 3a Analyse des graines collectées dans la carotte 92/2. Variations de l'abondance (exprimée en nombre total de graines par tranche de 1 cm) de cinq espèces de Melastomataceae en fonction du temps.

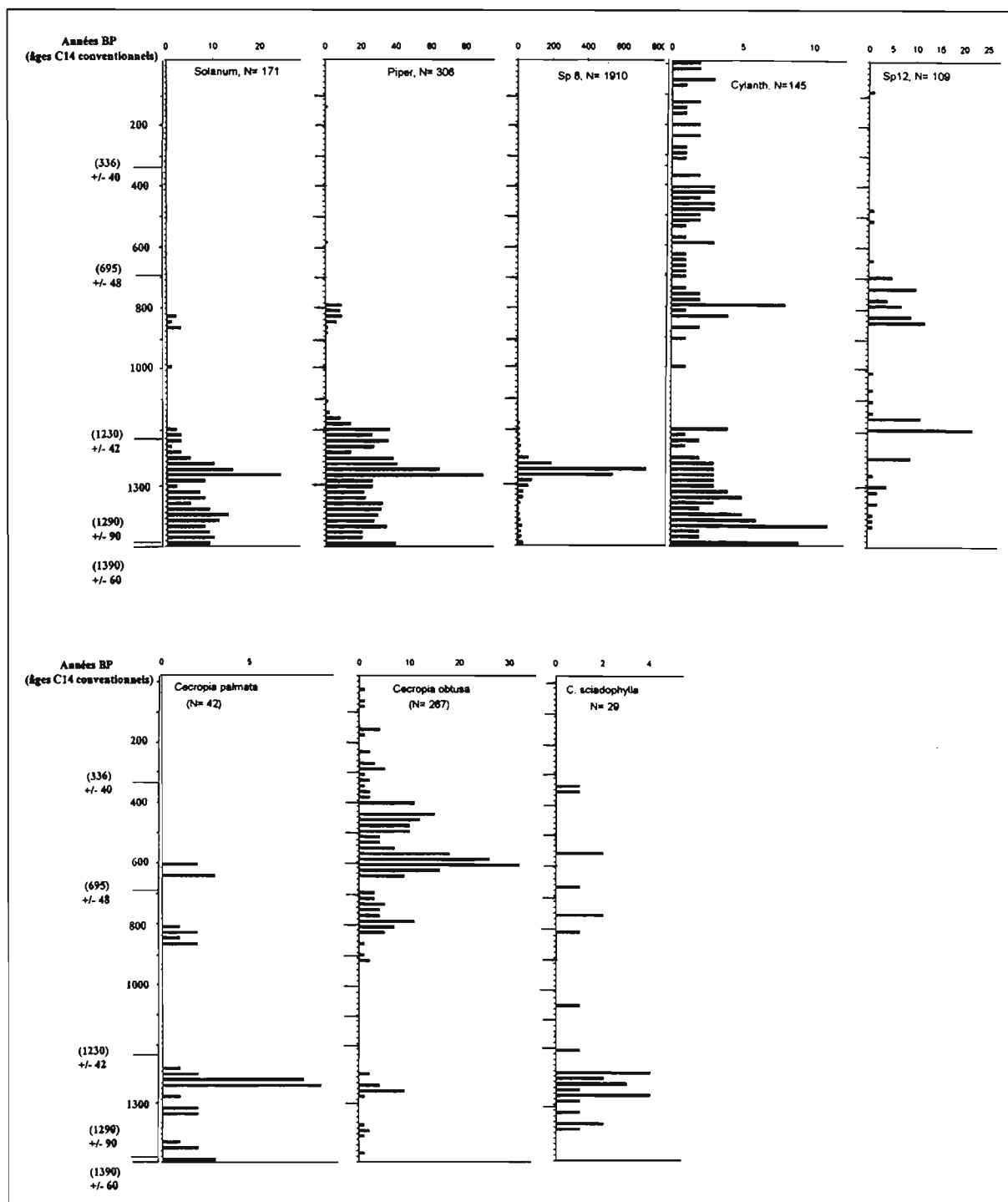


Figure 3b Analyse des graines collectées dans la carotte 92/2. Variations de l'abondance (exprimée en nombre total de graines par tranche de 1 cm) de *Solanum* spp., *Piper* spp., Sp 8, Sp 12, Cyathaceae et *Cecropia palmata*, *C. obtusa* et *C. sciadophylla*, en fonction du temps.

volume, chapitre 24), montrant une abondance de pollens de *Cecropia* et de *Piper*, ainsi qu'un assèchement de la pinotière, fait remonter cette période à 1 700 ans BP. La base de la carotte 92/2 bis faisant l'objet de la présente étude est caractérisée, entre 86 et 65 cm, par l'abondance relative de *Solanum* spp., *Piper* spp. et *Cecropia palmata*, plantes particulièrement exigeantes en lumière et trouvées normalement dans les jeunes recrûs de grande taille. À remarquer que l'espèce *Cecropia palmata*, caractéristique des grands défrichements côtiers, n'existe actuellement plus dans la région des Nouragues où elle apparaît pour la dernière fois, en très petite quantité, pendant la seconde période de perturbation entre 900-600 ans.

2. La seconde période de perturbations, située entre 900 et 600 ans BP et qui diminue progressivement de 600 jusqu'à 300 ans BP, paraît d'un type différent. Elle est dominée par la famille des Melastomataceae, avec plusieurs espèces différentes en succession, et par *Cecropia obtusa*. La rareté des *Solanum* spp., *Piper* spp. et *Cecropia palmata* fait penser à des perturbations moins prononcées que pendant la période précédente. La basse terrasse observée en aval de la crique pourrait lui être contemporaine.

L'utilisation des graines d'espèces pionnières pour analyser les perturbations anciennes de l'écosystème forestier s'avère être une voie intéressante, surtout si elle est associée à d'autres approches, en particulier la palynologie.

logie et la sédimentologie. Les connaissances acquises sur la biologie des plantes pionnières et sur les modes de dispersion de leurs graines permettent une analyse plus précise de la végétation, plutôt à l'échelle du paysage qu'à l'échelle régionale, du fait de leurs distances de dissémination à quelques centaines de mètres. Cependant, la plus grande fragilité des graines limite l'utilisation de cette méthode à une partie des espèces pionnières, et aux sédiments les mieux conservés. Par ailleurs, le nombre de graines, bien inférieur à celui des pollens, demande une adaptation technique par l'augmentation de la section des carottages et par un système de tri sélectif plus efficace. Dans cette optique, un essai réalisé récemment sur une masse de sédiment plus importante (section de 25 × 25 cm par prélèvement le long d'une fosse), traitée par filtrations et sédimentation, a permis de collecter plusieurs milliers de graines par niveau, ce qui pourrait conduire à une méthodologie plus performante.

Remerciements

La carotte 92/2 bis a été triée et analysée par Sylvie Jouard au Laboratoire d'écologie générale (URA 1183) de Brunoy.

Références

- Aubréville, A. 1947. Les brousses secondaires en Afrique-Équatoriale. *Bois et Forêt des Tropiques*, **2**: 24-35.
- Bazzaz, F. ; Pickett, S. T. A. 1980. Physiological ecology of tropical succession. A comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **11**: 287-310.
- Charles-Dominique, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants : *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. Dans : A. Estrada et T. H. Fleming (dir. publ.), *Frugivores and seed dispersal*, Dr W. Junk Publ., Dordrecht, p. 119-134.
- Foresta, H. de ; Prévost, M. F. 1986. Influence de la végétation pionnière sur les stocks de graines du sol en forêt guyanaise. *Biotropica*, **18**: 279-286.
- Foresta, H. de ; Charles-Dominique, P. ; Erard, C. ; Prévost, M. F. 1984. Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt guyanaise. *Rev. Écol. (Terre et Vie)*, **39**: 369-400.
- Grenand, P. 1979. Histoire des Amérindiens. *Atlas des D.O.M La Guyane*, pl. 17, 3-4.
- Grimaldi, C. ; Grimaldi, M. ; Boulet, R. 1992. Étude d'un système de transformation sur schiste en Guyane française. Approches morphologique, géochimique et hydrodynamique. Dans : J. M. Wackermann (dir. publ.), *Organisation et fonctionnement des altérites et des sols*. ORSTOM, Paris, p. 81-98.
- Harris, D. 1977. Alternative pathways toward agriculture. Dans : C. R. Reed (dir. publ.), *Origins of Agriculture*. Mouton, La Haye, p. 179-244.
- Ledru, M. P. ; Blanc, P. ; Charles-Dominique, P. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Riéra, B. ; Tardy, C. 1997. Reconstitution palynologique de la forêt guyanaise au cours des 3000 dernières années. *C. R. Acad. Sci. Paris Sér. II* a **324**, 469-476.
- Ledru, M. P. ; Blanc, P. ; Charles-Dominique, P. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Riéra, B. ; Tardy, C. Reconstitution de l'écosystème forestier guyanais au cours de l'Holocène supérieur : apport de la palynologie. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Prévost, M. F. 1983. Les fruits et les graines des espèces végétales pionnières de Guyane. *Rev. Écol. (Terre et Vie)*, **38**: 121-145.
- Uhl, C. ; Clark K. 1983. Seed ecology of selected Amazon Basin successional species. *Bot. Gaz.* **144**: 419-425.
- Whitmore, T. C. 1975. *Tropical rain forest of the Far East*. Oxford University Press.
- Whitmore, T. C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rainforests. *Forestry abstracts*. **44**: 767-779.

8

Incidents climatiques et modifications de l'écosystème forestier, depuis 3 000 ans en Guyane française

PIERRE CHARLES-DOMINIQUE, MARIE-LUCIA ABSY, DENIS LARPIN,
MARIE-PIERRE LEDRU, BERNARD RIÉRA, MICHEL SERVANT,
CORINNE SARTHOU, CHRISTOPHE TARDY, BRUNO TURCO

Introduction

La répartition des grands types de végétation d'Amérique tropicale est assez bien corrélée avec les valeurs de la pluviométrie et la durée de la saison sèche : (1) forêts sempervirentes humides, très grossièrement situées autour de l'équateur, entre les parallèles 6° N et 4° S, mais incluant deux « noyaux hyper-humides », l'un à l'ouest, appuyé sur le piémont andin, entre les bassins du Rio Negro, du Putumayo et du Marañon, et l'autre à l'est dans la partie sub-côtière des Guyanes ; (2) forêts plus sèches, au nord et au sud de cette zone (incluant le couloir sec amazonien qui traverse la zone humide selon un axe nord-ouest, sud-est, entre les deux blocs de forêts hyperhumides) ; (3) formations ouvertes (cerrado, savanes arborées, etc.), situées encore plus au nord et plus au sud. Ces formations ouvertes, tout comme les forêts sèches, occupent des étendues bien plus grandes dans la partie sud du bassin amazonien que dans sa partie nord. Les zones les plus arrosées hébergent les formations dont la richesse spécifique est maximum, la biodiversité décroissant en fonction d'un gradient de durée et d'intensité des périodes sèches. Cette diminution concerne plus particulièrement certaines formes biologiques comme les lianes, les épiphytes, où certaines plantes de sous-bois qui sont plus sensibles aux variations de l'hygrométrie (Gentry, 1982).

Deux sites répartis dans les limites Nord et Sud de l'Amazonie (Roraima 3° N, 61° W, Carajas 6° 20' S, 50° 20' W), et deux autres dans les zones les plus humides (Guyane à l'Est, et Pérou à l'Ouest), apportent, à partir d'enregistrements sédimentaires et pédologiques des 3 000 dernières années, des informations complé-

mentaires sur les principaux événements passés. L'exemple de la Guyane sera plus particulièrement discuté, dans la mesure où nous disposons, pour ce site ECOFIT, de données botaniques plus nombreuses.

Les forêts tropicales humides sont composées d'une mosaïque de petites unités juxtaposées les unes à côté des autres, chacune représentant un stade de maturation plus ou moins avancé. Le point initial de ces éco-unités correspond à la chute accidentelle d'un gros arbre, ou chablis, considéré comme le « moteur » de la régénération forestière. C'est à partir de cette ouverture ainsi créée qu'un nouveau cycle d'installation et de croissance démarre, faisant d'abord intervenir des espèces pionnières héliophiles à vie relativement brève, suivies d'espèces de la forêt mature (Hallé *et al.*, 1978 ; Oldeman, 1990 ; Whitmore, 1990). L'évolution de ces unités tend vers une structuration architecturale, du sous-bois à la voûte, liée à la pénétration de la lumière (Riéra, 1983 ; Riéra et Alexandre, 1988 ; Van der Meer, 1995). En outre, à l'occasion de la mort sur pied de certains gros arbres émergents, des mécanismes de substitution plus discrets que ceux impliqués après la formation du chablis peuvent se dérouler (Pascal, 1995 ; Durrieu de Madron, 1993 ; Van der Meer, 1995). L'analyse des peuplements végétaux des forêts naturelles traduit assez bien, dans son ensemble, les mécanismes de cette sylvigénèse qui est donc basée sur l'occurrence de petits accidents plus ou moins régulièrement répartis dans le temps et dans l'espace. Cependant, un certain nombre d'anomalies ne trouvent pas d'explications satisfaisantes sur la seule base des mécanismes de la dynamique interne de la forêt, observables à une échelle

séculaire. Ces anomalies concernent aussi bien la répartition de formations végétales, la distribution des espèces, la structure des peuplements, que celle des populations. La réaction des végétaux étant, selon les espèces considérées, plus ou moins lente à se réajuster aux perturbations, il apparaît possible d'analyser « l'empreinte » d'événements majeurs, même très lointains, qui auraient laissé une trace dans la végétation actuelle. On peut donc envisager l'hypothèse d'événements relativement anciens, de bien plus grande ampleur que les chablis, et qui auraient perturbé les écosystèmes forestiers en y laissant des traces longues à disparaître.

L'hypothèse des paléoincendies, qui s'appuie sur les découvertes récentes des pédologues et des géologues (Soubiès, 1980 ; Servant *et al.*, 1989) permet d'aborder les mécanismes de la régénération forestière et de sa structure sous un nouvel angle, ce qui nous amène à prendre en considération d'autres phénomènes que les chablis, qui apparaissent de façon plus aléatoire, et surtout à une échelle de temps et d'espace bien supérieure. L'analyse qui en découle offre également une meilleure base pour interpréter les enregistrements sédimentaires.

Enregistrement d'événements anciens par la végétation actuelle

Les savanes sur roche

Les formations ouvertes sur roches, appelées localement « savanes roches » sont localisées pour la plupart dans le Sud du pays, entre 100 et 300 km de la côte, souvent en association à des inselbergs (mais quelques unes existent à 20 km du littoral). Leur étude par de Granville (1982) et Sarthou (1992) met en évidence certaines espèces communes aux savanes côtières, mais aussi d'autres espèces qui leur sont propres et qui sont strictement liées à ces formations.

Globalement, dans la période humide actuelle, la forêt est en cours d'expansion et gagne du terrain sur la savane-roche, principalement en périphérie de celle-ci. La reprise forestière est cependant très lente, retardée, voire bloquée, dans les zones de fortes pentes où le ruissellement est intense. Par ailleurs, la savane-roche constitue un écosystème original possédant ses propres règles de fonctionnement dynamique : colonisation du rocher par des cyanobactéries fixatrices d'azote (Sarthou *et al.*, 1995) qui participent à la formation des premiers sols (Sarthou et Grimaldi, 1992), permettant ainsi l'installation d'une couverture végétale à tendance xérique, jusqu'à un stade arbustif (Sarthou, 1992).

Il est difficile d'estimer l'âge de ces formations ouvertes, mais il est vraisemblable qu'elles existent depuis très longtemps (dans la mesure où elles hébergent des espèces qui leur sont propres) et qu'elles ont dû connaître des extensions variables au cours du temps. Les épisodes glaciaires ont dû certainement correspondre à leur maximum d'extension, en favorisant le décapage des sols forestiers préexistants jusqu'à la roche mère, sur de plus grandes surfaces qu'actuellement. Après la reprise forestière, des phases plus récentes d'érosion, correspondant probablement à des épisodes

de sécheresse/incendies, ont dû raviver périodiquement ces formations ouvertes, et donc en maintenir un grand nombre qui, sans ce type d'événement, auraient probablement déjà été remplacées par la forêt dense depuis la fin de la dernière époque glaciaire.

Les forêts basses

Les forêts basses, appelées parfois « forêts de transition » sont des formations à physionomie originale, le plus souvent installées à la périphérie des « savanes sur roches ». Elles sont installées sur des sols où les contraintes hydriques sont plus importantes que dans la forêt dense humide environnante (Larpin, 1993). Leur étude dynamique montre une tendance à la colonisation de la savane-roche, impliquant l'activité d'animaux disséminateurs de graines, précisément des oiseaux (Larpin, 1993 ; Théry et Larpin, 1993). Cette tendance est contrebalancée dans certains points par des perturbations de lisières, plus favorables au développement de la végétation de la savane-roche. De même, en arrière de la forêt basse, la haute forêt dense tend à gagner du terrain, ce processus dynamique étant probablement très lent. Les forêts basses ont une composition floristique originale ; par exemple, près de 200 espèces leur sont propres sur le site des Nouragues. Ceci indique qu'il s'agit d'écosystèmes à part entière, et non d'un gradient de transition. Ces forêts, bien adaptées à certaines contraintes de sécheresse, auraient pu avoir une extension plus importante dans le passé et représenteraient, dans leur répartition actuelle, des poches relictuelles, au même titre que les savanes incluses existant dans les zones limitrophes des grands blocs forestiers.

Deux autres types de formations végétales, les forêts à lianes et les formations à bambous, appelées localement « cambrouzes », et qui montrent des situations de blocage de leur évolution (Blanc et Kahn, 1996), sont peut-être à classer dans cette catégorie. Mais, faute de données précises sur leur dynamique, il est difficile de s'avancer pour l'instant et une origine anthropique ancienne n'est pas non plus à exclure, au moins pour les « cambrouzes » (Gasc et Sastre, 1978).

Par ailleurs, l'analyse des faunes mammaliennes (en particulier les chiroptères) montre la présence de plusieurs espèces jumelles ne différant que par des caractères subtiles comme la présence d'un cuspidé sur une molaire ou l'atrophie d'une dent. Ces espèces, difficiles à distinguer, ont une biologie pratiquement identique si ce n'est que, pour chaque « paire » considérée, l'une vit en grande forêt, et son homologue dans les zones marginales comme les bordures des savanes côtières ou de marécages côtiers, ou bien encore certaines forêts basses, (Brosset *et al.*, 1995). Ces milieux actuellement « marginaux » existeraient donc depuis suffisamment longtemps pour avoir permis une telle spéciation.

Zoochorie et autochorie

Une grande partie des espèces végétales guyanaises ont un mode de dissémination par zoochorie, processus faisant intervenir des vertébrés frugivores capables de transporter leurs graines à grande distance. La composition floristique actuelle fait plutôt penser à des forêts

fréquemment perturbées, formées pour l'essentiel de plantes capables de reconquérir rapidement du terrain. Il existe cependant un petit nombre d'espèces arborées, à faible vitesse de recolonisation, non associées à des animaux frugivores (plantes autochores). Ces espèces sont le plus souvent distribuées de façon agrégatives, très hétérogènes, ce qui ne peut pas être expliqué à la lumière des seuls mécanismes de la régénération forestière observés aujourd'hui. L'hypothèse retenue est que ces arbres, à l'occasion des derniers paléocendres, auraient été éliminés sur de grandes surfaces et seraient actuellement en phase d'extension, à partir de « microrefuges » épargnés par le feu. Le travail de cartographie des arbres, sur 1 km², entrepris à la station des Nouragues (80 ha déjà répertoriés), met en évidence des zones qui pourraient correspondre à d'anciens « microrefuges » (bas-fonds humides et proximité des sources émergeant des points hauts de l'inselberg). Des études plus fines sur les structures de populations d'*Eperua falcata* (Cesalpiniaceae) montrent que les vieux individus sont situés au centre de ces agrégats, et les plus jeunes, principalement en périphérie, comme si l'on assistait à une recolonisation du plateau à partir des zones basses plus humides qui auraient servi de refuges (Riera et Joly, 1996). L'espèce a pourtant été présente dans les parties hautes de ce plateau où elle n'existe pas actuellement, comme en témoignent des charbons identifiés par leur anatomie (Tardy *et al.*, 1996). Une certaine sensibilité de cette espèce à la sécheresse, associée à quelques épisodes climatiques très contraignants pouvant induire des incendies dans les secteurs les plus exposés à la sécheresse, pourrait expliquer la corrélation existant entre les répartitions actuelles de cet arbre et la nature des sols et de leurs capacités hydriques (Sabatier et Grimaldi).

Les grandes perturbations de la forêt et leurs conséquences

L'érosion sous forêt

Dans l'état actuel de l'écosystème forestier on n'observe pas de phénomènes d'érosion mécanique des sols. En effet, l'importante couverture végétale, stratifiée sur 30 à 45 m d'épaisseur, amortit considérablement les fortes pluies qui arrivent sans force en sous-bois. En outre, les sols forestiers sont envahis par un chevelu racinaire qui se développe dans les couches superficielles jusqu'au contact de la litière, formant un immense « filtre » arrêtant les particules. Une partie seulement du drainage se fait en surface, le reste circulant au travers des sols dont l'érosion est essentiellement chimique (Grimaldi et Grimaldi, 1996). Lors des fortes pluies qui augmentent notablement le débit des petits cours d'eau, très peu de matériaux solides arrivent en provenance des sous-bois et ce sont essentiellement des sédiments anciens qui sont remaniés par les courants. En aucun cas des sédiments grossiers ne sont arrachés aux sous-bois forestiers pour être entraînés dans les lits des cours d'eau. Pourtant, des études récentes faites à la station des Nouragues (Charles-Dominique et Servant, ce volume), mettent en évidence, tout le long d'un petit cours d'eau traversant la zone d'étude, les restes de terrasses alluviales qui n'ont

pu se former qu'à la faveur d'intenses érosions, impossibles à imaginer dans la situation actuelle de couverture végétale. Une première terrasse (basse terrasse, d'1 m de hauteur) repose sur des lits d'argile et de sable contenant des petits morceaux de charbon, des graines, et des fragments de feuilles mortes datées de 530 ± 70 ans BP (Beta 89824). L'analyse des graines révèle une grande abondance d'espèces pionnières : *Henriettea* spp., *Miconia* spp. (Melastomataceae), *Cecropia obtusa*, *C. sciadophylla* (Cecropiaceae), *Goupia glabra* (Celastraceae), etc., signe de perturbations importantes de la forêt durant la période de formation de ces alluvions. Une deuxième terrasse, plus haute (environ 3 m) et plus ancienne ne peut être datée pour l'instant.

L'analyse d'une « pinotière » perchée, sorte de tourbière située plus en amont de ce cours d'eau, à mi-hauteur d'un plateau, montre également les traces de plusieurs épisodes de forte érosion. Dans ce cas, il s'agit de couches de sable et de gravier de quelques centimètres d'épaisseur, retrouvées incluses dans le sédiment argilo-organique ou tourbeux. La reconstitution des profils met en évidence jusqu'à trois de ces couches en superposition, montrant toujours une légère déclivité des bords vers le centre, signe d'un transport par ruissellement. L'une de ces couches, dont la partie supérieure atteint 85 cm de profondeur, a été estimée à peine inférieure à 1 390 ans BP (UT86 YYY). Une autre couche située entre 140 et 131 cm de profondeur (Ledru *et al.*, 1997), aurait 3 000 ans BP (OBDY 1416). Pour expliquer de telles alluvions, alors qu'actuellement cette zone marécageuse ne reçoit aucun dépôt d'éléments grossiers pendant les fortes pluies, il faut envisager des destructions massives et simultanées du couvert forestier, créant de larges ouvertures susceptibles d'entraîner une fragilisation des sols et leur érosion sur de vastes surfaces. Il en va de même pour les alluvions accumulées plus en aval dans le lit des ruisseaux. De tels processus d'érosion/dépôts ne peuvent donc être expliqués que par une déforestation de grande ampleur que des incendies pourraient expliquer.

Feu et saison sèche

Dans l'ensemble des forêts tropicales humides le taux d'humidité reste toujours élevé, si bien que les incendies ne peuvent s'y développer. L'agriculture traditionnelle y est basée sur la technique de l'essartage, c'est-à-dire l'abattage préalable d'une parcelle, suivi du brûlage d'une partie du bois mort en fin de saison sèche. Parfois, quand la saison sèche n'est pas suffisamment marquée, l'agriculteur ne parvient pas à brûler son abattis qui est donc perdu. Inversement, lors d'années exceptionnellement sèches, les feux d'abattis peuvent se propager dans les alentours, comme dans le Sud de l'Amazonie en 1988, où plus de 80 000 km² furent détruits (Ronchail, comm. pers.). Mais, de mémoire d'homme, ce genre d'événement n'a jamais été observé dans les forêts hyperhumides, comme en Guyane française. Les travaux récents menés dans le cadre du programme ECOFIT (Tardy *et al.*, 1996) montrent pourtant que des incendies et destructions de forte amplitude s'y sont produits, et ceci à plusieurs reprises, jusque dans un passé relative-

ment proche. Il faut rappeler que c'est pendant la saison sèche (très ensoleillée en Amérique du Sud) que le déficit hydrique est le plus prononcé. C'est donc pendant cette période que les arbres souffrent de pertes en eau et peuvent devenir susceptibles de brûler en cas d'assèchement ou de baisse importante des nappes phréatiques. Les incendies enregistrés en Guyane traduiraient donc des anomalies de la saison sèche, vraisemblablement prolongée sur un plus grand nombre de mois, et cela pendant plusieurs années consécutives pour que les réserves hydriques du sol diminuent.

Paléoincendies

Les couches de charbons enfouis dans les sols constituent les premiers indicateurs de paléoincendies. Mises en évidence pour la première fois par Soubiès (1980) dans le Sud de l'Amazonie, de telles couches ont été récemment découvertes en Guyane en de très nombreux sites. Il semble bien qu'elles soient indépendantes des niveaux d'occupation humaine, et Tardy (*comm. pers.*), a pu démontrer l'existence de niveaux de paléoincendies parfois sous-jacents à des couches d'occupations humaines, mais à plusieurs dizaines de centimètres de profondeur et distants de plusieurs milliers d'années des restes humains. Si la présence de l'homme en Amérique remonte au moins à 30 000 ans, et les débuts de l'agriculture à 6 000 ans BP (Grand Atlas de l'Archéologie, 1990), l'évidence d'une agriculture en forêt tropicale humide n'est attestée qu'à partir de 2 500 ans BP pour la méso-amérique (Linares, 1984), et pour la Guyane, les fouilles archéologiques pourtant intensives menées dans la région de Petit-Saut (275 sites archéologiques, Puaux, 1993) ne montrent pas d'occupations humaines antérieures à 2 000 ans BP. En Guyane, les niveaux de paléoincendies apparaissent bien avant cette époque, principalement échelonnés entre les périodes 10 000-8 000 BP, 6 000-4 000 BP, et 2 000 BP à l'actuel.

Pour que de tels incendies aient pu se propager dans des forêts hyper-humides, quelles que soient leurs causes, naturelles ou humaines, il a bien fallu que la saison sèche atteigne un niveau exceptionnel pour que la perte en eau rende la végétation inflammable.

La végétation passée

La nature de la végétation passée a pu être évaluée par une analyse palynologique (Ledru *et al.*, 1997) et une analyse des graines (Charles-Dominique et Servant, ce volume, chapitre 7) faites à partir de carottages pratiqués dans une zone marécageuse. En outre, l'analyse anatomique des charbons de bois a permis de faire des identifications au niveau de la famille, du genre, et parfois de l'espèce selon les taxons, sur une période de 10 000 ans (Tardy, *comm. pers.*). Les carottages de la tourbière remontent à 3 000 ans BP pour les pollens et 1 400 BP pour les graines. Globalement, de 3 000 à 2 000 ans BP, la forêt semble plus humide qu'actuellement, avec une plus grande richesse en taxons. Entre 1 800 et 1 200 ans BP, la tourbière marque un certain assèchement, associé à de grandes ouvertures forestières favorables au développement des plantes pionnières, notamment *Cecropia* spp., *Solanum* spp., et *Piper* spp.,

culminant entre 1 600 et 1 300 ans BP. Entre 1 200 et 900 ans BP, la forêt semble se reconstituer progressivement. Entre 900 et 600 ans BP, on assiste à de nouvelles perturbations du couvert forestier favorisant différents cortèges de plantes pionnières, en particulier les Melastomataceae, (avec une diminution progressive de la tendance entre 600 et 300 ans BP). Enfin, depuis les 300 dernières années, les spectres polliniques et de graines sont identiques à ceux de la période actuelle.

Aucune trace de plantes herbacées de type graminées ou Cyperaceae (signature des formations ouvertes, comme par exemple les savanes arborées) n'a pu être mise en évidence dans le profil palynologique. En outre, l'analyse anatomique des charbons de bois indique toujours, depuis 10 000 ans, la présence d'espèces forestières. Cependant, pour les deux périodes anciennes, 8 000-7 000 et 6 000-4 000 ans BP, le spectre de diversité spécifique est bien plus réduit que pour les charbons obtenus à partir de 2 000 ans BP (Tardy *et al.*, 1996). Sur la seule base des analyses de pollens et de graines, il semble bien que, durant les 3 000 dernières années, la forêt ait subi d'importantes perturbations, et ceci à deux périodes différentes : d'une part entre 1 800 et 1 200 ans BP, et d'autre part entre 900 et 600 ans BP, la seconde phase semblant cependant moins marquée.

Incendies et plantes pionnières

Les incendies se sont-ils produits de façon répétitive au cours de longues périodes, ou bien s'agit-il d'événements brefs et rares ? En effet, les charbons servant à doser le taux de C¹⁴, quand il proviennent d'une forêt mature, correspondent à du bois formé et stocké sur pied durant une période d'au moins 200 ans. Si l'on ajoute à ces 200 ans d'incertitude l'écart statistique de la mesure, il devient difficile de savoir s'il s'agit d'un événement ponctuel unique, ou bien s'il s'agit de plusieurs incendies survenus pendant ce laps de temps.

L'apparition de plantes pionnières pendant plusieurs siècles consécutifs fait penser, pour chaque période, à une série d'incidents brefs, répétés au moins tous les 10 à 30 ans. En effet, les situations observées actuellement après colonisation d'une trouée par les plantes pionnières, montrent que ces espèces arborées à vie relativement brève sont supplantées en quelques décennies par les arbres de la grande forêt qui les remplacent progressivement. Seuls des accidents répétés peuvent donc permettre le maintien d'un grand nombre de plantes pionnières pendant plusieurs siècles.

Cause des incendies : climatiques ou humaines ?

La question se pose de savoir si l'homme a profité de perturbations climatiques favorisant les incendies, pour pénétrer en forêt et y développer une agriculture (hypothèse n° 1), ou bien si les incendies et la prolifération de plantes pionnières ne seraient pas uniquement la conséquence d'une agriculture sur brûlis, intense, corrélative d'une forte démographie entre 2 000-1 400 BP et 900-600 BP (hypothèse n° 2). Les événements antérieurs à 3 000 ans (sans présence agricole évidente en Guyane) montrent que des processus naturels peuvent très bien

aboutir à des incendies de la forêt pluvieuse. En outre, pour expliquer l'importance des dépôts sédimentaires contemporains de l'homme, il faut envisager des ouvertures du couvert forestier à grande échelle ayant pu entraîner une fragilisation des sols et leur érosion sur de vastes surfaces. Actuellement, même dans les régions de Guyane où l'agriculture traditionnelle sur brûlis est pratiquée, les sols sont peu exposés à l'érosion. Il est donc vraisemblable qu'à l'époque précolombienne, où l'usage de haches de pierre devait limiter l'étendue des abattis (Harris, 1977), l'impact de l'agriculture sur l'érosion devait être encore plus réduit qu'aujourd'hui. Il est donc plus vraisemblable que des destructions massives et simultanées du couvert forestier, seuls événements capables d'entraîner de telles formations sédimentaires, aient eu pour origine des paléoincendies, ce qui milite en faveur de l'hypothèse n° 1.

Conclusion et discussion

L'ensemble de ces données, qu'elles reposent sur l'analyse des couches de charbons dans les sols, les traces d'érosion et de dépôt, ou bien sur l'analyse palynologique et des graines de plantes pionnières, suggèrent qu'après la fin du dernier épisode glaciaire, dans une région pourtant actuellement très humide comme la Guyane française, la forêt aurait subi d'importantes perturbations climatiques de type sécheresses. L'ampleur de tels phénomènes exclut une action uniquement anthropique, surtout pour les périodes antérieures à 2000 ans, et une cause climatique paraît la plus vraisemblable. Au vu des données obtenues dans d'autres régions de l'Amazonie, il semble bien qu'il ne s'agisse pas de phénomènes locaux, mais bien d'événements apparus à une échelle continentale. À Carajas (6° sud), dans le couloir sec amazonien, les couches de charbons dans les sols sont datés entre 2880 et 2080, et des lits de microcharbons ont été retrouvés dans les sédiments lacustres entre 900 et 600 ans BP (Soubiès *et al.*, 1989). Dans le Roraima, au delà des limites Nord de la forêt humide, les analyses palynologiques indiquent, vers 2000 ans BP, une transformation du milieu, de la forêt semi-décidue vers le système mixte actuel composé d'une mosaïque forêts sèches-savanes (Absy, 1985). Enfin, au Pérou, dans la zone de forêts hyper-humides du piémont andin, Dumont et Fournier (1996), par une analyse géomorphologique, conclut pour les 3000 dernières années, à une diminution du débit des fleuves aux environs de 1900-1500 ans BP d'une part, et 900-600 ans BP d'autre part.

L'interprétation de tels incidents fait appel à des mécanismes allongeant la saison sèche, fragilisant les forêts jusqu'à ce qu'elles atteignent un seuil de combustibilité. Les comparaisons qui ont pu être faites entre l'Amazonie et l'Afrique de l'Ouest montrent une différence fondamentale entre les modalités de saisons sèches régnant dans chacune de ces régions :

- ▷ en Amazonie, saison sèche très ensoleillée, correspondant à la période de stress hydrique maximum pour la végétation ;
- ▷ en Afrique de l'Ouest (en particulier Sud Cameroun, Gabon, Congo), saison « sèche », ou plus exactement saison non pluvieuse, avec couverture nuageuse et

présence de brouillards qui protègent les plantes de la dessiccation (Maley, 1996). Cette différence dans la nature des saisons sèches régnant dans ces deux régions pourrait expliquer que l'on trouve de très nombreux restes d'incendies dans les sols d'Amazonie brésilienne et de Guyane, alors qu'en Afrique de l'Ouest les charbons sont rares et le plus souvent, associés à des sites d'occupation humains (Schwartz, comm. pers.).

Références

- Absy, M. L. 1985. Palynology of Amazonia ; the history of the forests as revealed by the palynological records. Dans : G. T. Prance et T. E. Lovejoy (dir. publ.), *Amazonia Key Environments*. Oxford, Pergamon Press, p. 72-82.
- Blanc, P. ; Kahn, F. 1996. Critères biologiques et histoire des massifs forestiers indicateurs des changements climatiques passés dans les écosystèmes forestiers vivants. « Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux ». p. 47-51.
- Brosset, A. ; Cosson, J. F. ; Gaucher, P. ; Masson, D. 1995. Les chiroptères d'un marécage côtier de Guyane ; composition du peuplement. *Mammalia*, **60** : 480-497.
- Charles-Dominique, P. ; Servant, M. Reconstitution des perturbations anciennes d'une forêt humide de Guyane par l'étude des dépôts sédimentaires et l'analyse des graines de plantes pionnières d'une carotte. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. Paris, (Ce volume).
- Charles-Dominique, P. ; Blanc, P. ; Larpin, D. ; Ledru, M. P. ; Riéra, B. ; Sarthou, C. ; Servant, M. ; Tardy, C. 1998. Forest perturbations and biodiversity during the last ten thousand years in French Guiana. *Acta Oecologica* (in press).
- Dumont, J. F. ; Fournier, M. 1996. Apport des études morphostructurales à la connaissance des mosaïques forestières des grandes plaines alluviales (Ucayali inférieur, Pérou). Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », p. 57-58.
- Durrieu de Madron, L. 1993. Mortalité, chablis et rôle des trouées dans la sylviculture avant et après exploitation sur le dispositif d'étude de paracou. Guyane Française. Thèse de Doctorat ENGREF.
- Gasc, J. P. ; Sastre, C. 1978. Les formations ouvertes à graminées babusiformes (cambrouzes) sont-elles en Guyane Française le signe d'un ancien peuplement humain ? 10^e Congrès national des sociétés savantes. *Sciences*, **1** : 98-103.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolution Biology*, **15**, 1-84.
- Grand Atlas de l'Archéologie*, 1990. Larousse, The Time.
- Granville de, J. J. 1982. Rain forest and xeric flora refuges in French Guyana. Dans : G. T. Prance (dir. publ.), *Biological diversification in the tropic..* New York, Columbia Univ. Press, p. 159-181.

- Grimaldi, C. ; Grimaldi, M. ; Boulet, R. 1992. Étude d'un système de transformation sur schiste en Guyane française. Approches morphologique, géochimique et hydrodynamique. Dans : J. M. Wackermann (dir. publ.), *Organisation et fonctionnement des altérites et des sols* Paris, ORSTOM. p. 81-98.
- Hallé, F. ; Oldeman, R. A. A. ; Tomlinson, P. B. 1978. *Tropical trees and forest*. Berlin, Springer.
- Harris, D. 1977. Alternative pathways toward agriculture. Dans : C. R. Reed (dir. publ.), *Origins of agriculture*, La Haye, Mouton, p. 179-244.
- Larpin, D. 1993. Les formations ligneuses sur un inselberg de Guyane française : étude floristique, structurale et dynamique. Thèse de Doctorat de l'Université Paris VI (spécialité biologie végétale tropicale), 15 décembre 1993.
- Ledru, M. P. ; Blanc, P. ; Charles-Dominique, P. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Riéra, B. ; Tardy, C. 1997. Reconstitution palynologique de la forêt guyanaise au cours des 3 000 dernières années. *C.R. Acad. Sci. Paris Sér. II a*, **324**, 469-476.
- Linares, O. F. 1984. Conclusions. *Adaptive radiations in prehistoric Panama*, Peabody Museum Monographs n° 5. Cambridge, Massachusetts, Harvard Univ., p. 233-247.
- Maley, J. 1996. Fluctuations majeures de la forêt dense humide africaine au cours des vingt derniers millénaires. Dans : C. M. Hladik, A. Hladik, H. Pagézy, O. Linares, G. J. A. Koppert, et A. Froment (dir. publ.), *L'alimentation en forêt tropicale, interactions bioculturelles et perspectives de développement* : Paris, UNESCO/MAB, p. 31-52.
- Oldeman, R. A. A. 1990. *Forests: elements of silvology*. Heidelberg, Springer-Verlag.
- Pascal, J. P. 1995. Quelques exemples de problèmes posés à l'analyste et au modélisateur par la complexité de la forêt tropicale humide. *Revue d'Écologie (Terre Vie)*, **50**, 237-249.
- Puaux, O. 1993. Sinnamary, barrage de Petit-Saut. Dans : G. Mazière (dir. publ.), *Bilan scientifique de la région Guyane*. DRAC, Service régional de l'Archéologie, p. 31-43.
- Riéra, B. 1983. Chablis et cicatrization en forêt guyanaise. Thèse de troisième cycle. Toulouse, Université Paul Sabatier.
- Riéra, B. ; Alexandre, D. Y. 1988. Surface des chablis et temps de renouvellement en forêt dense tropicale. *Acta oecologica, Oecologia generalis*, **9**, 211-220.
- Riéra, B. ; Joly, A. 1996. *Eperua falcata* : un cas de distribution spatiale en relation avec les changements climatiques récents. Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », p. 247-248.
- Sabatier, D. ; Prévost, M. F. 1989. Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane Française. *Bois et forêts des Tropiques*, **217**, 31-55.
- Sarthou, C. 1992. Dynamique de la végétation pionnière sur un inselberg en Guyane Française. Thèse de Doctorat de l'Université Paris VI.
- Sarthou, C. ; Grimaldi, C. 1992. Mécanismes de colonisation par la végétation d'un inselberg granitique en Guyane française. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, **47**, 329-349.
- Sarthou, C. ; Thézezien, Y. ; Couté, A. 1995. Cyanophycées de l'inselberg des Nouragues (Guyane Française). *Nova Hedwigia*, **61**, 85-109.
- Servant, M. ; Fournier, M. ; Soubiès, F. ; Suguio, K. ; Turcq, B. 1989. Sécheresse holocène au Brésil (18°-20° lat. S.). Implications météorologiques. *C.R. Acad. Sci., Paris*, **309**, 153-156.
- Soubiès, F. 1980. Existence d'une phase sèche en Amazonie brésilienne, datée par la présence de charbons dans les sols (-5000 -3000 ans B.P.). *Cahiers ORSTOM, série Géologie*, **XI**, 133-148.
- Soubiès, F. ; Suguio, K. ; Martin, L. ; Leprun, J. C. ; Servant, M. ; Turcq, B. ; Fournier, M. ; Delaune, M. T. ; Sifeddine, A. 1989. Quaternary lacustrine deposits of the Serra dos Carajas (State of Parra, Brasil) : age determinations and preliminary results. *Int. Symp. Global Change in South America during the Quaternary, special publication n° 1*, Sao Paulo, Univ. Sao Paulo, p. 125-128.
- Tardy, C. ; Vernet, J. L. ; Solari, M. E. ; Wengler, L. ; Fournier, M. ; Leprun, J. C. ; Pessenda, L. C. R. ; Servant, M. ; Sifeddine, A. ; Soubiès, F. ; Turcq, B., 1996. Feux, sols et écosystèmes forestiers tropicaux. Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », p. 101-103.
- Théry, M. ; Larpin, D. 1993. Seed dispersal and vegetation dynamics at a cock-of-the-rock's lek in the tropical forest of French Guiana. *J. Trop. Ecol.*, **9**, 109-116.
- Van der Meer, P. J. 1995. Canopy dynamics of a tropical rain forest in French Guiana. Thesis Landbouwniversiteit Wageningen.
- Whitmore, T. C. 1990. *An introduction to tropical rain forests*. Oxford, Clarendon Press.

9

La biodiversité dans la reconquête forestière post-culturale

PHILIPPE DAGET, KUTSO-ATSU GUELLY

Introduction

Le concept de biodiversité a acquis récemment un très grand développement (Barbault, 1995) et une très grande importance aux yeux du public entraînant un assez large développement des études qui lui sont consacrées. Aux plans biologiques et écologiques, la diversité est d'une mesure délicate (Whittaker, 1972) et de nombreuses méthodes d'approche sont disponibles. On choisit souvent de focaliser l'attention sur la mesure la plus simple, la richesse floristique ou nombre d'espèces, peut être parce que c'est celle dont l'interprétation est la plus immédiate. Dans la théorie générale de la diversité (Hill, 1973), il s'agit du nombre de diversité d'ordre zéro (Daget, 1980).

La forêt intertropicale est connue pour être le grand type de formation végétale dont la biodiversité est la plus élevée (Schnell, 1971) ; mais aussi celui ou elle est le plus en péril du fait des déboisements liés à l'extension de la culture. Ces cultures sont conçues dans un cycle de jachère longue passant par un stade forestier ; il nous a semblé intéressant d'examiner si cette reconquête forestière post-culturale s'accompagnait d'une reconstitution de la biodiversité et, le cas échéant, de quelle manière cette reconstitution avait lieu.

Suivre le devenir de la biodiversité dans une séquence chronologique suppose des conditions pratiques difficiles à réunir. Non seulement il faut des inventaires floristiques complets et soignés, mais, ce qui est encore plus délicat, une datation fiable des observations.

Approche empirique d'un cas réel au Togo

Situation concrète

L'un de nous a pu analyser la composition botanique de 42 stations post-culturelles au Togo, dans la région de Béné (Guelly, 1990). L'époque de leur mise en jachère qui varie de quelques mois à 30 ans, est connue avec exactitude pour les plus jeunes et avec seulement quelques années d'imprécision pour les plus anciennes, ce qui constitue un cas exceptionnellement favorable d'étude. Ces stations sont situées sur la plateaux d'Akposso à des altitudes variant entre 750 et 800 m. et entre 7° 31' et 7° 34' N et entre 0° 51' et 0° 55' E. C'est une zone de forêt dense humide semi-décidue au sens d'Aubréville (1957) et de Schnell (1971), mais elle est occupée en grande partie par des savanes de type guinéen, des jachères forestières — toutes secondaires — et des cultures (maïs, manioc, haricot, fonio, igname). Les précipitations moyennes sont de 1 600 mm par an avec une courte saison sèche de novembre à février ; la température varie peu autour de 25 °C et l'humidité relative reste très élevée toute l'année.

L'analyse des groupements végétaux a permis de distinguer cinq stades évolutifs :

- ▷ stade à Asteraceae, dans les jeunes jachères ;
- ▷ stade à *Harungana madagascariensis*, dans les jachères arbustives plus âgées de la fruticée ;
- ▷ stade à *Margaritaria discoidea* déjà arboré ;
- ▷ stade à *Macaranga barteri* où les arbres atteignent 25 m avec un recouvrement de 80 %, quelques lianes ;
- ▷ stade à *Erythrophleum suaveolens* au-delà de 25 ans complètement forestier, riche en lianes.

source de variation	somme des carrés	Df	carré moyen	F
absorbée	2 810,78	2	1 405,39	118,4
résiduelle	474,85	40	11,87	
totale	3 285,63	42		

Tableau 1.

Modèle empirique

Le nombre d'espèces par individu d'association est de l'ordre de vingt-deux dès la première année de jachère et marque un léger fléchissement à la troisième année avec vingt espèces. Il augmente ensuite de manière plus que proportionnelle jusqu'à atteindre quarante-six espèces dans les formations âgées de quinze ans. Il diminue ensuite, d'abord lentement (quarante-deux espèces à vingt-deux ans) puis rapidement pour tomber à vingt-six espèces dans les formations âgées de trente ans.

Cette variation peut être décrite simplement par une relation du troisième degré en fonction du temps :

$$R = 19,8 + 0,175 t^2 - 0,0055 t^3$$

qui absorbe 85 % de la variabilité totale ; cette relation est hautement significative : (voir tableau 1)

La Figure 1 montre la forme de la variation traduite par cette relation

Conclusion préliminaire

L'évolution de la contribution de chacune des composantes floristiques de la biodiversité au cours de l'écécis comporte donc quatre phases :

- Phase I *Préparation* : il n'y a encore aucune espèce de cette composante, mais la végétation se prépare à les recevoir.
- Phase II *Implantation* : le nombre d'espèces de cette composante augmente.
- Phase III *Vieillesse* : il diminue.
- Phase IV *Disparition* : il n'y a plus aucune espèce de cette composante.

Modèle cinématique I

Rappelons en préalable, qu'une variable auxiliaire D_i est une application de N sur $\{0,1\}$ qui à toutes valeurs inférieures à X_i fait correspondre la valeur 0 et la valeur 1 aux autres (Philips *et al.*, 1973) (Figure 2).

Posons ensuite deux postulats simplificateurs :

P_1 : La variation de la biodiversité est proportionnelle au temps.

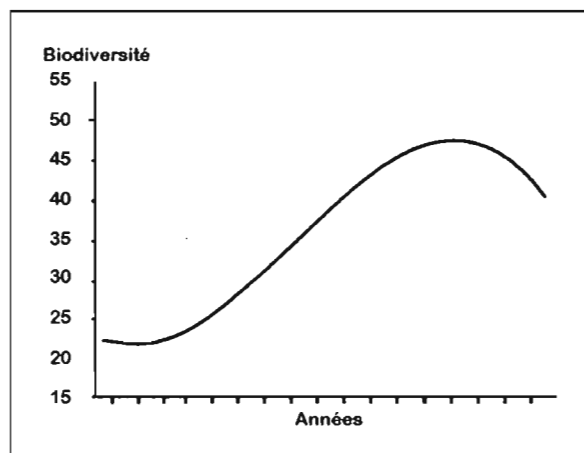


Figure 1 Évolution de la biodiversité dans la séquence étudiée au Togo.

P_2 : La diminution et l'augmentation de la biodiversité se font à la même vitesse.

Ils se rassemblent dans l'expression :

$$\Delta B = |a|\Delta t$$

Dès lors, la phase II est représentée par une fonction linéaire croissante : $B = at + b$. Elle démarre au temps T_1 ; avant, cette composante de la biodiversité est nulle. L'ensemble des phases I et II est donc représenté par $B = D_1 (at + b)$. La phase III commence au temps T_2 ;

Le nombre d'espèces diminue et le signe de a est inversé d'où : $B = D_1 ((1-2D_2) at + b)$; elle cesse au temps T_3 , moment où le nombre d'espèces de cette composante s'annule et reste nul, d'où : $B = D_1 (1 - D_3) ((1 - 2D_2) at + b)$. Cette relation possède 5 paramètres T_1, T_2, T_3, a et b ; ils ne sont pas indépendants : en raison de P_1 , on a $b = -aT_1$, et, en raison de $P_2, T_3 = 2T_2 - T_1$. Le modèle définitif est donc :

$$B = D_1 (1 - D_3) ((1 - 2D_2) at + b)$$

qui est défini par les trois paramètres T_1, T_2 , et a ; en termes expérimentaux, par les réponses aux trois questions : *Quand commence le processus ? Combien de temps dure t-il ? et Quelle est sa vitesse ?*

La végétation comporte plusieurs composantes à des stades évolutifs différents et qui interagissent, c'est ce qu'Alexandre (1982) avait déjà esquissé. Deux postulats supplémentaires en rendent compte :

P_3 : les espèces d'un stade postérieur commencent à apparaître quand celles du stade précédent sont en nombre suffisamment élevé. C'est le déclenchement de la phase II.

P_4 : les espèces d'un stade antérieur commencent à disparaître quand celles du stade ultérieur sont en nombre suffisant. C'est le déclenchement de la phase III.

En admettant une végétation à trois composantes comme celle de l'exemple précédent, le modèle complet s'écrira :

$$\sum_3 D_1(i) \{1 - D_3(i) \{1 - 2D_2(i)\} a(i) t + b(i)\}$$

Cette expression peut se simplifier en tenant compte des caractéristiques concrètes :

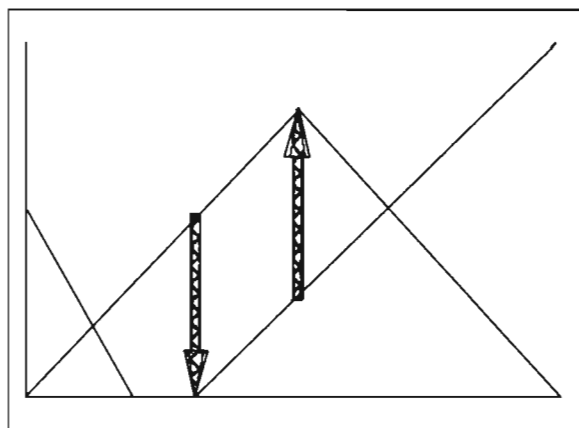


Figure 2 Évolution et interactions des composantes de la biodiversité dans la reconquête forestière postculturelle (modèle I).

▷ les espèces arvales commencent à disparaître dès après la récolte, donc :

$$B1 = (1 - D'3) (-a't + B0)$$

▷ les espèces de la savane commencent à apparaître au même moment, donc :

$$B2 = (1 - D'3) (1 - 2D''2) a''t$$

La forêt est abattue au bout de trente ans avant qu'une autre composante ait pu se mettre en place, donc avant T_3''' , d'où :

$$B3 = a'''D'''1((1 - 2D''''2) t - T'''1)$$

Le modèle complet de ce type d'évolution, représenté ci-dessous, est alors :

$$B = B1 + B2 + B3$$

Modèle cinématique II

Les fonctions linéaires utilisées ici sont fortement simplificatrices; elles pourraient être remplacées par des fonctions plus « réalistes » ; c'est ce qui a été fait pour le modèle II.

La courbe logistique

Plusieurs auteurs ont représenté la variation du nombre d'espèces d'un des constituants, et plus particulièrement du dernier, par une courbe logistique de Volterra (1935). Il proposait de mettre le taux d'accroissement en relation avec une fonction de l'effectif déjà réalisé :

$$\frac{\Delta R}{\Delta t} = f(R)$$

où la fonction f peut être remplacée par son développement limité :

$$f(R) = a_0 + a_1 R + a_2 R^2$$

Quand le degré 1 est retenu, il faut que le premier terme soit nul : « *obviously the growth rate is zero at $N = 0$ since at least one individual must be present for the population growth.* » (Pielou, 1964) ; il vient :

$$\frac{\Delta R}{\Delta t} = a_2 R \quad \text{ou} \quad \frac{\Delta R}{R} = a_2 \Delta t$$

équation différentielle dont l'intégration donne :

$$R = C e^{a_2 t}$$

C'étant le nombre d'espèces au démarrage du processus. Il s'agit d'une exponentielle. Lorsque la vie du processus est courte, elle est très voisine des droites du paragraphe précédent. Il n'en est plus ainsi si sa vie est longue, comme c'est le cas de la phase terminale; en effet, la biodiversité que peut présenter un milieu est limitée à l'asymptote de la courbe aire-espèce (Braun-Blanquet,

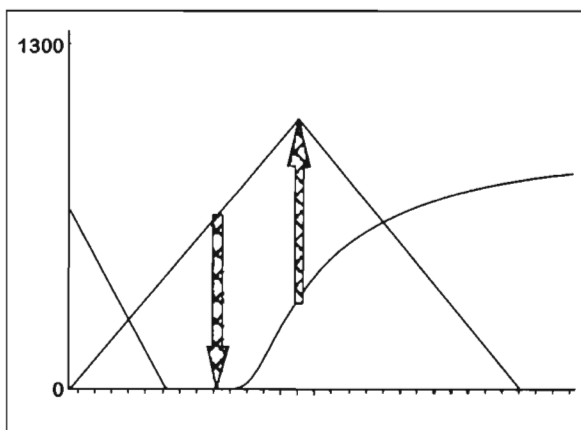


Figure 3 Évolution et interactions des composantes de la biodiversité dans la reconquête forestière post(c)ulturale (modèle II).

1932 ; Guinochet, 1974). Lorsque le degré 2 est retenu, le premier terme doit toujours être nul et il vient :

$$\frac{\Delta R}{\Delta t} = a_1 R + a_2 R^2 = R (a_1 + a_2 R)$$

ce qui revient à dire que l'accroissement est proportionnel au nombre d'individus déjà en place, mais avec un coefficient de proportionnalité qui dépend lui-même de ce nombre ; cette relation s'écrit aussi :

$$\frac{\Delta R}{t} = (a_1 + a_2 R) \Delta t$$

équation différentielle dont la solution est la courbe logistique :

$$R = \frac{a_1/a_2}{1 - (1/a_2) e^{-a_1 t}}$$

a_1 et a_2 pouvant s'exprimer en fonction de N_0 , effectif au départ, et de N^* , effectif maximal. L'inconvénient de cette approche par la courbe logistique est justement qu'elle suppose un effectif initial non nul. Pielou (*op. cit.*) a noté que c'était indispensable dans le cas d'une population ; dans le cas présent, cela supposerait qu'il y ait eu déjà des espèces forestières dans la culture avant son abandon. Cette hypothèse peut être admise dans certaines cultures africaines où le paysan laisse volontairement en place quelques arbres de la forêt, mais c'est là un cas particulier.

Approche « réaliste »

Une autre approche est possible. Elle suppose deux conditions :

P_5 : Pour la dernière composante de la biodiversité, la vitesse du processus dépend du nombre de ses espèces déjà en place, donc de la biodiversité déjà réalisée.

P_6 : Plus le processus vieillit, plus la vitesse d'accroissement est lente, donc moins la biodiversité augmente.

Ce qui se formalise par :

$$\frac{\Delta R}{\Delta t} = \frac{a}{t^n} R$$

Si $n = 1$, il s'agit d'une équation différentielle conduisant à des fonctions puissance ($a > 0$) ou hyperbolique ($a < 0$) sans signification pratique ici. Si $n = 2$, l'équation différentielle devient :

$$\frac{\Delta R}{\Delta t} = \frac{a}{t^2} R$$

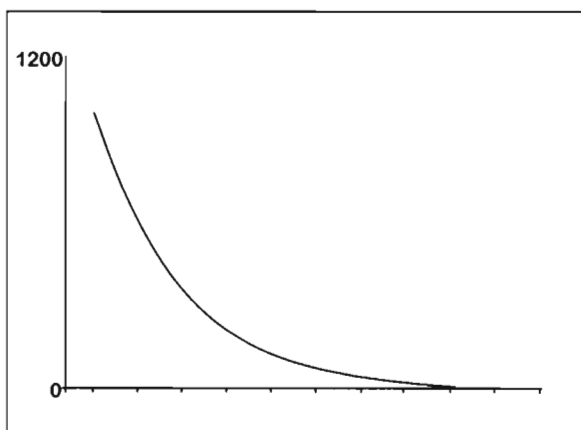


Figure 4 Diffusion des propagules depuis leur source commune (d'après MacArthur *et al.*, 1967).

dont la solution est :

$$R = N * e^{-(a/t)}$$

qui tend vers zéro avec t et admet N^* pour asymptote.

Cette fonction peut être substituée dans le modèle I pour traduire l'évolution du dernier composant de la biodiversité B_3 (Figure 3) avec la forme suivante :

$$B_3 = N^* e^{-a/(t-t_0)}$$

expression dans laquelle t est l'âge du processus complet depuis l'abandon cultural et t_0 la date du démarrage de la dernière phase.

Conclusions

L'étude présentée ici a permis de dégager un modèle cinématique de la reconstitution de la biodiversité dans la reconquête forestière post-culturale et ses modalités par phases, par pulsions. Le modèle proposé, dans ses deux formes I et II, correspond à trois composantes. Il est vraisemblable qu'une évolution complète en comporterait une quatrième, celle de la « forêt dense humide » signalée au début. En fait, il s'agit de jachères longues et les boisements sont abattus et remis en culture avant la mise en place de cette forêt primaire, donc le quatrième stade ne peut se mettre en place.

Par ailleurs, le modèle pourrait donner l'impression que dans le cours de la reconquête forestière post-culturale, la biodiversité est homogène sur l'ensemble de la parcelle. Rappelons qu'il n'en est rien. La vitesse de « cicatrisation » (Godron et Poissonet, 1972) dépend de la place de la parcelle dans le paysage et de sa forme (Forman et Godron, 1988).

▷ Si la parcelle constitue un « trou » dans une « matrice » forestière, la lisière de la forêt constitue un dégradé analysé à petite échelle par Spichiger (1975) et à plus grande échelle par Devineau *et al.*, (1984) ; il en est de même au niveau de la parcelle (Kuhnoltz-Lordat, 1949, 1958). En d'autres termes, il y a un décalage dans le démarrage de l'évolution des diverses composantes de la biodiversité qui augmente avec la distance à la forêt voisine, selon un schéma comparable à celui que Mac Arthur (1967) a noté pour la diffusion des propagules vers les îles (Figure 4) probablement parce qu'il s'agit dans les deux cas de phénomènes de diffusion.

▷ Une parcelle en forme de « corridor », donc allongée, se « cicatrisera » plus rapidement qu'une parcelle qui serait circulaire, parce que la cicatrisation se fait par les bords. Ce phénomène a été très bien décrit par Kuhnoltz-Lordat (*op. cit.*) dans les successions méditerranéennes et plus récemment par Gloaguen *et al.*, (1994) dans celles de la région tempérée ; il ne semble pas avoir encore fait l'objet d'analyse particulière en région tropicale.

En définitive, le jeu complexe des séries aboutissant à une forêt héliophile n'a que trois stades, comme sur la Figure 3, tandis qu'il y en a quatre dans le cas d'une forêt sciaphile. Cette dernière conclusion s'applique aussi dans les forêts extra-tropicales.

Remerciements

Les auteurs remercient particulièrement le Dr. P. C. Lefèvre, directeur du CIRAD-EMVT, et le

Pr. M. Barbault, sans le soutien desquels cette étude n'aurait pu être menée à bien.

Références

- Alexandre, D. 1982. Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte-d'Ivoire. *Candolle*, 37, 579-588.
- Aubréville, A. 1957. A la recherche de la forêt en Côte-d'Ivoire, *Bois et Forêts des Tropiques*, 56, 17-32 ; 57, 12-29.
- Barbault, R. 1995. *Écologie générale : structure et fonctionnement de la biosphère*, Paris, Masson, 275 p.
- Blondel, J. 1995. *Biogéographie : approche écologique et évolutive*, Paris, Masson, 298 p.
- Daget, P. 1980. Le nombre de diversité de Hill, un concept unificateur dans la théorie de la biodiversité, *Acta Oecol. Gener.*, 1, 1, 51-70.
- Daget, P. ; Guelly, K. 1995. Biodiversité I, *Fotrop Info*, 8, 2
- Devineau, J. ; Lecordier, C. ; Vuattoux, R. 1984. Évolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d'une savane protégée des feux (Lamto, Côte-d'Ivoire), *Candolle*, 39, 103-134.
- Forman R. ; Godron, M. 1988. *Landscape ecology*.
- Gloaguen, J. ; Rozé, F. ; Touffet, J. ; Clément, B. ; Forgeard, F. 1994. Étude des successions après abandon des pratiques culturales en Bretagne, *Acta Bot. Gallica*, 141, 6/7, 691-705.
- Godron, M. ; Poissonet, J. 1972. Quatre thèmes complémentaires pour la cartographie de la végétation. *Bull. Soc. Iang. Géogr.*, 6, 3, 329-356.
- Guelly, K. 1990. *Évolution des jachères de savane en zone tropicale forestière du Togo : Terroir de Béna (plateau d'Akposso)*, Mém. DEA, Lab. Bot. Trop. Paris, Université Pierre et Marie Curie, 57 p.
- Hill, M. 1973. Diversity and evenness : a unifying notation and its consequences, *Ecology*, 45, 2, 427-432.
- Kuhnoltz-Lordat, G. 1949. *La cartographie parcellaire de la végétation, ses principes et ses applications*, Montpellier, I.N.R.A., 150 p.
- Kuhnoltz-Lordat, G. 1958. L'écran vert, *Mém. Muséum Hist. Nat.*, B, 9, 265 p.
- Mac Arthur, R. ; Wilson, E. 1967. *The theory of island biogeography*, Princeton, Princeton Univ. Press, 203 p.
- Philips, L. ; Blomme, R. ; Van den Berghe, C. ; Dor, E. 1973. *Analyse chronologique*, Bruxelles, Édit. Univ. De Boeck, 406 p.
- Schnell, R. 1971. *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*, Paris, Gautbier-Villars. (3 vol.)
- Spichiger, R. 1975. *Contribution à l'étude du contact entre les flores sèche et humide sur les lisières des formations forestières (Côte-d'Ivoire centrale)*. Thèse, Faculté des Sciences. Genève, Univ. Genève, 261 p.
- Volterra, V. ; D'Ancona, U. 1935. *Les associations biologiques au point de vue mathématique*, ASI n° 243. Paris, Hermann, 97 p.
- Whittaker, R., 1972. Évolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 2/3, 213-251.

10

Évolution des relations spatiales entre forêt et agriculture de 1952 à 1992 au Vietnam, Province de Lâm Đông

SONIA DARRACQ, BERNARD ROLLET, VINCENT SIMONNEAUX

Introduction

L'objectif est de déterminer l'évolution des relations spatiales entre formations forestières et agriculture dans la province de Lâm Đông, au centre du Vietnam, entre 1952 et 1992. Ceci est réalisé en comparant les surfaces occupées, d'une part par les principaux types de végétation forestière, d'autre part par les cultures, à partir de l'interprétation de photographies aériennes de 1952 à 1/40 000 (Rollet, 1956) et d'images satellitaires de 1992 à 1/250 000.

La Province de Lâm Đông

La province de Lâm Đông est située dans la moitié méridionale du Vietnam (Figure 1). Sa superficie est d'environ 10 000 km², un trentième de la superficie du territoire national (324 801 km²). Le relief y est très varié, l'altitude s'élevant graduellement du sud-ouest au nord-est, de 150 à plus de 2 000 mètres : plaines plus ou moins marécageuses, plateaux, sommets (le massif du Lang Bian culmine à 2 165 m). La durée et l'intensité de la saison sèche, ainsi que la répartition des pluies, sont les facteurs climatiques qui gouvernent à la fois la répartition de la végétation et les activités humaines. La province est occupée par trois bassins versants : l'un, au nord-ouest, draine les eaux vers le fleuve Mékong, un autre au nord-est s'écoule directement dans la mer de Chine, alors que le plus important draine la majeure partie des eaux de la province vers la mer de Chine par la rivière Dong Nai.

C'est en 1893 que la partie montagneuse de la province de Lâm Đông a été explorée pour la première fois par un occidental, le docteur Alexandre Yersin. Dès le

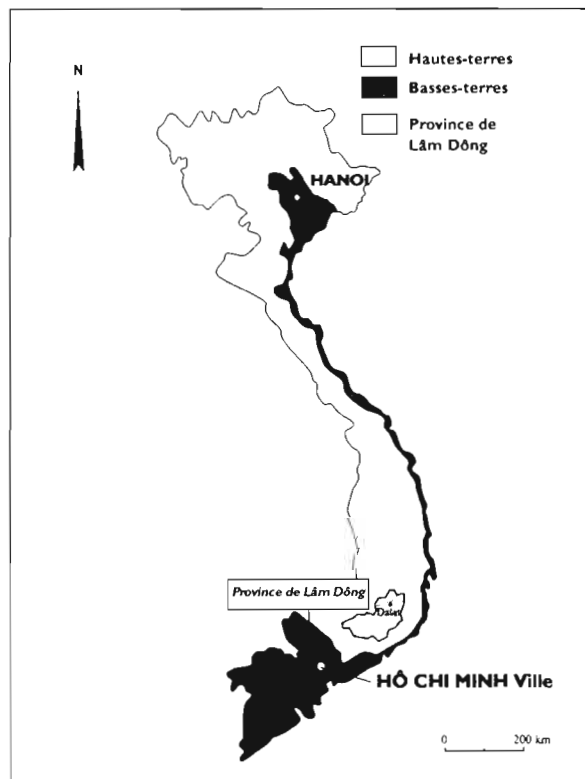


Figure 1 Localisation de la province de Lâm Đông au Vietnam.

début du xx^e siècle, la ville de Dalat est créée et, en 1925, elle compte 1500 habitants. Jusqu'en 1940 se met en place le réseau de routes et de voies ferrées qui relie Dalat à Saïgon d'une part, à la côte (Phan Rang) et au nord ouest (Buon Ma Thuot) d'autre part. La population de la province progresse régulièrement jusqu'aux années 1955-56.

Après les accords de Genève (1954), plusieurs centaines de milliers de réfugiés nord-vietnamiens, en particulier des chrétiens, s'installent dans les vallées entre Saïgon et Dalat. En 1975, la population de Dalat est de 85 000 habitants; la province accueille ensuite de nombreux réfugiés fuyant les zones de combats puis des émigrants venus du nord. Au recensement de 1989, la population de la pro-

vince est de 660 000 habitants (soit une densité de 62 hab/km²) dont 120 000 dans la seule ville de Dalat.

Matériel et méthode

La carte des principales formations végétales de 1952 (Figure 2) a été réalisée à partir de l'interprétation de la couverture aérienne française IGN de 1952-53 (pan-

	1952 (km ²)	1992 (km ²)	Différence (km ²)
Forêt peu ou pas dégradée	1 900	1 000	- 900
Forêt dégradée	3 400	4 000	+ 600
Forêt très dégradée	600	1 000	+ 400
Pinède	1 900	1 500	- 400
Culture	200	1 900	+1 700

Tableau 1 Évolution des surfaces occupées par les principaux types de formations végétales dans la province de Lâm Đông.

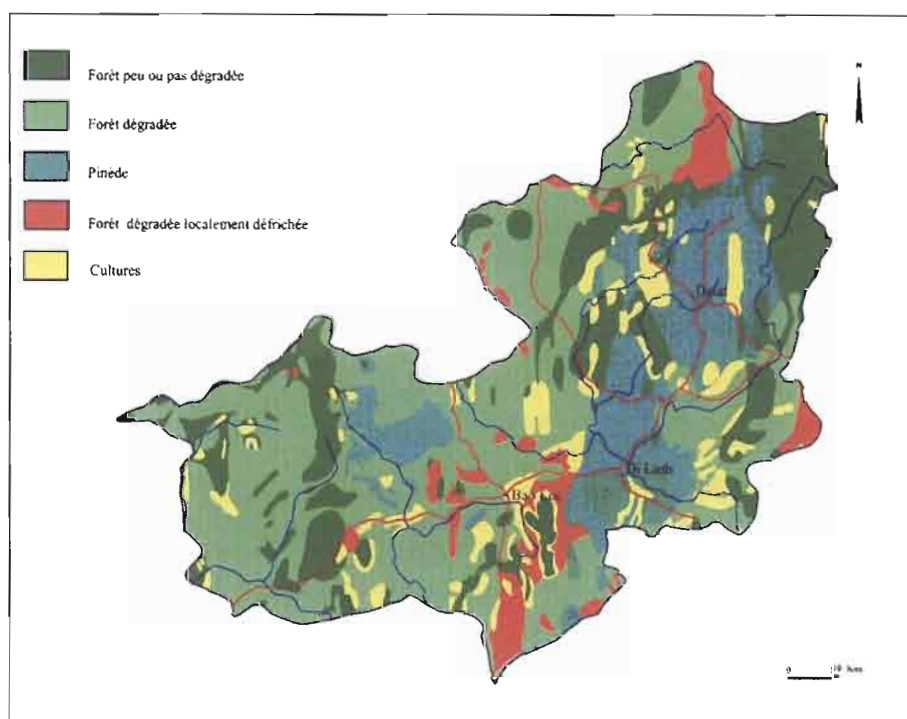


Figure 2
Répartition des principales formations végétales dans la Province de Lâm Đông en 1952.

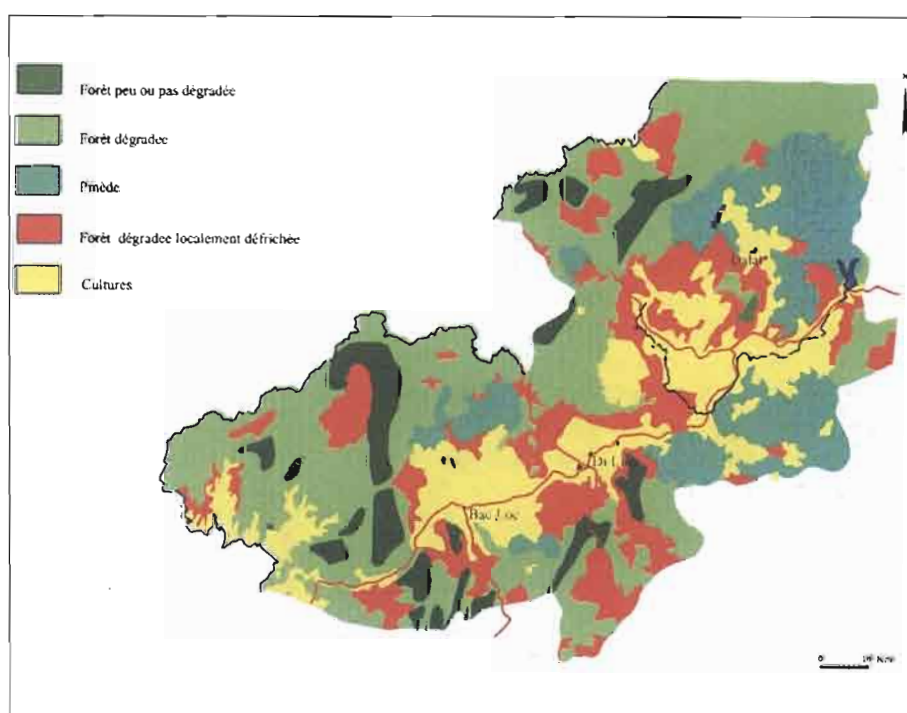


Figure 3
Répartition des principales formations végétales dans la Province de Lâm Đông en 1992.

chromatique, échelle : 1/40 000) et de son report sur les fonds topographiques du service Géographique de l'Indochine au 1/400 000 (Rolle, 1956).

La carte des principales formations végétales de 1992 (Figure 3) a été réalisée à partir de l'interprétation de deux scènes Landsat (une en saison sèche et une en saison humide) sur tirage papier au 1 : 250 000. Cette interprétation a été complétée par une cartographie de l'occupation du sol réalisée à l'IRMC vietnamien. (Integrated Resources Mapping Center Vietnam). Ces deux documents ont été numérisés et importés dans une base de données réalisée sous système d'information géographique (Arc/Info).

Relations spatiales entre forêt et agriculture (1952 - 1992)

L'évolution des surfaces forestières et des surfaces cultivées entre 1952 et 1992 dans la province de Lâm Đông est donnée dans le tableau 1.

Les formations forestières et les cultures mentionnées sont décrites de la façon suivante :

- ▷ Les forêts peu ou pas dégradées sont des formations denses, constituées de grands arbres et qui couvrent le sol.
- ▷ Les forêts dégradées sont des formations plus ouvertes que les précédentes, constituées à la fois de grands arbres et de buissons.
- ▷ Les forêts très dégradées représentent une mosaïque de forêts, de cultures et de zones défrichées en proportions variables.
- ▷ Les pinèdes rassemblent les formations à *Pinus Khasya* (situées en particulier autour de Dalat) et les formations à *Pinus Merkusii* situées à des altitudes plus basses que les précédentes.
- ▷ Les cultures regroupent les cultures annuelles (riz, maraîchage, horticulture) situées en fond de vallées ou sur des terrasses et les cultures pérennes (thé, café, anacardier) situées sur les versants.

Conclusion : évolution de la couverture végétale et de l'utilisation des terres entre 1952 et 1992

Avant 1952

Avant 1952, le paysage végétal de la province de Lâm Đông reflétait d'une part les conditions de milieu (amplitude du relief, variation de la pluviométrie et durée de la saison sèche) et d'autre part la pratique séculaire de cultures itinérantes (*rays*). Les réfugiés vietnamiens, hommes des cultures intensives et permanentes qui déboisent pour rester sur place (ou pour s'approvisionner en bois de feu), avaient refoulé dans les Hautes-Terres les populations protomalaises qui occupaient les Basses-Terres. Ces populations, appelées Moïs (c'est-à-dire sauvages) par les vietnamiens puis « montagnards » à partir de 1945, représentent un grand nombre d'ethnies qui, toutes, pratiquent une culture itinérante suivant le cycle suivant : coupe de la forêt/brûlis/2 à 3 ans de culture/abandon/retour au même endroit avec un cycle plus ou moins long (30 ans au moins) et respectant des îlots de forêts souvent situés dans des lieux difficilement accessibles (pentes fortes, crêtes).

Ainsi, la majeure partie des formations forestières de la province a été, à une époque ou à une autre, soumise aux *rays*. La composition floristique des formations forestières en a été considérablement remaniée, avec en particulier une augmentation de la proportion des espèces grégaires héliophiles ou semi-héliophiles (Diptérocarpacées, *Lagestroemia*, bambous). Dans les plaines, on pouvait trouver la séquence allant du ray de l'année (coupe puis brûlis) aux jeunes forêts secondaires, aux forêts secondaires vieilles et aux noyaux de forêts denses avec seulement quelques altérations locales de composition floristique.

Pendant, si le résultat du ray semble plutôt bénéfique sur les forêts de plaine à long terme, l'analyse doit être plus nuancée concernant les forêts des basses et

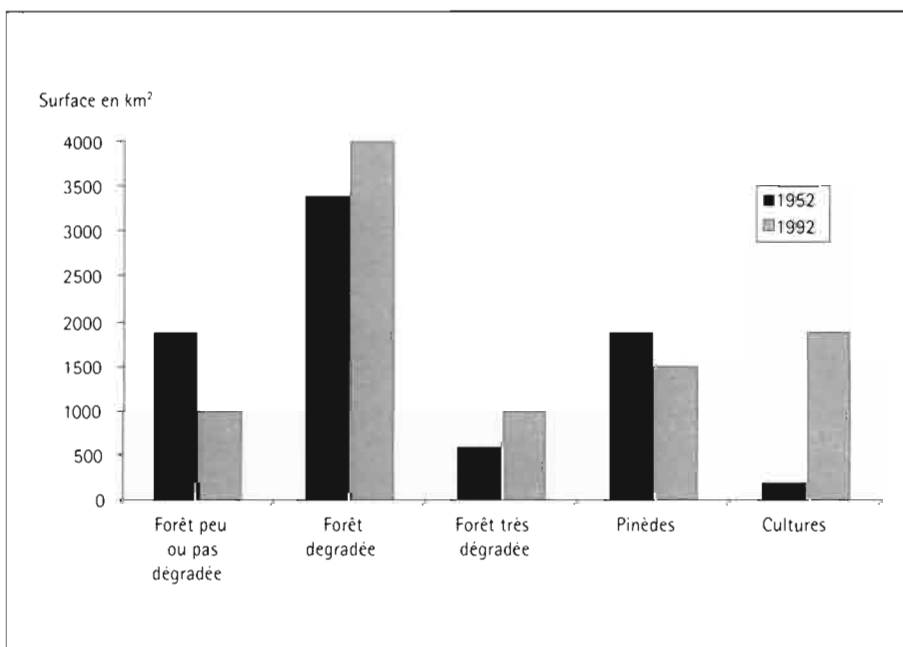


Figure 4 Évolution des surfaces occupées par les principaux types de formations végétales dans la province de Lâm Đông.

moyennes montagnes plus fragiles et à croissance plus lente. On y a constaté des appauvrissements floristiques par effet de dominance (bambous, *Lagestroemia*) et des régressions difficiles à inverser de forêt peu dégradée en forêt très dégradée.

Ainsi, avant 1952, la végétation forestière de la province de Lâm Đông était déjà fortement anthropisée, même si les actions humaines n'ont pas eu que des effets néfastes, en particulier en plaine. La forêt peu ou pas dégradée se trouvait déjà dans des endroits relativement difficiles d'accès.

En 1992

L'état actuel de la végétation traduit la pression grandissante qui s'y exerce depuis 1952. Avec l'installation de plusieurs centaines de milliers de réfugiés et de migrants venus du nord, en particulier le long des axes routiers, des phénomènes nouveaux, s'ajoutant aux rays, sont venus accélérer le processus de transformation spatiale de l'utilisation et de l'occupation des terres. En particulier, l'exploitation forestière concomitante à l'installation de ces populations de migrants s'est intensifiée pour « libérer » des terres pour l'agriculture d'une part et d'autre part poursuivre l'exploitation du bois de pin utilisé pour la construction, l'industrie du papier, la fabrication de la colle et d'objets d'art faits à la main (l'exploitation des pins, qui a débuté dès 1927 (3 000 m³/an), dépassait 100 000 m³/an en 1975).

Quelle évolution entre 1952 et 1992 ?

Entre 1952 et 1992, l'évolution la plus marquante en matière d'utilisation des terres dans la province de Lâm Đông est la multiplication par 10 des surfaces cultivées en permanence, qu'il s'agisse de cultures annuelles (riz, maraîchage, horticulture) situées dans les fonds de vallées et sur des terrasses à flanc de colline, ou bien de cultures dites « industrielles » (café, thé, anacardier) plantées sur les versants. (Figure 4).

Cette extension des surfaces cultivées s'est faite au détriment de formations déjà plus ou moins dégradées, le plus souvent situées sur les flancs des collines et qui ont été défrichées et brûlées pour planter thé et café.

Les pinèdes à *Pinus Khasya* ou *Pinus Merkusii* ont vu elles aussi leur superficie diminuer, que ce soit à partir des bordures par défrichage et brûlis ou par l'installation de cultures dans les pinèdes elles-mêmes. Cependant, on peut noter la présence de plantations de

jeunes pins, en particulier sur les collines dénudées à l'ouest de Dalat.

La superficie de forêt peu ou pas dégradée a fortement diminué entre 1952 et 1992. Ces formations, déjà parcourues et utilisées par les populations avant 1952 (ce sont les rays), sont actuellement situées sur les pentes les plus escarpées, dans les zones les moins accessibles. Si ce couvert forestier assure encore une bonne protection du sol, on connaît assez mal les conséquences de cette utilisation séculaire sur la biodiversité spécifique de ces formations.

Références

- Boulbet, J. 1960. Description de la végétation en pays Ma. *Bull. Soc. Et. Indochinoise*, nouvelle série 35 (3), 545-574.
- Castagnol, E. M. 1952. Contribution à l'étude des terres rouges basaltiques des hauts-plateaux du sud de l'Indochine. *Arch. Inst. Rech. Agron.*, Saïgon, 12, 124 p.
- Comité populaire de Dalat. 1993. *Dalat, ville d'altitude; centenaire de Dalat (1893-1993)*. Editions Ho Chi Minh-Ville, 350 p.
- Nguyen, Kha 1966. Les forêts de *Pinus khasya* et de *Pinus merkusii* du Centre-Vietnam. Étude de la dynamique des sols en liaison avec celle de la végétation. *Ann. Sci. For.* 23 (2), 217-372.
- Rollet, B. 1952. Les forêts claires du sud-indochinois. *Arch. Rech. Forest.*, Saïgon 235 p.
- . 1956. *Note sur la végétation du Vietnam au sud du 17^{ème} parallèle nord*. Doc. Dactyl. 56p. + carte de la végétation à 1/400 000 interprétée à partir des photographies aériennes à 1/40 000 IGN panchromatiques de 1952-54.
- Schmid, M. 1974. *Végétation du Vietnam: le massif sud-annamitique et les régions limitrophes*. Mém. ORSTOM, Paris, 274 p.
- Service Géographique de l'Indochine. 1926-1952. *Carte de l'Indochine à 1/100 000*.
- Service Géographique de l'Indochine. 1947-1952. *Cartes routières de l'Indochine à 1/400 000*
- Service Géographique de l'Indochine. 1953. *Couverture aérienne à 1/40 000 panchromatique format 13 x 18*.
- Worldwide Air Survey. 1955-1956. *Couverture aérienne panchromatique à 1/50 000*; Service Géographique de Dalat (Vietnam).
- Lamdong Vietnam Business Revue*. 1996. Lâm Đông. 6 (5). Vietnam business Ed., 46 p.

11

Écotone forêt-savane et système agraire des Tikar du Haut Mbam (Cameroun central)

EDMOND DOUNIAS

Introduction

Durant les dix derniers millénaires, les forêts tropicales ont subi à des époques et à des degrés divers d'importants bouleversements. Les principales étapes de ces changements ont pu être reconstituées dans le cadre d'ECOFIT (programme CNRS-ORSTOM Écosystèmes et paléocosystèmes des forêts intertropicales) qui apporte un éclairage nouveau sur les héritages du passé dans la distribution actuelle des formations végétales tropicales. L'échelle de temps millénaire considérée interpellait surtout les paléobiologistes et les réponses apportées sont naturellement d'ordre bioclimatique, aucune action anthropique ne permettant d'expliquer l'ampleur des phénomènes régionaux observés. Par contre, dès lors que l'on considère l'évolution future des régions tropicales humides, l'impact de l'homme sur le milieu prend une toute autre ampleur. Il importe en effet d'appréhender ces « forçages » anthropiques sur le court terme (échelle des dernières décennies, au plus des derniers siècles), afin de les inclure dans les modèles prédictifs qui infléchiront les politiques d'aménagement de demain. C'est aussi le court terme qui est considéré en botanique, en photo-interprétation ainsi que pour l'analyse du ^{13}C de la matière organique des sols, pour étudier la transgression actuelle de la forêt sur les franges méridionale et septentrionale du massif forestier africain. L'analyse des actions anthropiques sur la périphérie de ce massif est donc particulièrement propice à une collaboration accrue entre anthropologues et biologistes.

Une bonne connaissance anthropologique des populations exploitant l'écotone est d'autant plus nécessaire que les conséquences de l'impact anthropique diffèrent

selon l'origine des sociétés mises en cause. Partant des différences de stratégies d'appropriation des ressources — naturelles ou domestiques — entre populations résidant en forêt avec celles établies en savane, certains modèles évolutionnistes (Harris, 1980 ; Guille-Escuret, 1989) ont essayé d'y trouver une logique de nature écosystémique. Le milieu forestier alors décrit comme « généralisé » car composé d'une mosaïque d'écosystèmes, tendrait — de par sa diversité biologique — à favoriser une perception et une exploitation individuelles de l'environnement, s'accompagnant d'un savoir et savoir-faire précis à l'égard des ressources biocénétiques. Par contraste, chez les populations de savane confrontées à un écosystème présenté comme « spécialisé » car doté d'une moindre diversité spécifique, la perception et l'appropriation des ressources s'opéreraient préférentiellement de manière collective.

Bien sûr il faut se garder de sombrer dans le fonctionnalisme de l'écologie culturelle, et ne voir dans les stratégies différentielles des sociétés humaines qu'un conditionnement imprescriptible dicté par les contraintes du milieu. Ce serait trop vite occulter le rôle prépondérant du libre arbitre culturel (Gariné, 1990) par lequel chaque communauté revendique ses spécificités identitaires, et qui conduit à des choix faisant parfois fi des contraintes environnementales. Comme le souligne Gariné (1995), la diversité des stratégies humaines constitue un vaste continuum de complexité, que la dichotomie réductrice « écosystème spécialisé/écosystème généralisé » ne permet plus d'appréhender.

On ne peut toutefois écarter sans risque de fourvoiement l'influence du milieu d'origine sur les représentations et les modes d'exploitations des ressources : il

est clair que suivant son origine savanicole ou forestière, une société migrant dans l'écotone adoptera des choix de production qui interféreront de manière distincte sur la dynamique du contact forêt/savane.

Le comportement agricole est un bon révélateur de ces inclinations culturelles : le jardin des essarteurs a tendance à miniaturiser ou mimer la structure complexe de l'écosystème forestier ambiant (Geertz, 1963) : diversité spécifique et variétale, structure étagée, optimisation de l'espace sur trois dimensions... (Dupriez et Leener, 1983) ; l'agriculteur forestier manifeste une attention individuelle pour chaque végétal cultivé, dans le cadre d'une horticulture à base de plantes pérennes à clones — que l'on multiplie par voie végétative (Haudricourt, 1964) largement dominées par les féculeux. À l'inverse, la céréaliculture de savane a plutôt recours au semis pour l'assolement de plantes de lignées. En forêt, l'introduction de cultigènes tels que le maïs et l'arachide a nécessité un réajustement de la technique du semis qui satisfasse à une manipulation plant par plant. L'horticulteur qui introduit ses semences dans des poquets, transpose donc le geste technique du bouturage à des plantes qui se satisferaient par ailleurs d'un semis à la volée (Bahuchet, 1989 ; Dounias, 1996a).

Face à une telle rémanence de l'influence du milieu d'origine, quelles sont les concessions qu'une société migrante peut tolérer lorsqu'elle est confrontée à un milieu très différent de celui d'origine ? Va-t-elle modifier en profondeur sa stratégie de production pour s'adapter à ce nouvel environnement ou va-t-elle, pour paraphraser Rousseau (1972) « *apporter avec elle son écologie* » de sorte à remodeler le milieu à sa convenance ? Dans tous les cas, quelle sera l'influence des populations autochtones — par le jeu des relations interethniques — dans le processus de réajustement du système de production des nouveaux arrivants ?

Telles sont les questions de fond que nous formulons à l'égard des Tikar du Cameroun central dans le cadre du programme pluridisciplinaire « Écologie humaine en écotone forêt-savane ». On sait aujourd'hui que les Tikar sont originaires de savanes plus septentrionales du plateau de l'Adamoua, d'où ils ont migré près de deux siècles auparavant. Nos observations préliminaires soutiennent le point de vue que ces céréaliculteurs ont conservé une attitude de gens de savane vis-à-vis de l'écotone, même si un certain nombre de concessions à la forêt apparaissent dans le développement des activités de piégeage et de pêche. En ce sens, ils privilégient un mode d'occupation de l'espace qui, pensons-nous, tend à freiner le phénomène de transgression forestière. Nous nous proposons d'exposer les divers indices — socioculturels, ethnoécologiques et agricoles — qui soutiennent ce qui n'est encore qu'une hypothèse. L'indice principal est la récupération faite par les Tikar de *Chromolaena odorata*, une adventice implantée récemment et rapidement mise à profit comme moyen de stabiliser l'espace agraire tout en l'intensifiant.

L'afforestation actuelle des savanes périforestières

Le phénomène de transgression forestière sur les savanes — tant édaphiques qu'incluses — est signalé en divers pays d'Afrique forestière depuis plus de 40 ans par les

précurseurs de la phytogéographie actuelle (entre autres Clayton, 1958 ; Aubreville, 1966, 1967 ; Miège, 1966 ; Letouzey, 1968). La transgression a été confirmée au fil d'études botaniques et phytosociologiques consacrées à la structure et à la dynamique de l'écotone en divers pays d'Afrique : au Ghana (Swaine *et al.*, 1976), en Côte d'Ivoire (Avenard, 1969 ; Bonvallot *et al.*, 1970 ; Guillaumet et Adjanohoun, 1971 ; Blanc Pamard et Spichiger, 1973 ; Avenard *et al.*, 1974 ; Spichiger, 1975 ; Spichiger et Lassailly, 1981), au Togo (Guelly *et al.*, 1993), au Nigeria (Morgan et Moss, 1965 ; Adejuwon et Adesina, 1992), au Cameroun (Letouzey, 1985), en Centrafrique (Boulvert, 1990), et au Congo (Foresta, 1990 ; Schwartz *et al.*, ce volume). Aujourd'hui, l'imagerie satellitale recadrée sur d'anciens clichés aériens, permet d'estimer l'ampleur et la vitesse de l'afforestation, dont la progression annuelle avoisine le mètre (Gautier, 1989, 1990, 1994 ; Youta Happi *et al.*, ce volume ; Puig et Guelly, ce volume ; Tsalefac *et al.*, ce volume). De par l'étendue qu'elle couvre — près d'un million d'hectares rien qu'au Cameroun (Letouzey, 1985) — cette afforestation n'a rien d'un épiphénomène. Les études paléo-écologiques sollicitant les techniques les plus récentes d'analyses en pédologie (Kamgang *et al.*, ce volume), dendrochronologie (Belingard *et al.*, 1996), biochimie isotopique (Mariotti, 1996 ; Schwartz et Mariotti, 1996 ; Guillet *et al.*, ce volume ; Pessenda *et al.*, ce volume), sédimentologie, phytolites (Alexandre *et al.*, 1994 ; Soubiès *et al.*, 1996 ; Vrydaghs *et al.*, ce volume), et palynologie (Giresse *et al.*, 1994 ; Vincens *et al.*, ce volume), argumentent en faveur d'une origine paléoclimatique et non plus anthropique des savanes conquises par la sylvie. Les études palynologiques comme celles menées au niveau du lac Ossa (Reynaud-Farrera *et al.*, 1996) situent autour de 1 000 ans BP l'amorce de l'implantation des formations végétales actuelles.

Dans la zone d'écotone qui concerne notre étude, il est aujourd'hui entendu que les savanes incluses en passe de se résorber sont des formes relictuelles d'une ancienne période d'extension des paysages savanicoles au détriment de la forêt, à une époque que les paléoécologues situent entre 3 000 et 1 000 ans BP. (Achoundong *et al.*, ce volume ; Guillet *et al.*, 1996, ce volume ; Kamgang *et al.*, ce volume ; Youta Happi *et al.*, ce volume). Que cette période d'introggression des savanes soit synchrone en des points très éloignés, prête à penser qu'elle est consécutive d'une forte péjoration climatique en Afrique tropicale humide (Maley, 1992), mais elle coïncide également avec une dispersion accélérée de la métallurgie (Schwartz, 1992 ; Schwartz et Lanfranchi, 1993). Il devient alors plus illusoire d'établir la juste part entre l'activité anthropique et les phénomènes climatiques dans le maintien de ces savanes (Froment *et al.*, 1996).

Face à la richesse des travaux menés pour comprendre l'évolution passée et actuelle de l'écotone forêt/savane, on peut s'étonner du faible intérêt anthropologique accordé à cette zone de contact, et de la rareté des études consacrées aux retombées des systèmes de production traditionnels sur le processus d'afforestation (citons tout de même Blanc-Pamard, 1979 ; Léna, 1979 ; Blanc-Pamard et Peltre, 1984 ; Rouw, 1991 ; Mitja, 1992 ;

Mitja et Puig, 1993 ; Richards, 1993 ; Haxaire, 1994 ; Léonard et Oswald, 1996 pour la Côte d'Ivoire, ainsi que Fairhead et Leach, 1996 pour le Ghana et Roulon-Doko, 1991 pour la Centrafrique).

Les Tikar : qui sont-ils et d'où viennent-ils ?

Les Tikar sont des céréaliculteurs sur brûlis qui disposent d'une économie diversifiée comprenant également la chasse au fusil, le piégeage, la pêche en eau douce et la collecte, chaque village privilégiant différemment l'un ou l'autre de ces domaines de production. Le peuplement tikar est réparti sur moins de 7 000 km² (Dugast, 1949). Nous l'estimons à environ 40 000 individus, dont plus des trois quarts résident dans le secteur septentrional de Bankim (*cf. infra*). Plusieurs vestiges archéologiques, ainsi que des éléments de la tradition orale et des écrits d'explorateurs suggèrent une densité humaine auparavant élevée. Cette densité varie aujourd'hui de moins de deux habitants par km² dans la partie orientale jusqu'à 21 habitants par km² pour la zone septentrionale (Techniplan, 1995). Quelques hypothèses sont avancées par ailleurs pour expliquer ce dépeuplement (Froment *et al.*, 1996). La « plaine Tikar » est globalement caractérisée par un climat de type soudanien à deux saisons, avec une pluviométrie annuelle moyenne voisine de 1 600 mm et une vraie saison sèche d'une durée de trois mois (Figure 1). Elle est située sur la ligne de contact entre d'une part, le bloc forestier humide semi-caducifolié guinéo-congolais dominé par les

Sterculiaceae et les Ulmaceae et d'autre part, les savanes périforestières guinéo-soudanaises, mêlant formations herbeuses, arbustives et boisées.

La société tikar est structurée sur la base de chefferies puissantes et historiquement attestées. En reconstituant la généalogie des dernières dynasties à partir de la tradition orale, on peut situer le début de leurs migrations au cours du XVIII^e siècle et localiser approximativement leur point de départ dans les savanes soudano-guinéennes plus septentrionales de l'Adamaoua (Mohammadou, 1986 ; Froment *et al.*, 1996).

Les Tikar se singularisent avant tout par un système politique fortement centralisé, qui persiste à travers toute leur aire de peuplement et qui semble hérité des Mbam, même si de nombreuses imprécisions subsistent sur l'apparement de ces deux ethnies. Pour le reste, ils subissent une forte influence de leurs environnements physiques et culturels, qui n'est pas étrangère à la surprenante hétérogénéité linguistique, écologique et économique de la « plaine Tikar ».

La langue tikar (tikari) est classée dans le sous-groupe bantou A50 (Guthrie, 1967-70). Elle se rattache au groupe Bafia qui comprend les langues bantou des Grassfield et de la plaine du Mbam. L'absorption progressive de nombreuses communautés autochtones, telles que les Twumwu et les Babi pour ne citer que les principales (Anoko, 1997), a favorisé une importante fragmentation des parlers sur de faibles distances, rendant très confuse la situation linguistique actuelle des Tikar, qui est certainement plus complexe que le découpage en quatre

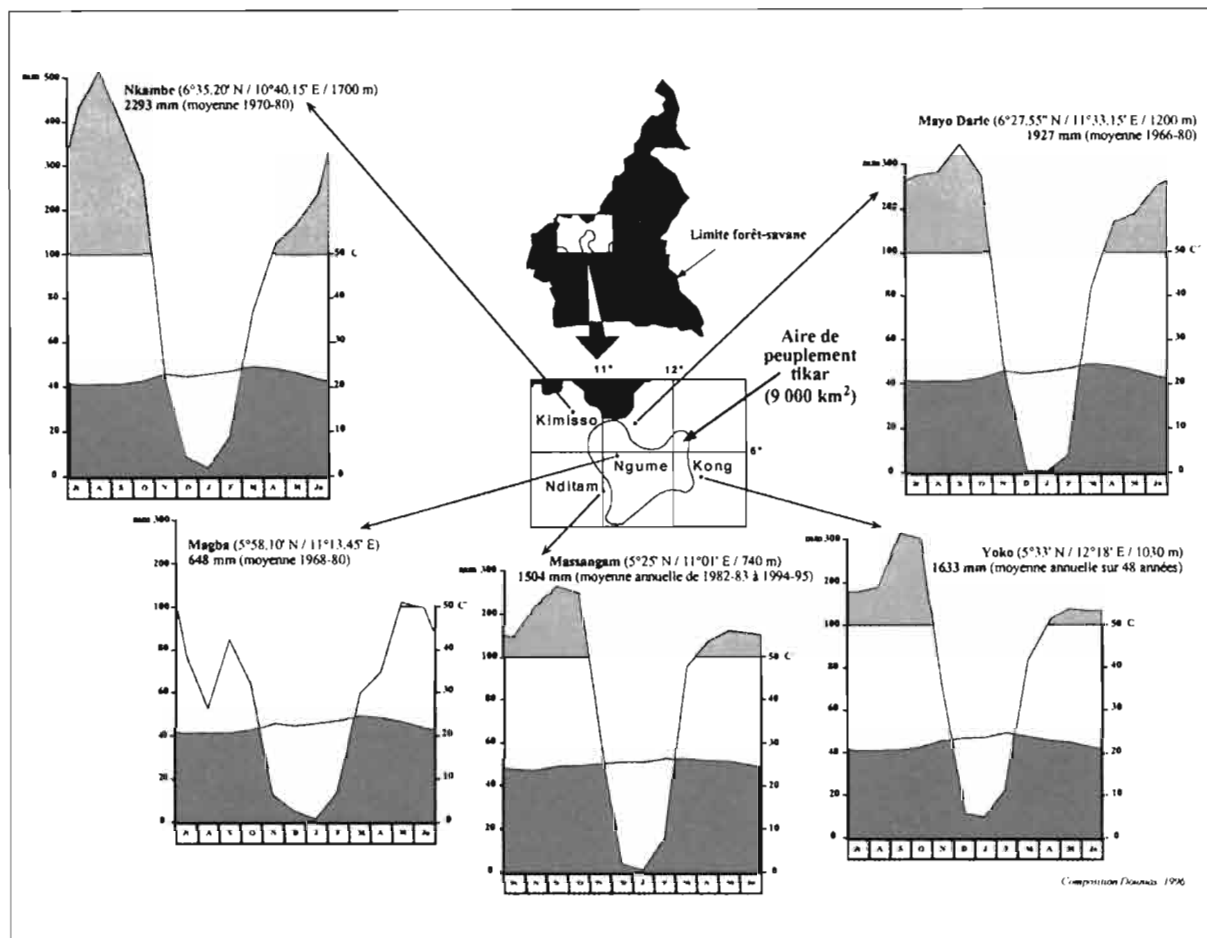


Figure 1 Diagrammes ombrothermiques à diverses stations de la « plaine Tikar ».

grands parlers conventionnellement admis jusqu'alors (Hagège, 1969; Dieu et Renaud, 1983; Jackson, 1987; Stanley, 1991). De plus, cette absorption explique sans doute que la langue des Tikar, qui est pourtant originaire de l'aire linguistique adamaoua-oubanguienne, se retrouve classée parmi les langues bantu.

Répartition des Tikar et phytogéographie de l'écotone forêt-savane

La répartition géographique des Tikar peut être simplifiée en trois sphères de peuplement, agencées autour de Ngambe-Tikar (Figure 2). Bien qu'arbitraire, cette zonation spatiale se révèle également pertinente du point de vue (i) culturel (nuances dialectales, voisinage culturel), (ii) économique (pratiques différentielles de l'agriculture vivrière de rente, de l'arboriculture caféière et cacaoyère, ainsi que des activités cynégétiques) et (iii) phytogéographique (la présentation ci-après des caractéristiques phytogéographiques est largement empruntée à Letouzey, 1968, 1985). Les communautés tikar sont donc diversement confrontées à la dynamique du contact forêt-savane et répondent différemment aux contraintes de leurs environnements physique et humain.

La sphère septentrionale

Elle est la plus peuplée (31 000 locuteurs tikar sur une population estimée à 73 000 habitants, Techniplan, 1995) et la proche de la région d'origine. Le milieu est composé de grandes savanes arbustives édaphiques à *Terminalia glaucescens*, entrecoupées d'éléments soudano-zambéziens (*Daniellia oliveri* et *Lophira lanceolata*) et comportant quelques formations embryonnaires de forêt semicaducifoliée. Cette zone à dominante savanique est également sillonnée de galeries de forêts marécageuses périodiquement inondées à *Berlinia grandifolia*, *Uapaca togoensis* et *Mitragyna stipulosa*. Les

piémonts des quelques avancées de relief à l'approche du plateau mambila sont mouchetés de jeunes recrûs forestiers à *Albizia* spp.

La façade occidentale de l'aire de peuplement tikar est recouverte de savanes arbustives et périforestières d'altitude avec éléments soudano-zambéziens pouvant se rencontrer plus au nord : *Lophira lanceolata*, *Ensete gillettii*, *Acacia sieberiana*, *Combretum molle*, *C. nigriscans*, *C. collinum*, *Daniella oliveri*, *Erythrina senegalensis*. Dans ces savanes siège le royaume bamun, dont les liens historiques avec les Tikar restent à éclaircir (Tardits, 1981).

La sphère méridionale

Elle est la plus éloignée de l'aire d'origine et est caractérisée par une forêt semicaducifoliée, entrecoupée de savanes incluses en passe de se résorber. Cette frange septentrionale de forêt à Sterculiaceae et Ulmaceae se distingue par la présence d'*Azelia africana*, *Aubrevillea kerstingii*, *Celtis* spp., *Cola gigantea*, *Khaya grandifolia* et *Morus mesozygia*. Les Sterculiaceae remarquables sont *Sterculia* spp., *Cola* spp., *Pterygota* spp., *Mansonia altissima* et *Eribroma oblongum*. Cette forêt intéresse l'exploitation forestière du fait de sa richesse en *Triplochiton scleroxylon* souvent associée à *Terminalia superba*, bien que cette Combretaceae ne soit pas caractéristique du secteur forestier semi-caducifolié. Les Ulmaceae comportent plusieurs espèces de *Celtis*, auxquels s'ajoutent *Holoptelea grandis*, *Chaetacme aristata* et l'ubiquiste *Trema guineensis*. La strate arbustive des savanes incluses en cours de disparition est composée de *Terminalia glaucescens*, auquel s'ajoutent *Annona senegalensis*, *Bridelia ferruginea*, *Hymenocardia acida*, *Piliostigma thonningii*, *Lannea barteri*, *Nauclea latifolia* et plusieurs espèces d'*Albizia* (*A. adianthifolia*, *A. glaberrima*, *A. zygia*, *A. coriaria*, *A. mallacophylla*) comme précurseurs de l'afforestation. Cette strate ligneuse basse et à faible taux de recouvrement surcime un tapis herbacé à *Hypparhenia diplandra* associée à plusieurs espèces de

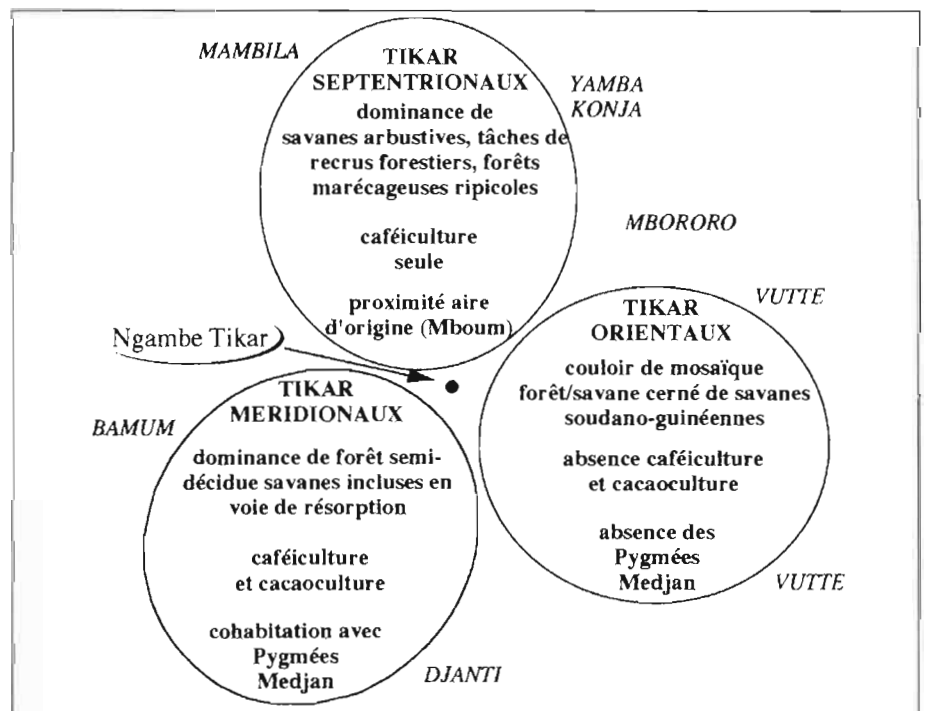


Figure 2

Sphères de répartition tikar en fonction de caractéristiques écologiques, économiques, linguistiques et culturelles.

Pennisetum et d'*Andropogon*. *Aframomum latifolium* constitue l'espèce non graminéenne la plus commune.

Sur la fraction la plus forestière de leur aire de peuplement, les Tikar cohabitent avec un petit isolat de 350 chasseurs-collecteurs, les Pygmées Medjan, dont l'origine est encore méconnue (Letouzey, 1967 ; Barbier, 1977 ; Leclerc, 1995).

La sphère orientale

Elle est très enclavée. La population tikar n'y excède pas 2 500 personnes. Elle est formée de lambeaux de forêt semicaducifoliée à Sterculiaceae et Ulmaceae, qui recolonisent la savane périforestière encore dominante, à *Terminalia glaucescens*. Ce couloir d'afforestation constitue une avancée dans les savanes arbustives à boisées du secteur soudano-guinéen qui recouvrent le plateau de l'Adamaoua. Ces dernières sont formées d'un tapis d'*Andropogonaeae* et de *Panicum phragmitoides*, surcîmé par une strate ligneuse à *Daniellia oliveri* et *Lophira lanceolata*. Ces savanes de l'Adamaoua — où lambeaux de forêt semicaducifoliée et traces de transgression forestières sont rares — constituent l'habitat de prédilection des pasteurs nomades Mbororo et surtout des Vutte avec lesquels les Tikar entretiennent d'abondantes relations. Les Medjan sont absents de cette sphère orientale.

Enfin, la sous-préfecture de Ngambe-Tikar autour de laquelle nous avons distingué les trois sphères de peuplement est constituée d'une mosaïque d'ilots coalescents de forêt semicaducifoliée à Sterculiaceae et Ulmaceae, qui recolonisent la savane périforestière arbustive à *Terminalia glaucescens*. Le front de transgression est principalement animé par des *Albizia* (*A. adianthifolia*, *A. glaberrima*, *A. zygia*).

Esquisse du système agricole tikar

Les Tikar pratiquent une céréaliculture sur brûlis à composantes multiples. Cette agriculture peut être qualifiée de *semi-permanente* dans le sens où les Tikar réitèrent la mise en culture de la même parcelle durant sept à dix années consécutives. À l'origine, la plante dominante de leur système de culture était le sorgho. La tradition orale et l'observation de certains pieds relictuels attestent que les Tikar ont cherché à maintenir cette culture après leur implantation dans le contact forêt-savane. Le renoncement à cette céréale — confrontée dans l'écotone à des conditions écologiques limites — semble surtout dû à une augmentation de la prédation par l'avifaune granivore particulièrement abondante et diversifiée en lisière. Les Tikar lui ont substitué une autre céréale à plus large amplitude écologique et à cycle de maturation plus court, le maïs, leur permettant de perpétuer leur système alimentaire. Dans la partie septentrionale, on observe cependant un regain d'engouement pour les sorghos, au contact des communautés de pêcheurs en provenance de l'extrême nord qui exploitent le lac artificiel de la Mapé. Ces sorghos refont leur apparition dans les jardins de huttes ou en haies délimitatrices au pourtour des parcelles vivrières.

Six principaux types de champs (cinq initialement implantés sur forêt, un sur savane) composent le système agricole tikar :

1. un essart ou un champ de bas-fonds dominé par la courge (*Cucumeropsis mannii*, Cucurbitaceae), en association avec des tubercules à maturité plus longue (ignames, macabo, patate douce), et dont la récolte est différée par rapport à celle de la courge. La culture de la courge, qui n'a cours que durant l'an-

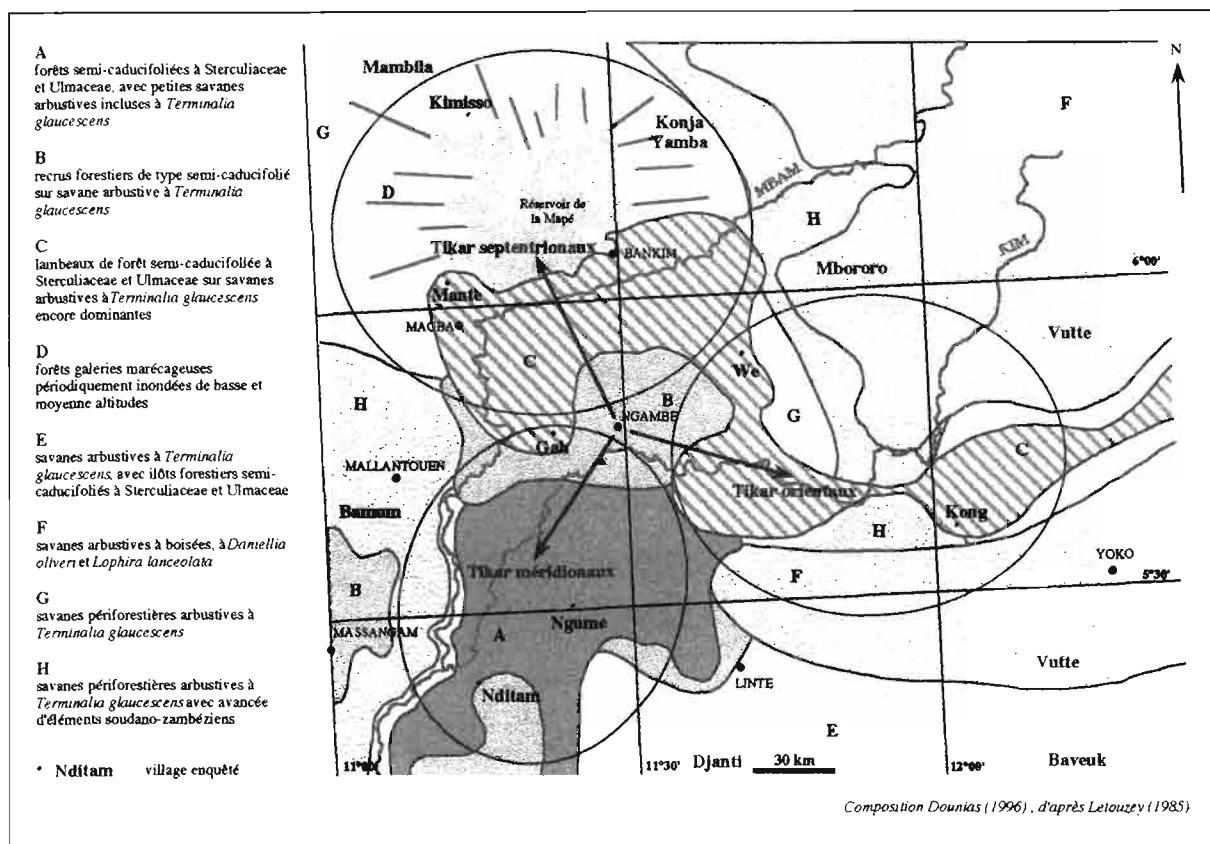


Figure 3 Phytogéographie simplifiée de l'aire de peuplement tikar.

- née suivant l'abattage de la forêt, n'est pas pratiquée par les Tikar les plus septentrionaux ;
2. un champ polyculturel de forêt, dominé par le maïs. Ce champ peut être directement implanté après essartage, mais il succède généralement au champ de courge. Des féculents (ignames, macabo, patate douce), des plantes légumières et condimentaires, et diverses brèdes spontanées lui sont associés ;
 3. un champ semi-permanent de forêt planté en légumineuses, principalement en arachide, parfois associée au haricot et à la patate douce. La valeur économique et la superficie de ce champ, variables selon les régions, sont plus importantes chez les Tikar septentrionaux ;
 4. un champ sur savane herbeuse occupé par du manioc bouturé sur buttes. Les Tikar lui associent du sésame, quelques plantes légumières et des palmiers à huile ;
 5. une arboriculture de rente sous agroforêts : cacaoyers et caféiers en proportion égale chez les Tikar occidentaux, caféiculture exclusive chez les Tikar septentrionaux, absence d'arboriculture chez les Tikar orientaux ;
 6. en option, une parcelle monospécifique de maïs est créée sur les sols saisonnièrement inondés des raphiales. Ce maïs, semé en saison sèche sur ces terres de bas-fonds à humidité persistante, est disponible 2 à 3 mois avant la récolte principale. Outre le fait qu'il permet de pallier les soudures éventuelles, ce maïs frais de contre-saison est prisé par les marchés et constitue à ce titre une source de revenus substantiels.

En complément de ces champs, signalons l'établissement de jardins à base d'herbacées condimentaires et légumières, de taro et de tabac. De trop rares arbres fruitiers (agrumes, manguiers, avocatiers, papayers) complètent ces jardins qui agrémentent le pourtour des huttes greniers, véritables résidences secondaires situées à même le champ. Les cultures de case sont quasi-inexistantes au village, les Tikar y privilégiant la libre divagation des petits ruminants.

Les indices d'une représentation et d'une exploitation du milieu tournés vers la savane

Un certain nombre d'indices convergent pour suggérer que les Tikar ont préservé une attitude de « gens de la savane » vis-à-vis de l'écotone forêt-savane. Ces indices — et bien d'autres qui restent à isoler et à tester — sont très différents entre eux puisqu'ils ont trait au système de représentation de l'espace, mais également à l'ethnolinguistique, à l'implantation spatiale, à l'exploitation des ressources naturelles et enfin aux pratiques culturelles. Au delà de leur diversité, ces indices ont le mérite d'être communs aux trois sphères de peuplement considérées. Leur constance nous prête à penser qu'ils constituent des marqueurs culturels pertinents de la société tikar.

Indice « habitat de lisière »

L'analyse du vocabulaire employé pour nommer les différentes composantes de l'espace révèle, entre autre, que le générique pour nommer la « forêt » sert également à

évoquer la « brousse », espace que les Tikar définissent par son opposition au « village ». Du point de vue des Tikar, il ne semble par contre pas exister d'antagonisme entre la « savane » et le « village ». Les villages récents sont systématiquement implantés en savane. Si l'on note aujourd'hui la présence d'une ambiance forestière autour de certains hameaux encore occupés, les habitants prétendent qu'elle s'est mise en place par la suite.

La composition floristique d'habitats abandonnés qui étaient encore occupés à la fin du XIX^e siècle, et qui se trouvent aujourd'hui sous couvert forestier, révèle des éléments persistants de végétation de savane. Ceux-ci suggèrent que la transgression forestière a été postérieure à l'occupation humaine. L'implantation systématique de l'habitat en lisière forestière, ou sur des promontoires rocheux traduit une motivation d'ordre stratégique : dans un contexte de guerre, la forêt entravait le déploiement d'une offensive adverse (particulièrement si celle-ci était — à l'instar des Peuls — dotée de cavalerie), et servait de voie d'obsidion en cas de débordement par l'ennemi. Le rôle de la forêt était donc complémentaire à celui du fossé défensif, encore persistant autour des sites de peuplements anciens. Le recours au fossé aurait d'ailleurs été inutile si l'habitat s'était trouvé implanté sous forêt. Si les Tikar ont mis à profit la proximité de la forêt à des fins guerrières, ils ont malgré tout veillé à garder la tête en savane. Outre l'issue des conflits belliqueux, tout porte à croire que l'afforestation fut l'un des moteurs de la grande mobilité de l'habitat tikar.

Cette perpétuelle mobilité de l'habitat de lisière sous la poussée de la forêt soutient l'idée d'une relative neutralité de l'action anthropique face à l'ampleur des transformations d'origine climatique en œuvre au cours de l'holocène récent (Foresta, 1990 ; Achoundong *et al.*, 1996). Au contraire, en faisant le choix de s'implanter en lisière, les Tikar attirent dans leur sillage des disséminateurs et favorisent de manière non intentionnelle la dynamique forestière qui va les contraindre à se déplacer. C'est ce que l'on observe actuellement avec les tisserins (Ploceidae) : ces oiseaux qui fréquentent un vaste continuum écologique, et dont la biomasse est très élevée en savane et en bordure des défrichements (Baillon, 1996), intensifient la pluie de graines (et incidemment la régénération forestière) sous les arbres des villages et des campements cynégétiques permanents où ils se plaisent à nicher.

Indice « classification des végétaux »

La nomenclature populaire des végétaux est l'un des domaines qui permet d'appréhender les mécanismes de réajustement du système de production, d'apprentissage, d'emprunt et d'adaptation d'une société qui est confrontée à un changement d'environnement. À titre d'exemple, le terme tikar pour nommer les « lianes » est le même que celui employé pour les « racines ». Au sein de la typologie que nous avons commencé à ébaucher, les lianes sont assimilées à des racines aériennes, d'où la nécessité de recourir à un binomial pour distinguer, si besoin, une liane d'une racine. Cet amalgame est certainement à imputer à la rareté de grosses lianes ligneuses dans les savanes soudano-guinéennes originelles des

Tikar, et d'autre part à la perception de la dynamique de transgression : les lianes participent activement à l'embroussaillage opérant au niveau d'un isolat d'arbres (Letouzey, 1985 ; Foresta, 1990 ; Maley *et al.*, 1990). La colonisation forestière qui se met en place par nucléation (Yarrington et Morrisson, 1974), s'accélère par la coalescence de proche en proche des îlots forestiers ainsi constitués. Les lianes sont alors perçues comme un catalyseur de l'enracinement des forêts sur les savanes. À ce regroupement dans la nomenclature des ligneux, on peut par contre opposer l'abondance de termes dont les Tikar disposent pour nommer les herbacées de savane, avec notamment un générique spécifique pour évoquer le tapis graminéen.

Indice « ressources forestières non ligneuses »

Les Tikar négligent et ignorent l'utilité alimentaire de nombreux produits forestiers, par ailleurs communément exploités par les habitants des forêts plus équatoriales : c'est le cas des graines oléo-protéagineuses d'*Irvingia grandifolia*, des fruits condimentaires d'*Antrocaryon klaineamum*, *Ricinodendron heudelottii*, *Tetrapleura tetraptera*, *Xylopiya aethiopica* et de *Zanthoxylum* sp., ou de la drupe oléifère de *Baillonella toxisperma*... Les lacunes dans la connaissance des ressources de la forêt sont atténuées chez les Tikar méridionaux. Ainsi, l'ayous (*Triplochiton scleroxylon*) — qui dispense une production saisonnière de larves d'un Lépidoptère (Attacidae) fort appréciées par les Medjan — est une essence bien nommée par les Tikar de la sphère méridionale. Dans les autres sphères de peuplement où personne ne le considère comme une ressource, l'ayous n'est nommé que par son appellation pidgin « *five fingers* » véhiculée par les exploitants forestiers. De même, quelques graines condimentaires d'arbres forestiers qui sont négligés par les Tikar orientaux (comme celles de *Ricinodendron heudelottii* et de *Tetrapleura tetraptera*) sont utilisées voire commercialisées, par leur parents méridionaux. Ces meilleures connaissances et utilisation des ressources forestières sont sans conteste à imputer à la cohabitation avec les Pygmées Medjan. Mais cette cohabitation n'agit pas toujours en faveur d'un meilleur savoir forestier, comme le montre le cas des ignames sauvages. Les Dioscoreaceae de forêt constituent une source d'hydrate de carbone importante chez les chasseurs-collecteurs d'Afrique centrale. La récolte de leurs tubercules s'accompagne d'un savoir élaboré qui constitue un bon indicateur de la connaissance de la forêt (Dounias, 1993). Outre le fait qu'ils n'en consomment plus, les Pygmées Medjan commettent de surprenantes confusions sur les ignames de forêt. Les espèces *Dioscorea burkilliana*, *D. minutiflora* et *D. smilacifolia* — parfaitement distinguées et récoltées par les autres ethnies Pygmées du Cameroun (Baka et Kola) — sont confondues sous un type unique par les Medjan. Cette détérioration du savoir résulte de l'influence des Tikar qui affichent un total désintérêt pour les ignames sauvages non toxiques de forêt (Hladik et Dounias, 1993). *Dioscorea praehensilis*, espèce très commune en sous-

bois de front de transgression ainsi que dans les recrûs post-agricoles, constitue néanmoins une exception importante : les Medjan et les Tikar en apprécient les tubercules annuels, qu'ils déterrent et consomment en fin de saison sèche (Koppert, non publié), à une période où les réserves en céréales s'amenuisent. L'apparement de *D. praehensilis* aux ignames du complexe *D. cayenensis-rotundata* communément cultivées dans cette région de l'Afrique explique sans doute l'attrait particulier des deux ethnies pour ce taxon sauvage. Par ailleurs, les Tikar persistent à consommer — après détoxification préalable — des espèces vénéneuses de savane telles que *Dioscorea dunetorum* et *D. sagittifolia*. Ces tubercules, dont la récolte est devenue anecdotique, constituaient un aliment de disette précieux en périodes de guerres et de migrations.

Indice « échanges inter-ethniques Tikar-Medjan »

L'ignorance des Medjan sur les ignames sauvages et celle plus générale des Tikar sur des produits forestiers non ligneux pourtant communs, sont révélatrices du type de relations qu'entretiennent les deux communautés : « l'apprentissage » de la forêt au contact de Pygmées, qui est si prégnant dans la tradition orale des sociétés d'es-sarteurs bantus et oubanguiens de forêt équatoriale, intervient peu dans le cadre des relations Tikar-Medjan. Nous constatons une sorte de « diffusion de proximité » qui se traduit plus par une perte de savoir forestier des Medjan, que par un gain de connaissance sylvestre à l'actif des Tikar. Aujourd'hui les Medjan chassent et cueillent couramment en savane (Leclerc, 1995), ils se font même les légataires de techniques de collecte de certaines espèces de termites de savane, que les Tikar semblent avoir délaissées (Clément, 1996).

La relation instaurée par les Tikar à l'égard des Medjan est de type féodal. Il semble y avoir valorisation de l'écologie du groupe dominant et perte induite du savoir sylvestre du groupe vassalisé. Cette valorisation unilatérale a eu pour effet d'affermir l'organisation hiérarchisée de la société tikar, au point que les chefferies les plus puissantes (Gah, Nditam) apparaissent dans la région où les Tikar ont des échanges avec la société acéphale des Medjan. Les Medjan complètement vassalisés occupent le bas de l'échelle sociale et leur habitat est marginalisé. En contrepoint de cette position sociale servile, ils ont le total contrôle des pratiques rituelles qui rythment le bon fonctionnement de la société tikar (Abega 1997). C'est d'ailleurs seulement dans la zone de contact avec les Medjan que les Tikar ont développé un culte des ancêtres tourné vers la forêt, dans lequel le rôle de médiateur est tenu par des masques empruntés à des autochtones forestiers (Abega, 1996). Les Medjan tiennent leur pouvoir de la connivence qui les lie originellement à la forêt et qui a suscité un sentiment ambivalent d'admiration et de crainte chez des migrants inaccoutumés de l'environnement forestier. Les relations inter-ethniques sont bien tortueuses entre ces deux sociétés qui feignent de se détester mais qui ont besoin l'une de l'autre. L'apport didactique des Medjan relève donc plus du symbolique que de l'économique.

Photo 1
 Les tisserins (*Ploceidae*)
 qui accompagnent les Tikar
 dans leurs implantations
 de lisières assurent une « pluie
 de graines » d'essences
 forestières zoochores dans
 les espaces fertiles d'arrière-case,
 contribuant indirectement
 à l'afforestation
 (Mambwe, juin 1995).



Photo 2
 Dans la région septentrionale,
 les conditions pluviométriques
 drastiques limitent la diversité
 spécifique des agroforêts
 de plantations caféières.
 Le planteur Tikar privilégie
 l'ombrage (fourni ici par
 des espèces héliophiles
 du genre *Albizia*) sur l'éventuelle
 exploitation de produits
 forestiers non ligneux
 (Mante, janvier 1995).

Photo 3
 La toundja (*Cucurbitopsis maritii*)
 est le seul cultivar que les
 céréalistes tikar aient
 emprunté à une agriculture
 de type forestier. Sa mise en
 culture est fortement ritualisée
 (Ngume, novembre 1994).





Photo 4

Les céréaliculteurs tikar ont conservé des comportements de gens de savane, comme le recours à l'entraide, mis ici à contribution lors d'un défrichage collectif d'une jachère à *Chromolaena odorata*. Le déroulement des travaux est agrémenté d'une distribution de bière de maïs (Kong, février 1995).



Photo 5 Le rendement calorique élevé de *Chromolaena odorata*, lorsque l'adventice est brûlée tardivement en saison sèche, assure un apport conséquent de cendres fertilisantes et la destruction totale des jeunes héliophiles, compromettant dès lors toute régénération forestière (Mante, janvier 1995).

Indice «abattage intégral des arbres»

À la différence des vrais essarteurs semi-itinérants, les Tikar n'abattent pas de nouvelle parcelle tous les ans. Lorsque l'ouverture d'une nouvelle portion de forêt s'impose (création d'un champ de courge, baisse de production des anciennes parcelles...), ils cherchent à abattre le maximum d'arbres présents. Il n'existe aucun frein d'ordre pratique ou symbolique à cette inclination : aucun arbre ne mérite d'être épargné, que ce soit par superstition, ou par rapport à une éventuelle utilité. Selon les Tikar, une essence de forêt n'est jamais rare au point de justifier qu'on la préserve dans le champ. La vision forestière des Tikar semble ainsi se limiter au front de transgression composé à majorité d'essences héliophiles communes, et caractérisé par une moindre diversité biologique. Effectivement si l'on adopte cette perspective, moins une forêt est diversifiée en espèces, plus les essences qui la composent sont « fréquentes » et, incidemment, moins sa conservation s'impose. La mise à mort de l'arbre est éventuellement différée si celui-ci pose des difficultés d'abattage (dureté du bois, présence de contreforts) ou si sa couronne diffuse et élevée ne constitue pas une gêne directe sur les cultures. Le maintien d'un arbre est donc consécutif à une économie d'effort, mais l'agriculteur tikar s'arrangera par la suite pour tuer l'arbre sur pied, soit par le feu, soit par ceinturage. Dans ce contexte, l'abattage est perçu comme une corvée peu glorifiante. Cette perception contraste avec celle des essarteurs du sud Cameroun, pour lesquels la conduite sélective de l'abattage est une transposition valorisée de l'acte guerrier (Laburthe-Tolra, 1981 ; Dounias, 1993).

Sur la fraction forestière du terroir, l'exploitation des arbres est dissociée de l'exploitation agricole. Tel n'est pas le cas des herbacées sauvages comestibles commensales des plantes vivrières, qui sont conservées lors du sarclage du champ. Vis-à-vis des adventices comestibles (E. Garine, 1996), les Tikar préservent donc un comportement de gens de savane, alors qu'ils éliminent de leurs parcelles sur forêt toute composante arborée susceptible de rappeler leurs parcs arborés ancestraux. L'élimination

intégrale des ligneux dans les champs de forêt constitue une radicalisation par rapport au comportement des habitants de savane habitués à incorporer un parc arboré à leur espace agraire. L'attitude des Tikar est d'ailleurs plus modérée à l'égard des arbres et arbustes utiles des champs de savane. Seule la motivation d'empêcher toute recolonisation forestière permet de rendre compte d'une telle divergence de traitement entre arbres sur champ de savane et arbres sur champ de forêt.

Indice «comportement foncier vis-à-vis d'un recrû forestier»

La forêt constitue un réservoir de terres arables, mais n'est pas perçue comme participante du maintien de la fertilité et est exclue de la rotation agricole. D'un point de vue foncier, un paysan tikar perd très vite son droit exclusif sur la terre qu'il laisse retourner à la forêt. Lorsqu'un recrû retrouve une apparence forestière, il est en quelque sorte « désapproprié ». Ce renoncement foncier n'a pas cours dans les sociétés d'essarteurs plus méridionales, où la propriété se perpétue parfois jusqu'au stade de forêt climacique (Dounias, 1996b). Compte tenu de la faible densité humaine, l'argument de « terres disponibles » est neutre entre la situation des Tikar et celle des essarteurs forestiers ; par contre la perception de la forêt en tant qu'« espace anthropisé » diffère. En étant rétrocedée à la collectivité, la portion de forêt secondaire subit une plus forte pression de remise en culture. La perte du droit individuel sur le recrû est un aspect de la tenure foncière qui accroît le rythme de rotation agricole et constitue donc un frein social à la reforestation.

Indice «arbres d'ombrage des plantations caféières et cacaoyères»

L'arboriculture caféière (et, dans une moindre mesure, cacaoyère) est la seule composante du système agraire tikar qui implique des arbres et, à ce titre, rappelle l'horticulture de forêt. Mais une analyse structurale et fonctionnelle de ces plantations révèle de profondes différences avec les agroforêts de plantations du sud équatorial et des hauts plateaux de l'ouest.

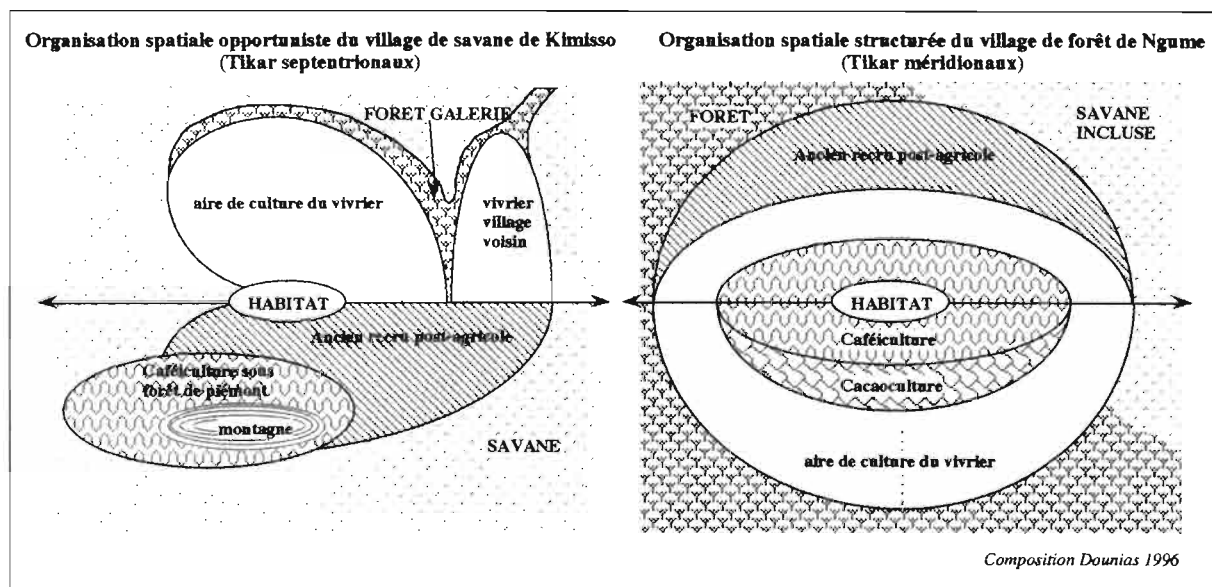


Figure 4 Comparaison de l'agencement spatial des villages entre Tikar méridionaux et Tikar septentrionaux.

Par rapport au sud Cameroun équatorial et aux hauts plateaux de l'ouest Cameroun, les conditions bioclimatiques de la plaine tikar sont limitées pour une bonne pratique de la caféiculture et de la cacao-culture. L'ombrage des arbres surcimant devient ici indispensable ; dans le centre-sud en revanche, les services d'encadrement agricole qui préconisent l'adoption de plants sélectionnés auto-ombrageants présentent ce surcroît d'ombrage comme superflu — voire comme nuisible.

Une étude comparative menée par Dallière (1996) sur les agroforêts caféières et cacaoyères entre les villages de Ngoume (Tikar méridionaux) et Kimisso (Tikar septentrionaux) montre que l'implantation des plantations caféières n'est pas homogène à l'intérieur de l'aire de peuplement tikar ; elle est ordonnée sous forme de couronnes périphériques à l'habitat chez les Tikar les plus méridionaux situés en zone forestière (5° 30' de latitude nord), elle devient opportuniste chez les Tikar les plus septentrionaux (6° 30' de latitude nord) qui sont tributaires des tâches de peuplements forestiers (Figure 4). Malgré ces agencements spatiaux divergents, la production d'ombrage constitue, dans les deux cas, la motivation première des planteurs tikar à conserver des arbres dans leur plantation. Les essences recensées sont surtout des héliophiles participant au front de transgression, telles que les *Albizia* spp., *Triplochiton scleroxylon* et *Terminalia superba*.

La présence d'arbres dans le cadre de la caféiculture tikar est donc dictée par des nécessités agro-économiques. Elle ne s'accompagne pas de ce savoir de l'arbre si prégnant chez les horticulteurs de forêt, pour lesquels le maintien d'essences ligneuses à usages multiples est d'abord culturel, au point parfois de grever le rendement de la plantation (Herzog et Bachmann, 1992 ; Dounias, 1996b).

Indice « culture ritualisée de la courge »

La courge (*Cucumeropsis mannii*) est le seul véritable emprunt à l'horticulture de forêt. Cette plante à graines condimentaires nécessite d'être mise en culture après essartage d'un nouveau pan de forêt, ou sur jachère de longue durée reconquise par un couvert arboré conséquent (Dounias, 1993, 1996b). Elle figure donc toujours en tête de la rotation culturale. En adoptant ce cultigène typiquement forestier, les Tikar ne pouvaient en modifier la place dans le cycle culturel. Ils en ont néanmoins modifié le système d'exploitation : la mise en culture de la courge est fortement codifiée. Elle n'a lieu qu'une année sur deux (aucun argument agronomique ne justifie pareille alternance) et donne lieu à un rituel d'ensemencement au village de Gah qui se répercute sur l'ensemble de la zone de culture.

Un tel correctif culturel est permis par la nécessité de stocker les graines de courge. L'impératif de stockage démarque la courge de l'ensemble des cultigènes forestiers, qui tolèrent un stockage prolongé sur pied. Le stockage post-récolte est une nécessité chez les agriculteurs de savane exposés à de longues périodes de soudure (Sigaut, 1982). Il renforce l'assise d'une communauté domestique structurée et hiérarchisée à tendance patrilineaire, car il permet un contrôle des semences par les

ainés. À l'inverse, les femmes des sociétés d'horticulteurs de forêt n'ont aucune difficulté à accéder aux boutures, qu'elles vont prélever à même le champ. Elles disposent par ailleurs d'une relative autonomie sur le devenir de leurs récoltes. On constate parallèlement une autorité moins prononcée des aînés, ainsi qu'une plus fréquente tendance à la matrilinearité (Geschiere, 1982).

Indice « *Chromolaena odorata* » : une nouvelle protagoniste dans le rapport Tikar-écotone

Chromolaena odorata (L.) R. M. King et H. Robinson (Asteraceae) est une adventice buissonnante pantropicale dont le caractère invasif constitue un véritable bouleversement écologique (Gautier, 1992a, 1992b). L'ampleur du phénomène a suscité une avalanche de recherches et de publications. *Chromolaena odorata* (C.o.) a aujourd'hui son *workshop* international (trois éditions) et une *Newsletter* lui est exclusivement consacrée. Une vue synthétique des publications entreprise par Foresta (1996) met en évidence la prépondérance des travaux consacrés à la lutte — tant chimique que biologique — « contre » *Chromolaena odorata*. Elle traduit l'émergence d'un paradigme présentant *Chromolaena odorata* comme une peste absolue qu'il convient d'éradiquer. Nul ne discute le constat que la mise en place d'un peuplement monospécifique remet en cause la biodiversité du milieu. Par ailleurs, certains travaux évoquent l'attraction exercée par *Chromolaena odorata* sur le criquet pèlerin (*Zonocerus variegatus*), une autre grande peste africaine dont l'extension semble accompagner celle de l'adventice. Le criquet se comporte en pharmacophage pour récupérer à son compte des métabolites de la plante (alcaloïdes pyrrolozidine) et doter ainsi sa progéniture d'une défense chimique contre ses prédateurs (Boppré, 1991 ; Modder, 1984).

Toutefois, ce paradigme provoque — par réaction — l'émergence d'un parti pris diamétralement opposé, qui prône les performances agronomiques de *Chromolaena odorata*. Ses défenseurs rappellent tout d'abord l'introduction volontaire de cette plante néotropicale dans les plantations agro-industrielles asiatiques (Poilane, 1952) et africaines (Gautier, 1992a ; Huguenin et Beldji-Bedogo, 1996) comme plante de couverture assurant une protection contre l'érosion des sols et restituant une forte quantité de matière organique. L'implantation de *Chromolaena odorata* a également été préconisée pour supplanter une autre adventice problématique : *Imperata cylindrica* (Chevalier, 1952). *Chromolaena odorata* est connue pour améliorer la structure des sols : elle bloque le lessivage des éléments minéraux et favorise l'approfondissement de l'horizon humifère. Par le biais d'un enrichissement en calcium, elle réduit l'acidité des sols tropicaux (Foresta et Schwartz, 1991). *Chromolaena odorata* est aussi employée comme engrais vert sur des sols peu fertiles, augmentant le rendement de cultures telles que le riz ou le manioc et on lui reconnaît des propriétés nématicides dans les cultures de poivre et de tomate (Litzenberger et Lip, 1961).

Le débat « pour ou contre *Chromolaena odorata* » commence à gagner la scène politique, et les scientifiques

n'en maîtrisent pas vraiment les enjeux. Certains plans d'aménagement forestier peuvent déceler en cette plante un moyen de pression pour cantonner les populations dans des espaces restreints de forêts communautaires (Dounias, 1995). Les cultivateurs pourraient être alors contraints à intensifier leur pratique agricole et à abandonner un système extensif et itinérant qui, en bon bouc-émissaire, est trop souvent présenté par les décideurs comme la principale cause de déforestation.

Toute position tranchée sur les bienfaits ou les méfaits de *Chromolaena odorata* est caduque tant que l'on n'a pas clairement élucidé son rôle écologique. En dehors de toute activité agricole, on constate au niveau de l'écotone forêt-savane que *Chromolaena odorata* se positionne le long du front de transgression, et en accélère la cinétique : de manière active en surcimant le tapis graminéen et de manière passive en agissant comme écran pare-feu et en permettant l'accroissement de plantules d'arbres sous son feuillage, notamment les *Albizia* (Achoundong *et al.*, ce volume). Le rôle ignifuge des tiges suffrutescentes de *Chromolaena odorata* ne fonctionne que si les brûlis ont lieu tôt dans l'année. À l'inverse, si le brûlis est tardif, les tiges asséchées de *Chromolaena odorata* en accroissent au contraire l'intensité de l'embrassement (Gautier, 1994, 1996) entraînant la destruction des jeunes espèces forestières établies sous son couvert.

L'emprise de *Chromolaena odorata* est plus massive sur le bloc forestier que sur la savane, cette différence étant due aux activités humaines : l'installation est accrue dans les jachères forestières, alors que l'extension en savane est régulée par les feux de brousses (Macdonald et Frame, 1988). Par contre, une fois qu'elle est installée, *Chromolaena odorata* résiste aux passages successifs du feu grâce à un organe souterrain de réserve (Gautier, 1993). En l'absence de feu, elle s'implante préférentiellement sous les arbres isolés, ce qui explique que les savanes boisées soient plus rapidement colonisées que les savanes herbeuses (Gautier, 1996).

Il est regrettable que des programmes de contrôle de *Chromolaena odorata* soient lancés alors que l'on méconnaît la place de cette adventice dans les systèmes agraires (Herren-Gemmill, 1991). La perception que les populations forestières ont de l'eupatoire est sans appel ; les appellations locales traduisent souvent la brutalité de l'invasion et l'impuissance des paysans : noms de dictateurs tristement célèbres : *Bokassa grass* (Est Cameroun), *Sekou Touré* (Côte d'Ivoire), *Lantana Ngouabi* (Congo). Mais aussi *l'envahisseur* (Congo), *Apollo* (Centrafrique), *la plante qui tue la forêt* (Beti du Cameroun), *Nkol ndengi* — nom de la prison de Yaoundé dont on sort rarement vivant (Ewondo du Cameroun), *la dévoreuse* (Basa du Cameroun), *la mangeuse de jagère* (Mangisa du Cameroun). Incontestablement, *Chromolaena odorata* n'a pas sa place dans les systèmes de culture élaborés par ces sociétés. *Chromolaena odorata* est également une peste pour les agropasteurs : *jaBiinDe* (*L'envahissante*, Boutrais, 1978) colonise les pâturages en s'engouffrant de manière opportuniste dans les couloirs de transhumance ; la zoochorie prend alors le relais sur l'anémochorie, les cypselles se fixant sur le pelage du bétail (Huguenin et Beldji-Bedogo, 1996). Outre le fait qu'elle

altère le système itinérant de l'agriculture sur brûlis, *Chromolaena odorata* modifie également la conduite des activités de collecte dans les recrûs post-agricoles (Haxaire, 1994).

Néanmoins, dans certains systèmes de culture traditionnels *Chromolaena odorata* est gérée comme un facteur de restauration de la fertilité (Léonard et Oswald, 1996). Ainsi, les Baoulé cultivateurs d'ignames parviennent à valoriser le travail pénible de déssouchage de *Chromolaena odorata* par le labour superficiel consécutif au buttage et à la récolte de l'igname (Mollard, 1993).

Chromolaena odorata est apparue en plaine tikar il y a moins de 20 ans, à la faveur des pistes carrossables orientées sud-nord. Les agriculteurs tikar qui ont baptisé l'adventice du nom anodin de « Benjamin » (appellation qui contraste avec les sobriquets négatifs utilisés par les essarteurs forestiers) en signalent l'apparition vers 1980, ce que corrobore les observations de Weise (1996). *Chromolaena odorata* devient un facteur de stabilité des terroirs tikar. En jouant sur un raccourcissement du temps de jachère faisant suite à plusieurs années successives de culture, les Tikar parviennent à pérenniser leurs parcelles vivrières. Ils laissent toutefois le recrû forestier opérer sur une partie du terroir destiné à l'extension des surfaces caféières et à la culture de la courge. Du point de vue des Tikar, la contrainte de départ qui est d'abattre une portion de forêt est largement compensée par le fait que le champ subit un embroussaillage plus important par *Chromolaena odorata* au terme de plusieurs années successives de cultures. La parcelle laissée en jachère à *Chromolaena odorata* sera remise en culture dans un délai n'excédant pas cinq ans, car au delà, le tapis de *Chromolaena odorata* commence à se laisser dominer par les arbres de recrûs qui poussent dans l'enchevêtrement de ses tiges (Achoundong *et al.*, ce volume). Les Tikar ont également compris le parti à tirer d'un brûlis tardif, pour obtenir un embrassement maximal des tiges desséchées de *Chromolaena odorata*. L'intensité du feu assure non seulement une minéralisation instantanée de la matière organique et une baisse de l'acidité du sol par l'apport massif de cendres, mais il permet par la même occasion de tuer les jeunes héliophiles préforestiers et d'incendier les premiers mètres de la lisière. La zonation du terroir tikar prévient partiellement le risque de propagation du feu vers les plantations caféières et cacaoyères. Toutefois, l'agencement spatial plus opportuniste dans le secteur septentrional, complique le contrôle du feu, qui endommage parfois les caféières, Dallièrre, 1996).

Indice «entraide agricole et bière de maïs»

La pérennisation du terroir tikar reposant sur des jachères courtes à *Chromolaena odorata* ne pourrait s'opérer sans un recours au sarclage. Le sarclage est une technique d'entretien contre nature dans l'horticulture sur brûlis de forêt, dont l'itinérance a justement pour vocation de faire l'économie de tout nettoyage, passée la mise en culture de la parcelle (Jouve, 1993). La réaction négative des essarteurs forestiers vis-à-vis de *Chromolaena odorata* est liée au fait qu'ils sont culturellement réfractaires à la surcharge de travail d'entretien

engendrée par cet envahissement. Par contre, en tant que céréaliculteurs originaires de savane, les Tikar maîtrisent le sarclage et excellent dans le débroussaillage collectif. La structure fortement hiérarchisée et patrilinéaire des chefferies tikar favorise l'émergence de groupes de travail fonctionnant dans le cadre d'une entraide tournante, laquelle est sollicitée sous forme d'une invitation. Le débroussaillage d'un recrû et le sarclage des champs sont les deux étapes de l'itinéraire culturel pour lesquelles l'entraide est requise. Son déroulement est convivial, et l'instigateur remercie les participants en offrant de la bière de maïs, substitut de la bière de mil qui préside encore aux travaux agricoles collectifs chez les céréaliculteurs des savanes soudano-guinéennes. Cette fonction sociale de la bière (E. Garine, 1995) et l'importance accordée à l'entraide, sont un héritage indéniable de l'origine savanicole des Tikar. Sans cet héritage, il eût été extrêmement difficile pour les Tikar de tirer profit de l'envahissement des jachères par *Chromolaena odorata*.

D'un point de vue écologique, les Tikar favorisent un effet d'entraînement par l'intensification des sarclages. Ceux-ci aggravent l'altération du potentiel séminal des sols et compromettent la repousse de plants d'arbres (Rouw, 1993, 1996), ce qui est finalement le résultat escompté.

Conclusion : des céréaliculteurs de savane qui ont apporté leur écologie

Un combinatoire d'indices empruntés à diverses facettes de la perception et de l'occupation du milieu, ainsi que de l'exploitation des ressources, nous permet d'échafauder l'hypothèse que les Tikar ont préservé une attitude de gens de savane vis-à-vis de l'écotone forêt-savane. Ce comportement savanophile privilégie des choix d'occupation de l'espace qui tendent à ralentir l'afforestation naturelle de la savane. D'autres indices allant dans le même sens sont pressentis, notamment la place accordée à la collecte des termites comestibles, dont les essaimage étalés sur l'année constituent de précieux marqueurs temporels (Clément, 1996).

Néanmoins, plusieurs composantes du système de production restent à considérer. Les Tikar consacrent en effet un temps considérable au piégeage — préférentiellement pratiqué en forêt — et à la pêche en eau douce — activité économique saisonnière majeure chez les Tikar orientaux (pêche sur le Mbam et la Kim) et chez les Tikar septentrionaux résidant sur le pourtour du réservoir de la Mapé. L'importance octroyée par les Tikar à ces activités de prédation contraste avec leur pratique modeste par les céréaliculteurs de l'Adamaoua (E. Garine, comm. pers.) et pourrait nous amener à nuancer notre jugement.

La confrontation des clichés aériens datant des années 50 avec des images satellites des années 90 donne l'impression que l'afforestation est inexorable, car elle est constatée même dans les zones anthropisées. Nous pensons néanmoins que la progression objectivement mesurée est antérieure à l'implantation massive de *Chromolaena odorata* et à son incorporation dans la rotation agricole tikar. Si rien ne paraît entraver l'intro-

gression forestière dans les secteurs à faible occupation humaine, un ralentissement drastique du phénomène est par contre à craindre dans un avenir proche, au niveau des espaces à peuplements plus concentrés.

La plaine tikar offre cette situation paradoxale d'une société d'agriculteurs sur brûlis ne subissant aucune contrainte d'ordre démographique ou foncière, ayant une agriculture vivrière essentiellement destinée à l'autoconsommation, et disposant de terres forestières en quantité croissante, mais qui aspire à réduire l'itinérance de son système agraire en favorisant de manière intentionnelle l'installation d'une adventice que la communauté scientifique serait plutôt encline à éradiquer. L'action ambivalente de *Chromolaena odorata* cristallise parfaitement la nécessité d'étudier l'écotone forêt-savane en associant les sciences de l'homme et les sciences de la nature : d'un côté, les écologues insistent sur le rôle actif tenu par *Chromolaena odorata* au cours de l'afforestation, d'un autre côté les anthropologues démontrent comment la même plante est impliquée dans le système agraire pour produire l'effet contraire.

Les motivations des cultivateurs résidant dans l'écotone forêt-savane sont grandement dictées par leurs origines culturelles. Une approche anthropologique de ces populations est donc justifiée, afin de saisir les aspirations et les inclinations de sociétés humaines confrontées au processus naturel d'afforestation. Ce dernier n'est pas toujours souhaité par les acteurs et n'est plus inexorable, dès lors que l'homme sait faire preuve d'opportunisme pour le contrecarrer.

Remerciements

La présente étude a été réalisée dans le cadre du programme pluridisciplinaire « Écologie humaine en écotone forêt/savane ». Ce programme financé par l'ORSTOM est mené en collaboration avec l'Unité mixte de recherche 9935 « Anthropologie et écologie de l'alimentation » (CNRS-MNHN-Paris 7), le Programme « Avenir des peuples des forêts tropicales » (APFT, DG VIII de la Communauté Européenne) et des chercheurs du Ministère camerounais de la recherche scientifique et technique (MINREST). Nous remercions nos collègues biologistes, naturalistes, archéologues et anthropologues pour leur critiques avisées à la relecture du manuscrit.

Références

- Abega, S. C. 1996. *Les choses de la forêt*, 215 p.
- . 1997. Qualité de vie et regard de l'autre : les thèmes alimentaires chez les Tikar de Nditam. *Prévenir*, 33 (2), 189-194.
- Achoundong, G. ; Bonvallot, J. ; Happi, Y. 1996. Le contact forêt-savane dans l'est du Cameroun et *Chromolaena odorata* : considérations préliminaires. Dans : U. K. Prasad, R. Muniappan, P. Ferrar, J. P. Aeschliman et H. de Foresta (dir. publ.), *Distribution, ecology and management of Chromolaena odorata*. Proceedings of the third international workshop on biological control and management of *Chromolaena odorata*, Abidjan, novembre 1993, Agricultural Experiment Station, University of Guam, Mangilao, 202, 99-108.

- Achoundong, G. ; Happi, Y. ; Bonvallet, J. ; Guillet, B. Formation et évolution des recrûs sur savanes. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Adejuwon, J. O. ; Adesina, F. A. 1992. The nature and the dynamics of the forest-savanna boundary in south-western Nigeria. Dans : P. A. Furley, J. Proctor, J. A. Ratter (dir. publ.), *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. London, Chapman & Hall, p. 331-351.
- Alexandre, A. ; Colin, F. ; Meunier, J. D. 1994. Les phytolithes, indicateurs du cycle biogéochimique du silicium en forêt équatoriale. *C.R. Acad. Sci.*, **319** (II), 453-458.
- Aubréville, A. 1966. Les lisières forêt-savane des régions tropicales. *Adansonia*, **6**, 175-187.
- . 1967. Les étranges mosaïques forêt-savane du sommet de la boucle de l'Ogooué au Gabon. *Adansonia*, **7**, 13-22.
- Avenard, J. M. 1969. *Réflexions sur l'état de la recherche concernant les problèmes posés par les contacts forêts-savanes — essai de mise au point et de bibliographie*, Paris, ORSTOM (« Collection Initiations, Documentations techniques »), **14**, 154 p.
- Avenard, J. M. ; Bonvallet, J. ; Latham, M. ; Renard-Dugeril, M. ; Richard, J. 1974. *Aspects du contact forêt-savane dans le centre et l'ouest de la Côte d'Ivoire: étude descriptive*. Abidjan, ORSTOM.
- Bahuchet, S. 1989. *Les Pygmées Aka et Baka: contribution de l'ethnolinguistique à l'histoire des populations forestières d'Afrique centrale*, Paris, Université L. Descartes, Thèse de Doctorat d'État. 3 volumes, 766 p.
- Baillon, F. 1996. L'avifaune de la région tikar (Cameroun). Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », p. 122.
- Barbier, J.-C. 1977. *Les Pygmées de la plaine tikar au Cameroun, notes complémentaires*. Yaoundé, ONAREST-ISH-CSES. 33 p.
- Belingard, C. ; Tessier, L. ; Namur, C. de ; Schwartz, D. 1996. Dendrochronologie et Okoumé (Congo). Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », p. 39-41.
- Blanc-Pamard, C. 1979. *Un jeu écologique différentiel: les communautés rurales du contact forêt-savane au fond du V-Baoulé (Côte d'Ivoire)*. Paris, ORSTOM (« Collection Travaux et Documents »), **107**, 313 p.
- Blanc-Pamard, C. ; Peltre, P. 1984. Dynamique des paysages préforestiers et pratiques culturelles en Afrique de l'Ouest, Côte d'Ivoire. *Le développement rural en question*, Paris, ORSTOM (Mémoire), **106**, 55-67.
- Blanc-Pamard, C. ; Spichiger, R. 1973. Contact forêt-savane et recrû forestier en Côte d'Ivoire. *L'Espace Géographique*, **3**, 199-206.
- Bonvallet, J. ; Dugeril, M. ; Duviard, D. 1970. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): répartition de la végétation dans la savane préforestière. *La Terre et la Vie, Revue d'Écologie*, **24**, 3-21.
- Boppré, M. 1991. A non-nutritional relationship of *Zonocerus* (Orthoptera) to *Chromolaena* (Asteraceae) and general implications for weed management. Dans : R. Muniappan et P. Ferrar (dir. publ.), *Ecology and Management of Chromolaena odorata*, Biotrop, Special Publication. Bogor, Indonesia, ORSTOM-SEAMFO-BIOTROP, **44**, 153-157.
- Boulvert, Y. 1990. Avancée ou recul de la forêt centrafricaine, changements climatiques, influence de l'Homme et notamment des feux. Dans : R. Lanfranchi R. et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique Centrale atlantique*, Paris, ORSTOM, (« Collection Didactiques »), p. 353-366.
- Boutrais, J. 1978. *Des Peuls en savanes humides. Développement pastoral dans l'ouest centrafricain*. Paris, ORSTOM, (« Collection Thèses et Documents »).
- Chevalier, A. 1952. Deux composées permettant de lutter contre l'*Imperata* et empêchant la dégradation des sols tropicaux qu'il faudrait introduire rapidement en Afrique noire. *Revue Internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture tropicale*, **32**, 494-497.
- Clayton, W. D. 1958. Secondary vegetation and the transition to savanna near Ibadan, Nigeria. *Journal of Ecology*, **46**, 217-238.
- Clément, C. 1996. *Ethno-écologie des termites chez les Tikar en contact forêt-savane*, Créteil, Université Paris XII, Val de Marne (Mémoire de stage de D.E.S.S.), 91 p.
- Dallière, C. 1996. *Systèmes agroforestiers caféiers et cacaoyers en milieu d'écotone forêt-savane chez les Tikar du Cameroun: étude agro-écologique, ethnobotanique et socio-économique*. Université d'Orléans, Faculté des Lettres, Langues et Sciences Humaines, Laboratoire ERMES, (Mémoire de D.E.A.), 82 p.
- Dieu, M. ; Renaud, P. (dir. publ.). 1983. *Atlas linguistique du Cameroun (ALCAM) — Inventaire préliminaire*. Paris, ALC-CERDOTOLA-DGRST-Agence de Coopération Culturelle et Technique, 475 p.
- Dounias, E. 1993. *Dynamique et gestion différentielles du système de production à dominante agricole des Mvae du sud Cameroun forestier*. Thèse de Doctorat, Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc (Montpellier II), 2 volumes, 646 p.
- . 1995. Composer autour d'une composée *Chromolaena odorata* et systèmes agraires des forêts tropicales humides. Atelier international African farmers and their environment in a long term perspective, Wageningen.

- . 1996a. Agriculture des Mvae du sud Cameroun littoral forestier : étude dynamique des composantes de l'agrosystème et des plantes cultivées alimentaires. Dans : A. Froment, I. de Garine, C. Binam Bikoi et J. F. Loung (dir. publ.), *Bien manger et bien vivre, anthropologie alimentaire et développement en Afrique intertropicale : du biologique au social*. Paris, L'Harmattan-ORSTOM, p. 155-172.
- . 1996b. Recrûs forestiers post-agricoles : perceptions et usages chez les Mvae du Sud-Cameroun. *Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique Appliquée*, **38** (1), 153-178
- Dugast, I. 1949. *Inventaire ethnique du Sud-Cameroun*. Yaoundé, Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire, 159 p.
- Dupriez, H. ; Leener, P. de. 1983. *Agriculture tropicale en milieu paysan africain*. Dakar/Paris, ENDA/L'Harmattan, Terres et Vie, 280 p.
- Fairhead, J. ; Leach, M. 1996. *Misreading the African landscape. Society and ecology in a forest-savanna mosaic*. African Studies Series 90. Cambridge, Cambridge University Press, 356 p.
- Foresta, H. de. 1990. Origine et évolution des savanes intramayombiennes (Rép. Pop. du Congo). II. apports de la botanique forestière. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. Paris, ORSTOM (« Collection Didactiques »), p. 326-335.
- . 1996. *Chromolaena odorata* : disaster or hope for tropical Africa ? Dans : U. K. Prasad, R. Muniappan, P. Ferrar, J. P. Aeschliman et H. de Foresta (dir. publ.), *Distribution, ecology and Management of Chromolaena odorata*. Proceedings of the third international workshop on biological control and management of *Chromolaena odorata*, Abidjan, 15-19 novembre 1993, Agricultural Experiment Station, University of Guam, Mangilao, 202.
- Foresta, H. de ; Schwartz, D. 1991. *Chromolaena odorata* and disturbance of natural succession after shifting cultivation : an example from Mayombe, Congo, Central Africa. Dans : R. Muniappan et P. Ferrar (dir. publ.), *Ecology and management of Chromolaena odorata*. Proceedings of the second International Workshop on Biological Control of *Chromolaena odorata*, Bogor, 4-8 February 1991. Bogor, ORSTOM-BIOTROP, Biotrop Special Publication, 44, 23-41.
- Froment, A. ; Delneuf, M. ; Dounias, E. ; Baillon, F. ; Wang Sonne ; Abega, S. C. ; Mebenga Tamba, L. 1996. Une problématique de sciences humaines dans le programme ECOFIT-Cameroun dans la région de Nditam (200 km au nord de Yaoundé). Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », 139-143.
- Garine, E. de. 1995. *Le mil et la bière, le système agraire des Duupa du massif de Poli (Nord Cameroun)*. Thèse de Doctorat, Université de Paris X, 279 p.
- . 1996. Une bonne sauce de mauvaises herbes. Note sur les repas des Duupa du massif de Poli (Nord-Cameroun). Dans : M.-C. Bataille-Benguigui et F. Cousin (dir. publ.), *Cuisines. Reflets des sociétés*. Paris, Éditions Sépia/Musée de l'Homme, 77-96.
- Garine, I. de. 1990. Adaptation biologique et bien être psycho-culturel. *Bull. Mém. Soc. d'Anthropologie de Paris*, numéro spécial, **2** (2), 151- 174.
- Gautier, L. 1989. Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire centrale : évolution de la surface forestière de la réserve de Lamto (sud du V-Baoulé). *Bull. Soc. Bot. France (Actualités Botaniques)*, **3-4**, 85-92.
- . 1990. Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire centrale : évolution du recouvrement ligneux des savanes de la Réserve de Lamto (sud du V-Baoulé). *Candollea*, **45** (2), 631-641.
- . 1992a. *Contact forêt savane en Côte d'Ivoire centrale : rôle de Chromolaena odorata* (L) King & Robinson dans la dynamique de la végétation. Thèse de Doctorat, Université de Genève, 268 p.
- . 1992b. Taxonomy and distribution of a tropical weed : *Chromolaena odorata* (L.) R. King & H. Robinson. *Candollea*, **47**, 645-662.
- . 1993. Reproduction of a pantropical weed : *Chromolaena odorata* (L) R. King & H. Robinson. *Candollea*, **48**, 179- 193.
- . 1994. Emprise des brousses à *Chromolaena odorata* sur le fond du V-Baoulé (Côte d'Ivoire centrale). *Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique Appliquée*, nouvelle série, **36** (1), 75-86.
- . 1996. Establishment of *Chromolaena odorata* in savannah : an example from Lamto, Central Côte d'Ivoire. Dans : U. K. Prasad, R. Muniappan, P. Ferrar, J. P. Aeschliman et H. de Foresta (dir. publ.), *Distribution, ecology and Management of Chromolaena odorata*. Proceedings of the third international workshop on biological control and management of *Chromolaena odorata*, Abidjan, 15-19 novembre 1993, Agricultural Experiment Station, University of Guam, Mangilao, **202**, 54-67.
- Geertz, C. D. 1963. *Agricultural involution : the process of ecological change in Indonesia*. Berkeley, University of California Press, 176 p.
- Geschiere, P. H. 1982. L'agriculture de subsistance, l'autonomie de la femme et l'autorité des aînés chez les Maka (Cameroun). *Journal d'Agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée*, **29** (3-4), 307-321.
- Giresse, P. ; Maley, J. ; Brenac, P. 1994. Late Quaternary palaeoenvironments in the lake Barombi Mbo (Cameroon) deduced from pollen and carbon isotopes of organic matter. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **107**, 65-78.
- Guelly, K. A. ; Roussel, B. ; Guyot, M. 1993. Installation d'un couvert forestier dans les jachères de savanes au Sud-Ouest Togo. *Bois et Forêts des Tropiques*, **235**, 37-48
- Guillaumet, J. L. ; Adjanooun, E. 1971. La végétation de la Côte d'Ivoire. *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*. Paris, ORSTOM (« Collection Mémoires de l'ORSTOM »), **50**, 157-163.

- Guille-Escuret, G. 1989. *Les sociétés et leurs natures*, Paris, Armand Colin, 183 p.
- Guillet, B. ; Achoundong, G. ; Bonvallot, J. ; Desjardins, T. ; Happi, Y. ; Kamgang, B. V. ; Mariotti, A. ; Namur, C. de, Schwartz, D. 1996. Les limites forêt-savane en Afrique centrale occidentale : structure et dynamique récente de la forêt. Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », 145-147.
- Guillet, B. ; Maman, O. ; Achoundong, G. ; Mariotti, A. ; Girardin, C. ; Schwartz, D. ; Happi, Y. 1998. Évidences isotopiques et géochimiques de l'avancée de la forêt sur la savane au Cameroun. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Guthrie, M. 1967-70. *Comparative bantu : an introduction to the comparative linguistics and prehistory of the Bantu languages*. Londres, Gregg Press Ltd., 4 vol.
- Hagège, C. 1969. *Esquisse linguistique du Tikar (Cameroun)*. Paris, SELAF, 63 p.
- Harris, D. R. (dir. publ.). 1980. *Human ecology in savanna environments*, Londres, London Academic Press.
- Haudricourt, A. G. 1964. Nature et culture dans la civilisation de l'igname : l'origine des clones et des clans. *L'Homme*, 4 (1), 93-104.
- Haxaire, C. 1994. Dégradation de la forêt, disparition de plantes utiles et nouvelles stratégies chez les Gouro de Côte d'Ivoire. *Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique Appliquée*, nouvelle série, 36 (1), 57-73.
- Hladik, A. ; Dounias, E. 1993. Wild yams of the African forests as potential food resources. Dans : C. M. Hladik, H. Pagezy, O. F. Linarès, A. Hladik, A. Semple et M. Hadley (dir. publ.), *Tropical forests, people and food : biocultural interactions and applications to development*. Man and the Biosphere series. Paris/Lancs, UNESCO/Parthenon publishing, 13, 163-176
- Herren-Gemmill, B. 1991, The ecological role of the exotic Asteraceous *Chromolaena odorata* in the bush fallow farming system of West Africa. Dans : R. Muniappan et P. Ferrar (dir. publ.), *Ecology and Management of Chromolaena odorata*, Biotrop, Special Publication, ORSTOM-SEAMFO-BIOTROP, Bogor, Indonesia, 44, 11-21
- Herzog, F. ; Bachman, M. 1992, Les arbres d'ombrage et leurs utilisations dans les plantations de café et de cacao dans le sud du V-Baoulé, Côte d'Ivoire, *Schweiz. Z. Forstwes*, 143 (2), 149-165.
- Huguenin, J. ; Beldji-Bedogo, 1996. Protection des terroirs pastoraux en Centrafrique, contre l'emboisement des savanes par *Chromolaena odorata*. Dans : U. K. Prasad, R. Muniappan, P. Ferrar, J. P. Aeschliman et H. de Foresta (dir. publ.), *Distribution, Ecology and Management of Chromolaena odorata*. Proceedings of the third international workshop on biological control and management of *Chromolaena odorata*, Abidjan, Novembre 1993, Agricultural Experiment Station, University of Guam, Mangilao, 202, 124-134.
- Jackson, E. M. 1987. Direct and indirect speech in Tikar, *Journal of West African Languages*, 17 (1), 98-109.
- Jouve, P. 1993. Usages et fonctions de la jachère en Afrique. Dans : C. Floret et G. Serpantié (dir. publ.), *La jachère en Afrique de l'ouest*, Paris, ORSTOM, (« Collection Colloques et Séminaires »), p. 55-66.
- Kamgang Beyala, V. ; Ekodeck, G. E. ; Achoundong, G. Essai d'interprétation de la dynamique de la mosaïque forestière dans la zone de contact forêt/savane du Sud-Est Cameroun. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Laburthe-Tolra, P. 1981. *Les seigneurs de la forêt. Essai sur le passé historique, l'organisation sociale et les normes ethniques des anciens Beti du Cameroun*, Paris, 1, 490 p.
- Leclerc, C. 1995. *Le rapport à la nature comme rapport social*, Université de Paris X (Mémoire de Maîtrise), 197 p.
- Léna, P. 1979. *Transformation de l'espace rural dans le front pionnier du sud-ouest ivoirien*. Université Paris X (Thèse de Troisième cycle), 345 p.
- Léonard, E. ; Oswald, M. 1996. Une agriculture forestière sans forêt. Changements agro-écologiques et innovations paysannes en Côte d'Ivoire, *Natures-Sciences-Sociétés*, 4 (3), 202-216.
- Letouzey, R. 1967. Note sur les Pygmées de la région tikar au Cameroun. *Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique Appliquée*, 14 (6-7), 277-280.
- . 1968. *Étude phytogéographique du Cameroun*, Paris, Éditions Paul Lechevalier, 511 p.
- . 1985. *Carte phytogéographique du Cameroun au 1/500 000^e*, notice SC (partie de cinq documents). Toulouse, Institut de la Carte Internationale de la Végétation, 62-93.
- Litzenberger, S. C. ; Lip, H. T. 1961. Utilizing *Eupatorium odoratum* L. to improve crop yields in Cambodia, *Agron. J.*, 53, 321-324.
- MacDonald, I. A. W. ; Frame, G. W. 1988. The invasion of introduced species into nature reserves in tropical savannas and dry woodlands, *Biol. Conservation*, 44, 67-93.
- Maley, J. 1992. Mise en évidence d'une péjoration climatique entre ca. 2 500 et 2 000 ans BP en Afrique tropicale humide. *Bull. Soc. Géologues de France*, 163, 363-365.

- Maley, J. ; Caballé, G. ; Sita. 1990. Étude d'un peuplement résiduel à basse altitude de *Podocarpus latifolius* sur le flanc congolais du Massif du Chaillu. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. Étude de la pluie pollinique actuelle. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, Paris, ORSTOM, (« Collection Didactiques »), p. 336-352.
- Mariotti, A. 1996. Les isotopes stables du carbone, marqueurs biologiques de la dynamique des paléoenvironnements continentaux. Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux ».
- Miège, J. 1966. Observations sur les fluctuations des limites savanes-forêts en basse Côte d'Ivoire, *Annales de la Faculté des Sciences de Dakar*, **19**, 149-166.
- Mitja, D. ; Puig, H. 1993. Essartage, culture itinérante et reconstitution de la végétation dans les jachères en savane humide de Côte d'Ivoire (Booro, Borotou, Touba). Dans : C. Floret, G. Serpantié (dir. publ.), *La jachère en Afrique de l'ouest*, Paris, ORSTOM (« Collection Colloques et Séminaires »), p. 377-392.
- Mitja, D. 1992. *Influence de la culture sur la végétation d'une savane humide de Côte d'Ivoire (Booro, Borotou, Touba)*. Paris, ORSTOM (« Collection Études et Thèses »), 227 p.
- Modder, W. W. D. 1984. The attraction of *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera : Pyrgomorphidae) to the weed *Chromolaena odorata* and associated feeding behaviour. *Bull. of Entomology Res.*, **74**, 239-247.
- Mohammadou, E. 1986. *Traditions d'origine des peuples du centre et de l'ouest du Cameroun*. Tokyo, Institute for the Study of Languages and Cultures (ILCAA), African Languages and Ethnography, **XX**.
- Mollard, E. 1993. Quelques déterminants techniques et sociaux de la jachère en Afrique de l'ouest forestière. Dans : C. Floret et G. Serpantié (dir. publ.), *La jachère en Afrique de l'ouest*, Paris, ORSTOM (« Collection Colloques et Séminaires »), p. 171-178.
- Morgan, W. ; Moss, R. P. 1965. Savanna and forest in Western Nigeria, *Africa*. **35** (3), 286-293.
- Ngoundoung Anoko, J. 1997. *La chasse des hippopotames « sacrés » chez les Tikar du Cameroun : crise du système traditionnel face au « développement »*. Orléans, Université d'Orléans, Faculté des Lettres, Langues et Sciences Humaines, Laboratoire ERMES, (Mémoire de D.E.A.), 129 p.
- Pessenda, L. C. R. ; Gomes, M. B. M. ; Aravena, R. ; Ribeiro, A. S. ; Boulet, R. The Carbon isotope record in soils along a forest-cerrado ecosystem transect and their implications for vegetation changes in the Rondonia state, Southwestern Amazon region. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Poilane, E. 1952. *Eupatorium odoratum* L et d'autres plantes de couverture en Indochine. *Revue Internationale de Botanique Appliquée*, **32**, 496-497.
- Puig, H. ; Guelly, A. K. Apports de la télédétection à l'étude de la reconquête forestière dans quelques savanes de l'Afrique de l'Ouest. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Reynaud-Farrera, I. ; Maley, J. ; Wirrmann, D. 1996. Végétation et climat dans les forêts du sud-ouest Cameroun depuis 4 770 ans BP : analyse pollinique des sédiments du lac Ossa. *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. 2a*, **322**, 749-755.
- Richards, P. 1993. *Biodiversity and the dynamics of African anthropogenic landscapes : case studies from Upper Guinean forest formation*. 36th annual meeting of the African Studies Association, Boston, 4-7 déc. 1993.
- Roulon-Doko, P. 1991. *Perception et évolution de la savane par les Gbaya Bodoë de Centrafrique*. 5^e colloque Mega-Tchad, L'Homme et le végétal, septembre 1991, 12 p.
- Rousseau, J. 1972. Des colons qui apportent avec eux leur écologie. Dans : J. M. C. Thomas et L. Bernot (dir. publ.), *Langues et techniques, nature et société*. Paris, Klincksieck, **2**, 337-345.
- Rouw, A. de. 1991. *Rice, weeds and shifting cultivation in a tropical rain forest : a study of vegetation dynamics*. Thèse de l'Université de Wageningen, 63 p.
- . 1993. Influence du raccourcissement de la jachère sur l'enherbement et la conduite des systèmes de culture en zone forestière. Dans : C. Floret et G. Serpantié (dir. publ.), *La jachère en Afrique de l'ouest*, Paris, ORSTOM, (« Collection Colloques et Séminaires »), p. 257-266.
- . 1996. *Chromolaena odorata* in the farming systems of South-West Côte d'Ivoire. Dans : U. K. Prasad, R. Muniappan, P. Ferrar, J. P. Aeschliman et H. de Foresta (dir. publ.), *Distribution, ecology and management of Chromolaena odorata*. Proceedings of the third international workshop on biological control and management of *Chromolaena odorata*, Abidjan, Novembre 1993, Agricultural Experiment Station, University of Guam, Mangilao, **202**, 76-87.
- Schwartz, D. 1992. Assèchement climatique vers 3 000 BP et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique : quelques réflexions. *Bull. Soc. Géologues de France*, **163** (3), 353-361.
- Schwartz, D. ; Lanfranchi, R. 1993. Les cadres paléoenvironnementaux de l'évolution humaine en Afrique centrale atlantique. *L'Anthropologie*, **97**, 17-50.
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. 1996. Le $\delta^{13}\text{C}$ des principales graminées et Cypéraceae du Congo. Conséquences pour les études isotopiques des savanes et forêts d'Afrique Centrale. Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux ».

- Schwartz, D. ; Elenga, H. ; Vincens, A. ; Bertaux, J. ; Mariotti, A. ; Achoundong, G. ; Alexandre, A. ; Belingard, C. ; Girardin, C. ; Guillet, B. ; Maley, J. ; de Namur, C. ; Reynaud-Farrera, I. ; Youta-Happi, J. Origine et évolution des savanes des marges forestières en Afrique centrale atlantique (Cameroun, Gabon, Congo). Approche aux échelles millénaires et séculaires. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Sigaut, F. 1982. Techniques et société chez les cultivateurs de tubercules : quelques réflexions critiques. *Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique Appliquée*, **29** (3-4), 355-364.
- Soubiès, F. ; Bertaux, J. ; Sondag, F. 1996. Marqueurs pédologiques, sédimentologiques et géochimiques de paléo-environnement à Salitre (Minos Gerai, Brésil). Symposium Écofit Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux, ORSTOM-CNRS, Bondy (France).
- Spichiger, R. 1975. Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire : les groupements écologiques dans une savane à *Loudetia simplex* du sud du pays Baoulé. *Candollea*, **30**, 157-176.
- Spichiger, R. ; Lassailly, V. 1981. Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire : note sur l'évolution de la végétation dans la région de Béoumi (Côte d'Ivoire centrale). *Candollea*, **36**, 145-153.
- Stanley, C. 1991. *Description morpho-syntaxique de la langue Tikar (parlée au Cameroun)*. Société Internationale de Linguistique.
- Suchel, J. B. 1988. *Les climats du Cameroun*, Université de Saint-Étienne, Thèse de Doctorat d'État, 4 volumes, 1187 p.
- Swaine, M. D. ; Hall, J. B. ; Lock, J. M. 1976. The forest-savanna boundary in West-Central Ghana. *Ghana Journal of Sciences*, **16**, 35-52
- Tardits, C. 1981. Le royaume bamoum : chronologie ; implantation des populations ; commerce et économie ; diffusion du maïs et du manioc. Dans : E. Tardits (dir. publ.), *Contribution de la recherche ethnologique à l'histoire des civilisations du Cameroun*. Colloque International CNRS de septembre 1977. Paris, Éditions du CNRS, II, **551**, 401-420
- Techniplan, S. p. A. 1995. *Schéma d'aménagement de la plaine tikar, volume I: Bilan diagnostic et stratégie de développement*, Rome, Commission de l'Union Européenne, Fonds européen de développement.
- Tsalefac, M. ; Lahue, J. P. ; Guillot, B. ; Lengue Fobissie, B. ; Suchel, J. B. Originalité climatique de la zone de contact forêt/savane au Cameroun déterminée par les données conventionnelles et satellitaires. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Vincens, A. ; Elenga, H. ; Schwartz, D. ; de Namur, C. ; Bertaux, J. ; Fournier, M. ; Dechamps, R. Histoire des écosystèmes forestiers du Sud-Congo depuis 6 000 ans. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Vrydaghs, L. ; Doutrelepont, H. ; Runge, F. Études phytolithariennes : acquis et perspectives. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Weise, S. F. 1996. Distribution and significance of *Chromolaena odorata* (L.) R. M. King and H. Robinson across ecological zones in Cameroon. Dans : U. K. Prasad, R. Muniappan, P. Ferrar, J. P. Aeschliman et H. de Foresta (dir. publ.), *Distribution, ecology and management of Chromolaena odorata*. Proceedings of the third international workshop on biological control and management of *Chromolaena odorata*. Abidjan, 1993, Agricultural Experiment Station, University of Guam, Mangilao, **202**, 29-38.
- Yarrington, G. A. ; Morrisson, R. G. 1974. Spatial dynamics of a primary succession nucleation. *Journal of Ecology*, **61**, 417-428.
- Youta Happi, J. ; Hotyat, M. ; Bonvallot, J. La colonisation des savanes par la forêt à l'est du Cameroun. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).

12

Histogramme des peuplements en forêt tropicale à partir d'images prises au sol

MARC DUBOIS, BERNARD RIERA

Introduction

Il n'existe aucun modèle d'écosystème qui décrit la forêt tropicale de façon satisfaisante, et la difficulté du problème peut s'appréhender en le rapprochant de la prédiction climatique à long terme : celle-ci fait en effet intervenir des échelles spatiales qui vont de la centaine de mètres à la dizaine de milliers de kilomètres (soit une dynamique de 10^5), et des échelles de temps qui vont de quelques heures à la centaine de milliers d'années (soit une dynamique de 10^7). En outre, l'océan et l'atmosphère sont deux systèmes dynamiques couplés. On commence tout juste à cerner les possibilités de simuler ce système voir par exemple Manabe et Stouffer, (1993). La forêt tropicale a une dynamique spatiale et une dynamique temporelle à peine plus réduites, mais exhibe une dimension de complexité supplémentaire, à savoir la multiplicité des acteurs. En effet, au lieu d'avoir à considérer quelques fluides comme en climatologie, le modélisateur en écologie est face à une grande diversité d'espèces animales et végétales, qui ont entre elles des interactions nombreuses et essentielles (Charles-Dominique, 1995a). Une simplification draconienne est nécessaire si l'on veut développer un modèle opérationnel, qui doit satisfaire les critères suivants :

- ▷ décrire correctement les écosystèmes réels ;
- ▷ avoir une efficacité prédictive sur l'évolution de ces écosystèmes en cas de perturbation (climatique ou anthropique directe par exemple) ;
- ▷ « *last but not least* », être capable de tourner avec les moyens informatiques existants.

La définition rationnelle des maillages à prendre en compte est la première étape pour cerner la faisabilité d'un modèle global. En particulier, l'obtention d'une

taille « naturelle » du maillage spatial est d'importance capitale. On sait qu'une description utile de la population en arbres d'une parcelle de forêt peut être faite à l'aide d'une fonction de distribution en classes de diamètres (« DBH ») (Rollet, 1974).

Nous proposons donc de caractériser un transect avec un échantillonnage semi-fractal, en prenant des photographies normalisées (heure, direction, pellicule, ouverture, focale) en des points répartis sur une droite comme un fractal semi-décimal coupé en limite basse à l'échelle du décimètre.

Ces photos (qui constituent une base de données brutes pouvant faire l'objet de ré-analyses ultérieures) sont ensuite digitalisées, puis analysées à l'aide d'un réseau de neurones afin d'obtenir une estimation statistique des histogrammes de diamètres. Le réseau de neurones fait son apprentissage sur des photographies prises sur des parcelles analysées par ailleurs de façon traditionnelle (quadrats comptés de façon systématique). L'hypothèse implicite d'une homogénéité relative à l'échelle de l'hectare peut être discutée à l'aide des échantillons décimétriques. Il est à noter que le réseau est susceptible d'étendre son domaine de compétences si on lui fait poursuivre son apprentissage sur une base de données plus large : on peut ainsi aisément envisager d'utiliser notre méthode sur d'autres types de forêts. Nous présentons les premiers résultats obtenus avec la base de données recueillie sur le site des Nouragues.

Site et méthodes

Le site des Nouragues 4° 5' N, 52° 42' O (Figure 1), en Guyane, a été nommé d'après les derniers occupants de

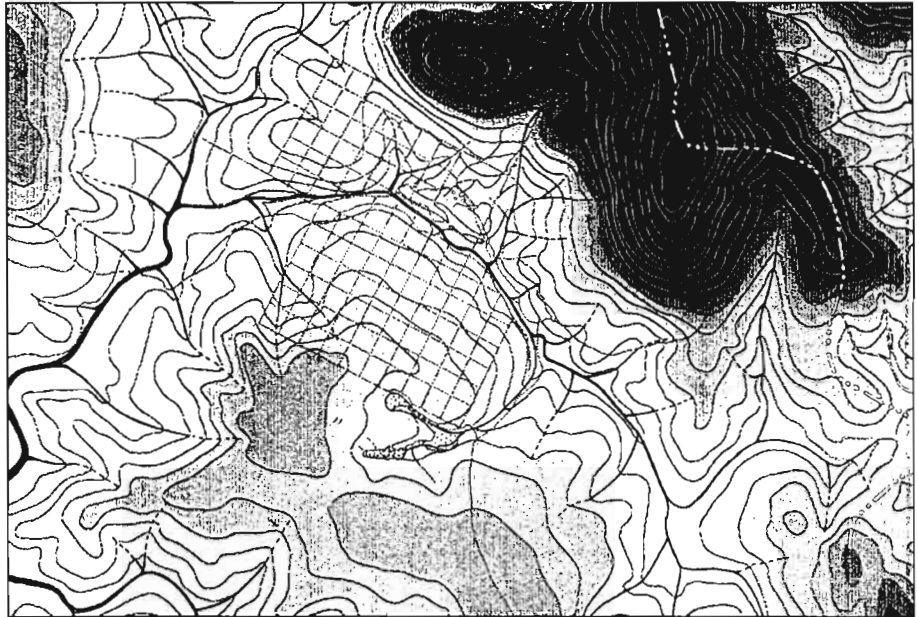


Figure 1
Localisation du site d'étude.

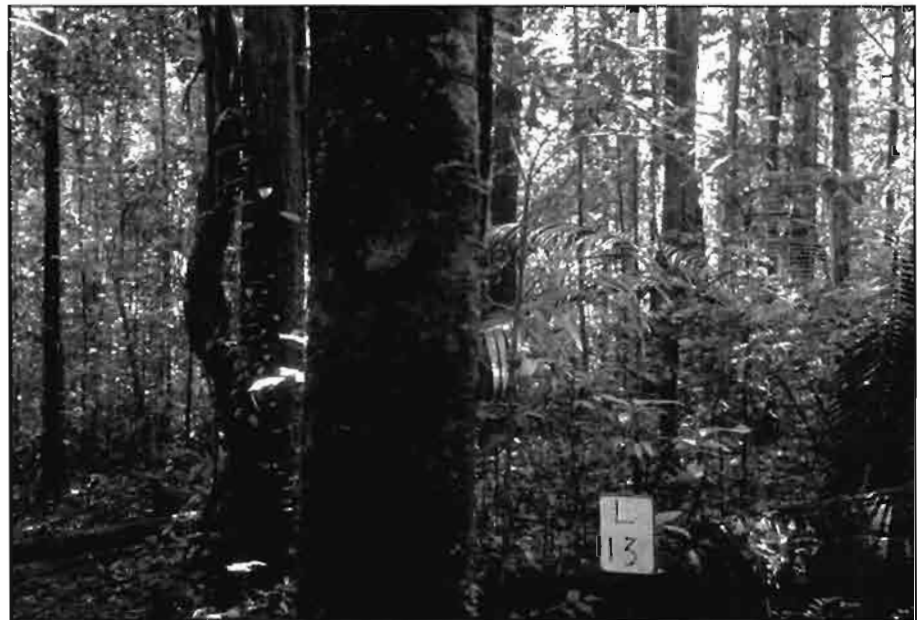


Figure 2
Image servant à la digitalisation
et à l'extraction des paramètres.

la région, les indiens Nouragues, qui abandonnèrent les lieux il y a environ deux siècles. La proximité d'un inselberg, un bloc granitique émergent, augmente la diversité géomorphologique et écologique du site. La station a été établie en 1986 (Charles Dominique, 1995b). La pluviométrie annuelle moyenne est de 3 000 mm, la température moyenne journalière est de 25 °C, avec un minimum nocturne de 21 °C et un maximum de 34 °C pendant la journée. La végétation est typique d'une forêt tropicale humide. Deux zones géologiques différentes coexistent de part et d'autre d'une faille correspondant au cours de la rivière Nourague : au Nord (côté Inselberg) des granites et roches cristallines de la série « Caraïbes », donnant un sol de type sable argileux, au Sud, des roches métamorphiques de la série « Paramaca » (roches vertes) avec un sol de type argileux (Dupré, 1994). Cette diversité entraîne une diversité des types de végétation : une savane roche au sommet de l'inselberg, une forêt de transition dans la zone bordant l'inselberg,

une forêt de type haute futaie, puis une zone perturbée de forêt plus basse avec des bambous (« cambrouses ») ou encore un gradient où la densité de lianes augmente au point qu'elles soient par endroits dominantes ; dans les bas-fonds, des pinotières et des ripisylves.

Sur ce site, environ 32 km de layons ont été ouverts, dont une partie forme un dispositif de quadrats de 100 m × 100 m (Figure 1). À l'intérieur des quadrats les arbres ont été cartographiés et mesurés sur 72 hectares. Les relevés ont pris en compte les arbres de plus de 30 cm de diamètre pour l'ensemble du dispositif et les arbres de plus de 10 cm pour un sous-ensemble de 22 hectares. Pour chaque hectare il a été possible de construire l'histogramme des classes de diamètre (Riéra, 1995).

En juillet 1995, une série d'images prises au sol a été réalisée à chaque intersection de layon (format 24 × 36, focale 35 mm, ouverture 8, vitesse d'obturation variable entre 1/15 et 1 s, visée en direction Nord, film inversible couleur 100 ASA, heure : midi solaire ± 1 h). Une

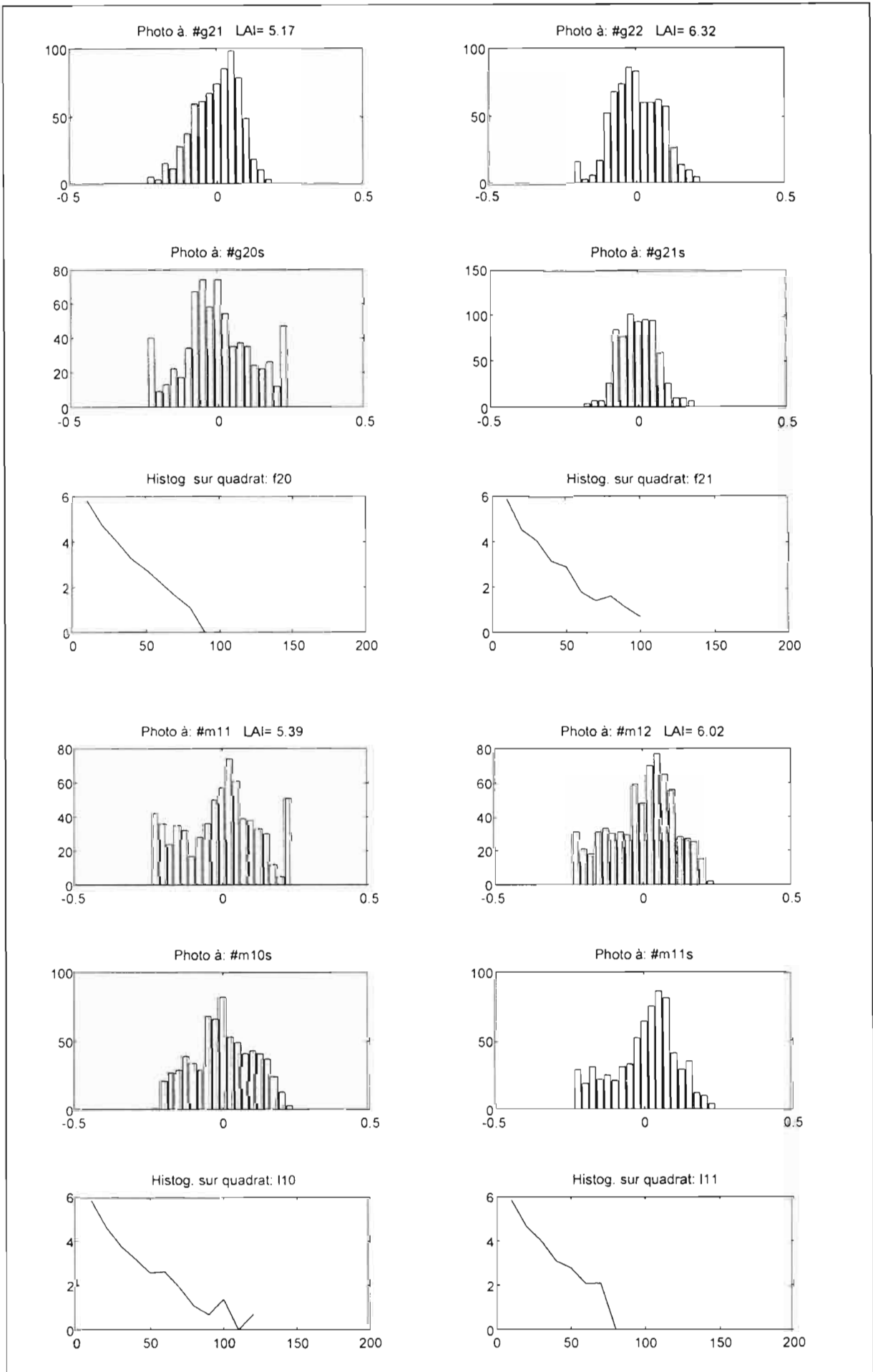


Figure 3 Histogrammes des vecteurs VH à 19 composantes extraits des images (photo) des hectares L16 à L19 et distribution des classes de diamètres des hectares associés.

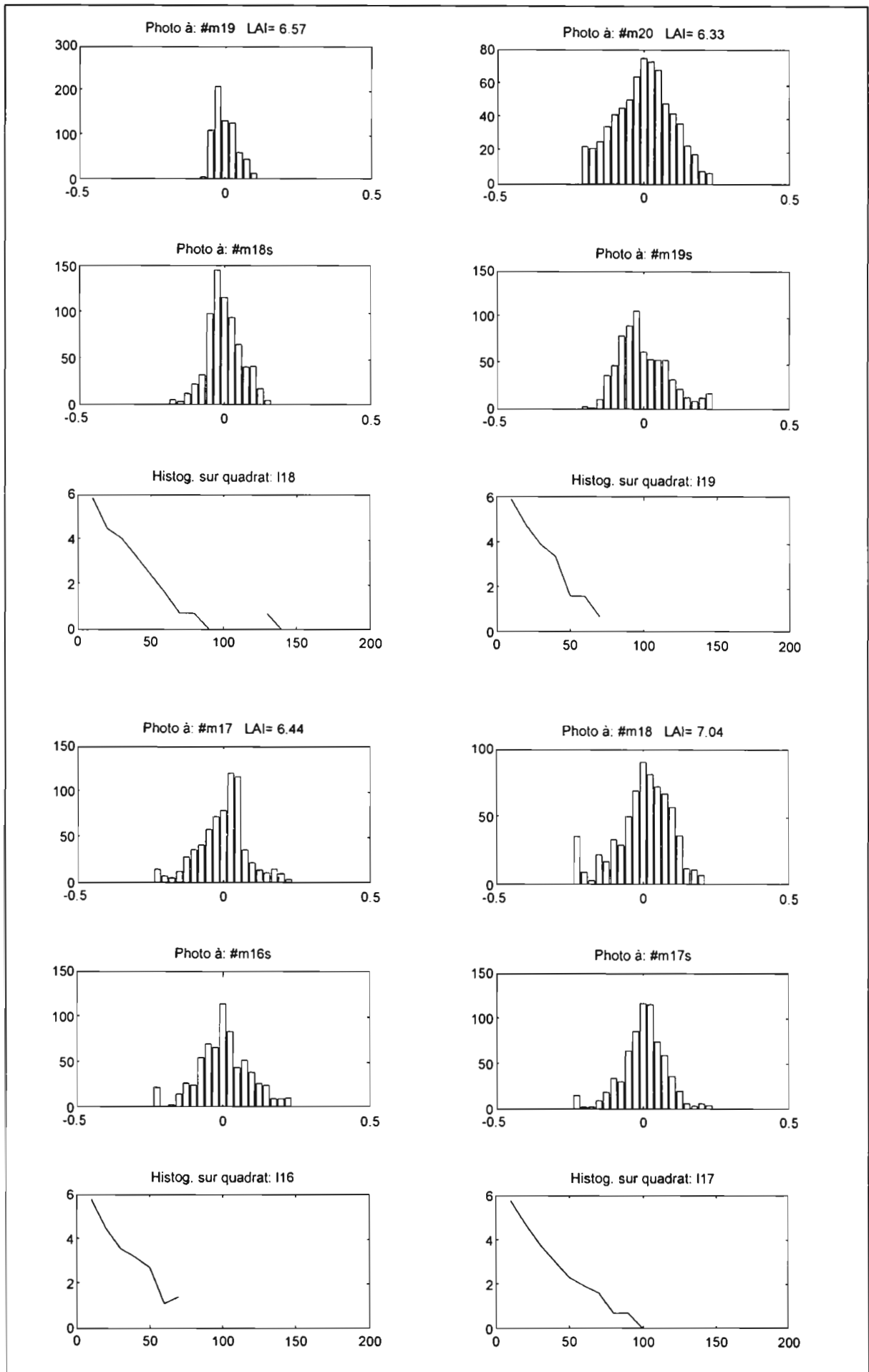


Figure 4 Histogrammes des vecteurs VH à 19 composantes extraits des images (photo) des hectares L10, L11, F20 et F21 et distribution des classes de diamètres des hectares associés.

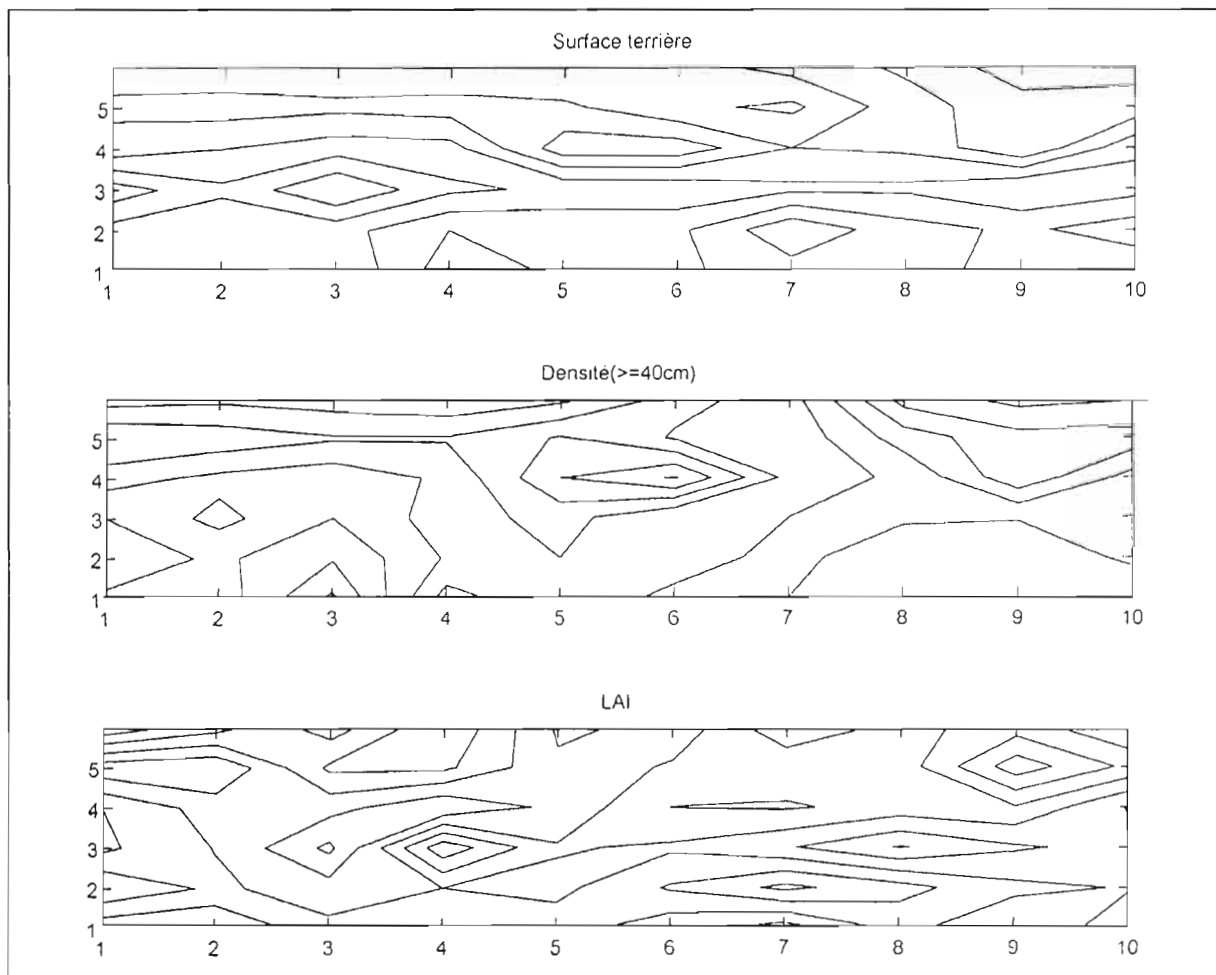


Figure 5 Répartition de la surface terrière de la densité des arbres de plus de 40 cm et de la surface foliaire (LAI).

seconde série d'images indicées «*» a été prise 10 m avant chaque intersection avec les axes nord-sud. Simultanément à chaque prise de vue, une mesure de LAI a été effectuée (LI2000 de Licor).

Les images ont été digitalisées et stockées sur CD-Rom. On exploite le format 768×512 codé sur 8 bits (Figure 2). Un fenêtrage 700×200 a été réalisé: à chaque image correspond donc une matrice 700×200 , dont les éléments sont des entiers de 0 à 255, ainsi qu'une carte de couleur codant les intensités RGB sur l'intervalle $[0,255]$. On peut donc obtenir les trois matrices d'intensité rouge, vert et bleu. Il faut maintenant extraire un vecteur suffisamment compact pour être utilisable en entrée d'un réseau de neurones, tout en gardant un maximum d'informations.

Résultats

La moyenne de colonnes de la matrice verte fournit un vecteur à 700 composantes qui reflète remarquablement la présence des arbres visibles sur l'image originale. Ce signal peut être analysé en ondelettes, mais la compaction d'information est décevante. La transformation de Fourier est elle aussi inadaptée.

Nous avons constaté qu'en transformant ce vecteur en lui retranchant son approximation polynomiale d'ordre 5, et en extrayant un histogramme à 19 éléments de ses composantes, les vecteurs *VH* à 19 composantes ainsi obtenus sont fortement corrélés aux types de distributions obtenues par inventaire traditionnel. De plus,

les photos prises à 10 m (notées «*»), dont le champ de vision est presque entièrement disjoint des photos prises aux intersections de layons, produisent des histogrammes fortement corrélés à ceux issus de ces dernières: nous avons donc ainsi un bon candidat pour fournir une signature de la distribution des arbres. Les diagrammes des figures 3 à 4 illustrent ces corrélations. La présence d'«ailes» sur un histogramme (vecteurs *VH* possédant des valeurs extrêmes élevées: hectare L10 par exemple) correspond à des distributions avec un nombre important d'arbres de gros diamètre.

Nous développons actuellement un réseau de neurones (type perceptron multicouches à seuillage sigmoïde) qui fait son apprentissage sur des paires de vecteurs *VH* associés à l'histogramme de population du quadrat visé. La base d'apprentissage de 72 éléments est en fait doublée par les images prises à - 10 m.

Discussion et conclusion

La description des paramètres structuraux de la forêt tropicale reste un objectif important pour la caractérisation de ces milieux tant au niveau de la production que de la diversité. Les données issues de relevés (surface terrière, distribution de la densité des arbres de plus de 40 cm ou valeur des indices foliaires) montrent une forte interdépendance entre elles (Figure 5). La récolte automatique à partir de photographies au sol présente un réel intérêt pour l'étude de l'écosystème. Les paramètres extraits des photos sont bien corrélés aux histogrammes

des classes de diamètre. Le traitement de ces photos permet d'envisager un repérage des différents stades ou phases des forêts au cours des cycles sylvigénétiques et des différents types de végétation. En effet, la distribution, que ce soit des individus ou des espèces, reste un mécanisme dynamique très dépendant des perturbations que le milieu subit. Ces distributions et ces perturbations peuvent être mises en évidence par ce type de relevés sur des plus grands échantillons que les relevés traditionnels. La caractérisation des perturbations, à travers leur empreinte dans les histogrammes de classes de diamètre, permettra d'appréhender la biodiversité. Une diversité importante de stades sylvigénétiques et de formations végétales en un lieu favorise l'installation, le développement et le maintien d'un plus grand nombre d'espèces que des milieux homogènes. L'étude des modifications climatiques est aussi possible au travers des perturbations qu'elles ont pu induire par des phases plus sèches associées ou non à des incendies de forêts. Ces perturbations et modifications climatiques conditionnent elles aussi la diversité.

Références

- Charles-Dominique, P. 1995 a. Interactions plantes-animaux frugivores, conséquences sur la dissémination de graines et la régénération forestière. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, **50** (3), 223-235.
- . 1995 b. Les Nouragues, une station de recherche pour l'étude de la forêt tropicale. Dans : J. M. Legay et R. Barbault (dir. publ.), *La révolution technologique en écologie*. Paris, Masson, p. 183-199.
- Dubois, M. A. ; Yiu, P. 1996 (soumis). *Testing asynchronous coupling on ocean-atmosphere dynamical system*.
- Manabe, S. ; Stouffer. 1993. Century scale effect of increased atmospheric CO₂ on the ocean atmosphere system. *Nature*, **364**, 215.
- Riéra, B. 1995. Rôle des perturbations actuelles et passées dans la dynamique et la mosaïque forestière. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, **50** (3), 209-222.
- Rollet, B. 1974. *L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine*. Nogent-sur-Marne, CTFT, 298 p.

13

Les andosols noirs d'altitude : matériaux bioformés marqueurs des végétations passées

Didier Dubroeuq, Marie-Pierre Ledru

Introduction

Les andosols noirs des prairies subalpines, nommés *Melanudands* dans la taxonomie des sols américaine (Soil Survey Staff, 1990), sont des sols volcaniques à teneur élevée en matière organique. Ils ont fait l'objet d'un intérêt particulier pour leur rôle de fixateur de carbone organique, analogue à celui des tourbes, et pour leur minéralogie, essentiellement composée de carbone et de minéraux silico-alumineux paracrystallins. D'abord étudiés dans les zones froides en Alaska, ces sols ont montré une étroite relation dans l'espace et dans le temps avec l'expansion de la prairie à *Calamagrostis canadensis* (Shogi *et al.*, 1988). Étudiés ensuite au Japon, ces sols ont montré leur dépendance avec la pelouse graminéenne à *Miscanthus sinensis*, tant sur le plan de la distribution des sols que des caractères de leur matière organique. Les sols voisins sous une chênaie à *Quercus serrata* ont en effet des caractères différents bien que provenant d'un même matériau pyroclastique (Shogi *et al.*, 1990).

Au Mexique, sur les versants humides du volcan Cofre-de-Perote, État de Veracruz, les andosols noirs prennent une grande importance entre 2 000 et 3 500 m d'altitude, par leur extension et leur épaisseur dans certaines parties de la topographie. On les trouve naturellement sous une forêt claire de pins avec un tapis herbacé très dense où domine une graminée pérenne du genre *Mulhembergia* (*Mulhembergia macroura*). Ces sols ont d'abord été étudiés pour leurs propriétés physiques particulièrement intéressantes vis-à-vis de l'eau. Ils peuvent stocker jusqu'à 120 litres d'eau disponibles par m² sur une profondeur de 1,50 m et cette capacité est indépendante de la saison (Dubroeuq *et al.*, 1992). D'un

point de vue écologique, l'hygroscopicité des andosols noirs d'altitude est fondamentale, car elle a pour effet de réguler le drainage et d'alimenter des écoulements d'eau permanents sur la majeure partie du massif volcanique. Une deuxième particularité de ces sols est leur résistance à la décomposition bactérienne qui se traduit par une accumulation verticale de produits organiques riches en carbone issus de la décomposition des végétaux par l'activité biologique. La stabilité de ces composés conduit à l'immobilisation de quantités importantes de carbone dans les sols et, localement, ces composés organiques peuvent s'accumuler dans les zones basses du paysage. Nous sommes donc en présence d'un des rares cas où il existe une bonne corrélation entre la chronologie des couches du sol et leur profondeur et où les teneurs en carbone organique sont suffisantes à tous les niveaux pour permettre des datations au ¹⁴C.

Notre étude s'appuie sur cette dernière particularité. Elle vise à préciser les causes et le processus de l'accumulation de matière organique par des observations microscopiques. Ensuite, par les datations, nous avons étudié la durée et l'importance du phénomène et enfin, par l'analyse des pollens, nous avons reconstitué les écosystèmes qui ont présidé aux diverses phases de la formation du sol.

Matériel et méthodes

Environnement

Cette étude a été réalisée au Mexique, dans l'État de Veracruz, en région volcanique vers 3 100 m d'altitude. Le site est localisé sur le flan sud-est du volcan Cofre-de-Perote, un des édifices majeurs de la bordure est de l'axe

néovolcanique central mexicain. Les andosols noirs se répartissent de préférence sur les replats de la topographie, le long des versants les plus humides orientés Est vers la façade atlantique. Dans ces situations les précipitations sont environ de 2 000 à 3 000 mm selon l'altitude et la couverture nuageuse est semi-permanente. La végétation naturelle est une forêt claire de pins (*Pinus harve-gii*, *Pinus montezumae*) avec un tapis herbacé épais et relativement haut (50-80 cm) essentiellement constitué de graminées pérennes (*Mulhembergia macroura* et *Stipa* sp.)

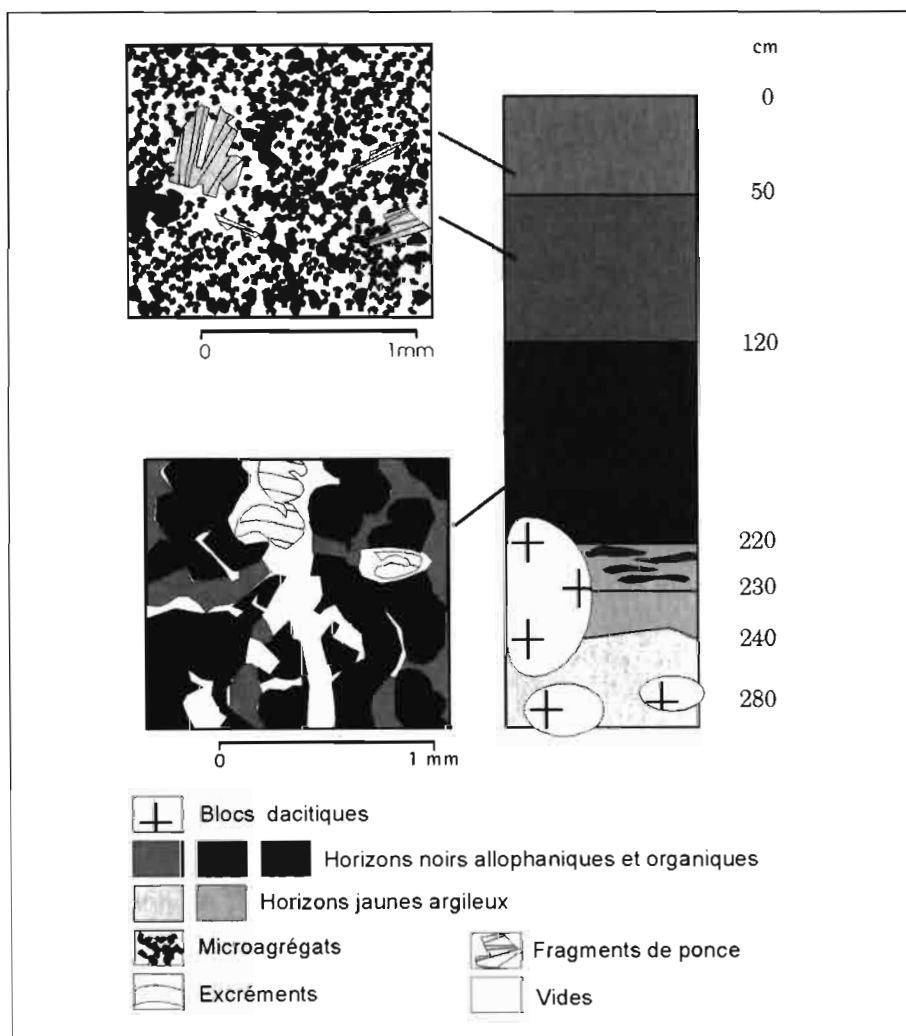
Aspect général du sol

Le profil donné comme exemple est celui d'un sol profond de couleur noire jusqu'à 220 cm de profondeur, devenant ensuite jaune et argileux avec des boules de roche. Ce niveau plus argileux est en fait la partie supérieure altérée d'un flux de cendres et de blocs de type avalanche dont l'épaisseur varie entre 10 et 20 m. Le sol est structuré en horizons distincts (Figure 1) : de 0 à 120 cm des horizons noirs très friables constitués de microagrégats d'environ 0,1 mm, de 120 à 220 cm un horizon noir très massif et à consistance pâteuse traversé par des galeries de vers de terre, de 220 à 300 cm de profondeur on observe des horizons jaunes argileux traversés par des chenaux subhorizontaux remplis de matière noire analogue à celle de l'horizon noir sus-jacent. Cette disposition suggère l'existence d'une circulation latérale des produits organiques noirs à la base du sol.

Une séquence de cinq fosses avec des sondages intermédiaires permet de reconstituer en coupe la distribution des horizons du sol dans un segment topographique de 120 m de long pour un dénivelé de 8 m (Figure 2). Cette coupe longitudinale permet de constater que le sol noir se forme dans les couches de cendres qui recouvrent le matériau pyroclastique grossier et qu'il se développe préférentiellement dans les parties concaves de la topographie. Là, le matériau noir finit par remplacer totalement la cendre qui ne subsiste plus que sous forme de plages discontinues. La distribution de la couverture graminéenne se surimpose à celle du sol noir. Elle a tendance à disparaître sur les fortes pentes à l'amont et à prendre son développement optimum dans la partie concave à l'aval du segment topographique.

Méthodes

Observation préliminaire de lames minces de sol sous microscope pétrographique. Observation sélective de la partie microagrégée du sol en microscopie à balayage à l'aide d'un microscope Cambridge Stereoscan 200 équipé d'une microsonde EDX à rayons X. Les observations ont été réalisées à l'ORSTOM par A. Bouleau, sous des grossissements de 1 000 à 5 000 et sur de très fins fragments de sol non perturbés, fixés sur film de carbone puis métallisés à l'or. La partie inférieure du sol noir, amorphe et non structurée, a été observée en microscopie électronique à transmission par sédimentation de



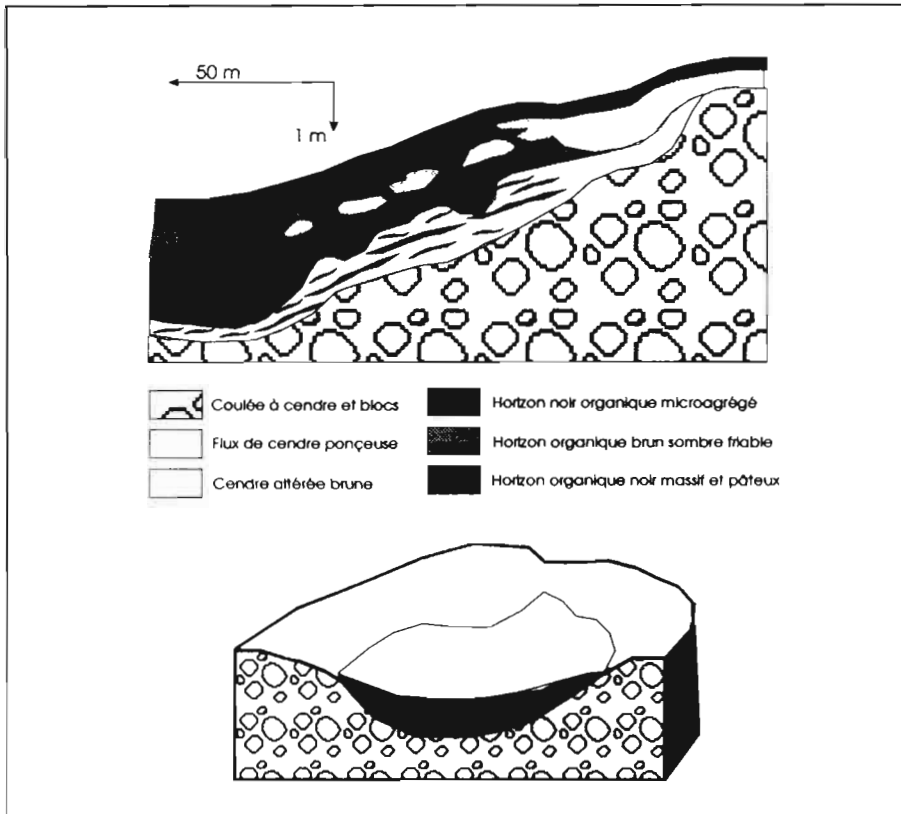


Figure 2

Le sol noir se forme dans les couches de cendre qui recouvrent un matériau pyroclastique grossier. De l'aval vers l'amont, le matériau organique noir remplace progressivement le matériau cendreux. Les andosols noirs se répartissent de préférence dans les creux de la topographie

particules en suspension sous des grossissements de 20 000 à l'aide d'un appareil Jeol 100 U.

Les datations ont été réalisées à l'ORSTOM par M. Fournier, chacune sur 400 g de sol, par calcination, récupération du gaz carbonique sous forme de benzène et mesure des masses atomiques par scintillation liquide à l'aide d'un analyseur Packard Instrument Tricarb 2260 XL.

Les analyses minéralogiques par diffraction X ont été réalisées à l'ORSTOM par G. Millot, à l'aide d'un diffractomètre Siemens D 500 avec anticathode de cuivre, sur poudre de sol total et sur fraction fine inf. à 2 μm après oxydation de la matière organique par H_2O_2 .

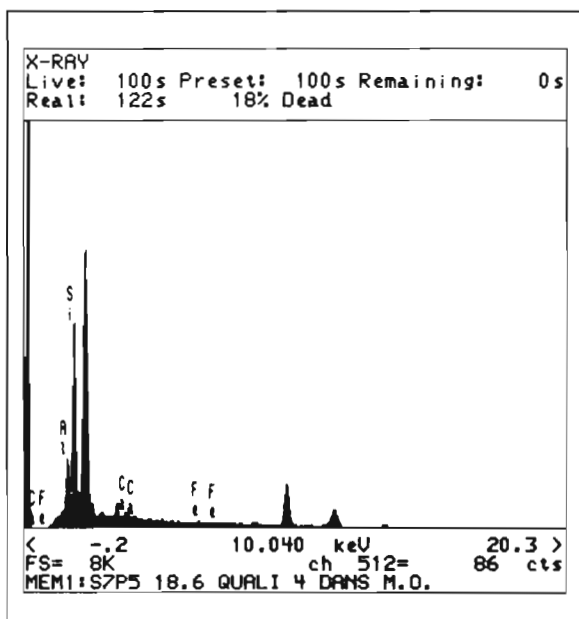


Figure 3 Microanalyse de la partie superficielle d'une boulette. Le pic non identifié correspond à l'or de la métallisation.

L'analyse palynologique a été réalisée à l'ORSTOM sur des fractions des quatre échantillons destinés aux datations. Ces échantillons ont subi un traitement à l'acide nitrique (technique de Lüber) et à la potasse 1 % destiné à détruire la matière organique avant de procéder à la séparation des grains de pollen à l'aide d'une liqueur dense de chlorure de zinc. Les culots de pollens montés entre lame et lamelle ont été observés au microscope sous des grossissements de 400 et 1 000. Environ 200 grains en moyenne ont été comptés par échantillon.

Résultats

La constitution du sol

Le sol noir présente des teneurs élevées en carbone, de 10 à 15 % du poids de sol sec en ce qui concerne la partie noire du profil, de 0 à 220 cm de profondeur. On constate également que ce sol ne contient pas d'argiles minéralogiques. Les spectres de diffraction de la fraction fine du sol ne montrent aucun pic d'argile, les minéraux argileux sont donc entièrement sous forme paracrystalline ou amorphe. En revanche la poudre de sol comporte des quantités importantes de minéraux résiduels des cendres, essentiellement des verres et des plagioclases (Figure 3).

Vus en microscopie électronique à balayage, les microagrégats de la partie supérieure du sol noir sont des boulettes de 20 à 60 μm de diamètre, à centre creux et à structure foliée, dont la partie externe est couverte d'un mucus riche en silice (Photo a). Accolés aux boulettes, on observe les fragments de verre volcanique et de ponce résiduels des cendres et qui n'ont pas été incorporés (Photo b). De telles structures sont d'origine faunique et correspondent, par leur taille et leur aspect, aux boulettes fécales d'*Enchytraeidea* (Barois et al., 1994).

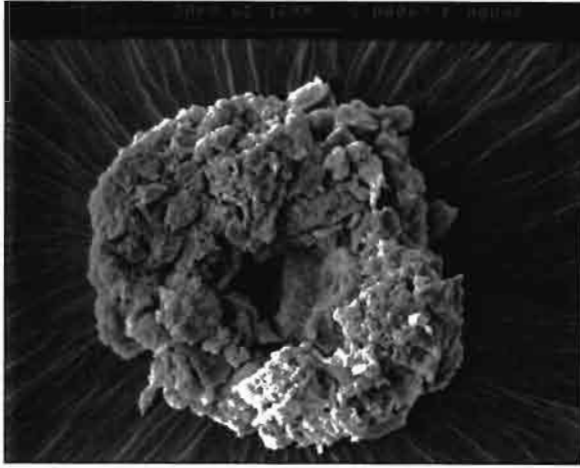


Photo a : Les microagrégats sont des boulettes de 20 à 60 μm de diamètre à centre creux et à structure foliée, dont la partie externe est couverte d'un mucus riche en silice. Ils sont d'origine faunique.



Photo b : Les fragments grossiers de ponce et de verre volcanique résiduels des cendres ne sont pas incorporés aux boulettes.

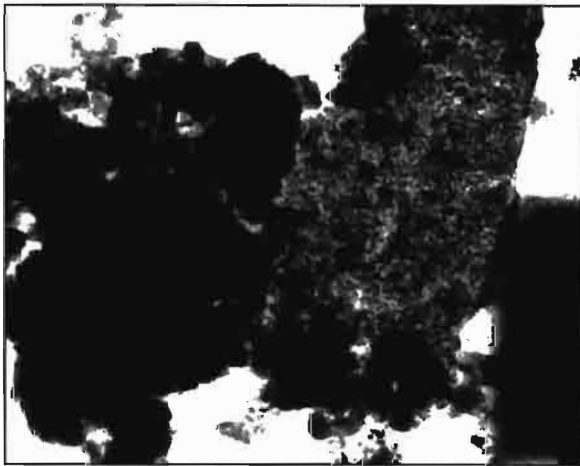


Photo c : La partie inférieure du sol noir se compose essentiellement de gels silico-alumineux et de flocons de matière organique de 0,2 μm environ. Les gels se condensent en amas de sphérules creuses de 5 nm de diamètre attribués à de l'allophane. La hauteur de la photo correspond à une échelle de 2 μm .

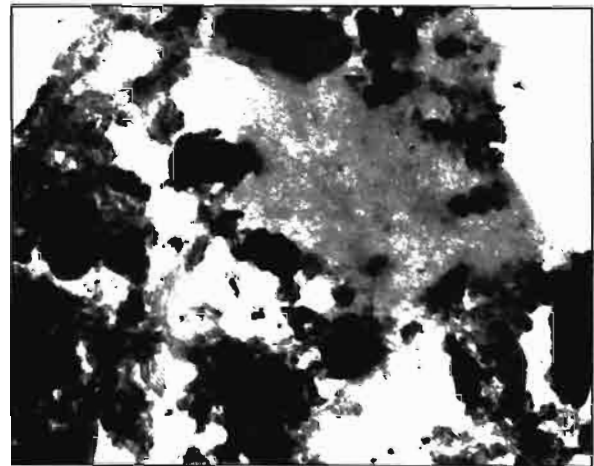


Photo d : Sur le pourtour des gels on distingue des tubes creux de 10 nm de diamètre attribués à de l'halloysite. La hauteur de la photo correspond à une échelle de 2 μm .

Observée en microscopie électronique à transmission, la partie inférieure du sol noir, non structurée et d'aspect pâteux, se compose essentiellement de gels silico-alumineux mêlés à des fragments de matière organique arrondis en flocons de 0,2 μm environ. Les gels se condensent par endroit en amas de sphérules creuses de 5 nanomètres de diamètre attribués à de l'allophane (Photo c). On distingue également, au voisinage des gels, quelques tubes creux de 10 nanomètres de section environ et attribués à de l'halloysite (Photo d).

L'âge des couches du sol

La série de datations des différents horizons du sol noir de référence a donné les âges suivants, en années BP :

À l'exception du niveau 4, les horizons du sol noir présentent une certaine continuité chronologique. Le rajeunissement de la partie inférieure du sol s'explique

par les apports latéraux de matière amorphe circulant par la macroporosité du sol et venant s'accumuler dans les parties concaves de la topographie. À ce niveau il est vraisemblable que les produits organiques en place soient plus anciens que l'âge moyen de l'échantillon global.

L'analyse palynologique

Les résultats de l'analyse, exprimés en pourcentage par rapport à la somme totale des pollens d'arbres et d'herbacées, les spores de fougères (Monolete, Trilete, Polypode, Lycopode) étant exclus, sont présentés dans le Tableau 1. Les variations les plus significatives (Figure 4) concernent les graminées, avec une nette prédominance dans les niveaux 4 et 2 et l'apparition de polypode dans les niveaux 3 et 4 en synchronisme avec le développement des chênes et des aulnes dans la forêt mixte. À l'inverse des graminées les chénopodes se déve-

Niveau	Profondeur (cm)	âge	échantillon
1	20	790 \pm 80	OBDY 1431
2	80	2690 \pm 40	OBDY 1461
3	130	7550 \pm 40	OBDY 1463
4	210	7490 \pm 50	OBDY 1429

Niveau	1	2	3	4
<i>Pinus</i>	73,0	50,0	62,0	49,5
<i>Alnus</i>	14,0	19,0	24,0	17,0
<i>Quercus</i>	1,3	3,9	2,6	2,2
Verbenaceae	-	0,4	-	1,6
Humiriaceae	-	0,8	-	-
<i>Solanum</i>	-	-	0,3	-
Poaceae	4,7	24,0	4,1	20,5
Asteraceae	4,7	17,0	5,0	8,3
Apiaceae	1,2	-	0,4	0,5
Chenopodiaceae	0,6	0,4	0,7	-
<i>Ludwigia</i>	-	0,4	-	-
<i>Monolete</i>	0,3	2,6	5,0	3,8
<i>Trilete</i>	1,9	7	2,6	-
<i>Lycopodium</i>	0,9	1,7	2,6	1
<i>Polypodium</i>	-	3,5	2,2	-
Varia	2,8	5,0	9,0	4,5
Total	100,0	100,0	100,0	100,0

Tableau 1 Analyse palynologique des niveaux 1 à 4 du sol, respectivement à 20 cm, 80 cm, 130 cm et 210 cm de profondeur.

loppent dans les niveaux 3 et 1 du sol. La prédominance de certaines espèces comme les pins s'explique par la forte dissémination de leurs pollens et leur proportion n'est pas à prendre en absolu.

Interprétation et conclusion

La présence d'agrégats à structure d'excréments ainsi que la continuité chronologique des horizons du sol suggèrent une construction biologique du sol. La relative stabilité des composés organiques, qui retient toute décomposition et permet leur accumulation, peut s'expliquer en partie par la structure des boulettes fécales et par leur enveloppe muqueuse riche en silice. Toutefois, dans les horizons profonds du sol, la persistance de l'eau et l'abondance des produits amorphes finit par faire disparaître les microagrégats. Dans ces conditions, les pollens conservés dans les couches du sol permettent une reconstitution des variations de la végétation pendant une période qui se situe depuis 7 550 BP jusqu'à nos jours. L'âge du niveau 4 est antérieur à cette période. L'âge mesuré de 7 490 BP ne peut être pris en considération à cause du rajeunissement provoqué par les apports latéraux de produits organo-minéraux amorphes.

Avant 7 500 BP prédomine une forêt claire à chênes et aulnes. Le tapis herbacé, principalement graminéen, est caractéristique de conditions climatiques relativement sèches.

Vers 7 500 BP la proportion de la forêt de chênes et d'aulnes augmente au détriment de la prairie à graminées. La présence de *Ludwigia* et de *Polypodium* atteste d'une forte humidité et de la présence de zones marécageuses.

Vers 2 700 BP la prairie se développe à nouveau mais les conditions climatiques ne sont pas aussi sèches qu'avant 7 500 BP car les fougères persistent. Les composées réapparaissent à nouveau.

Vers 800 BP le paysage se caractérise par une forêt de pins avec des aulnes. Les chênes et les fougères ont disparu. Le tapis herbacé est réduit, sans doute par la persistance de conditions plus sèches et par la prédominance des pins.

Actuellement on assiste à une destruction anthropique progressive de la forêt de pins par abattage et une diminution de la prairie à *Mulhembergia macroura* par brûlis et arrachage pour la mise en culture.

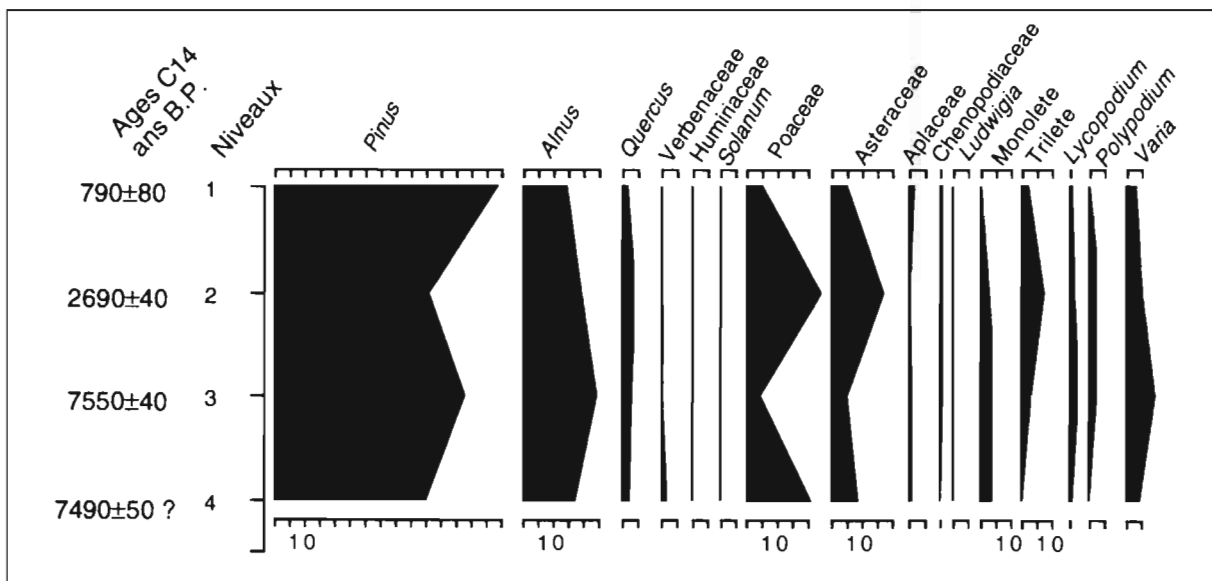


Figure 4 Diagramme palynologique du profil d'andosol noir du volcan Cofre-de-Perote.

Références

- Dubroeuq, D. ; Campos, A. ; Geissert, D. 1992.
Comportamiento de los Andosoles negros respecto al agua en el volcán Cofre-de-Perote. *Terra*, **10** (1), 51-58
- Barois, I. ; Rojas, P. ; Dubroeuq, D. 1994. Soil formation under *Mulhembergia macroura* linked with the fauna. *15^e Congreso Internacional de la Ciencia del Suelo*, Acapulco, Mexico, 10-16 juillet 1994. *Transact.*, **6b**, 147-148.
- Shogi, S. ; Kurebayashi, T. ; Yamada, I. 1990. Growth and chemical composition of Japanese pampa grass *Miscanthus sinensis* with special reference to the formation of dark colored Andisols in northeastern Japan. *Soil Sci. Plant. Nutr.*, **36**, 105-120.
- Shogi, S. ; Takahashi, T. ; Ito, T. ; Ping, C. L. 1988. Properties and classification of selected volcanic ash soils from Kenai Peninsula, Alaska. *Soil Sci.* **145**, 395-413.
- Soil Survey Staff. 1990. *Keys to Soil Taxonomy*, 4th edition, AID, *USDA-SMSS technical Monograph*, **19**, 422 p., Virginia (USA), Blacksburg.

14

Marquage paléoclimatique des morphologies fluviales dans les bassins tectoniques: cas du bassin subandin péruvien

JEAN FRANÇOIS DUMONT, MARC FOURNIER

Introduction

De part leur position géographique (tropic humide) et structurale (bassins flexuraux d'avant pays) les bassins subandins sont d'extraordinaires collecteurs fluviaux : le drainage des versants orientaux des Andes sur près de 20° de latitude (du sud de l'Équateur au sud de la Bolivie) se trouve concentré dans deux bassins, le bassin du Marañón au nord-est du Pérou, et celui du Beni à l'est de la Bolivie. La pente de la surface de ces bassins est inférieure à la dizaine de centimètres par kilomètre, ce qui en fait de vastes plaines d'inondation lors des crues. Des rivières au tracé en méandre traversent ces bassins, parfois avec une faible sinuosité quand le débit et la charge sédimentaire en suspension sont très importants. Chacun de ces bassins a un unique exutoire, qui est l'Amazone/Solimoiès pour le bassin du Marañón et le Madeira pour le bassin du Beni, avec un débit moyen dépassant la dizaine de milliers de m³/s pour chacun d'eux.

L'instabilité de position des cours fluviaux se traduit par la multitude des bandes fluviales abandonnées disséminées sur la surface de ces bassins. Les connexions observées vers l'amont et vers l'aval avec les rivières actuelles attestent qu'il s'agit de cours anciens des grandes rivières actuelles (Dumont et Fournier, 1994).

Le contexte géologique met en évidence une subsidence corrélative de la surrection des Andes, plus importante durant les phases tectoniques. La phase tectonique plio-quadernaire s'est traduite par plusieurs centaines de mètres de dépôts détritiques fluviaux. La relation géologique entre tectonique, subsidence, et centre de dépôt suggère que la position des grandes rivières qui alimen-

tent les dépôts est dépendante de la tectonique, et que les migrations directionnelles observées pour ces rivières traduisent les déformations tectoniques de la surface du bassin. De fait, on observe que les tracés fluviaux se superposent à des directions structurales majeures du bassin, la réactivation tectonique de certaines d'entre elles étant établie (Dumont et Fournier, 1994).

L'analyse des traces fluviales de la surface de la plaine alluviale conduit à identifier trois classes scalaires de morphologies fluviales (Figure 1).

La croissance progressive des méandres se fait par aggradation latérale de rides sédimentaires séparées par des sillons (Figure 1A). Ces structures sédimentaires sont remarquables par leur caractère répétitif et sont aisément identifiables par télédétection (Dumont *et al.*, 1996). Elles correspondent à des rythmes de 4 à 10 ans, initiés par une crue plus forte, qui dans quelques cas semble se corréliser avec le phénomène El Niño. Cette structure zébrée peut être conservée pendant plusieurs milliers d'années grâce à un contraste écologique fort entre les rides qui sont progressivement colonisées par la forêt alors que des marécages perdurent dans les sillons du fait de l'absence de drainage et d'apport sédimentaire (Dumont *et al.*, 1990).

La croissance puis le recouplement d'un méandre délimitent un élément de mosaïque (Figure 1B). Cet élément de mosaïque est positionné par rapport à des éléments de mosaïque plus anciens (qu'il recoupe) ou plus récents (qui le recourent). De proche en proche se dessine ainsi une carte structurale de la mosaïque fluviale, mettant en évidence les séquences successives de construction de méandres. De cette manière on met en

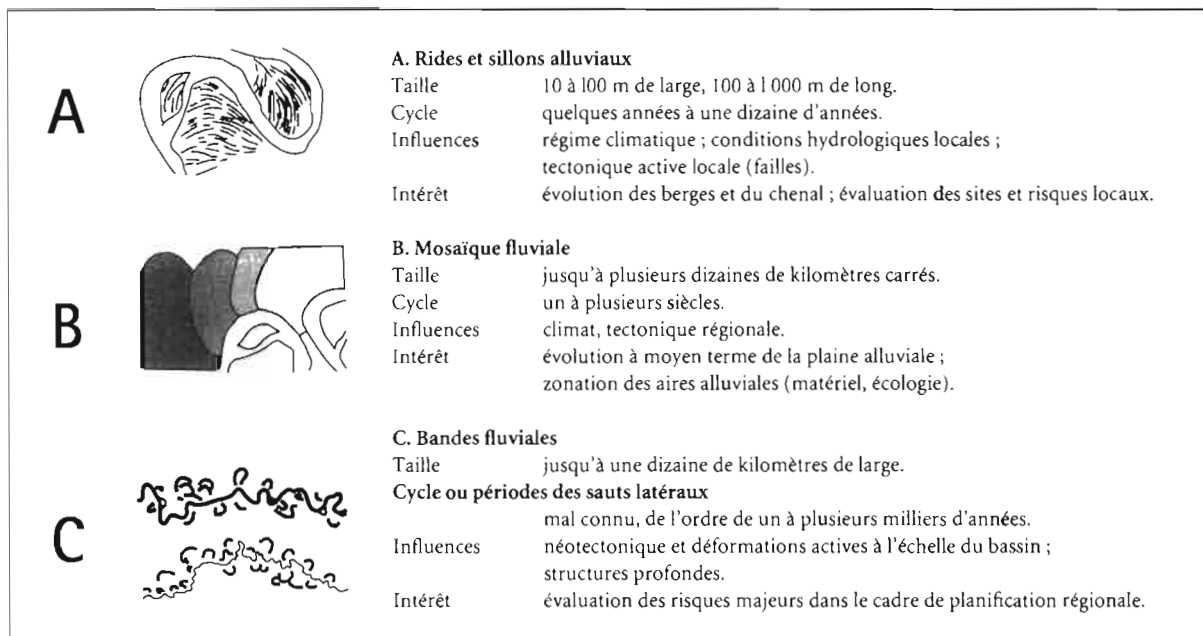


Figure 1 Différentes classes de morphostructures fluviales de plaine alluviale.

évidence un agencement particulier de la mosaïque fluviale (assymétrie par exemple), ou des périodes plus actives de construction.

Le saut latéral d'une bande fluviale vers une autre position située loin dans la plaine alluviale (10 à plus de 30 km) détermine la classe majeure des traces fluviales fossiles (Figure 1C). Il s'agit ici de sauts brusques, sans stade intermédiaire visible, et correspondent très vraisemblablement à des événements catastrophiques majeurs, au nombre de deux à trois durant l'Holocène, bien qu'ils n'aient pas encore été relatés historiquement. Les positions successives des rivières paraissent déterminées par des gouttières morphostructurales formées en surface du bassin par des déformations tectoniques qui reprennent des structures majeures profondes du bassin.

Des signatures paléoclimatiques peuvent apparaître dans chacune des classes précédemment signalées. Les *rides sédimentaires* présentent des successions stratigraphiques latérales à l'intérieur desquelles des variations attribuables à des facteurs climatiques peuvent être identifiées. Les rivières à migration lente seront les plus favorables, car les enregistrements y seront continus sur de plus grandes périodes. La *mosaïque fluviale* sera plus activement construite durant les périodes humides. En ce qui concerne la *bande fluviale*, un tracé fluvial ancien peut correspondre à des caractéristiques géométriques différentes (inférieures ou supérieures) de celles qui sont actuellement observées (sinuosité, largeur du lit plein bord), ce qui est interprétable en terme de paléodébit, et de régime climatique régional. Un exemple de chacun de ces cas sera présenté.

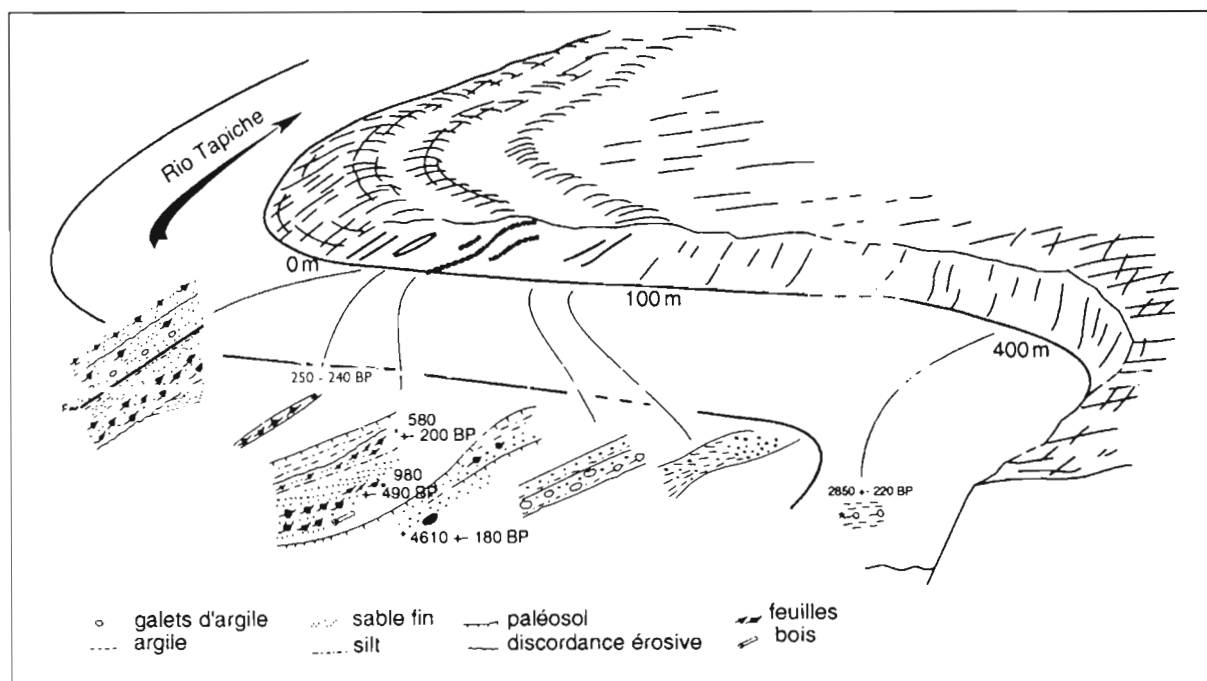


Figure 2 Section de berge du Rio Tapiche.

Paléosols dans les dépôts de point-bar : indice de débit d'étiage prolongé

Les méandres des rivières à migration lente, ce qui correspond généralement aussi à un faible débit, présentent des rides sédimentaires — ou point-bar — à pendage relativement fort vers la convexité du méandre, et qui s'accumulent de manière presque continue, sans sillon intermédiaire visible. L'aggradation des barres sédimentaires successives se présente ainsi comme une série stratigraphique se développant latéralement, et pouvant être étudiée suivant les techniques classiques de la stratigraphie.

En amont de San Pedro une coupe en rive concave d'un méandre du Rio Tapiche peut être suivie sur près de 400 m (Figure 2) (Dumont *et al.*, 1992). Les 100 m de la partie sommitale représentent des affleurements continus jusqu'au dépôt actuel de point-bar. Cette partie comprend la moitié de l'Holocène, la conformité générale des dépôts montrant qu'il n'y a pas eu de recoupement de méandre durant cette période. La coupe réalisée sur la berge érodée montre la présence de nombreux paléosols dans la tranche de temps inférieure à 4 600 ans BP, et plus particulièrement dans la tranche 4 600-1 000 ans BP. Ces paléosols

signifient que ces parties n'ont pas été couvertes par de l'eau durant des périodes assez longues. Le paléosol le plus important s'étend nettement en dessous du niveau actuel des basses eaux, signifiant que durant cette période le niveau des hautes eaux ne dépassait pas celui des plus basses eaux actuelles. La fourchette d'âge n'est pas connue précisément, car cette question n'a pas été étudiée en détail à l'époque. Il sert de plancher à un épisode sédimentaire couvrant une période de 400 à 1 400 ans BP (en incluant les marges d'erreur), et vers le bas un autre paléosol le sépare de sédiments datés 4 600 ans BP. Par ailleurs, des argiles molles caractéristiques de dépôt de backswamps et qui affleurent au fond du méandre à un niveau supérieur aux basses eaux actuelles établissent une période humide vers 2 840 ans BP.

La mosaïque fluviale se construit aux périodes humides

Après avoir traversé le bassin du Marañón, l'Ucayali touche puis longe sur près de 100 km la bordure du craton brésilien (Figure 3). Dans la partie centrale du Bassin du Marañón l'Ucayali occupe dans sa bande fluviale une

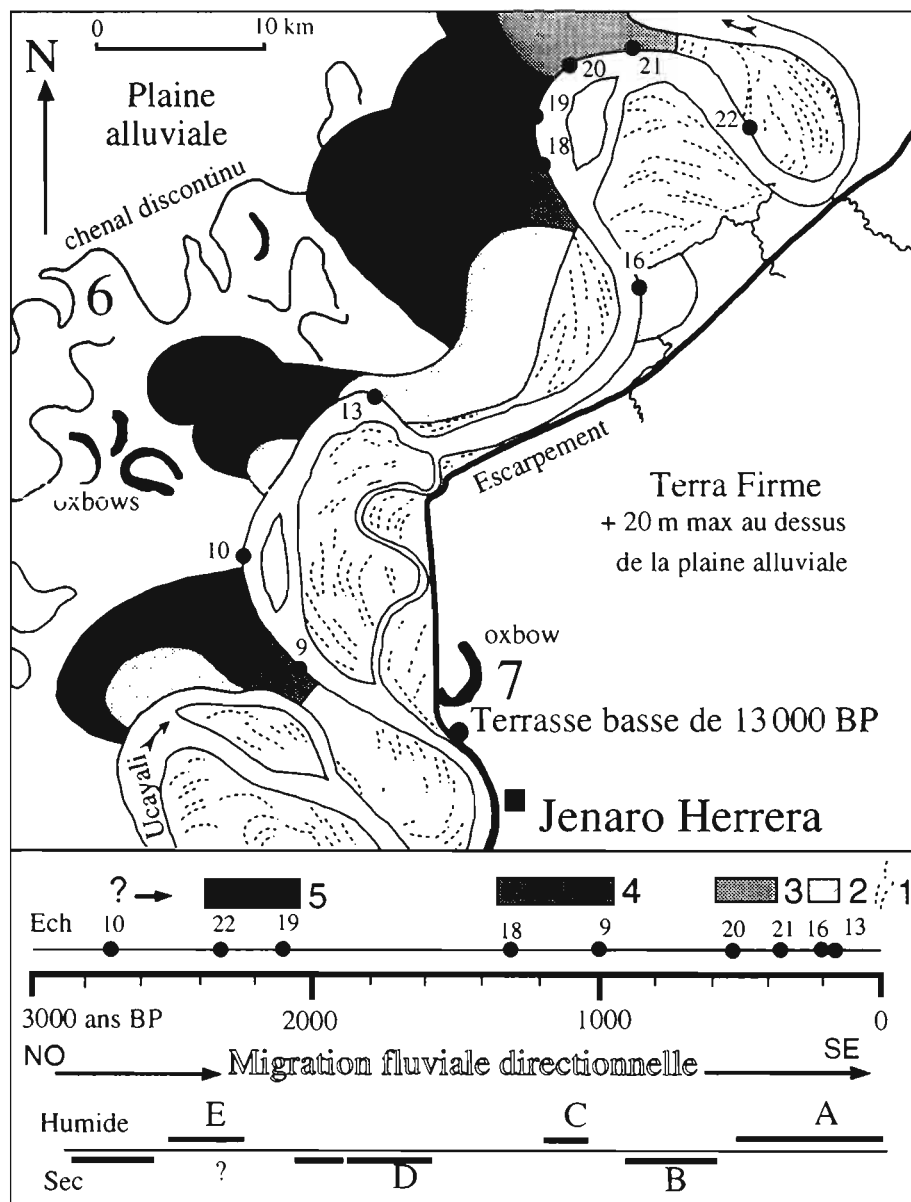


Figure 3
Plaine alluviale de l'Ucayali inférieur près de Jenaro Herrera.
A : Donnée du Rio Tapiche (Dumont, Garcia et Fournier, 1992).
B : Paléosols bas sur berges, Rio Tapiche (Dumont *et al.*, 1992).
C : Pavage de gros blocs roulés, dans le Rio Tacuaral, nord-Beni*.
D : Limite de la période sèche dans le Beni (Servant *et al.*, 1981). Paléosols bas dans les berges du Rio Tapiche.
E : Période de migration fluviale dans le centre du Beni* (* Publication en cours ; datations M. Fournier)

position axiale, mais cette position devient décalée latéralement quand la rivière vient longer l'escarpement structural (faille) qui marque la bordure orientale du bassin. Cette position asymétrique est importante, car elle met en évidence l'effet de la tectonique dans cette partie du bassin (Dumont *et al.*, 1988). La mosaïque fluviale occupe donc la marge nord-ouest de la bande fluviale, et présente par ailleurs une disposition directionnelle, avec des concavités tournées vers la position actuelle de la rivière. Classiquement, ce dispositif indique une migration latérale régulière de la rivière vers sa position actuelle, en relation avec une déformation tectonique active (Leeder et Alexander, 1987).

La mosaïque fluviale a été étudiée sur image Spot. Les positions relatives des éléments de mosaïque établissent une succession locale des séquences de formation de méandres. Cependant, pour établir des corrélations en dehors de l'endroit où une succession locale a été observée, on prend en compte les facteurs d'identité écologique des différentes séquences. La carte obtenue permet de réaliser un échantillonnage cohérent des éléments de mosaïque, et de les dater (C^{14} sur bois). Les prélèvements sont réalisés dans les berges (points noirs numérotés). Les âges obtenus figurent sur l'échelle du bas de la Figure 2.

Les datations dont on dispose actuellement suggèrent des périodes particulières de construction de la mosaïque fluviale. Les éléments de mosaïque les plus anciens ont un âge compris entre 2 000 et 2 400 ans BP. Vient ensuite une séquence à 1 000-1 400 ans BP, puis le groupe des séquences récentes à moins de 400 ans BP. L'âge le plus ancien est 2 700 ans BP, et correspond au bord de la plaine alluviale qui s'étend au delà vers le nord-est. Cet âge date donc l'aggradation sédimentaire de la plaine alluviale extérieure à la mosaïque fluviale, et correspond vraisemblablement à des dépôts de « backs-wamp » contemporains des éléments de mosaïque qui lui sont proches.

Cet âge fixe une limite minimum pour la partie centrale de la plaine alluviale qui s'étend vers le nord-ouest. Cette partie est caractérisée par une morphologie lisse et des traces fluviales de petite dimension (sinuosité, amplitude, largeur du chenal) comparées à celles de l'Ucayali et des parties anciennes de la mosaïque (en 6 sur la Figure 3).

Des traces similaires sont visibles sur le bord de la « terra firme », de l'autre côté de l'escarpement structural (en 7 sur la Figure 3). Un point-bar coupé par l'escarpement et apparaissant en berge de l'Ucayali a été daté 13 000 ans BP. Le dispositif général est interprété comme une plaine alluviale ancienne portant des traces fluviales de faibles dimensions (13 000 ans BP), qui s'est trouvée divisée par l'apparition d'un escarpement tectonique. La mosaïque fluviale qui a été construite depuis tend à migrer latéralement vers cet escarpement (faille normale listrique), et ceci suivant un processus actif, sinon continu, depuis au moins 3 000 ans BP.

Les paléoclimats rythment les migrations tectoniques

Les données chronologiques suggèrent que les séquences de formation de la mosaïque correspondent à des périodes de climat plus humide. Plus précisément, on observe deux grandes périodes de construction de mosaïque, l'une inférieure à 1 200 ans BP, l'autre entre 3 000 ans et 2 000 ans BP. La période intermédiaire est documentée comme une période sèche dans le Beni (sud du bassin Amazonien) par les travaux de M. Servant *et al.* (1981), et correspond à un niveau de basses eaux « permanentes » dans le Rio Tapiche. Cette relation entre migration fluviale et climat est compréhensible et s'explique de la manière suivante. Pendant les périodes sèches le débit se trouve sous-calibré par rapport à la géométrie du lit fluvial, ce qui fixe le chenal dans sa position, ou en limite considérablement le déplacement. Ce chenal sous-calibré sera effacé lorsque le débit augmentera de nouveau avec le retour d'une période humide, ce qui explique que les périodes sèches soient plus difficiles à documenter par des marqueurs fluviaux. Si la rivière est soumise à une migration latérale en raison d'un basculement tectonique de sa plaine alluviale — comme c'est le cas de l'Ucayali au niveau de Jenaro Herrera — on observera une progression discontinue de la migration. En période sèche la déformation s'accumulera, mais la rivière restera confinée dans un lit trop grand. Au retour d'une période humide, l'augmentation du débit permettant à la rivière de franchir le seuil morphostructural dans lequel elle se trouvait enclavée lors de la période sèche, la mobilité reprendra vers une position qui correspond à l'évolution tectonique en cours. Ce phénomène est résumé schéma-

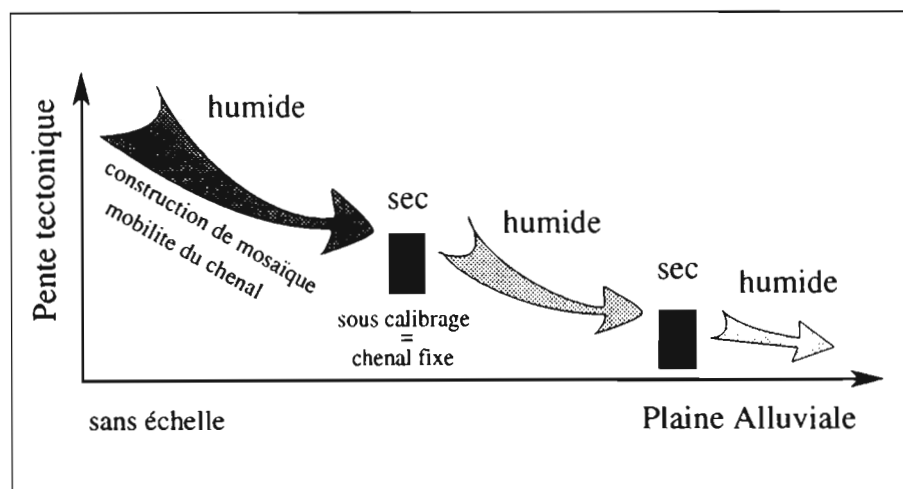


Figure 4
Schéma explicatif de la relation entre mobilité fluviale et climat.

tiquement sur la Figure 4. La mobilité fluviale apparaît ainsi ponctuée par des périodes de fixation relative des cours d'eaux lors de tendances climatiques plus sèches, et des relances de la mobilité vers les dépressions tectoniques lors des phases plus humides. Bien entendu, si aucune déformation active ne vient provoquer l'étalement horizontal des paléotracés fluviaux, le décodage des périodes paléoclimatiques devient impossible.

Paléohydrologie et paléoclimat

On peut essayer d'aller plus loin et de tenter d'évaluer les régimes paléohydrologiques à partir des traces fluviales fossiles. Cette démarche sera appliquée à titre d'exemple aux traces fluviales abandonnées à l'intérieur de la plaine alluviale et sur sa marge sud, où un âge de 13 000 ans BP a été obtenu. Il n'est pas établi avec certitude qu'il s'agisse d'un tracé ancien de l'Ucayali, mais le dispositif régional permet de prendre l'hypothèse en considération.

Diverses formules mettent en rapport les paramètres des lits fluviaux avec le débit moyen annuel. Celles proposées par Schumm (1977) sont les plus adaptées aux traces fluviales fossiles, car elles font intervenir seulement la largeur plein bord du lit fluvial et la longueur d'onde des méandres, le paramètre lié à la charge sédimentaire (rapport silt/argile) pouvant être déduit. Dans le cas traité, la constante régionale a été établie en appliquant d'abord la formule à la géométrie actuelle de l'Ucayali, dont le débit est connu (Gibbs, 1967; Unesco 1980). Ce calibrage suppose que le paramètre reste valable pour la période ancienne considérée, ce qui n'est pas certain mais reste vraisemblable, les conditions de pente régionale et de lithologie des berges ayant probablement peu varié.

L'estimation paléohydrologique obtenue indique un drainage moyen il y a 13 000 ans BP de l'ordre de 1/7 à 1/10 du débit actuel de l'Ucayali (Dumont *et al.*, 1992). Cette estimation est à rapprocher des interprétations faites à partir des paléosols observés sur les berges du Rio Tapiche, et corrélés avec des périodes sèches. Durant ces périodes le niveau de l'eau ne dépassait pas — ou était nettement inférieur — au niveau des basses eaux actuelles, soit un débit maximum proche du débit d'étiage actuel. Il resterait à traduire en terme de précipitation et de climat régional ces données de paléodébit.

Conclusion

Les effets combinés de la tectonique et du climat ont longtemps été considérés comme un handicap pour étudier l'un et l'autre dans les bassins alluviaux. Ces deux effets ont au contraire leurs signatures propres en fonction des morphostructures fluviales considérées. La migration fluviale tectonique favorise la lecture des signatures paléoclimatiques, et en revanche le retour d'un climat humide favorise la reprise de la mobilité fluviale en direction d'une dépression tectonique.

Remerciements

Les résultats présentés ici ont été acquis dans le cadre d'une étude néotectonique du subandin réalisée dans le cadre de conventions entre l'ORSTOM d'une part, et

l'IGP (Instituto Geofísico del Peru, Lima), l'IIAP (Instituto para la Investigación de la Amazonia Peruana, Iquitos), et l'UMSA (Universidad Mayor San Andrés, La Paz), d'autre part. L'étude a bénéficié par ailleurs de l'appui du programme d'étude des paléoclimats de l'ORSTOM.

Références

- Dumont, J. F. 1993. Lake patterns as related to neotectonics in subsiding basins: the example of the Ucamara Depression, Peru. *Tectonophysics*, 222, 69-78.
- Dumont, J. F. ; Fournier, M. 1994. Geodynamic environment of Quaternary morphostructures of the subandean foreland basins of Peru and Bolivia: characteristics and study methods. *Quaternary International*, 21, 129-142.
- Dumont, J. F. ; Garcia, F. ; Fournier, M. 1992. Registros de cambios climáticos por los depósitos y morfologías fluviales en la Amazonia Occidental. «Paleo ENSO Records», Intern. Symp. (Lima, March 1992), Extended Abstracts, L. Ortlieb & J. Machare (dir. publ.), ORSTOM-CONCYTEC, 87-92.
- Dumont, J. F. ; Lamotte, S. ; Fournier, M. 1988. Neotectónica del Arco de Iquitos (Jenaro Herrera, Peru). *Bol. Soc. Geol. del Peru*, 77, 7-17.
- Dumont, J. F. ; Lamotte, S. ; Kahn, F. 1990. Wetland and upland forest ecosystems in Peruvian Amazonia: plant species diversity in the light of some Geological and Botanical evidence. *Forest Ecology and Management*, 33/34, 125-139.
- Dumont, J. F. ; Mering, C. ; Parrot, J. F. ; Taud, H. 1996. Study of an asymmetrical fluvial pattern related to floodplain deformation using geological, morphological, and mathematical analysis: a study case from the Marañon Basin, Peruvian Subandes. *Zeitschrift für Geomorphologie*, Suppl.-Bd. 103, 269-282.
- Gibbs, R. J. 1967. The geochemistry of the Amazon River System. Part 1. The factors that control the salinity and the composition and concentration of suspended solids. *G.S.A. Bull.*, 78, 1203-1232.
- Leeder, M. R. ; Alexander, J. 1987. The origin and tectonic significance of asymmetrical meander belts. *Sedimentology*, 34, 217-226.
- Schumm, S. A., 1977. *The fluvial system*. J. Wiley & Sons, 337 p.
- Servant, M. ; Fontes, J. C. ; Rieu, M. ; Saliège, J. F. 1981. Phases climatiques arides Holocènes dans le sud-ouest de l'Amazonie. *C.R. Acad. Sciences Paris*, 292, 1295-1297.
- UNESCO. 1980. Balance hídrico mundial y recursos hídricos de la tierra. *Estudios e informe sobre hidrología*, 25, 134, 820 p.

15

Étude des relations pollen-végétation dans les formations forestières du Sud-Congo (massif du Mayombe et forêts littorales): apports de la statistique

HILAIRE ELENGA, CHRISTIAN DE NAMUR, MAURICE ROUX

Introduction

L'interprétation des spectres polliniques en terme de végétation et de climat suppose que la pluie pollinique caractérise plus ou moins bien les types de végétation dont elle est issue. C'est le fondement même de l'analyse palynologique. Or, en raison des variations dans la production et le mode de dispersion des pollens chez les plantes, il existe des distorsions entre la représentation d'une espèce dans la végétation et sa représentativité dans les spectres polliniques. En Afrique en général, et en Afrique tropicale en particulier, on ne dispose que de très peu d'informations sur la production pollinique des différentes espèces et sur leur mode de dissémination. Ainsi, l'analyse palynologique de la couche superficielle des sols reste-t-elle le seul moyen pour tenter d'établir une relation entre une formation donnée et sa pluie pollinique.

L'objectif de ce travail est de comprendre l'ampleur des distorsions induites par les facteurs cités plus haut. Pour cela, des analyses palynologiques ont été réalisées sur des parcelles botaniques ayant fait l'objet d'inventaires floristiques détaillés. En Afrique centrale occidentale, Jolly (1987) au Gabon et Reynaud-Farrera (1995) au Cameroun ont contribué grâce à cette approche à la connaissance de la représentation pollinique des formations végétales actuelles de ces régions. Tous ces travaux constituent une base de données qui devrait faciliter l'interprétation des spectres polliniques fossiles en terme de paléovégétations.

Méthodes d'échantillonnage

Les inventaires floristiques

La parcelle élémentaire d'étude quantitative est représentée par un carré de 20 × 20 m. Pour chaque site, plusieurs parcelles sont étudiées. Tous les individus arbustifs ou arborescents sont recensés au-dessus d'un diamètre supérieur ou égal à 1 cm mesuré conventionnellement à hauteur de la poitrine (1,3 m) appelé DBH (Diameter Breast Height), ou au dessus des contreforts et des racines-échasses. La localisation des sites étudiés est présentée sur la Figure 1. Au total treize sites ont fait l'objet d'inventaires floristiques mais les résultats palynologiques présentés ici concernent onze sites.

Relevés palynologiques

La partie superficielle de sols après élimination de la litière a été prélevée en raison de 40 à 60 prises aléatoires dans les parcelles de 20 × 20 m. D'après Jolly (1987), (Jolly *et al.*, 1995), qui ont réalisé des tests impliquant plusieurs modes de prélèvement dans les forêts du Gabon, la méthode des prises aléatoires est l'une des mieux adaptées aux régions forestières. Les prises sont ensuite homogénéisées et constituent l'échantillon palynologique correspondant à la parcelle botanique. Dans certains cas, soit en raison de l'homogénéité de la flore, soit parce qu'il n'a pas été possible de retrouver certaines limites de parcelles, certains échantillons palynologiques peuvent regrouper 2 à 4 parcelles botaniques.

Les traitements chimiques en vue d'analyses ont été réalisés selon la méthode classique (Faegri et Iversen, 1975) qui procède d'attaques successives aux acides et à

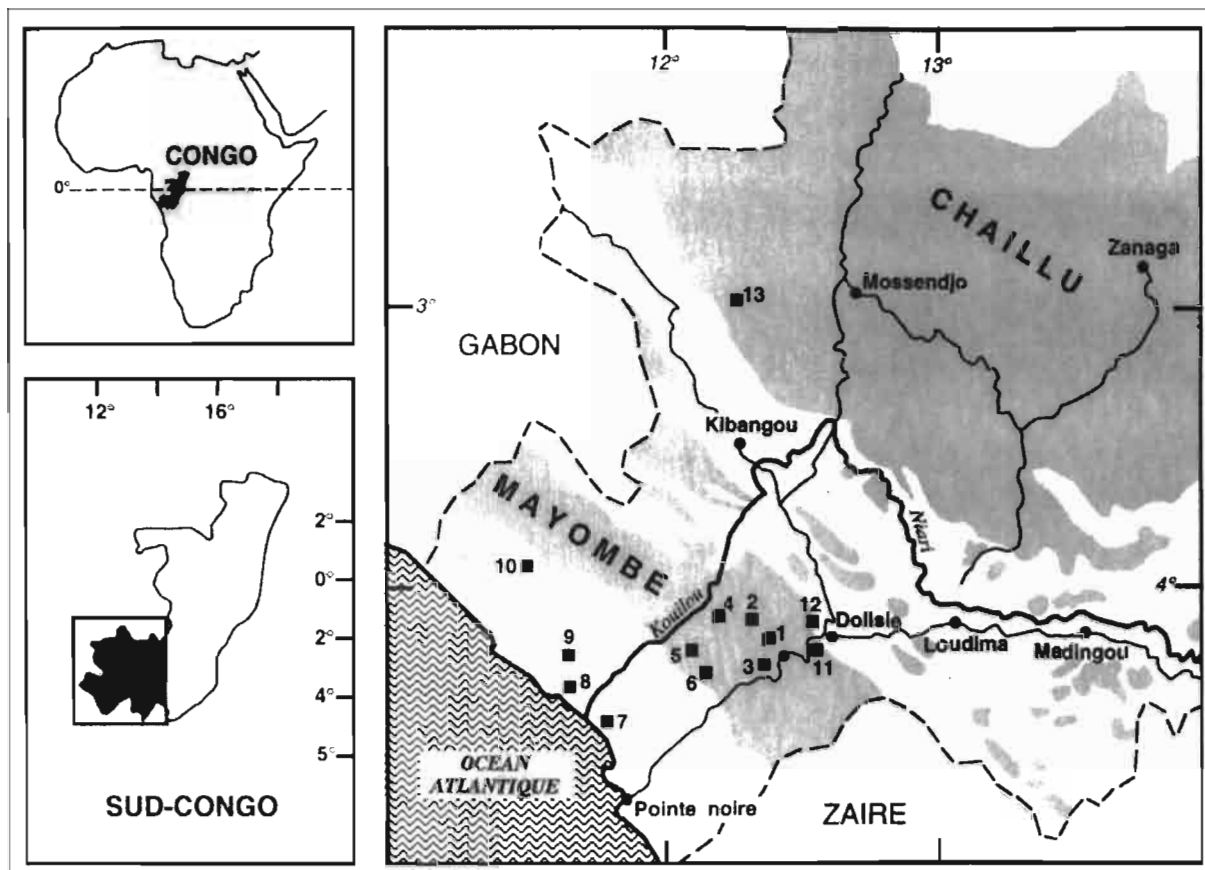


Figure 1 Localisation des sites étudiés : 1. Dimonika ; 2. La Tour ; 3. Les Saras ; 4. Mandzi ; 5. Mindou ; 6. Kitina ; 7. Tchissanga ; 8. La Ntombo ; 9. Koubotchi [trois stations] ; 10. Conkouati ; 11. Les Bandas ; 12. Mpassi Mpassi ; 13. Ngouha

la potasse. Environ 24 μ du culot obtenu est monté entre lame et lamelles pour l'observation au microscope.

Résultats des analyses palynologiques

Pour chaque échantillon, une moyenne de 350 grains de pollen et spores a été comptée. Les diagrammes polliniques des comptages polliniques sont présentés sur la Figure 2. Ces données sont présentées ici à titre indicatif afin de faciliter les comparaisons avec les résultats des analyses statistiques. Une publication spécifique ultérieure leur étant réservée.

Applications statistiques et résultats

Deux approches statistiques ont été utilisées au cours de ce travail :

- ▷ L'Analyse factorielle des correspondances (AFC), a été dans un premier temps appliquée séparément sur les données botaniques puis sur les données polliniques ;
- ▷ Les Tests de permutation, méthode basée sur l'analyse des permutations aléatoires entre les individus (taxons botaniques et palynologiques), ont été appliqués conjointement sur les données polliniques et botaniques.

Résultats des Analyses factorielles des correspondances (AFC)

Sur les données botaniques

Cette partie de l'étude fait l'objet d'une publication spécifique (Roux et de Namur, ce volume). Nous présentons néanmoins un des résultats obtenus sur l'ensemble des parcelles du Mayombe central en vue de faciliter les comparaisons avec les données palynologiques (Figure 3).

Les résultats montrent une répartition des relevés botaniques suivant les sites et, à l'intérieur des sites, une discrimination des échantillons suivant la topographie (pour les codes des stations et des taxons, voir listes annexes). D'après ces résultats, il apparaît une très forte individualisation des sites par rapport à la position topographique. En d'autres termes, les échantillons de sommet d'un site donné seront plus proches des autres échantillons du même site (pente ou bas-fond) que des échantillons des sommets des autres sites. L'opposition entre les échantillons de Dimonika (Di) et ceux de Mandzi (Ma) sur l'axe 1 d'une part et, d'autre part entre ceux de Mandzi et ceux de Mindou (Mi) sur l'axe 2 montre que malgré la proximité de ces différents sites, leur cortège floristique est assez différent. Ceci apparaît clairement lorsqu'on observe les principales espèces caractéristiques associées à chaque groupe de relevés et que l'on peut considérer comme marqueurs botaniques.

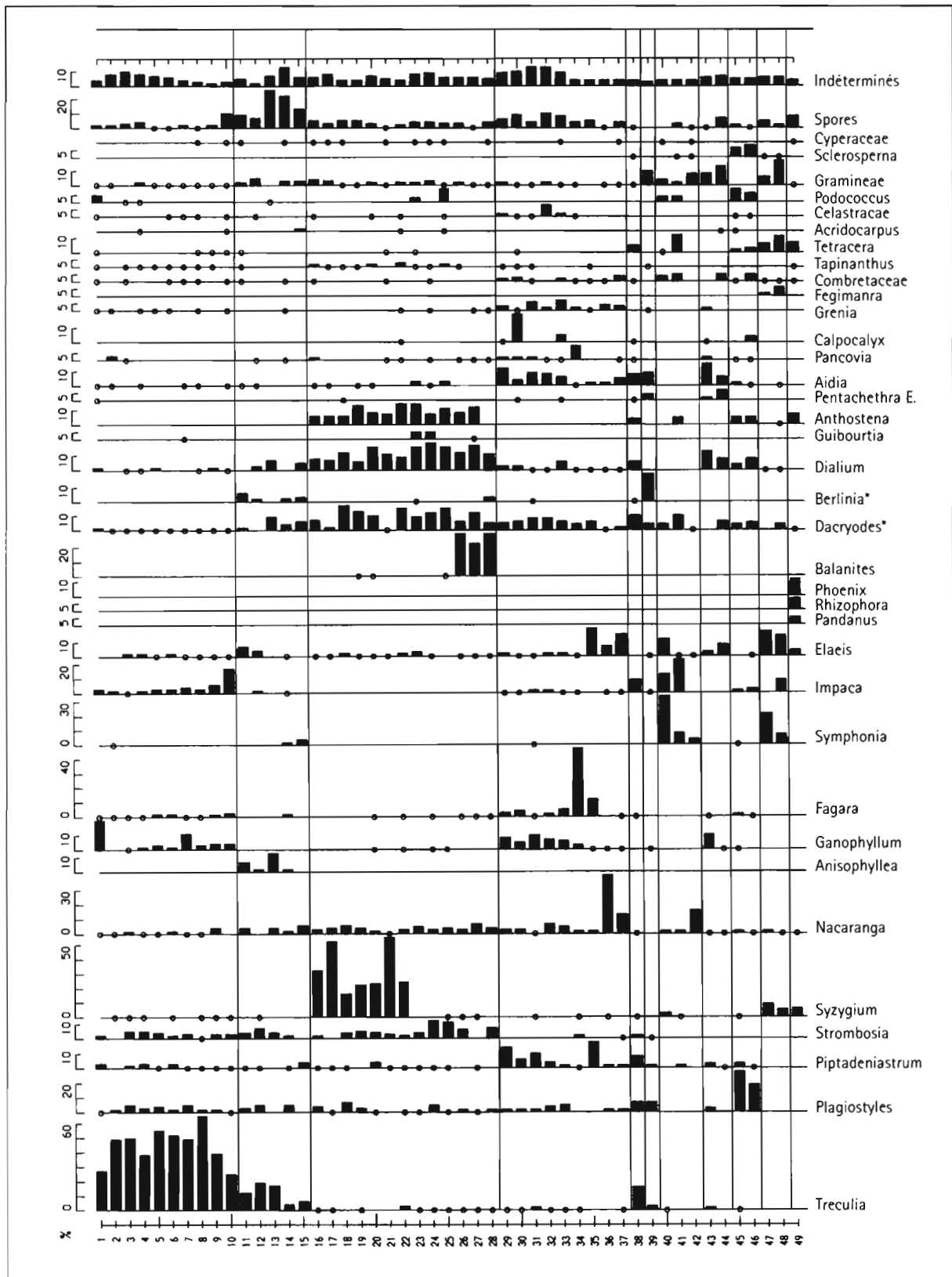


Figure 2 Diagramme pollinique simplifié des échantillons de surface acuels des forêts du sud Congo (taxons dominants) : 1. La Tour ; 2. Dimonika ; 3. Mindou ; 4. Mandzi ; 5. Les Saras ; 6. Mpassi Mpassi ; 7. Koubotchi ; 8. Les Bandas ; 9. Kitina ; 10. Tchissanga ; 11. La Ntomb.

Sur les données polliniques

L'AFC a été réalisée sur 49 échantillons et 118 taxons. Le spectre pollinique de la Ntomb, très particulier en raison de la présence de pollen de *Rhizophora* a été mis en élément supplémentaire, c'est-à-dire qu'il ne participe pas aux calculs et qu'il se placera dans l'hyperespace à n dimensions (n étant le nombre d'axes d'inertie) en

fonction de ses similarités avec les autres spectres. Tous les taxons et les 48 échantillons restants sont utilisés comme éléments actifs, c'est-à-dire qu'ils interviendront dans les calculs de distance, dans la création des axes d'inertie et dans la répartition des individus (échantillons) et des variables (taxons). Les données utilisées sont les comptages bruts et non les pourcentages.

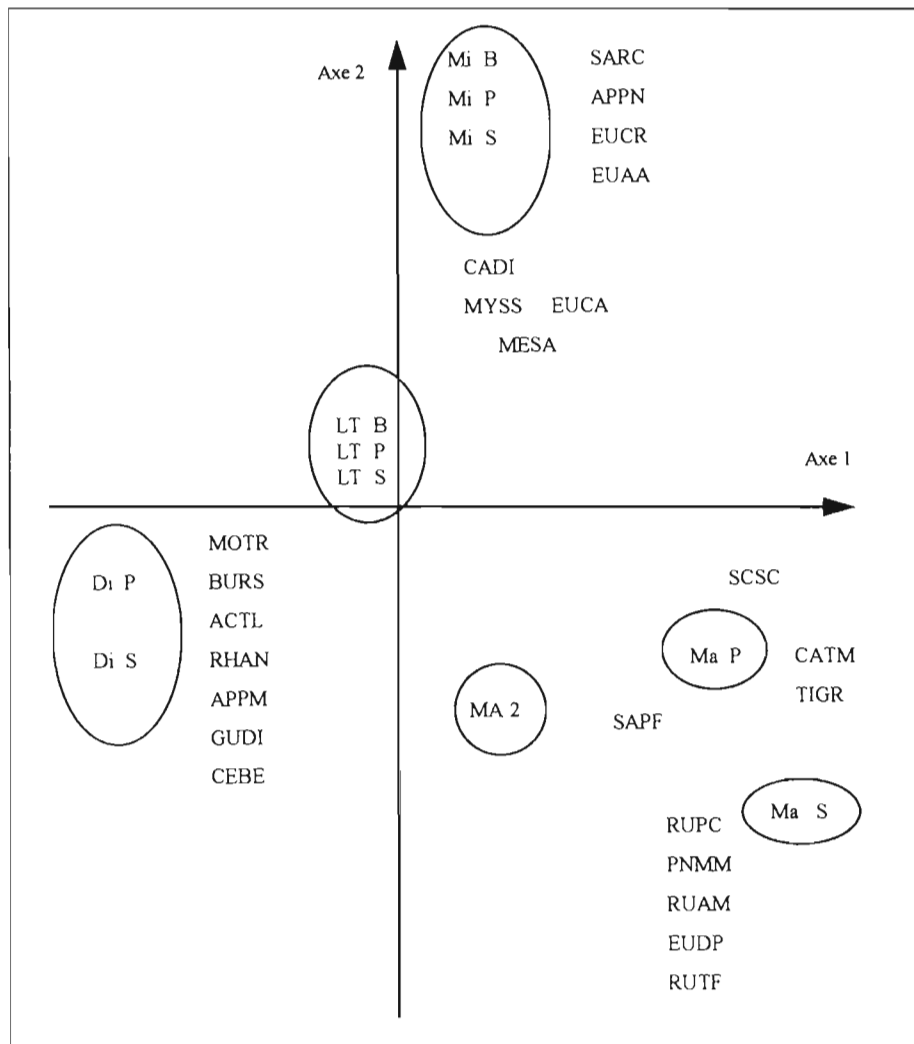


Figure 3
Répartition des relevés botaniques et des principaux marqueurs botaniques sur les plans 1*2 (B = Bas-fond ; P = Pente ; S = Sommet).

Les Figures 4 et 5 représentent les plans 1/2 de la seconde AFC. Nous discuterons séparément la représentation des individus (Figure 4) et des variables (Figure 5).

La position des échantillons par rapport aux axes montre une très grande hétérogénéité de la composition floristique des sites du Mayombe central par rapport aux forêts littorales. Quatre groupes se distinguent (Figure 4) : le premier est composé par l'ensemble des échantillons de Koubotchi (Kou), Tchissanga (TC), la Ntombo (Nto) et Kitina (K) ; le second par ceux de La Tour (L), le troisième par ceux de Mindou (Mi) et le quatrième par ceux de Dimonika (Di), Mandzi (Ma), les Bandas (Ban) et Mpassi Mpassi (MPa).

Les regroupements des échantillons par groupes confirment la très forte originalité des sites par rapport à la topographie mise en évidence déjà révélée par les données botaniques. Le premier groupe composé par les échantillons provenant des forêts marécageuses et/ou inondées s'oppose sur l'axe 2 aux groupes composés des échantillons provenant de forêts de terre ferme. Les facteurs de discrimination des échantillons le long de l'axe 1 où l'on passe de La Tour (L) à Mindou (Mi) n'ont pu être déterminés. On peut cependant supposer que provenant de sites très proches géographiquement, les facteurs édaphiques sont sans doute prépondérants dans cette répartition. Les échantillons de Dimonika (D), Mandzi (Ma) Les Bandas (Ban) et

Mpassi Mpassi (Mpas) n'ont aucune influence sur ces deux premiers axes.

La position des taxons les plus représentatifs (ayant une contribution significative) est présentée sur la Figure 5 (taxons soulignés). Ces taxons peuvent être considérés comme caractéristiques (et donc comme marqueurs polliniques) des échantillons dont ils sont proches. C'est le cas par exemple de l'association composée de MYSY (*Syzygium*), GUSG (*Symphonia globulifera*), ARP0 (*Phoenix*), DITE (*Tetracera*), ARSC (*Sclerosperma*) qui est caractéristique des formations marécageuses, ce qui est parfaitement en accord avec les résultats obtenus sur les spectres (Figure 4) et également sur les comptages polliniques (Figure 2).

Les tests de permutation

Les résultats des tests de permutation sont présentés sur la Figure 6. Deux cas principaux se présentent :

1. Le pollen est corrélé avec sa plante. C'est le cas GUSG (*Symphonia globulifera*) et MYSY (*Syzygium*). Ce cas signifie que lorsque dans un échantillon (actuel ou fossile) on trouve le pollen de ces plantes, ces dernières sont forcément présentes dans la végétation au voisinage du site.
2. Le pollen est corrélé à une plante ou à un groupe de plantes données. Cela signifie que dans la formation végétale dont provient ce spectre pollinique, la probabilité de rencontrer les plantes qui y sont associées

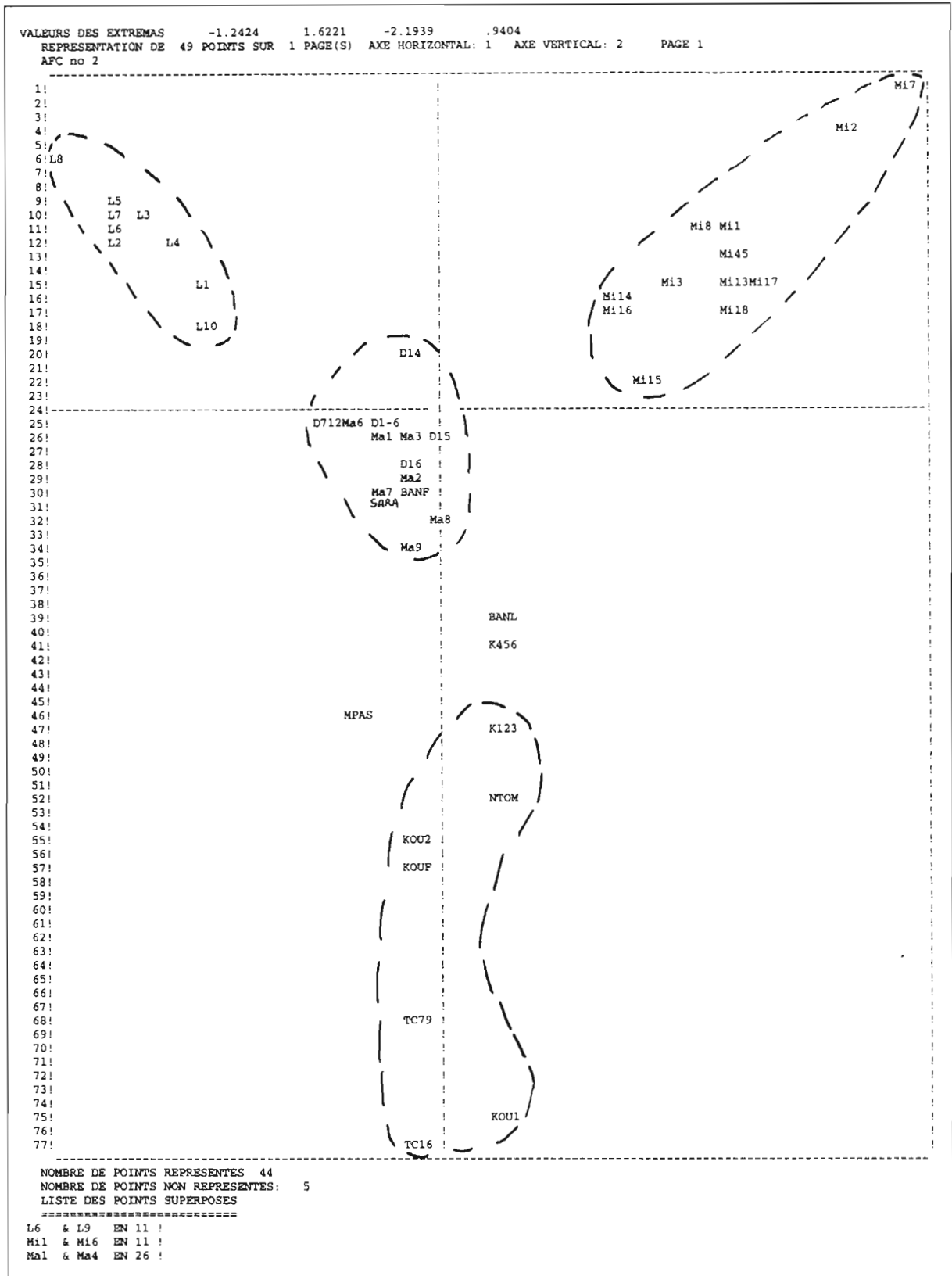


Figure 4 Répartition des échantillons polliniques avec La Ntombu en élément supplémentaire (plan 1 x 2).

est très forte bien que ces dernières ne soient pas présentes dans les spectres polliniques. Dans le cas présenté sur la Figure 6, sélectionné parmi tant d'autres, les taxons polliniques GUSG, MYSY sont corrélés avec leur plante mais également avec d'autres plantes, ces dernières étant elles-mêmes corrélées à d'autres pollens. *L'association pollen-botanique* reconstituée dans cet exemple est très proche des relevés bota-

niques des forêts marécageuses littorales et des spectres polliniques de ces mêmes formations.

Ces résultats montrent qu'il existe une complémentarité entre les deux approches statistiques. En effet, l'association MYSY, DITE, GUSG, ARPH, ARPO mise en évidence par les tests de permutation est quasiment la même que celle déterminée grâce aux AFC et représentée sur la Figure 4. Ce résultat est très important dans la

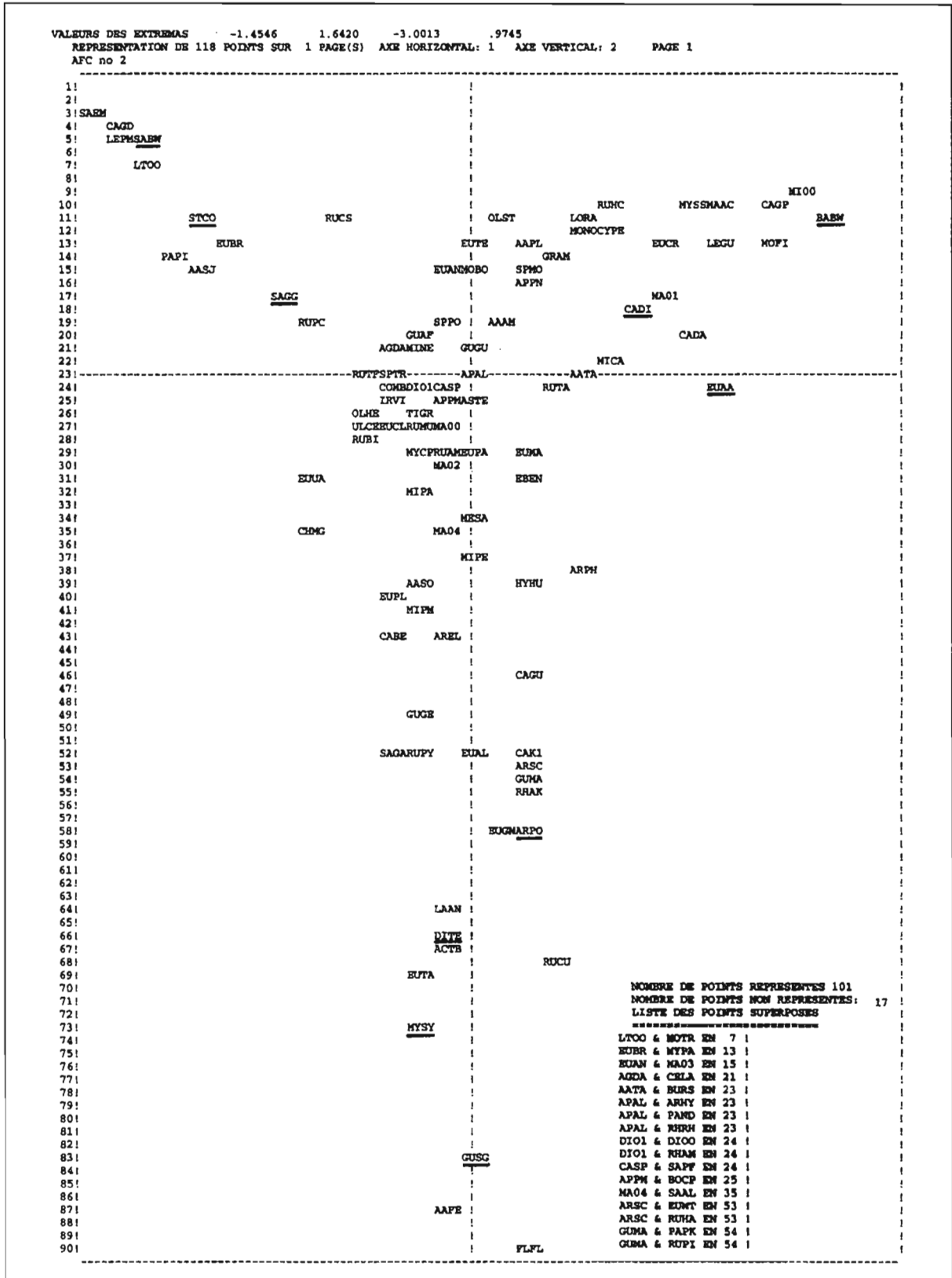


Figure 5 Représentation spatiales des principaux taxons polliniques selon les plan 1 x 2 (vori codes en annexe).

mesure où la plupart des espèces botaniques dominantes et caractéristiques des forêts denses pollinisent très peu et de ce fait ne se rencontrent que rarement dans les comptages. Ainsi, si la validité de tests était confirmée, de telles associations fourniraient à l'avenir des « spectres témoins » qui devraient aider à l'interprétation des données palynologiques fossiles en domaine forestier en termes de paléovégétations. Ceci est d'autant plus

important que si de façon globale, les spectres polliniques donnent une image très proche de la formation végétale dont ils sont issus, la comparaison entre les marqueurs botaniques et palynologiques montre que ceux-ci ne sont pas toujours les mêmes, ce qui confirme l'existence de phénomènes de sous ou de surproduction pollinique de certaines plantes et explique en partie les distorsions dans les spectres polliniques.

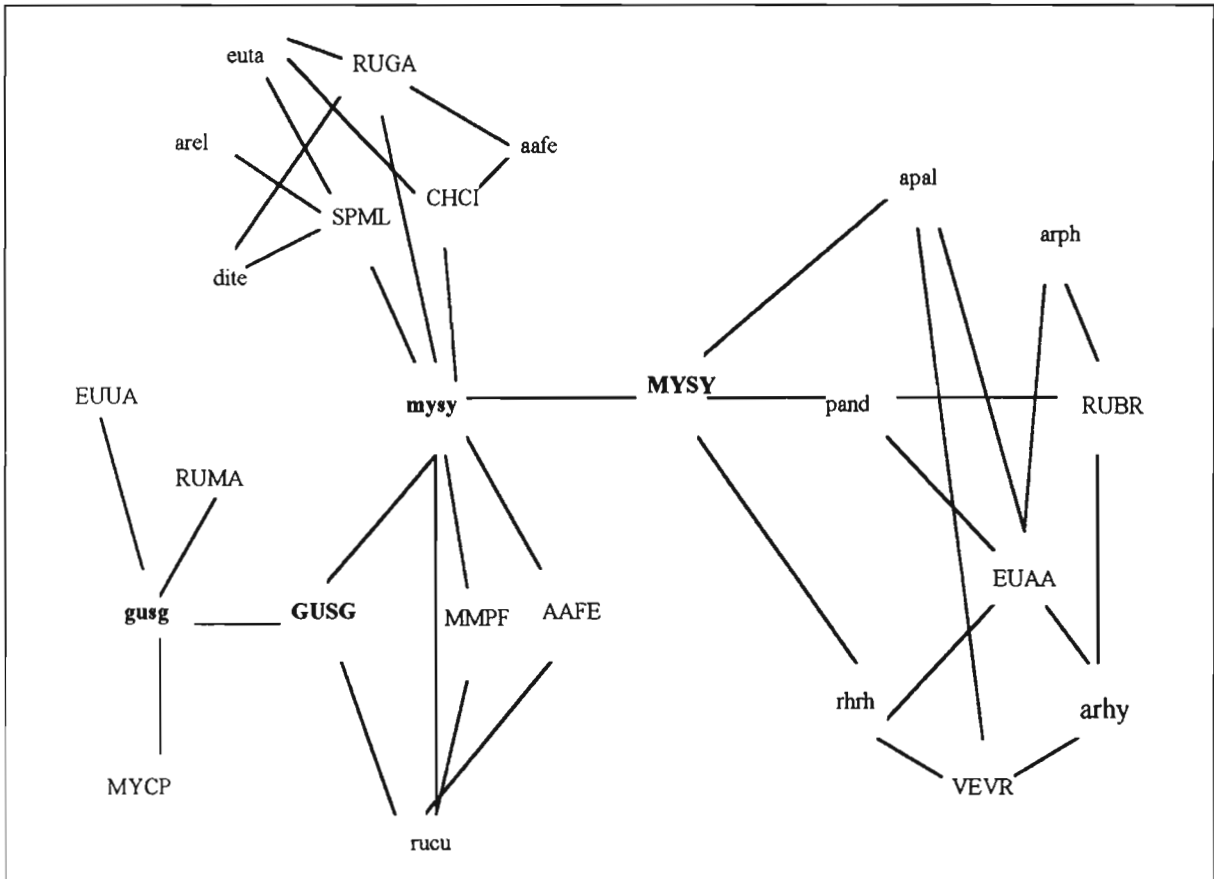


Figure 6 Tests de permutation entre les taxons polliniques et botaniques (voir codes en annexe).

Conclusions

Cette étude a montré que l'application simultanée des analyses factorielles des correspondances et des tests de permutation a permis de mettre en évidence des groupes de taxons polliniques (marqueurs polliniques), lesquels ont pu être corrélés à des groupes de taxons botaniques (marqueurs botaniques). Les associations ainsi reconstituées ont pu être rattachées à des formations botaniques précises. Ainsi, malgré le caractère non univoque des relations entre l'abondance d'une plante et sa représentation dans les spectres polliniques, il a été possible de caractériser les différentes formations végétales par leurs spectres polliniques, même si ceux-ci ne peuvent reproduire fidèlement la composition floristique de ces formations végétales.

Sur les différents plans des analyses factorielles des correspondances, la répartition des spectres ne semble pas être influencée par un paramètre climatique (moyenne annuelle des précipitations ou des températures). Il semble donc que l'intervalle de variation de ces paramètres, en partie liés à des différences altitudinales trop faibles, ne soit pas assez significatif pour occasionner des différences dans la composition floristique des différents faciès forestiers et donc dans la représentation des spectres polliniques. Le facteur majeur de discrimination semble être les conditions édaphiques (hydromorphie des sols en particulier). Mais il ne s'agit là que d'observations préliminaires qui devront être précisées ultérieurement. Il est cependant évident que du fait de sa diversité floristique et physiologique, le domaine forestier d'Afrique centrale devra faire l'objet de recherches complémentaires d'analyses palynologiques actuelles.

Références

- Faegri, K. ; Iversen, J. 1975. *Textbook of pollen analysis*. 3^e ed. Oxford, Blackwell, 295 p.
- Jolly, D. 1987. Représentation pollinique des forêts sempervirentes du Nord-Est du Gabon. (Mémoire DEA). Montpellier, Univ. Montpellier, 84 p.
- Jolly, D. ; Bonnefille, R. ; Burcq, S. ; Roux, M. 1996. Représentation pollinique de la forêt dense humide du Gabon, tests statistiques, *C.R. Acad. Sci. Paris*, 322 II a, 63-70.
- Reynaud-Farrera, I. 1995. Histoire des paléoenvironnements forestiers du Sud-Cameroun à partir d'analyses palynologiques et statistiques de dépôts holocènes et actuels. (Thèse Doct.). Montpellier, Univ. Montpellier II, 198 p.
- Roux, M. ; Achoundong, G. ; Elenga, H. ; Namur, C. de ; Reynaud-Ferrara, I. ; Vincens, A. Relations statistiques pluie pollinique-végétation en forêt tropicale africaine Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Roux, M. ; Namur, C. de. Analyses factorielles des correspondances (AFC) sur la végétation dans quelques stations forestières. Exemple du Mayombe congolais et des forêts littorales. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).

Liste totale harmonisée Pollen-Bota

Codes Bota.	Codes Harmo.	Taxons			
AAAM		Antrocaryon sp.MI 1	APT1		Tabernaemontana sp.LT 1
AAD1	AASO	Sorindeia sp.DIM 1	APTD		Tabernaemontana sp.DIM 1
AAFE		Fegimanra sp.	APTI		Tabernanthe iboga
AALB		Anacardiaceae (Les Bandas)	AREL		Elaeis guineensis
AAMI		Mangifera indica	ARHY		Hyphaene guineensis
AAPL	AAPL	Pseudospondias longifolia	ARPH		Phoenix sp.
AAPM	AAPL	Pseudospondias spMI 1	ARPO		Podococcus barteri
AAPT	AAPL	Pseudospondias spLT 1	ARSC		Sclerosperma sp.
AAS1	AASO	Soreindeia sp.MI 1	ASTE		Asteraceae
AAS2	AASO	Soreindeia sp.MI 2	BABW		Balanites wilsoniana
AAS3	AASO	Sorindeia sp.MA 1	BOBB		Bombax buonopozenze
AASJ	AASO	Sorindeia aff.juglandifolia	BOCP		Ceiba pentandra
AASO	AASO	Soreindeia sp.	BUCS	BURS	Canarium schweinfurthii
AATA		Trichoscypha acuminata	BUD1	BURS	Dacryodes sp.DIM 1
ACTB	ACTB	Thomandersia butayei	BUDH	BURS	Dacryodes heterotracha
ACTD	ACTB	Thomandersia sp.DIM 1	BUDK	BURS	Dacryodes klaineana
ACTL	ACTB	Thomandersia laurifolia	BUDN	BURS	Dacryodes normandii
AGDA		Dracaena arborea	BUDP	BURS	Dacryodes pubescens
AGDS		Dracaena surculosa	BUM1	BURS	Dacryodes sp.MA 1
ANAN		Anonidium mannii	BUMF	BURS	Dacryodes (mfissilu)
ANC1		Cleistopholis sp.DIM 1	BUMP	BURS	Dacryodes (mpensi)
AND1		Annonaceae sp. DIM 1	BUND	BURS	Dacryodes (ndek)
ANEC		Enantia chlorantha	BURS	BURS	Burseraceae
ANID		Isolona sp.DIM 1	BUST	BURS	Santiria trimera
ANIH		Isolona hexaloba	BUT1	BURS	Dacryodes sp.LT 1
ANLK		Annonaceae (Kitina)	CAAF		Afzelia bella
ANLS		Annonaceae sp.28-2	CAAM		Amphimas ferrugineus
ANM1		Annonaceae sp.MA 1	CAAN	CABE	Anthonota fragans
ANM2		Annonaceae sp.MA 2	CAAU		Augourdia le testui
ANMM		Monodora myristica	CABE	CABE	Berlinia sp.
ANND		Neostenanthera sp.DIM 1	CACL		Cynometra lujae
ANPA		Pachypodanthium staudtii	CAD1	CASP	Caesalpiniaceae sp. DIM 1
ANPM		Piptostigma sp.MI 1	CAD2	CASP	Caesalpiniaceae sp.DIM 2
ANPO		Polyalthia suaveolens	CAD3	CADI	Dialium sp.DIM 1
ANSA		Annonaceae	CAD4		Didelotia sp. DIM 1
ANT1		Annonaceae sp. LT 1	CADA	CADA	Daniella sp.
ANUM		Uvariastrum sp.MI 1	CADC	CADI	Dialium corbisieri
ANUT		Uvariastrum sp.LT 1	CADD	CADI	Dialium dinklagei
ANUV		Uvariopsis sp.LT 1	CADG	CADI	Dialium gossweileri
ANX1		Xylopias sp.DIM 1	CADI	CADI	Dialium sp.
ANX2		Xylopias sp.LT 1	CADK	CADA	Daniella klainei
ANX3		Xylopias sp.MA 1	CADO	CADA	Daniella ogea
ANX4		Xylopias sp.MA 2	CADP	CADI	Dialium pachyphyllum
ANX5		Xylopias sp.MI 1	CADS	CADI	Dialium soyauxii
ANX6		Xylopias sp.MI 2	CADT	CADI	Dialium tessmannii
ANXK		Xylopias Kitina	CAFC	CADI	Dialium sp.
ANXM		Xylopias mildbraedii	CAGA	CAGD	Guibourtia arnoldiana
ANXP		Xylopias pynaertii	CAGB	CABE	Gossweilerodendron balsamiferum
ANXQ		Xylopias quintasii	CAGD	CAGD	Guibourtia demeusii
ANXS		Xylopias staudtii	CAGI	CABE	Gilbertiodendron sp.LT 1
APAL		Alstonia sp.	CAGP	CAGD	Guibourtia pellegriniana
APD1		Apocynaceae sp. DIM 1	CAGU	CAGD	Guibourtia arnoldiana
APFA		Funtumia elastica	CAHG		Hyloedendron gabunensis
APK1		Apocynaceae pte f. Kitina	CAHY		Hymenostegia sp.
APPM		Pleiocarpa mutica	CAK1	CASP	Caesalpiniaceae (Kitina)
APPN		Picalima nitida	CAKU	CASP	Caesalpiniaceae (Koub 2)
APRM		Rauvolfia mannii	CAL2	CASP	Caesalpiniaceae sp.
			CAL3	CADI	Dialium sp.
			CALB	CASP	Caesalpiniaceae (Les Bandas)
			CALS	CASP	Caesalpiniaceae sp.

CAM1	CASP	Caesalpiniaceae sp.MI 1	EUDG		Drypetes gilgiana
CAM2	CADI	Dialium sp.MA 1	EUDI	EUAA	Dichostema glaucescens
CAMB	CASP	Caesalpiniaceae (mbulu)	EUDP		Drypetes paxii
CAMM	CASP	Caesalpiniaceae (Mpassi)	EUGM	EU CR	Grossera macrantha
CAON	CABE	Odoniodendron normandii	EUGV	EU CR	Grossera vignei
CASE	CASP	Caesalpiniaceae (seti 7-10)	EULB		Euphorbiaceae sp. (Les Bandas)
CASF		Swartzia fistuloides	EULS		Drypetes sp.
CASZ		Scorodophleus zenkeri	EUM1		Drypetes sp.MA 1
CAT1	CASP	Caesalpiniaceae sp.LT 1	EUMA		Macaranga
CAT2	CASP	Caesalpiniaceae sp.LT 2	EUMB		Maesobotrya bertramiana
CAT3	CASP	Caesalpiniaceae sp. LT 3	EUMD		Maesobotrya sp.DIM 1
CAT4	CADI	Dialium sp.LT 1	EUMM		Maprounea membranacea
CATB	CABE	Tetraberlinia bifoliolata	EUMS	EU MA	Macaranga spinosa
CATM		Tessmania sp.MA 1	EUMT		Martretia
CELA		Celastraceae	EUPA		Plagiostyles africana
CHCI	CHMG	Chrysobalanus icaco	EURH		Ricinodendron heudelotii
CHHB	CHMG	Hirtella butayei	EUT1		Drypetes sp.LT 1
CHM1	CHMG	Chrysobalanaceae sp.(MI 1)	EUTA	EUTE	Tetrorchidium
CHMA	CHMG	Chrysobalanaceae Mandzi	EUTE		Tetrorchidium
CHMB	CHMG	Magnistipula butayei	EUU1	EU UA	Uapaca sp.LT 1
CHMG	CHMG	Maranthes gabunensis	EUU2	EU UA	Uapaca sp.LT 2
CHMM	CHMG	Chrysobalanaceae sp. (Mpassi)	EUUA	EU UA	Uapaca acuminata
COMB		Combretaceae	EUUG	EU UA	Uapaca guineensis
CTEN		Ctenolophon	EUUV	EU UA	Uapaca vanhoutei
DI01		Pollen indeter.1 Dimo.	FLCB		Caloncoba brevipes
CYPE		Cyperaceae sp.	FLCG		Caloncoba glauca
DITE		Tetracera sp.	FLFL		Flagellaria
EBCO	EBEN	Diospyros conocarpa	FLHO		Homalium
EBD1	EBEN	Diospyros sp.DIM 1	GRAM		Paoceae
EBDE	EBEN	Diospyros dendo	GUAF		Allanblackia floribunda
EBHO	EBEN	Diospyros hoyleana	GUDI		Guttifères sp.DIM 1
EBIT	EBEN	Diospyros iturensis	GUGA		Garcinia sp.DIM 1
EBLB	EBEN	Diospyros Les Bandas	GUGE		Garcinia epunctata
EBLS	EBEN	Diospyros 12-5	GUGK		Garcinia kola
EBM1	EBEN	Diospyros sp.MI 1	GUGO		Garcinia polystemon
EBMM	EBEN	Diospyros Mpassi	GUGP		Garcinia polyantha
EBNS	EBEN	Diospyros Nll. sp. (les Bandas)	G'GU	GUGE	Garcinia punctata
EBPI	EBEN	Diospyros piscatoria	GUKI		Garcinia (kibangou)
EBPO	EBEN	Diospyros polystemon	GUL1		Garcinia sp.
EBT1	EBEN	Diospyros sp.LT 1	GUL2		Garcinia 19-4
EBVJ	EBEN	Diospyros viridicans	GUL3		Guttifère 12-2
EBZE	EBEN	Diospyros zenkeri	GUL4		Guttifères sp.27-2
EREM		Erythroxylon mannii	GUM1		Garcinia sp.MI 1
EUAA		Anthostema aubryanum	GUMA		Mammea africana
EUAC	EUAL	Alchornea cordifolia	G'UMM		Garcinia Mpassi
EUAF(B)	EUAL	Alchornea floribunda	GUPB		Pentadesma butyracea
EUAL	EUAL	Alchornea sp	GUSG		Symphonia globulifera
EUAL(B)	EUAN	Antidesma laciniatum	HUAF		Afrostryax lepidophyllus
EUAN	EUAN	Antidesma sp.	HUAG		Hua gabonii
EUBR		Bridelia sp.	HUMI		Sacoglottis gabonensis
EUCA		Chaetocarpus africanus	HYHU		Hymenocardia ulmoides
EUCD	EUCL	Cleistanthus sp.DIM 1	HYVS		Vismia sp
EUCL	EUCL	Cleistanthus sp.	ICLA		Lasianthera africana
EUCM	EUCL	Cleistanthus sp. MI 1	IN01		sp. LT 2
EUCO	EU CR	Croton oligandrus	IN02		sp. DIM 1
EUCP		Centropacus paniculatus	IN03		sp. DIM.2
EU CR		Croton sp.	IN04		sp. MA 1
EUD1		Euphorbiaceae sp.DIM 1	IN05		sp. MI 1
EUD2		Euphorbiaceae sp. . DIM 2	IN06		sp. Mi 2
EUD3		Euphorbiaceae sp.DIM 3	IN07		sp. Mi 3
EUD4		Euphorbiaceae sp.DIM 4	IN08		sp. MI 4

IN09		sp. Mi 5	MEMI	MESA	Trichilia sp.MI 1
IN10		sp. Mi 6	MESA	MESA	Meiliaceae-Sapotaceae
IN11		sp. Mi 7	MET1	MESA	Trichilia sp.LT 1
IN12		sp. Mi 8	METG	MESA	Trichilia giletti
IN13		sp. Mi 9	METH	MESA	Trichilia heudelotii
IN14		sp.LT 1	METR	MESA	Trichilia rubescens
IN15		sp.LT 3	METT	MESA	Trichilia Tchissanga
IN16		sp.LT 4	MIAA		Albizia adianthifolia
IN17		sp.LT 5	MIAB		Albizia bipendensis
IN18		sp.LT 6	MIAT		Albizia sp.LT 1
IN19		sp.LT 7	MICA		Calpocalyx dinklagei
IN20		sp.LT 8	MID1		Mimosacées sp.DIM 1
IN21		sp.LT 9	MIMO		Mimosaceae sp
IN22		Sp. Koubotchi	MINE	MIPA	Newtonia duparquetiana
IN23		Sp. Koubotchi	MIPA		Piptadeniastrum africanum
IN24		Sp. Koubotchi	MIPB		Parkia bicolor
IRDG	IRVI	Desbordesia glaucescens	MIPE		Pentaclethra eetveldeana
IRGA	IRVI	Irvingia gabonensis	MIPM		Pentaclethra macrophylla
IRGR	IRVI	Irvingia grandifolia	MMLS		Memecylon sp
IRKG	IRVI	Klainedoxa gabonensis	MMMD	MMLS	Memecylon sp.DIM 1
IRVI	IRVI	Irvingiaceae	MMPF	MMLS	Memecylon sp.(Tchissanga)
LAAN	LOAN	Anthocleista	MMSB	MMLS	Spathandra blakeoides
LABS		Beilshmedia sp. (Les Saras)	MMWA	MMLS	Warneckea sp.DIM 1
LAD1		Beilshmedia sp.DIM 1	MOBO		Bosqueia angolensis
LAK1		Beilshmedia sp. K	MOFI		Ficus sp.
LAM1		Beilshmedia sp.MI 1	MOMS	MOMY	Myrianthus serratus
LAT1		Beilshmedia sp.LT 1	MOMY		Myrianthus sp.
LECR		Cratheranthus sp.	MONO		Monocotylédones
LEGU		Légumineuses s.l. Pollen	MOSY	MYSY	Syzygium sp
LEPM		Petersianthus macrocarpus	MOTA	MOTR	Treculia africana
LIAA		Aneulophus africanus	MOTO	MOTR	Treculia obovoidea
LIOA		Ocktochosmus africanus	MOTR		Treculia sp.
LORA		Loranthaceae	MYCP		Coelocaryon preussii
LS13		Sapindaceaa13-12	MYP A		Pycnanthus angolensis
LS17		Sapindaceae sp 17-3	MYSR	MYSY	Syzygium rowlandii
LS18		sp. 18-7	MYSS		Staudtia stipitata
LS24		sp.24-2	MYSY		Syzygium sp.
LS46		sp. 46-7	OCCA		Campylospermum
LSKA		kassi kumbi	OCOF		Ouratea flava
LSKI	CABE	kibayu Anthonotha	OLCE		Coula edulis
LSKS	MESA	Sapot (kifussa 24-6)	OLDZ		Diogoa zenkeri
LSMB		mbulu-mbulu	OLHD	OLHE	Hestieria sp.DIM 1
LSMV		mvessi bata	OLHE		Hestieria sp
LSMW		mwanga ndzabi	OLHM	OLHE	Heisteria sp.MI 1
LSNG	MESA	ngoumba Turraeanthus	OLHZ	OLHE	Hestieria zimmeri
LSPE	MESA	Sapotaceae (pendzi)	OLLS	OLST	Strombosia (koma)
LSSA	MESA	Sapot16-9	OLM1	OLST	Strombosia sp.MI 1
LSSO	AASO	Sorindeia sp.	OLOG		Ongoeka gore
LSTC	CABE	tchitola	OLSG	OLST	Strombosia grandifolia
LSVA	MIPM	vandza 7-7	OLSP	OLST	Strombosia pustulata
MA01		Indeter. prov. Mandzi	OLST		Stombosia sp.
MA02		Indeter. prov. Mandzi	OLST(B)		Strombosiospis tetandra
MA03		Indeter. prov. Mandzi	PAAO		Angylocalyx oligophyllus
MA04		Indeter. prov. Mandzi	PABA	PABA	Baphia sp Kitina
MATH	MESA	Trichilia heudelotii	PABD	PABA	Baphia sp.DIM 1
MECP	MESA	Carapa procera	PABL	PABA	Baphia laurentii
MED1	MESA	Trichilia sp.DIM 1	PABM	PABA	Baphia sp.MI 1
MEEA	MESA	Entandophragma angolense	PAND		Pandanus
MEEN	MESA	Entandophragma sp..LT 1	PAPI	PAPK	Papilionaceae Kitina
MEKI	MESA	Trichilia Kitina	PAPK		Papilionaceae Kitina
MEMA	MESA	Trichilia sp.MA 1	PAPS		Pterocarpus soyauxii

PNMH		<i>Microdesmis haumaniana</i>	SAEM		<i>Eriocoelum macrocarpum</i>
PNMM		<i>Microdesmis</i> sp.MA 1.	SAGG		<i>Ganophyllum giganteum</i>
PNMT		<i>Microdesmis</i> sp. LT 1	SAGA	SAGG	<i>Ganophyllum giganteum</i>
PNPO		<i>Panda oleosa</i>	SAL2		<i>Chytranthus</i> sp.
POCA		<i>Carpolobia Kitina</i>	SALS		<i>Chytranthus</i>
POCG		<i>Carpolobia gossweileri</i>	SAM1		<i>Sapindaceae</i> sp. MI 1
PODO		<i>Podocarpus</i>	SAPF		<i>Pancovia floribunda</i>
PSBF		<i>Barteria fistulosa</i>	SARC		<i>Radlkofera calodendron</i>
PSPG		<i>Paropsia</i> aff. <i>guineensis</i>	SAT1		<i>Chytranthus</i> sp.LT 1
RHAK		<i>Anopyxis klaineana</i>	SAT2		<i>Chytranthus</i> sp.LT 2
RHAM	RHAM	<i>Anisophyllea myriostrieta</i>	SCBS		<i>Brazzeia soyauxii</i>
RHAN	RHAM	<i>Anisophyllea</i> sp.	SCLS		<i>Scytopetalaceae</i>
RHAP	RHAM	<i>Anisophyllea purparescens</i>	SCMA		<i>Scytopetalaceae</i> Mandzi
RHCS		<i>Cassipourea sericea</i>	SCRC		<i>Rhaptopetalum coriaceum</i>
RHRH		<i>Rhisophora</i>	SCSC		<i>Scytopetalum klaineana</i>
RTFA	RUTF	<i>Fagara</i> sp.MA 1	SCSK		<i>Scytopetalum kamerunianum</i>
RUAM		<i>Aidia micrantha</i>	SCT1		<i>Scytopetalacées</i> sp.LT 1
RUBE		<i>Bertiera</i> sp. Tchissanga	SCYT		<i>Scytopetalacées</i> Koub.
RUBH	RUBI	Rub H	SIHK		<i>Hannoa klaineana</i>
RUBI		<i>Rubiaceae</i> sp.	SIOG		<i>Odyndia gabunensis</i>
RUBR		<i>Bertiera racemosa</i>	SPBT	MESA	<i>Baillonella toxisperma</i>
RUCA		<i>Canthium Tchissanga</i>	SPD1	MESA	<i>Sapotacées</i> sp.DIM 1
RUC1		<i>Coffea</i> sp.MA 1	SPGA	MESA	<i>Gambeya</i> (longi rouge)
RUCL		<i>Coffea liberica</i>	SPGA	MESA	<i>Gambeya africana</i>
RUCM	RUPY	<i>Corynanthe mayombensis</i>	SPGS	MESA	<i>Gambeya subnuda</i>
RUCS		<i>Canthium schimperianum</i>	SPK1	MESA	<i>Sapotaceae</i> Kitina
RUCU		<i>Canthium subcordatum</i>	SPKO	MESA	<i>Sapotaceae</i> Koubotchi
RUCU(B)		<i>Cuviera</i> sp.MA 1	SPML	MESA	<i>Manilkara lacera</i>
RUD1	RUBI	<i>Rubiaceés</i> sp.DIM 1	SPMW	MESA	<i>Manilkara welwitschii</i>
RUD2	RUBI	<i>Rubiaceés</i> sp.DIM 2	SPNT	MESA	<i>Sapotaceae</i> Ntombo
RUDB	RUBI	« <i>Rubiaceae</i> » « <i>obatabolo</i> » « <i>Les Bandas</i> »	SPOP	MESA	<i>Omphalocarpum procerum</i>
			SPSD	MESA	<i>Synsepalum dulcificum</i>
RUGA		<i>Gaertnera Tchissanga</i>	SPSY	MESA	<i>Synsepalum les Saras</i>
RUHA		<i>Hallea ciliata</i>	SPT1	MESA	<i>Omphalocarpum</i> sp.LT 1
RUHC		<i>Heinsia crinita</i>	SPT1	MESA	<i>Sapotaceae</i> sp.LT 1
RULU	RUBI	<i>Rubiaceae</i> (luvamba)	SPTO	MESA	<i>Tridemostemon</i>
RUM1	RUBI	<i>Rubiaceés</i> sp.MA 1			<i>omphalocarpoides</i>
RUMA		<i>Massularia acuminata</i>	STCA	STCO	<i>Cola acuminata</i>
RUMM	RUBI	<i>Rubiaceae</i> Mpassi	STCC	STCO	<i>Chlamydocola chlamydantha</i>
RUMU	RUBI	<i>Mussaendea</i> sp.	STCN	STCO	<i>Cola</i> sp Ntombo cf <i>madouhensis</i>
RUND	RUAM	<i>Nauclea diderichii</i>	STCV	STCO	<i>Cola verticillata</i>
RUPC	RUPY	<i>Pausynistalia-Corynanthe</i>	STGF	STCO	<i>Cola lateritia gde feuille</i>
RUPC(B)		<i>Porterandia chladantha</i>	STST		<i>Sterculia tragacantha</i>
RUPI	RUPY	<i>Pausynistalia johimbe</i>	TID1		<i>Tiliaceae</i> sp.DIM 1
RUPY		<i>Pausynistalia johimbe</i>	TIDS		<i>Desplatsia subericarpa</i>
RURA		<i>Randia</i> sp.MA 1	TIDU		<i>Duboscia</i>
RURC	RUBI	<i>Rubiaceae</i> .rameau cylin	TIGM	TIGR	<i>Grewia</i> sp.MA 1
RURT		<i>Rothmannia talbotii</i>	TIGR		<i>Grewia</i> sp.
RUSM		<i>Schumanniohyton</i> sp..LT 1	TIGT	TIGR	<i>Grewia</i> sp.LT 1
RUT1	RUBI	<i>Rubiaceae</i> sp.LT 1	TILB		<i>Tiliaceae</i> sp Les Bandas
RUT2	RUBI	<i>Rubiaceae</i> sp.LT 2	TILS	TIGR	<i>Grewia</i> sp.
RUT3	RUBI	<i>Rubiaceae</i> sp.LT 3	ULCB	ULCE	<i>Celtis brieiei</i>
RUT4	RUBI	<i>Rubiaceae</i> sp.LT 4	ULCE		<i>Celtis</i>
RUTA		<i>Rutaceae</i> sp.	ULCT	ULCE	<i>Celtis</i> sp.LT 1
RUTF		<i>Fagara</i> sp	VEKI	VEVR	<i>Vitex</i> Kitina
RUTG		<i>Tricalysia gossweileri</i>	VELB	VEVR	<i>Vitex</i> Les bandas
SAAL		<i>Allophyllus</i>	VEVR		<i>Vitex rivularis</i>
SABW		<i>Blighia welwitshii</i>	VEVR	VEVR	<i>Vitex</i> sp
SACA		<i>Chytranthus atroviolaceus</i>	VEKO	VEVR	<i>Vitex</i> Koubotchi
SACM		<i>Chytranthus mortheani</i>			
SADI		<i>Chytranthus</i> sp.DIM 1			

16

Carte archéologique du nord de la Sanaga. Paysage des sites et mise en évidence de la transgression forestière sur la savane (centre du Cameroun)

MARTIN ELOUGA

Introduction

Les travaux de prospection et inventaire des sites archéologiques en cours au nord de la Sanaga (40° 20' -6° N ; 10° -13° E) ont des objectifs chronoculturels et paléo-environnementaux. Procéder à une lecture des phases du peuplement de la région et étudier les cultures matérielles correspondantes dans une perspective chronologique, est l'une des questions autour desquelles s'organisent les travaux de recherche. Le problème ainsi soulevé en entraîne un autre, relatif à la connaissance des transformations intervenues dans les paysages pendant l'Holocène, l'hypothèse d'une influence plus ou moins directe de ces changements sur les cultures matérielles étant envisagée. Il faudrait situer ces changements dans le temps, mesurer leur extension géographique, et évaluer l'impact des actions anthropiques. Dans la présente communication, nous faisons une première synthèse de l'état actuel des connaissances chronoculturelles et paléo-environnementales sur les sites répertoriés dans la limite forêt-savane au nord de la Sanaga.

Esquisse typologique et contexte archéologique des sites répertoriés

Nous présentons les résultats de prospection au nord de la Sanaga sur une carte qui illustre les principaux axes de travail et les sites archéologiques découverts (Figure 1). La typologie des sites ainsi répertoriés a été construite sur la base des structures archéologiques trouvées in situ et les données chronologiques disponibles (Elouga, 1992 ; 1995 ; Maret de, 1992 ; Mbida, 1992 ; Essomba, 1992). Les abris sous roches mis au jour et cartographiés

n'ont pas été exclus de notre champ classificatoire, malgré l'absence de dates et l'insuffisance des connaissances actuelles sur leurs structures archéologiques.

Le travail d'ordination ainsi initié a débouché sur la typologie suivante : 1) les sites à fosses ; 2) les habitats sub-actuels de plein air, se différenciant en habitats fortifiés et habitats non fortifiés ; 3) les habitats sous abris ; 4) les ateliers de réduction du minerai de fer (Figure 1).

Cette carte s'est enrichie d'un nouveau type de sites : les sites à fosses qui n'avaient pas encore été découverts dans la région jusqu'en 1994 (Elouga, 1994).

Nous ne reviendrons pas en détail sur les structures archéologiques spécifiques à chaque type de sites, celles-ci ayant déjà fait l'objet de plusieurs études (Atangana, 1988 ; Essomba, 1991 ; Mbida, 1992 ; Elouga, 1985 ; 1991 ; 1994 ; 1995).

La fosse à détritiques est la structure caractéristique des sites à fosses. Celles découvertes à Mbourong et Mandoueng — Tikar au nord de Ngoume — se rapprochent par leurs formes, leur contenu et leur disposition horizontale des fosses des sites de Obobogo, Mfomakap, Okolo, Avoh (Atangana, 1988 ; Elouga, 1994).

Les ateliers de la paléoméallurgie du fer et les habitats sub-actuels de plein air se distinguent par leur richesse en structures verticales et horizontales. Les bas fourneaux en fosse et les tranchées en ruine sont, à ce jour, les structures verticales les mieux connues. Les tranchées, excavations en auréole, profondes de 5 à 7 mètres et larges de 2 à 3 mètres, sont spécifiques aux habitats fortifiés. Les structures horizontales observées dans certains sites se différencient en buttes anthropiques, dépôts archéologiques riches en vestiges céra-

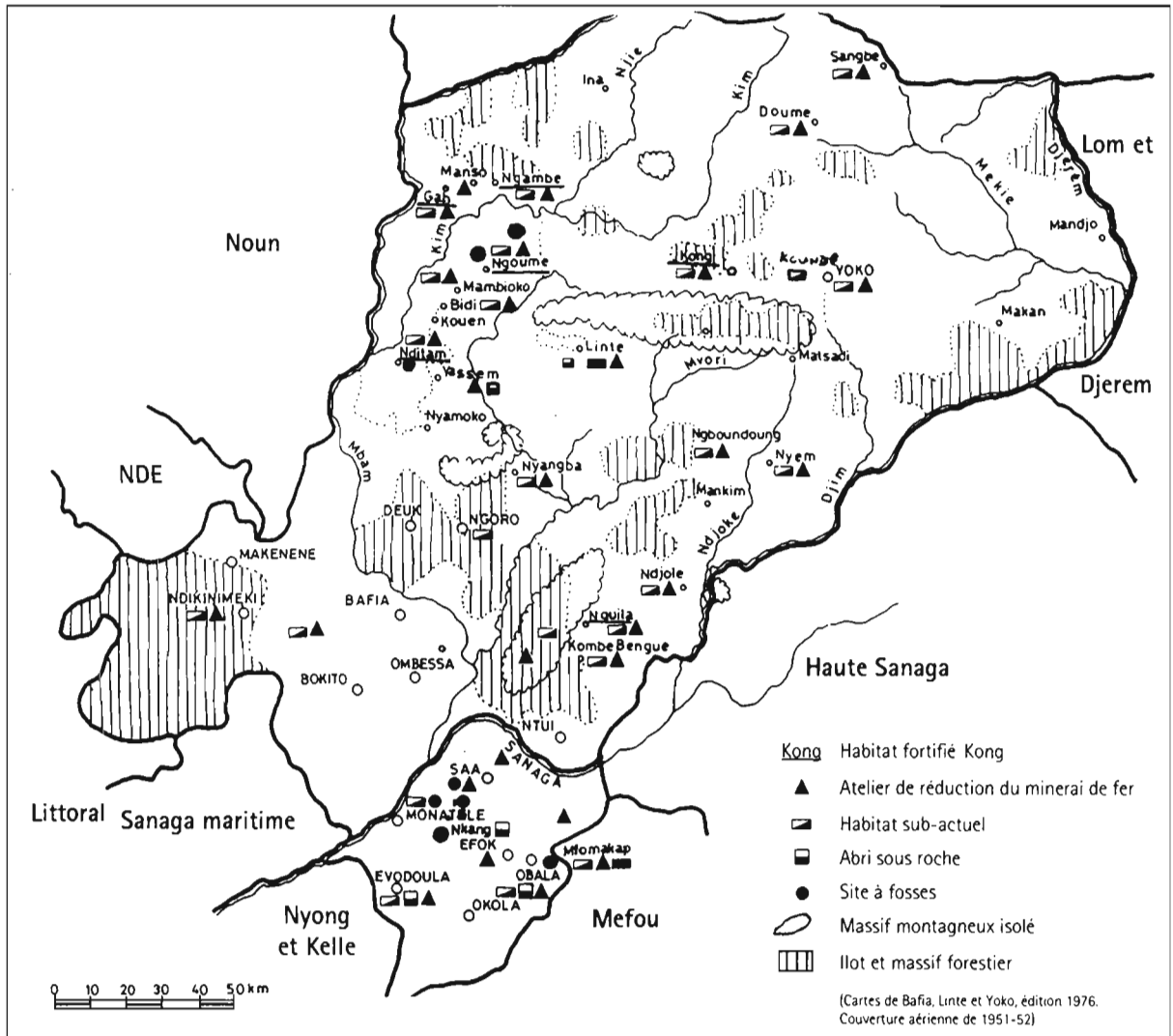


Figure 1 Carte des résultats de prospection au nord de la Sanaga avec les principaux axes de travail et les sites archéologiques découverts.

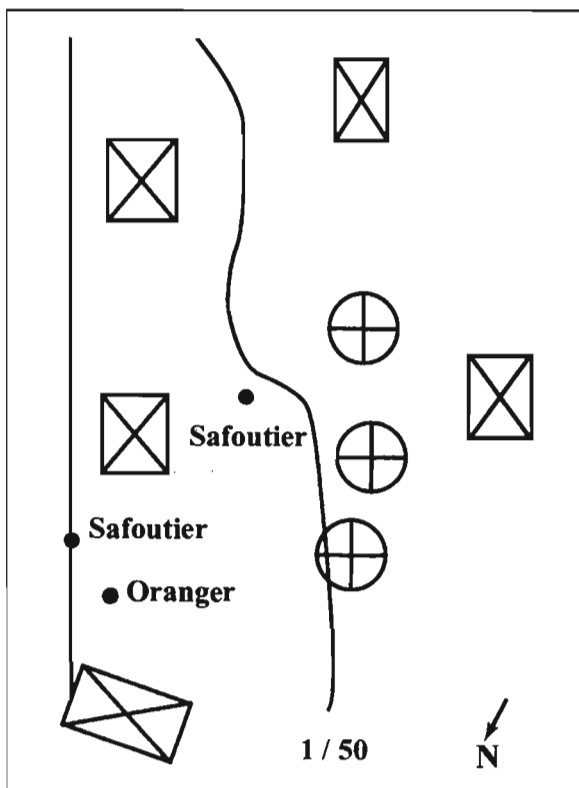


Figure 2 Cases rondes et rectangulaires du site de Mbouessan.

miques, lithiques, végétaux et fauniques, fonds d'habitation de forme ronde ou rectangulaire (Figure 2) et dépotoirs des résidus de la réduction du minerai de fer. Les structures d'habitat ainsi décrites s'intègrent bien dans le contexte archéologique global du Cameroun. Les fortifications découvertes dans certains habitats sub-actuels ne peuvent pas être considérées comme une spécificité structurale de la région, car elles apparaissent aussi dans des sites de l'Ouest et du Nord Cameroun (Martin, 1952 ; Mohamadou, 1982, 1986). De même, l'aire géographique d'occurrence des buttes anthropiques, bas fourneaux et traces d'habitation s'étend de plus en plus (Marliac, 1991 ; Messi, 1994 ; Essomba, 1991).

Contexte environnemental actuel des sites archéologiques

L'examen de l'environnement actuel des sites est fait sur la base de trois référentiels : la topographie, l'hydrographie et la phytogéographie. Les sites archéologiques répertoriés occupent pour la plupart les sommets tabulaires des interfluvés. Cette position topographique est commune aux sites à fosses et aux habitats sub-actuels de plein air, fortifiés ou non. Les habitats sous abris — Linte, Yassem — se situent au pied des massifs isolés. Le

modèle d'occupation de l'espace dans cette partie centrale du Cameroun se démarque de celui mis en évidence au Cameroun septentrional dans lequel les vallées de cours d'eau et les basses terres représentent les principaux axes de peuplement (Digara, 1988 ; Marliac, 1991).

Par rapport au référentiel hydrographique, la structuration spatiale des sites archéologiques est aussi commandée par le réseau. Tous les sites découverts se situent au voisinage des cours d'eau. Une telle répartition géographique met en exergue le poids du déterminisme écologique sur le choix des sites d'habitat.

Les perspectives paléo-environnementales des travaux en cours n'excluent pas l'analyse des paysages végétaux actuels. L'étude de la phytogéographie fait ressortir : a) des sites de forêt dont le peuplement est caractérisé par des espèces telles que *Albizia ziggia*, *Terminalia superba*, *Triplochiton scleroxylon*, *Ceiba pentandra*, b) des sites de savane à *Hyparenia rupha* ou *Imperata cylindrica* dont les espèces arborées sont *Terminalia gloscegens*, *Bridelia feruginea*. Dans l'état actuel des résultats de prospection, cinq sites seulement ont une végétation de savane : Mbourong I, Mbourong II, Mbourong III, Ngambè Tikar et Benga. Les sites de forêt restent numériquement les plus importants. Faut-il expliquer la rareté des sites de savane par l'hypothèse de la dynamique des paysages dans la limite forêt-savane ? Les discussions que suscitent les résultats présentés ci-dessus s'articulent autour de cette question.

Discussion

Les sites à fosses de Mbourong I, II et III, dont l'occupation remonterait à l'Holocène moyen ou récent — 6 000 BP à 1 500 BP — et les sites de l'Âge du fer de Ngambè Tikar et Benga ont, une fois de plus, une végétation de savane. Le paysage des sites à fosses au moment de leur occupation échappe à la mémoire collective des Tikar installés dans leur habitat actuel il y a seulement quatre ou cinq siècles. L'hypothèse de l'aménagement de ces vieux villages dans un contexte forestier et antérieurement à la phase de péjoration climatique de l'Holocène récent (Kadomura, 1982 ; Maley, 1992 ; Schwartz, 1992) ayant entraîné l'ouverture de la forêt et l'installation de la savane peut être avancée. Dans cette perspective, la savane se serait installée à la suite de changements paléo-climatiques et probablement des actions anthropiques dont l'impact sur les paysages reste controversé ; certains auteurs affirmant que l'homme crée la savane (Sillan, 1958 ; Boulvert, 1990) et d'autres adoptant une position contraire (Foresta, 1990 ; Pincon, 1990). Une occupation de ces sites, postérieure à la phase d'ouverture de la forêt ou de savanisation, peut aussi être envisagée. Dans cette seconde hypothèse, l'on pourrait penser que les sites à fosses sont des habitats de plein air aménagés en savane. Mais comment comprendre que l'anthropisation de ces savanes n'ait pas entraîné leur disparition comme on le constate aujourd'hui dans certains sites. La présence des savanes reliques des sites à fosses conforte l'hypothèse selon laquelle l'homme ne crée pas la forêt et que la reconquête de celle-ci sur la savane est un phénomène naturel lié aux variations du milieu. Les travaux en perspective nous détermineront

sur l'une ou l'autre de ces deux hypothèses. Les habitats sub-actuels, fortifiés ou non se situent en contexte forestier — Kong, Nguila, Mambioko, Mambiong, Mbouenching et Ndjinga. Pourtant, les données archéologiques, orales et historiques attestent leur création en contexte de savane.

Sur le plan archéologique, nous nous sommes référés à quelques témoins et structures pour démontrer que les habitats de l'Âge du fer découverts actuellement en milieu forestier ont été aménagés en savane. Dans la plupart des sites de réduction du minerai de fer ou de transformation du métal en produits finis, les fragments de soufflets observés in situ sont en terre. Sans exclure l'hypothèse d'un choix culturel de la matière première de base pour le façonnage de cet instrument, nous pensons que les paléométallurgistes Vute, Tikar, Baveuk de la limite forêt-savane se sont pliés aux contraintes de la nature pour fabriquer des soufflets en terre et non en bois comme chez leurs homologues de la forêt. Dans un milieu de savane, pauvre en espèces arborées, et surtout exploitables pour la sculpture des soufflets, la terre a dû s'imposer aux artisans comme matière première. Ce déterminisme écologique s'exprime mieux dans la métallurgie vute et tikar actuelle, avec le déclin du soufflet en terre, l'apparition et la vulgarisation du soufflet en bois que nous attribuons à l'installation de la forêt et la disparition de la savane.

Les tranchées creusées en auréoles autour des habitats fortifiés — Nditam, Kong, Mvulpè, Ngoumè — sont des témoins archéologiques supplémentaires. Ces fortifications, structures de protection par excellence, ont été mises en place dans un contexte de turbulence marqué par des guerres inter-tribales, mais surtout par les invasions peules (Mohamadou, 1986). La présence des tranchées confirme davantage l'hypothèse de l'aménagement des villages de l'Âge du fer mis au jour dans un milieu ouvert de savane, plus accessible aux cavaliers peuls qui n'osaient s'aventurer dans la zone forestière au cours de leurs chevauchées (Communication personnelle de Lembo Wawe).

Les données de la géographie historique apportent aussi de la lumière sur la question. Les cartes exploitées au cours de nos investigations ont été élaborées à partir des photographies produites à l'issue des couvertures aériennes des années 1940-1950. Les savanes et les îlots forestiers y sont clairement mis en évidence. La position des sites archéologiques sur ces cartes permet d'affirmer que les habitats qui se situent actuellement en contexte forestier, se trouvaient dans la savane il y a quelques décennies. C'est le cas, entre autres de Nguila, Njole, Kong. Les témoignages de Morgen sur l'habitat, l'alimentation et les paysages végétaux de certaines régions prospectées sont aussi des pièces à conviction. La description du poste de Nguila (Ndouba), par exemple, nous situe dans un paysage de savane présentant des couloirs forestiers (Parklandschaff) (Morgen, 1972). Pourtant la région de Nguila, où quelques habitats ont été découverts, est actuellement recouverte de forêt. Les données orales apportent des preuves supplémentaires sur la transgression de la forêt sur la savane. Les Tikar, Voute et Baveuk ont migré il y a environ cinq siècles de

l'Adamaoua à leur habitat actuel. (Communication personnelle de Sadjo, Mgbatou, Moussa, Ngamba ; Mohamadou, 1986.)

Les premiers villages de ces migrants ont été créés dans la savane, écosystème d'élection des Voute, Tikar et Baveuk pour l'aménagement de l'habitat (Communication personnelle de Sadjo, Tanebi, Lembo Wawe). Le choix des sommets de plateaux ou d'interfluvés et de la savane, est probablement le résultat d'un déterminisme culturel ; mais les témoignages recueillis auprès des populations permettent d'affirmer que ce choix s'explique surtout par des motivations stratégiques et sécuritaires. Une lecture de l'état des paysages végétaux de l'espace Voute-Tikar au cours des derniers siècles a aussi été faite sur la base des données orales portant sur les traditions architecturales et les cultures vivrières de base. Les habitations rondes au toit conique et recouvertes de paille d'*Imperata cylindrica* sont caractéristiques de l'architecture traditionnelle tikar et voute. Ce style architectural qui a survécu aux innovations et changements dans certaines chefferies enclavées comme Kong n'est qu'un vestige de la culture matérielle du Cameroun septentrional, habitat d'origine des Tikar et Voute (Lebeuf, 1961 ; Seignobos, 1984). L'utilisation de l'*Imperata cylindrica* dans la construction des habitations est loin d'être un choix technologique délibéré, mais plutôt le résultat du poids des déterminismes écologiques qui s'exprime depuis quelques décennies par le déclin de la paille et la vulgarisation de la natte de raphia tressée, ressource prélevée dans la forêt. Sur le plan agricole, le mil est reconnu par les traditions comme la culture de base des Voute et Tikar. Cultivée uniquement dans la savane, cette plante est aujourd'hui abandonnée. Elle a donc disparu du paysage agraire tikar et voute. L'absence du mil sur la carte agricole de la limite forêt-savane est justifiée par l'introduction du maïs en zone tikar et voute, d'une part, mais aussi par l'installation progressive de la forêt sur les espaces de savane antérieurement exploités pour la culture de cette plante. (Communication personnelle de Moussa, Lembo Wawe, Aoudou Ango, Sangouin Wouri.)

Le dernier point de discussion porte sur les facteurs de la transformation des paysages. Il a été établi que les transformations des paysages végétaux découlent des changements climatiques. Le modèle explicatif proposé met en relation les périodes de crise ou de péjoration climatique avec les phases de savanisation, et les périodes pluvieuses avec les phases de reforestation (Maley, 1992 ; Schwartz, *et al.*, 1990a, Schwartz, *et al.*, 1990b ; Foresta, 1990 ; Schwartz, 1992).

La pertinence de l'hypothèse climatique est sans conteste, au regard des résultats des travaux paléoclimatologiques, botaniques ou sédimentologiques menés dans la zone forestière, ou ailleurs, aux abords du lac Tchad (Servant, 1983). Le caractère global de ces recherches ne permet pas toujours d'apporter des réponses aux modifications phytogéographiques localisées.

C'est à cette échelle locale ou sous-régionale que d'autres facteurs dont l'influence est peu perceptible dans un travail global, interviennent dans l'explication des changements observés dans les paysages. À la limite

forêt-savane au nord de la Sanaga, les actions anthropiques ont un impact certain sur le couvert végétal.

Suivant le savoir local, l'anthropisation des savanes par l'aménagement de l'habitat et les activités agricoles basées sur un essartage excessif modifie la physiologie des paysages végétaux (Communication orale de Ngombere, Auri, Lembo Wawe, Aoudou, Bako). Les espèces d'ombre, genre *Celtis* et *Trilepidium* spp., ainsi que les fruitiers *Mangifera indica*, *Cola acuminata*, *Canarium safu*, plantées autour des habitations forment une touffe végétale anthropique à partir de laquelle les espèces forestières s'installent.

Dans les espaces cultivés, l'élimination systématique d'*Hypparrena rufa* est suivie d'une reprise progressive des droits de la forêt sur la savane avec l'apparition des espèces pionnières telles que *Chromolaena odorata*, *Voacanga africana*, *Mapronea* spp., *Alchornea cordifolia*, *Spadothea capanulata*, *Harungana madagascariensis*.

Conclusion

La carte des sites de la limite forêt-savane illustre la richesse archéologique de cette région du Cameroun méridional. La diversité des structures mises au jour ouvre un champ de recherche assez large sur les phases du peuplement, des chrono-cultures matérielles et les contextes environnementaux dans lesquels elles ont été produites. Les premières observations archéologiques, ainsi que les données ethnographiques attestent un dynamisme des paysages des sites, se manifestant par une transgression de la forêt sur la savane. Ces modifications phytogéographiques sont dues aux changements climatiques, mais aussi aux actions anthropiques, dont l'influence locale est remarquable. Même si cette influence ne suffit pas à elle seule à déclencher le phénomène de savanisation ou de reforestation, elle contribue à son accélération et doit être prise en compte dans toute recherche portant sur l'évolution des milieux naturels.

Références

- Atangana, C. 1988. *Archéologie du Cameroun méridional étude du site d'Okolo*. Thèse de 3^e cycle, Université de Paris I.
- Boulvert, Y. 1990. Avancée ou recul de la forêt centrafricaine. Changements climatiques, influence de l'homme et notamment des feux. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, Paris, ORSTOM, p. 353-366.
- Digara, C. 1988. *Le Paléolithique au Cameroun Septentrional Prospection et étude technologique d'ensembles lithiques*. Thèse de doctorat, Université de Paris X.
- Elouga, M. 1985. *Prospection archéologique dans la Lékié et étude particulière du site de Nkometou (Mfomakap)*. Mémoire de maîtrise, Université de Yaoundé.
- . 1993. La métallurgie ancienne du fer du Pays Vouté : recherches archéologiques dans le Cameroun méridional. *Chroniques du Sud*, 11, 60-66.

- . 1994a. Prospection archéologique et identification des zones de dynamisme dans les départements du Mbam et Kim, Mbam et Inoubou. Séminaire Atelier ECOFIT. Yaoundé, 14-18 nov. 1994.
- . 1994b. Recherches archéologiques au Cameroun méridional. Résultats des prospections et hypothèses sur les phases du peuplement. Séminaire Atelier sur l'état de la recherche archéologique au Cameroun. Yaoundé 24-25 nov. 1994.
- . 1995. L'habitat et l'économie protohistoriques au Cameroun méridional. 10th Congress of Panafrican prehistory and related studies, Harare, 18-23 juin.
- Essomba, J. M. 1991. Le fer dans le passé des sociétés du Sud Cameroun. Thèse de doctorat d'État ès Lettres (Histoire Ancienne), Université de Paris I, 2 vol.
- . 1992. *L'archéologie au Cameroun*. Actes du I^{er} Colloque international de Yaoundé, 6-9 janvier 1986. Paris, Karthala.
- Foresta, H. de. 1990. Origine et évolution des savanes intramayombiennes (R. P. du Congo). II. Apports de la botanique forestière. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique Centrale atlantique*, Paris, ORSTOM, p. 326-335.
- Kadomura, H. (dir. publ.). 1982. *Geomorphology and environmental changes in the forest and savanna Cameroon*, Sapporo, Hokkaido University.
- Lebeuf, J. P. 1961. *L'habitation des Fali montagnards du Cameroun Septentrional*, Paris, Hachette.
- Maley, J. 1992. Mise en évidence d'une péjoration climatique entre ca. 2 500 et 2 000 ans BP en Afrique tropicale humide. *Bull. Soc. Géologique de France*, **163**, 3, 363-365.
- Marlet, P. de. 1992. Sédentarisation, agriculture et métallurgie du Sud Cameroun. Synthèse des recherches depuis 1978. Dans : J. M. Essomba (dir. publ.), *L'Archéologie au Cameroun*, Paris, Karthala, p. 247-262.
- Marliac, A. 1991. *De la préhistoire à l'histoire au Cameroun septentrional*, Paris, ORSTOM (« Coll. Études et thèses ».) Vol. I et II.
- Martin, H. 1952. *Histoire et coutumes Bamun*, Mémoire de l'IFAN, Série Population, n° 5.
- Mbida, C. 1992. Étude préliminaire du site de Ndindan et datation d'une première série de fosses. Dans : J. M. Essomba (dir. publ.), *L'Archéologie au Cameroun*, Paris, Karthala, p. 263-264.
- Messi, L. 1994. *L'évolution de l'habitat de Nseng-Nlong. Données historiques et archéologiques*. Mémoire de maîtrise, Université de Yaoundé I.
- Mohamadou, T. 1986. *Les traditions d'origine des peuples du Centre et de l'Ouest du Cameroun*, ILCA, Morimichi Tomikawa.
- Morgen, C. Von. 1982. *A travers le Cameroun du sud au nord*, Paris. S. Fleury/Sorbonne.
- Pincon, B. 1990. La métallurgie du fer sur les plateaux Teke (Congo). Quelle influence sur l'évolution des paysages au cours des deux derniers millénaires? Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique Centrale Atlantique*, Paris, ORSTOM, p. 479-492.
- Seignobos, C. 1984. L'habitation. Dans : J. Boutrais et al., (dir. publ.), *Le nord du Cameroun. Des hommes, une région*, Paris, ORSTOM, p. 181-199.
- Sillans, R. 1958. *Les savanes de l'Afrique Centrale. Essai sur la physionomie, la structure et le dynamisme des formations végétales ligneuses des régions sèches de la RCA*. Paris, Lechevalier.

17

Le contenu pollinique de l'atmosphère dans les forêts du sud Cameroun près de Yaoundé. Résultats préliminaires

ARIANE FREDOUX, J. MALEY

Introduction

Connaître le contenu pollinique de l'atmosphère non seulement contribue à améliorer l'interprétation des analyses polliniques effectuées sur les dépôts quaternaires mais apporte aussi des données originales pour la recherche en agronomie et en médecine allergologique.

Les principales études de ce type portant sur les régions continentales de l'Afrique de l'ouest intertropicale sont celles de Ybert (1975, 1980) en Côte d'Ivoire et au Tchad et de Caratini, Tissot et Frédoux (1988) au Niger. D'autres études ont été effectuées en milieu marin au large de l'Afrique de l'ouest par Caratini et Cour (1980), Melia (1984) et par Calléja *et al.* (1993), démontrant le transport des masses polliniques par les vents au large du continent. Les travaux de Cour et Duzer (1980) effectués le long d'un transect nord-sud allant de l'Algérie (Oran) au sud de la Côte d'Ivoire (Abidjan) ont montré le rôle des courants atmosphériques sur la dissémination des pollens et le rapport étroit existant entre la composition des associations polliniques retrouvées sur les filtres et les diverses végétations traversées. Un des buts de nos analyses est, dans le cadre du programme ECOFIT, de contribuer à la calibration des analyses palynologiques des sédiments récoltés dans les zones forestières de l'Afrique centrale atlantique.

L'environnement climatique et végétal

La localité de Mengang se trouve vers 600 m d'altitude près de la ligne de partage des eaux séparant le bassin du Nyong au sud de celui de la Sanaga au nord (Figure 1). Ce dernier, très vaste, est couvert schématiquement sur son

tiers méridional par la forêt, le tiers central étant caractérisé par une mosaïque forêt-savane tandis que les savanes couvrent le dernier tiers septentrional. Cette dernière partie du bassin de la Sanaga s'étend sur le flanc méridional du Plateau de l'Adamaoua qui, à l'altitude moyenne de 1 100 m et selon un axe Est-Ouest, coupe le Cameroun en deux parties. La partie occidentale de ce bassin s'appuie sur la Dorsale volcanique camerounaise dont les principaux sommets se situent entre 2 000 et 3 000 m.

Le climat régnant sur les secteurs forestiers des bassins de la Sanaga et du Nyong est de type équatorial-guinéen à deux saisons des pluies entrecoupées par une grande saison sèche (décembre à février) et une petite saison sèche (juillet-août), cette dernière étant plutôt une période de diminution des pluies. Les températures présentent peu d'amplitude au cours de l'année avec une moyenne de 23 °C à Yaoundé vers 700 m d'altitude. Sur les secteurs forestiers et de mosaïque forêt-savane des bassins de la Sanaga et du Nyong le total annuel des pluies varie assez peu et est compris entre 1 500 et 1 600 mm (Suchel, 1988; Figure 2).

Concernant la végétation, Letouzey (1968, 1985) et White (1983) distinguent du nord au sud du Cameroun:

La région soudanienne est subdivisée en :

- ▷ un *domaine sahélien* qui s'étend du lac Tchad au ca. 10° N, avec des steppes plus ou moins arbustives comportant surtout des *Acacia* et des *Combretaceae*, la strate herbacée est largement dominée par les *Gramineae* ;
- ▷ un *domaine soudanien* (*s. stricto!*) allant de ca. 10° N au rebord septentrional du plateau de l'Adamaoua, avec des savanes plus ou moins riches en arbres com-



Photo 1 Station de Mengang. Vue de la girouette porte-filtres dans un jardin de case.



Photo 2 Station de Mengang. Vue d'une partie de la plantation et de la forêt au second plan.

portant en particulier des Combretaceae (*Terminalia*), Mimosaceae (*Prosopis*), Euphorbiaceae (*Uapaca*) et Burseraceae (*Boswellia*);

- ▷ une zone de transition avec la forêt, appelée domaine soudano-guinéen, s'étend sur le Plateau de l'Adamaoua et ses contreforts méridionaux. Les formations typiques sont des forêts claires à Combretaceae (*Terminalia*) et Caesalpiniaceae (*Daniellia*, *Isoberlinia*, *Burkea*), mais les savanes arbustives sont aussi très développées. Dans le secteur de la mosaïque forêt-savane, les savanes périforestières sont paradoxalement nettement moins arborées que les savanes soudano-guinéennes ou même soudaniennes. Les arbres les plus fréquents sont des Combretaceae (*Terminalia glaucescens*), Ochnaceae

(*Lophira lanceolata*), Euphorbiaceae (*Bridelia ferruginea*) et Annonaceae (*Annona senegalensis*).

La région guinéo-congolaise est composée de plusieurs domaines (cf. Letouzey, 1985):

- ▷ un domaine de la forêt dense humide semicaducifoliée, à basse et moyenne altitude, caractérisé surtout par des Sterculiacées (*Triplochiton*, *Mansonia*) et Ulmacées (*Celtis*), mais aussi par des Combretaceae (*Terminalia superba*) et des Mimosaceae (*Piptadeniastrum africanum*).
- ▷ un domaine de la forêt dense humide sempervirente correspondant surtout au Cameroun à la forêt biafréenne, caractérisée par sa richesse en Caesalpiniaceae. Cette forêt s'étend de la côte à la région de Yaoundé-Ebolowa (11°-12° E).

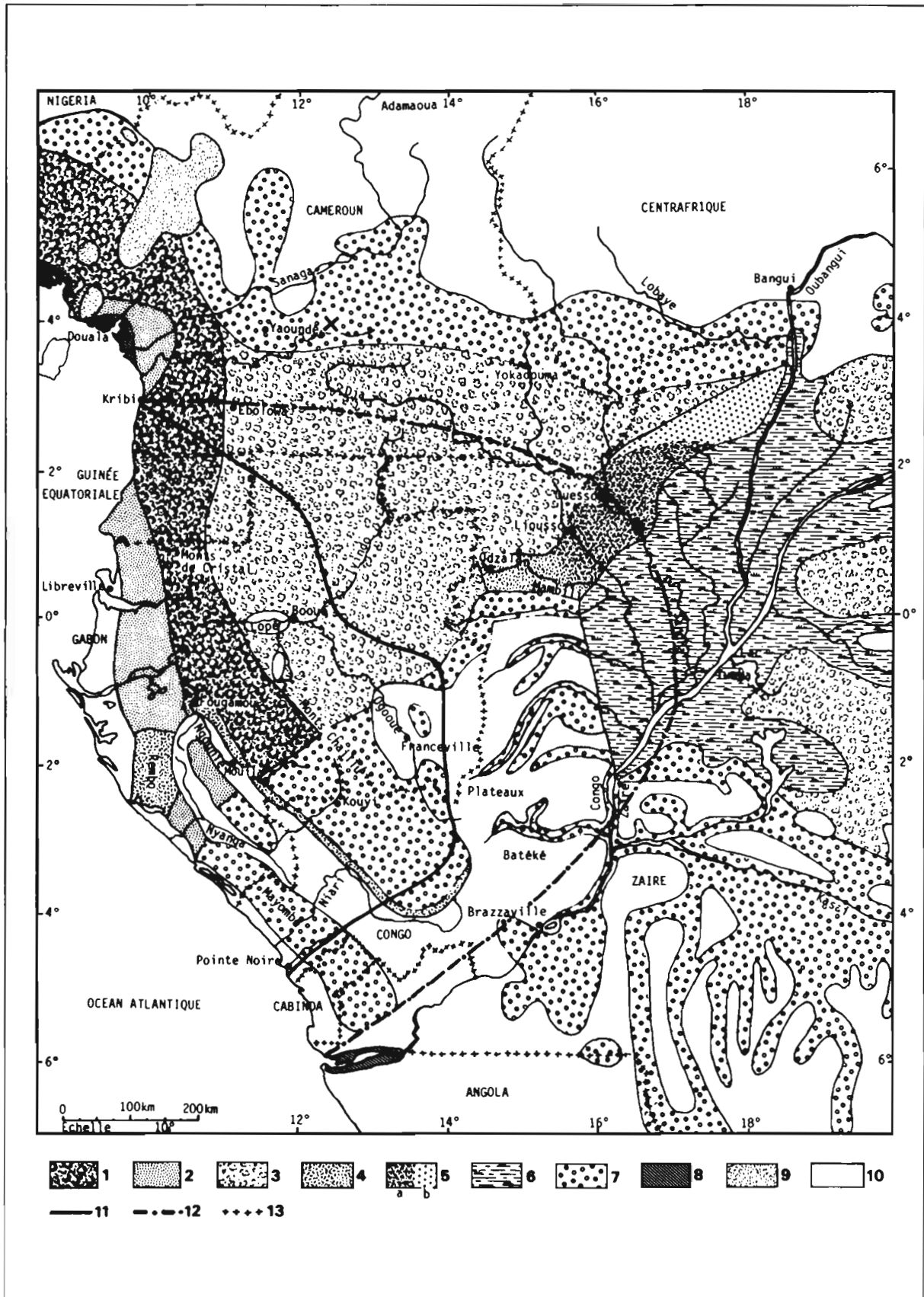


Figure 1 Position de la station de Mengang (croix à l'est de Yaoundé) et carte schématique de la végétation forestière de l'Afrique centrale atlantique (extrait de Maley, 1990). (1) Forêts sempervirentes biafréennes à nombreuses *Caesalpinia*ceae. (2) Forêts littorales atlantiques à *Sacoglottis gabonensis* et *Lophira alata* au Cameroun, auxquelles s'ajoutent au Gabon *Aucoumea klaineana* (Okoumé). La limite entre 1 et 2 est irrégulière et souvent progressive. (3) Forêts de type congolais caractérisées surtout par l'alternance ou le mélange de formations sempervirentes et semi-caducifoliées. (4) Forêts clairsemées à *Marantaceae* et *Zingiberaceae*. (5a) Mélange des types 4 et 5b. (5b) Forêts sempervirentes à *Gilbertiodendron dewevrei* (*Caesalpinia*ceae). (6) Zone inondée presque toute l'année, avec des formations sempervirentes, raphiales et autres formations hygrophiles. (7) Forêts semi-caducifoliées. (8) Mangroves. (9) Formations montagnardes diverses. (10) Savanes. (11) Limite de l'extension vers l'est et le sud-est de l'Okoumé. (12) Extension maximum saisonnière des influences « rafraichissantes » dues à la persistance des couvertures nuageuses stratiformes non précipitantes s'étendant sur une grande partie de l'Afrique centrale atlantique pendant la grande saison sèche annuelle (de mai à fin août) (d'après Saint-Vil, 1979). (13) Frontières.

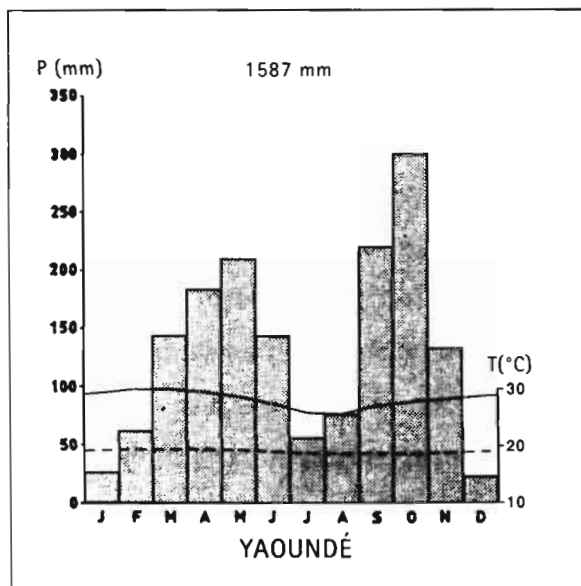


Figure 2 Diagramme ombrothermique pour la station de Yaoundé.

▷ un domaine de la forêt congolaise qui s'étend sur l'est du Cameroun en débutant grossièrement à l'est du 12° E. Cette forêt particulière est formée par un mélange d'éléments de la forêt sempervirente, avec surtout des peuplements quasi monospécifiques à *Gilbertiodendron dewevrei* (Caesalpinaceae), associés à des espèces typiquement congolaises, c'est-à-dire dont les aires s'étendent vers le Congo et le Zaïre. Ces dernières sont fréquemment caducifoliées et appartiennent parfois à des espèces et souvent à des genres communs avec les formations forestières périphériques semicaducifoliées. Ainsi la forêt congolaise apparaît-elle comme une mosaïque à la maille très variable de formations sempervirentes et semicaducifoliées.

Toutes ces formations sont, suivant les régions, plus ou moins dégradées par l'action anthropique et remplacées par diverses plantes cultivées et surtout par des végétations « secondaires » qui sont en fait des plantes pionnières parmi lesquelles on peut citer les arbres suivants : *Musanga*, *Alchornea cordifolia*, *Macaranga*, *Mallotus*, etc.

Matériel et méthodes

Chaque filtre est constitué par un cadre plastique de 20 × 20 cm qui maintient 6 épaisseurs de gaze hydrophile légèrement imprégnée d'huile de silicone. Chaque cadre est fixé sur une girouette à environ 4 m au-dessus du sol. L'exposition était hebdomadaire et faite du lundi au lundi suivant. Une fois le cadre plastique enlevé, chaque filtre a été traité chimiquement au Laboratoire de Palynologie (CNRS/ISEM) de l'Université de Montpellier 2, selon la méthode mise au point par Cour (1974).

Les données concernant les vents à Yaoundé sur 12 ans (1974 à 1985) ont été collectées dans le *Bulletin Mensuel de la Météorologie du Cameroun* (Figure 3). Le relevé des précipitations pour l'année étudiée (1987) a été obtenu à la Direction de la météorologie nationale du Cameroun (Figure 4).

Les analyses polliniques

Chaque échantillon hebdomadaire a été analysé et des regroupements ont été opérés pour obtenir des périodes de un mois (Figure 5). L'étude préliminaire présentée ici porte sur les mois d'avril à octobre 1987. Les fréquences relatives ont été calculées en prenant comme base le total des pollens et des spores comptés. La fréquence relative annuelle a été calculée pour tous les groupes de taxons, en mettant aussi en évidence le total

Figure 3
Vents. Moyennes mensuelles (m/s) pour la période de 1974 à 1985.

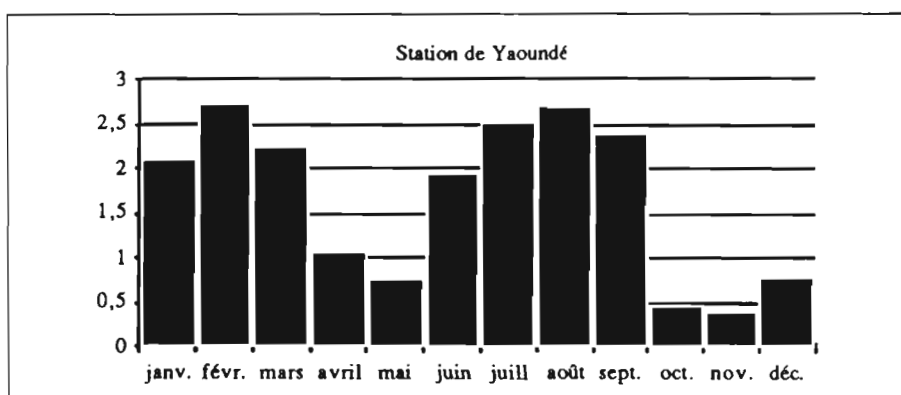
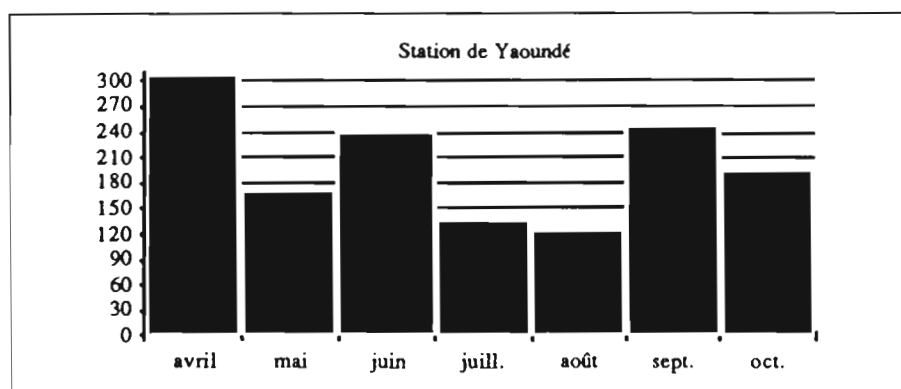


Figure 4
Pluies. Moyennes mensuelles (mm) durant les périodes étudiées d'avril à octobre 1987.



des pollens d'arbres (AP) par rapport à celui des pollens d'herbes (ou pollens non arborés, NAP). Ensuite ont été évalués les flux annuels pour 1 000 m³ d'air d'après la méthode de Cour (1974). Les analyses polliniques ont conduit à la détermination d'environ 150 taxons polliniques, parmi lesquels 115 taxons arborés et 29 herbacés, dont l'ensemble appartient à 58 familles. En se basant sur les travaux de Letouzey (1968, 1985), ces taxons ont été répartis en dix groupes suivant leurs exigences écologiques et les formations végétales dans lesquels ils sont dominants.

Fréquences relatives des différents groupes de taxons (Figure 6)

Les groupes constitués sont inégaux par le nombre et la fréquence des taxons. On a distingué tout d'abord les formations végétales suivantes (Tableau 1).

Fréquences relatives des différentes familles (Figure 7)

Les Euphorbiaceae présentent la plus grande variété taxonomique avec 21 taxons dont les plus fréquents sont *Macaranga*, *Mallotus*, *Alchornea* type *cordifolia*,

Tableau 1 Liste des taxons. Groupes écologiques. AP* NAP°

• Groupe 1.	<i>Forêt dense humide semicaducifoliée</i> , avec 35 % du total des pollens, dont 32 % AP.
• Groupe 2.	<i>Forêt de type pionnier</i> , avec 57 %, uniquement AP.
• Groupe 3.	<i>Forêt dense humide sempervirente</i> , avec 1 %, uniquement AP.
• Groupe 4.	<i>Forêt marécageuse et autres milieux hygrophiles</i> , avec 0,5 % du total.
Les groupes 1 à 4 qui représentent les diverses formations végétales régionales, constituent 93 % du total des pollens comptés.	
• Groupe 5.	<i>Savanes (sensu lato)</i> . Ce groupe qui correspond aux savanes périforestières et aux autres savanes plus septentrionales (domaines soudano-guinéen et soudanien) comporte 2 % du total dont plus de 1,5 % NAP).
• Groupe 6.	<i>Gramineae</i> . Vue leur importance dans tous les milieux ouverts, particulièrement dans les savanes, ce taxon est étudié séparément ; il constitue 3 % du total.
• Groupe 7.	<i>Plantes cultivées</i> . moins de 1 % du total.
• Groupe 8.	<i>Spores</i> (Ptéridophytes et Mousses). environ 1 % du total.
• Groupe 9.	<i>Divers - Ubiquistes</i> . 0,1 % du total.
• Groupe 10.	<i>Pollens indéterminés</i> . 0,1 % du total.

Groupe 1. Forêt dense humide semicaducifoliée

*Antiaris toxicaria** Moraceae *Antidesma** Euphorbiaceae, *Baphia** Papilionaceae, *Bertiera** Rubiaceae, *Bosqueia** Moraceae, *Canthium** Rubiaceae, *Celtis** Ulmaceae, *Chlorophora** Moraceae, *Combretaceae**, *Cordia** Boraginaceae, *Croton** Euphorbiaceae, *Diospyros** Ebenaceae, *Dombeya** Sterculiaceae, *Drypetes** Euphorbiaceae, *Holoptelea** Ulmaceae, *Leptonychia** Sterculiaceae, *Margaritaria discoidea** Euphorbiaceae, *Melochia** Sterculiaceae, *Millettia** Papilionaceae, *Nauclea** Rubiaceae, *Nesogordonia** Sterculiaceae, *Olacaceae**, *Oleaceae**, *Phoenix reclinata** Palmae, *Phyllanthus** Euphorbiaceae, *Pilea** Urticaceae, *Piptadeniastrum africanum** Mimosaceae, *Psychotria** Rubiaceae, *Pterocarpus** Papilionaceae, *Sapindaceae**, *Sapotaceae**, *Sterculiaceae* aff. *, *Tetrorchidium** Euphorbiaceae, *Tiliaceae**, *Trichilia** Meliaceae, *Trichoscypha** Anacardiaceae, *Triplochiton scleroxylon** Sterculiaceae, *Urera*3 Urticaceae, Urticaceae,° *Ziziphus** Rhamnaceae.

Groupe 2. Forêt de type pionnier

*Alchornea** Euphorbiaceae, *Anthocleista** Loganiaceae, *Antrocaryon** Anacardiaceae, *Bombax** Bombacaceae, *Bridelia** Euphorbiaceae, *Ceiba pentandra** Bombacaceae, *Clerodendrum** Verbenaceae, *Discoglyprena** Euphorbiaceae, *Dodonea** Sapindaceae, *Fagara** Rutaceae, *Flacourtiaceae**, *Lannea** Anacardiaceae, *Macaranga** Euphorbiaceae, *Mallotus oppositifolius** Euphorbiaceae, *Menispermaceae**, *Mimosaceae* polyade*, *Musanga cecropioides** Moraceae, *Mussaenda** Rubiaceae, *Myrianthus arboreus** Moraceae, *Papilionaceae**, *Paullinia pinnata** Sapindaceae, *Petersianthus macrocarpus** Lecythidaceae, *Pycnanthus angolensis** Myristicaceae, *Rauwolfia** Apocynaceae, *Sterculia** Sterculiaceae, *Trema** Ulmaceae

Groupe 3. Forêt dense humide sempervirente

*Adenia** Passifloraceae, *Amanoa strobilacea** Euphorbiaceae, *Balanites** Balanitaceae, *Berlinia** Caesalpiniaceae, *Blighia welwitschii** Sapindaceae, *Caesalpiniaceae**, *Calpocalyx** Mimosaceae, *Crudia** Caesalpiniaceae, *Dialium** Caesalpiniaceae, *Dorstenia** Moraceae, *Hippocrateaceae**, *Hugonia** Linaceae, *Klaineanthus gabonensis** Euphorbiaceae, *Klainedoxa gabonensis** Irvingiaceae, *Maesobotrya barteri** Euphorbiaceae, *Syzygium** Myrtaceae, *Thecacoris** Euphorbiaceae, *Treculia** Moraceae

Groupe 4. Forêt marécageuse et autres milieux hygrophiles

*Aeschynomene** Papilionaceae, *Cyperaceae*°, *Mitragyna** Rubiaceae, *Pandanus candelabrum** Pandanaceae, *Raphia** Palmae, *Sesbania** Papilionaceae, *Spondianthus preussii** Euphorbiaceae, *Tetracera alnifolia** Dilleniaceae, *Typha** Typhaceae, *Uapaca** Euphorbiaceae.

Groupe 5. Savanes (sensu lato)

*Acacia** Mimosaceae, *Acalypha** Euphorbiaceae, *Afromosia* (Pericopsis)* Papilionaceae, *Allophylus** Sapindaceae, *Cassia** Caesalpiniaceae, *Chenopod.-Amaranthaceae*, *Cissus*° Ampelidaceae, *Compositae*° tubuliflorae, *Corchorus*° Tiliaceae, *Crotalaria*° Papilionaceae, *Cussonia arborea** Araliaceae, *Daniellia** Caesalpiniaceae, *Dichrostachys cinerea** Mimosaceae, *Entada abyssinica** Mimosaceae, *Grewia** Tiliaceae, *Heliotropium*° Boraginaceae, *Hymenocardia acida** Euphorbiaceae, *Indigofera*° Papilionaceae, *Mitracarpus scaber*° Rubiaceae, *Morinda lucida** Rubiaceae, *Oldenlandia*° Rubiaceae, *Plantago*° Plantaginaceae, *Premna** Verbenaceae, *Prosopis africana** Mimosaceae, *Rhus longipes** Anacardiaceae, *Rhynchosia*° Papilionaceae, *Securinega virosa** Euphorbiaceae, *Tapinanthus*° Lorantheae, *Tephrosia*° Papilionaceae, *Trichodesma*° Boraginaceae, *Vitex** Verbenaceae.

Groupe 6. Gramineae°

Groupe 7. Plantes cultivées

Capsicum° Solanaceae, *Carica papaya** Caricaceae, *Coffea** Rubiaceae, *Elaeis guineensis** Palmae, *Eucalyptus** Myrtaceae, *Pinus caribaea** Pinaceae.

Groupe 8. Spores

Asplenium Pteridophyta, *Nephrolepis* Pteridophyta, *Pteris* Pteridophyta, *Selaginella myosorus* Pteridophyta, Spores monolètes Pteridophyta, Spores trilètes Pteridophyta

Groupe 9. Divers ubiquistes

*Capparidaceae**, *Cruciferae*°, *Euphorbia** Euphorbiaceae, *Geraniaceae*°, *Labiatae*°, *Liliaceae*°, *Lotus*° Papilionaceae, *Myrica** Myricaceae, *Pentodon pentandrus** Rubiaceae, *Scrofulariaceae*°, *Solanaceae**°

Groupe 10. Indéterminés

Tetrorchidium, *Margaritaria*. Cette famille est présente dans les groupes 1 à 5 puis 7. C'est dans le groupe 2 qu'elles sont les plus abondantes avec 27 %, pour un total d'environ 28 %.

Les Ulmaceae (3 taxons seulement), *Celtis*, *Trema* et *Holoptelea*, sont concentrées dans les groupes forestiers 1 et 2 et atteignent 33 % du total.

Les Moraceae (7 taxons, dont *Chlorophora*, *Antiaris*, *Myrianthus*, *Musanga*), sont présentes dans les groupes 1, 2 et 3 et ont les fréquences les plus élevées dans le groupe 2 avec *Musanga*; elles représentent 26 % du total.

Les Urticaceae (3 taxons dans le groupe 1), atteignent 3 % du total.

La super-famille des Légumineuses qui représente 1,5 % du total, est subdivisée dans les familles suivantes :

- ▷ Papilionaceae (12 taxons), dont *Baphia* et *Afrormosia* (groupes 1 et 3) pour 0,7 %;
- ▷ Caesalpiniaceae (6 taxons), dont *Cassia* et *Daniellia* (groupes 5) pour 0,7 %;
- ▷ Mimosaceae (7 taxons), dont *Acacia*, *Dichrostachys* et *Entada* (groupes 2, 3 et 5) soit un total de 25 taxons répartis surtout dans les groupes forestiers (13 taxons) et mais aussi en savane (11 taxons).

Les Anacardiaceae (4 taxons) se trouvent principalement dans le groupe 2 avec *Lannea* et atteignent 0,5 % du total.

Les Sterculiaceae (7 taxons), sont surtout présentes dans le groupe 1 avec *Nesogordonia*, *Sterculia* type, *Triplochiton scleroxylon*., mais leur fréquence dépasse à peine 0,1 % du total.

Les Rubiaceae (11 taxons), avec 4 taxons dans le groupe 1 et 3 dans le groupe 5, parmi lesquels *Mitracarpus*, *Oldenlandia* et *Morinda*, n'atteignent pas 0,1 % du total.

Les Sapindaceae (5 taxons, dont *Dodonea*, *Paullinia* et *Blighia*), n'atteignent pas 0,1 % du total.

Fréquences relatives mensuelles des différents groupes de taxons (Figure 8)

Les fréquences mensuelles sont calculées sur le total pollinique mensuel des différents groupes de taxons. Pour les groupes forestiers, les maxima interviennent surtout en avril-mai avec 84 % pour le groupe 1, 86 % pour le groupe 2 et 2 % pour le groupe 3. Toutes les valeurs mensuelles sont supérieures à 10 % pour le groupe 2.

Les fréquences polliniques des Gramineae et du groupe 5 des savanes sont plus faibles; leurs maxima

Semaines d'exposition des pièges à Mengang en 1987

Avril : S13. 23.03 au 30.03; S14. 30.03 au 06.04; S15. 06.04 au 13.04; S16. 13.04 au 20.04; S17. 20.04 au 27.04
 Mai : S18. 27.04 au 04.05; S19. 04.05 au 11.05; S20. 11.05 au 18.05; S21. 18.05 au 25.05
 Juin : S22. 25.05 au 01.06; S23. 06.06 au 08.06; S24. 08.06 au 15.06; S25. 15.06 au 22.06; S26. 22.06 au 29.06
 Juillet : S27. 29.06 au 06.07; S28. 06.06 au 13.07; S29. 13.07 au 20.07; S30. 20.07 au 27.07
 Août : S31. 27.07 au 03.08; S32. 03.08 au 10.08; S33. 10.08 au 17.08; S34. 17.08 au 24.08; S35. 24.08 au 31.08
 Septembre : S36. 31.08 au 07.09; S37. 07.09 au 14.09; S38. 14.09 au 21.09; S39. 21.09 au 28.09
 Octobre : S40. 28.09 au 05.10; S41. 05.10 au 12.10; S42. 12.10 au 19.10

Figure 5 Semaines d'exposition des pièges à Mengang (avril à octobre 1987).

Figure 6 Fréquences relatives (avril-octobre 1987) des différents groupes de taxons (G) (échelle logarithmique).

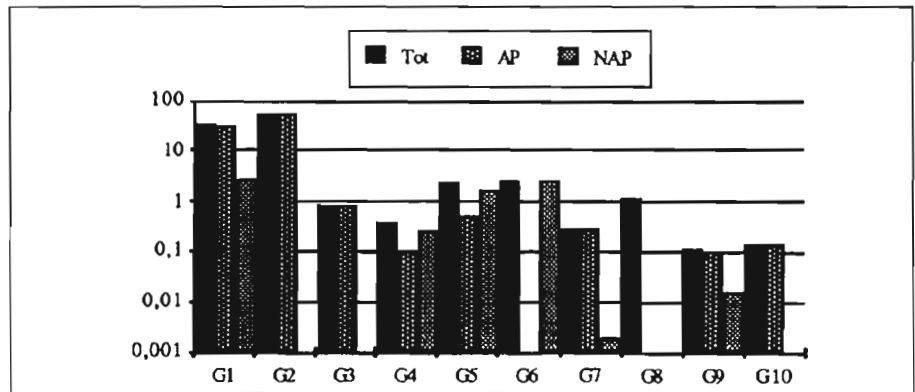
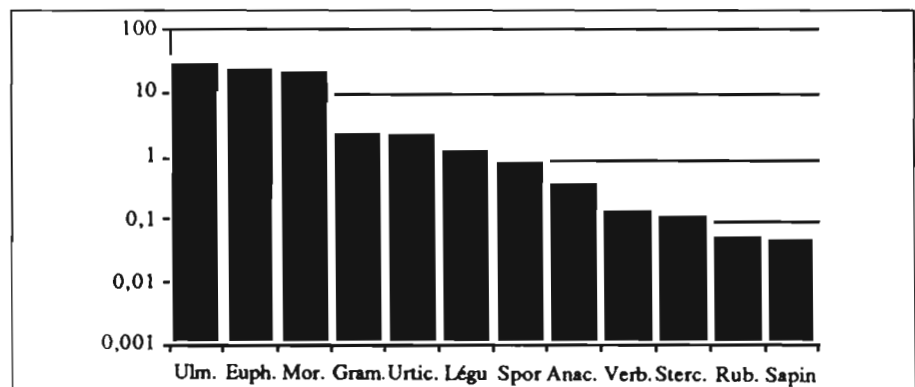


Figure 7 Fréquences relatives (avril-octobre 1987) des principales familles (échelle logarithmique).



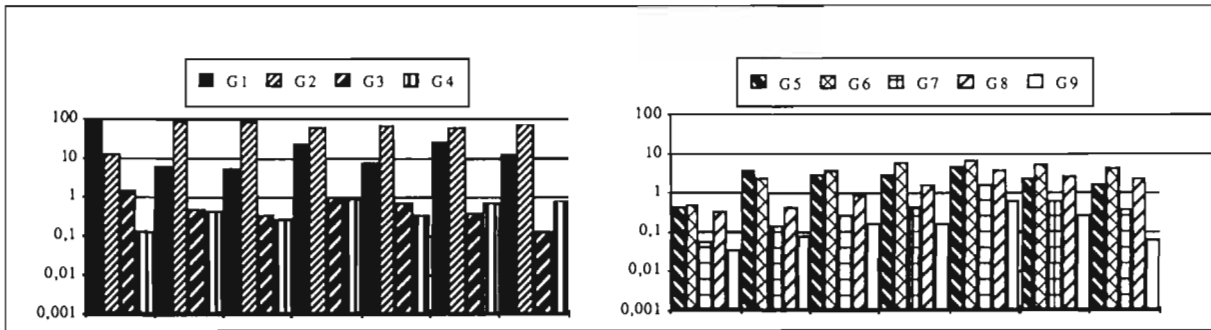


Figure 8 Fréquences relatives mensuelles des groupes de taxons 1 à 9 (échelle logarithmique).

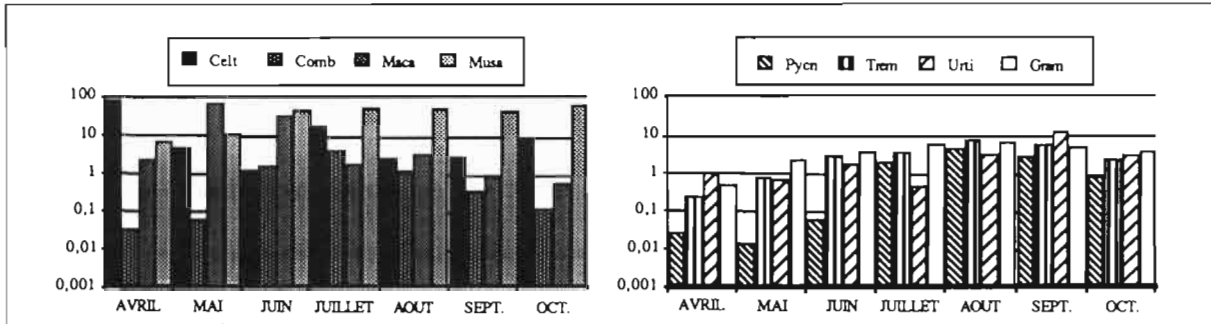


Figure 9 Fréquences relatives mensuelles des principaux taxons 1 à 9 (échelle logarithmique).

sont respectivement de 7 et 5 % en août, les minima de ces groupes se situent en avril avec moins de 1 %.

Le groupe de taxons liés à l'action anthropique présente un maximum proche de 2 % en août et aussi un minimum inférieur à 0,1 % en avril.

Fréquences relatives mensuelles des principaux taxons (Figure 9)

Les principaux taxons sont présentés selon une fréquence décroissante :

- ▷ *Celtis* (groupe 1) dont le pic intervient en avril avec 81 % ; tous les autres mois ce taxon reste inférieur à 10 %, excepté en juillet avec 18 %.
- ▷ *Musanga* (groupe 2) dont le pic intervient en octobre avec 73 % ; les autres mois ce taxon a une fréquence comprise entre 12 et 55 %, avec un minimum de 7 % en avril.
- ▷ *Macaranga* (groupe 2) présente un pic important en mai avec 72 % et un autre en juin avec 35 % ; les autres mois sa fréquence est inférieure à 5 %.
- ▷ *Urticaceae* (groupe 1) présente un pic en septembre avec 25 %, les autres mois sa fréquence est inférieure à 5 %.
- ▷ *Trema* (groupe 2) présente un pic étalé de 8 et 7 % en août et septembre.
- ▷ *Pycnanthus* (groupe 2) présente un pic mineur de 5 % en août, tous les autres mois sa fréquence est comprise entre 1 et 3 %.
- ▷ *Combretaceae* (groupe 1) présente un pic mineur de 5 % en juillet, tous les autres mois sa fréquence est inférieure à 2 %.

Flux polliniques pour 1000 m³ d'air

Les flux totaux (avril à octobre 1987, Figure 10)

Par ordre de valeurs décroissantes, les flux polliniques sont de plus de 100 000 grains pour le groupe 2, environ 70 000 grains pour le groupe 1, environ 1 500 grains pour

le groupe 3 et un peu plus de 500 pour le groupe 4, ce qui pour les formations forestières donne un flux moyen pour 1 000 m³ d'air d'environ 172 000 pollens. Les pollens de Gramineae (groupe 6) sont près de 5 000, ceux des taxons de savane (groupe 5) moins de 4 000, ceux des plantes cultivées (groupe 7) d'environ 500 et les spores (groupe 8) d'environ 1 500. Les flux des pollens forestiers sont donc fortement majoritaires ; par contre les Gramineae et les taxons de savane sont nettement plus faibles. Ces derniers résultats sont en concordance avec les fréquences relatives.

Les flux mensuels des différents groupes de taxons (Figure 11)

Les plus fortes quantités de pollens circulant dans l'atmosphère interviennent en mai pour le groupe 2 avec un million de grains, ensuite vient le groupe 1 en avril avec 500 000 grains. Pour ces deux groupes on observe de nouveau des teneurs élevées en octobre. Ces observations tendent à montrer que ces maxima coïncident approximativement avec les deux saisons des pluies.

Pour les pollens de Gramineae (groupe 6) et de savane (groupe 5), un maximum s'observe en mai avec environ 25 000 grains, puis un autre en octobre avec respectivement 17 000 et 6 000 grains, c'est-à-dire après les maximums de précipitations en avril et septembre.

La même observation est faite pour les pollens du groupe des plantes cultivées (groupe 7) car ils présentent aussi des maximums après les plus fortes pluies d'avril et de septembre, mais avec des valeurs plus faibles de 1 500 grains.

Flux mensuel des principaux taxons (Figure 12)

Les quantités maximums de pollens interviennent aux mêmes périodes que celles mises en évidence pour les fréquences relatives :

Figure 10
Flux (avril-octobre 1987) pour
1 000 m³ d'air des différents
groupes de taxons.

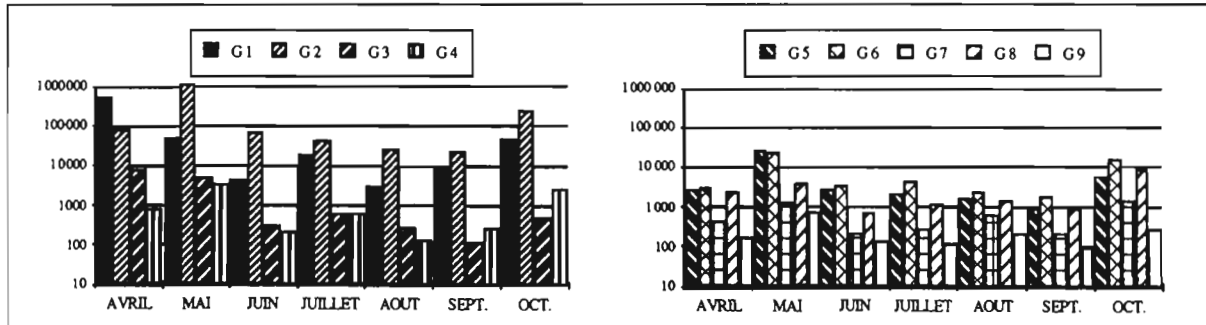
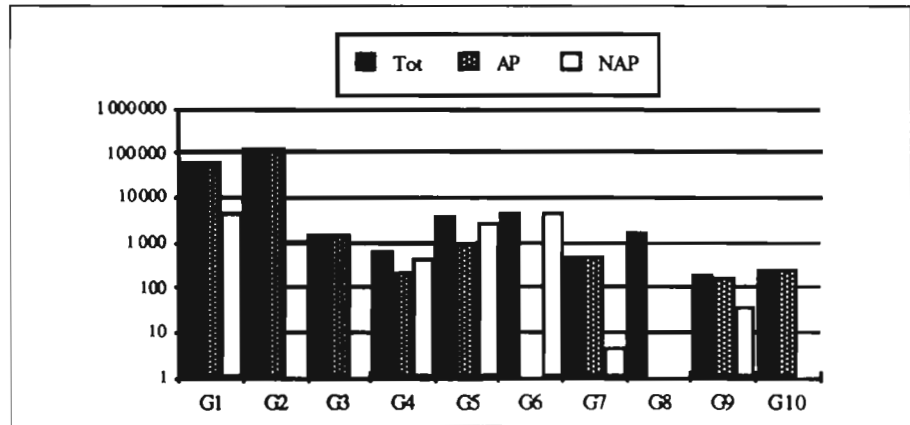


Figure 11 Flux mensuels pour 1 000 m³ d'air des groupes de taxons 1-4 et 5-9.

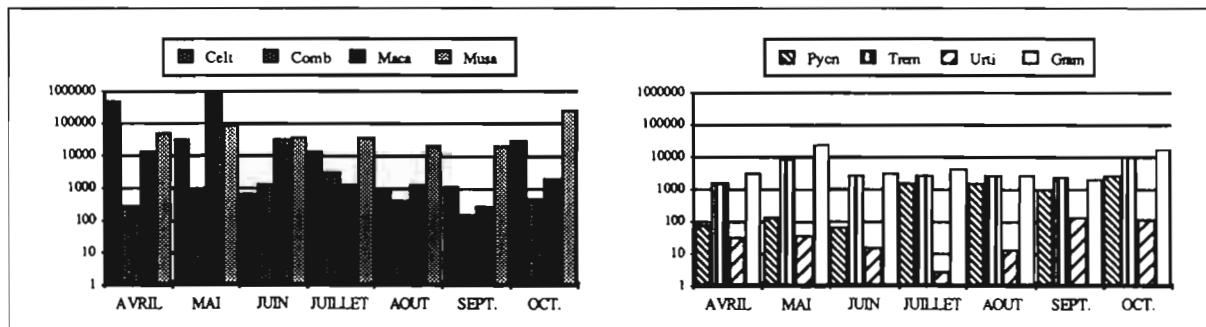


Figure 12 Flux mensuels pour 1 000 m³ d'air des principaux taxons.

- ▷ *Celtis* avec 500 000 grains en avril (maximum des précipitations) et un minimum d'environ 500 en juin.
- ▷ *Musanga* qui présente des quantités supérieures à 20 000 grains pendant les mois étudiés, présente un maximum en octobre avec 300 000 grains, lors de la saison des pluies d'octobre.
- ▷ *Macaranga* présente en mai des quantités de presque un million de grains qui tombent à environ 30 000 grains en juin, les autres mois étant nettement plus faibles avec un minimum de 300 grains en septembre.
- ▷ les Urticaceae présentent des densités inférieures à 50 sauf durant la saison des pluies d'automne au cours de laquelle elles dépassent 100 grains.
- ▷ *Trema* présente environ 10 000 grains en octobre, après les fortes pluies de septembre; les autres mois la quantité se maintient au-dessus de 2 000 grains.
- ▷ *Pycnanthus* présente une densité maximum de 3 000 grains en octobre et moitié moins en juillet-août; de avril à juin la densité est faible avec environ 100 grains.
- ▷ les Combretaceae présentent un maximum de 3 000 grains en juillet lors du minimum des pluies et

des quantités réduites à 150 en septembre et 300 en avril qui coïncident avec les maxima pluvieux.

Discussion

Ces premiers résultats montrent que ce sont les pollens des milieux forestiers qui sont largement majoritaires. Les pollens d'arbre (AP) qui culminent à plus de 93 % du total des flux polliniques dominent fortement par rapport aux pollens des plantes herbacées (NAP). Les taxons de savane et les Gramineae sont minoritaires avec 32 taxons seulement sur les 150 qui ont été déterminés, soit environ 20 % des taxons.

Bien que les Gramineae soient abondamment répandues dans toutes les formations végétales ouvertes et s'installent aussi dans les milieux dégradés, avec moins de 3 % elles sont peu représentées durant les mois étudiés.

Étant donné que les grands groupes forestiers présentent des pics d'abondance pollinique en avril-mai et septembre-octobre, qui correspondent aux deux périodes de maximum des pluies, on peut donc en conclure que pour ces groupes ce sont les précipitations qui semblent contrôler la production des masses polliniques dans l'atmosphère. Par contre c'est aussitôt après

les maximum des pluies d'avril et de septembre que les Gramineae et les taxons de savane et des cultures montrent une augmentation de leur masse pollinique.

On constate aussi que les flux mensuels des principaux taxons varient beaucoup d'un taxon à un autre et d'un mois à un autre. Ainsi, pour un taxon tel que *Macaranga*, on peut calculer un rapport supérieur à 3 000 entre son flux le plus élevé en mai — qu'on peut assimiler à sa période de floraison — et en septembre son flux minimum, ou phase de rémanence. Pour *Celtis* le rapport floraison-rémanence est légèrement supérieur à 500. Pour les Urticaceae, beaucoup moins productrices, le rapport est d'environ 50 entre le flux maximum en septembre, qu'on suppose être leur période de floraison, et le flux minimum survenu en juillet. Pour *Pycnanthus* dont la production pollinique a été la plus élevée en octobre et la plus faible en juin, le rapport floraison-rémanence est également voisin de 50. En revanche, ce rapport est beaucoup plus faible pour les quatre autres taxons analysés, avec seulement 6 pour *Trema*, 12 pour les Gramineae et *Musanga*, et à peine plus de 20 pour les Combretaceae. Cela pourrait signifier qu'en dehors des périodes de floraison, durant laquelle l'émission pollinique est maximum, il y a toujours une quantité relativement importante de pollens de ces taxons présente dans l'atmosphère. Les valeurs généralement faibles de ce rapport montrent une tendance à l'homogénéisation des spectres polliniques, ce qui s'expliquerait par des périodes de floraison échelonnées, facilitant une certaine rémanence et aussi par une faible circulation des pollens sous le couvert forestier en milieu tropical humide.

Conclusion

Bien que les résultats présentés ici soient préliminaires, on constate que :

- ▷ ces forêts sont polliniquement bien représentées, car l'image fournie par les spectres est celle du bloc forestier environnant. Les taxons forestiers de type pionnier sont aussi relativement bien représentés, ce qui est normal dans une région où l'homme est présent et où il provoque des dégradations forestières. Toutefois les dégradations sont ici relativement limitées, comme on le verra plus loin, en comparaison avec le sud de la Côte d'Ivoire ;
- ▷ les pluies influencent les quantités de pollens qui circulent dans l'atmosphère, soit en déterminant les périodes et l'importance de la floraison, soit en rabattant au sol les pollens déjà émis.
- ▷ le rapport floraison-rémanence témoigne que pour certains taxons il y a une période de floraison bien déterminée, mais que pour d'autres il y a un certain étalement au cours de l'année de la production pollinique.

Si l'on procède à une brève comparaison avec une étude similaire faite par Ybert (1980) dans le sud de la Côte d'Ivoire, qui est une région assez proche de la nôtre par ses principales caractéristiques phytogéographiques, les fréquences relatives annuelles des taxons forestiers sont nettement plus élevées au Cameroun qu'en Côte d'Ivoire. La différence vient sans doute du fait que la région où était implantée la girouette en Côte d'Ivoire

était beaucoup plus anthropisée, car alors que les Gramineae ne représentent que 3 % à Mengang, celles-ci étaient d'environ 40 % en Côte d'Ivoire. Pour les sept mois étudiés ici la densité des pollens forestiers a atteint environ 200 000 pollens pour 1 000 m³ d'air, alors que dans le sud de la Côte d'Ivoire il n'était que d'environ 7 000 pour une année. L'image pollinique ainsi donnée du paysage végétal ivoirien apparaît avec un rapport pollinique forêt/savane équilibré, alors que le paysage végétal camerounais apparaît polliniquement comme celui d'un énorme bloc forestier. Dans les deux cas, les images données par les analyses polliniques sont bien le reflet des paysages végétaux respectifs.

L'image pollinique ainsi obtenue de la végétation du sud Cameroun pourra donc servir en particulier à la calibration d'analyses polliniques effectuées sur des sédiments quaternaires de la région forestière.

Remerciements

Le Directeur de la station de la SODECAO de Mengang, Cameroun, est remercié pour l'autorisation d'y installer la girouette porte filtre. Bernatin Mvondo-Nkoe, technicien à la station, est aussi remercié pour avoir changé ponctuellement les filtres polliniques. Des remerciements particuliers sont adressés à Rémy Pasquet, agronome à l'ORSTOM, pour son aide à la station de Mengang, ainsi qu'à Philippe Mathieu, directeur de la base ORSTOM de Yaoundé, pour l'appui apporté à cette opération financée sur le terrain par l'ORSTOM. Le professeur Jean Koechlin, directeur du département Écoaménagement de l'Institut d'aménagement de l'Université de Bordeaux 3, est remercié pour l'obtention des financements qui ont permis le traitement chimique des filtres de gaze au laboratoire de palynologie du CNRS/ISEM à Montpellier (traitement par Paul Richard). Enfin, Patrice Brenac, palynologue dans ce laboratoire, est vivement remercié pour son aide dans la détermination des pollens.

Références

- Calleja, M. ; Rossignol-Strick, M. ; Duzer, D. 1993. Atmospheric pollen content off West Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **79**, 335-368.
- Caratini, C. ; Cour, P. 1980. Aéropalynologie en Atlantique orientale au large de la Mauritanie, du Sénégal et de la Gambie. *Pollen et Spores*, **22**, 245-256.
- Caratini, C. ; Tissot, C. ; Fredoux, A. 1988. Caractérisation des aérosols désertiques à Niamey (Niger) par leur contenu pollinique. *Travaux de la Section Scientifique et Technique Inst. Fr Pondichéry*, **25**, 251-268.
- Cour, P. 1974. Nouvelles techniques de détection des flux et des retombées polliniques : étude de la sédimentation des pollens et des spores à la surface du sol. *Pollen et Spores*, **16**, 103-141.
- Cour, P. ; Duzer, D. 1980. Action actuelle des courants atmosphériques sur la dissémination des pollens au Sahara et dans les régions climatiques avoisinantes le long d'un transect «Oran-Abidjan». *Mém. Mus. nat. Hist. naturelle, Paris, B, Botanique*, **17**, 66-79.

- Letouzey, R. 1968. *Étude phytogéographique du Cameroun*. Paris, P. Lechevalier, 508 p.
- . 1985. *Carte phytogéographique du Cameroun au 1 : 500 000 (6 feuilles) et Notices de la carte*. Yaoundé/Toulouse, Institut de la recherche agronomique Yaoundé-Cameroun/Institut de la carte internationale de la végétation.
- Maley, J. 1990. Histoire récente de la forêt dense humide africaine et dynamisme actuel de quelques formations forestières. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique Centrale atlantique*. Paris, ORSTOM, (coll. « Didactiques »), p. 367-382.
- Melia, M. B. 1984. The distribution and relationship between palynomorph in aerosol and deep-sea sediments off the coast of Northwest Africa. *Marine Geology*, **58**, 345-371
- Mobi Etia, P. 1979. Climat. *Atlas de la République Unie du Cameroun*. Paris, Jeune Afrique.
- Morin, S. 1979. Relief et hydrographie. *Atlas de la République Unie du Cameroun*. Paris, Jeune Afrique.
- Reynaud-Farrera, I. 1995. Histoire des paléoenvironnements forestiers du sud-Cameroun à partir d'analyses palynologiques et statistiques de dépôts Holocènes et actuels. Thèse, Université de Montpellier II, 239 p.
- Reynaud-Farrera, I. ; Maley, J. 1994. Histoire récente d'une formation forestière du sud-ouest-Cameroun à partir de l'analyse pollinique. *C.R.Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie*, **317**, 575-580.
- Reynaud-Farrera, I. ; Maley, J. ; Wirrmann, D. 1996. Végétation et climat dans les forêts du sud-ouest Cameroun depuis 4770 ans BP : analyse pollinique des sédiments du lac Ossa. *C.R.Acad. Sci. Paris*, **322** IIa, 749-755
- Roux, M. ; Servant-Vildary, S. ; Servant, M. 1991. Inferred ionic composition and salinity of a bolivian Quaternary lake, as estimated from fossil diatom flora in the sediments. *Hydrobiologia*, **210**, 3-18.
- Schwartz, D. 1992. Assèchement climatique vers 3 000 ans BP et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique : quelques réflexions. *Bull. Soc. géol. France*, **163**, 3, 353-361
- Servant-Vildary, S. ; Nguetsop, F. ; Roux, M. ; Reynaud-Farrera, I. ; Servant, M. ; Wirrmann, D. 1996. Relations statistiques diatomées/milieus aquatiques et application à l'estimation des paleo-niveaux lacustres. Symposium International « Dynamique à long terme des Écosystèmes Forestiers Intertropicaux », p. 93-94.
- Servant-Vildary, S. ; Roux, M. 1990. Multivariate analyses of diatoms and water-chemistry in Bolivian saline lakes. *Hydrobiologia*, **197**, 267-290.
- Station de Yaoundé. Précipitations : relevés journaliers et moyennes mensuelles pour les années 1987, 1988 et 1989. *Bulletin de la Direction de la Météorologie du Cameroun*. Ministère des transports. Direction de la météorologie nationale.
- Station de Yaoundé. Vents en surface. Années 1974 à 1985. *Bulletin mensuel de la Météorologie du Cameroun*. Ministère des transports. Direction de la météorologie nationale.
- Suchel, J. B. 1988. Les climats du Cameroun. Thèse Lettres et sciences humaines. Université de Bordeaux 3. (4 vol.)
- Ter Braak, C. J. F. ; Prentice, I. C. 1988. A theory of gradient analysis. Dans : M. Begon, A. H. Fitter, E. D. Ford, A. Macfadyen (dir. publ.), *Advances in Ecological Research*, **18**, 271-317.
- van Dam, H. ; Suurmond, G. ; Ter Braak, C. J. F. 1981. Impact of acidification on diatoms and chemistry of Dutch moorlands pools. *Hydrobiologia*, **83**, 425-459
- Vincens, A. ; Alexandre, A. ; Bertaux, J. ; Dechamps ; Elenga, H. ; Maley, J. ; Mariotti, A. ; Meunier, J. D. ; Nguetsop, F. ; Reynaud-Farrera, I. ; Schwartz, D. ; Servant-Vildary, S. 1996. Évolution de la forêt tropicale en Afrique équatoriale atlantique durant les 4 000 dernières années et héritage sur les paysages végétaux actuels. *Symposium International « Dynamique à long terme des Écosystèmes Forestiers Intertropicaux »*, Bondy, mars 96, p. 287-289.
- Vincens, A. ; Buchet, G. ; Elenga, H. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; de Namur, C. ; Schwarz, D. ; Servant, M. ; Wirrmann, D. 1994. Changement majeur de la végétation du lac Sinnda (vallée du Niari, Sud-Congo) consécutif à l'assèchement climatique holocène supérieur : apport de la palynologie. *C.R.Acad. Sci. Paris*, **318** II, 1521-1526
- Vincens, A. ; Elenga, H. ; Schwartz, D. ; de Namur, C. ; Bertaux, J. ; Fournier, M. ; Dechamps, R. 1996. Histoire des écosystèmes forestiers du Sud-Congo depuis 6 000 ans. Symposium International « Dynamique à long terme des Écosystèmes Forestiers Intertropicaux », p. 291-294.
- Vyverman, W. ; Sabbe, K. 1995. Diatom-temperature transfer functions based on the altitudinal zonation of diatom assemblages in Papua New Guinea : a possible tool in the reconstruction of regional palaeoclimatic changes. *Journal of Paleolimnology*, **13**, 65-77.
- White, F. 1983. The vegetation of Africa. UNESCO/AETFAT/UNSO. Carte et mémoire, 356 p.
- Wirrmann, D. 1992. Le lac Ossa : une monographie préliminaire. *Rev. Géogr du Cameroun*, XI, 1, 28.
- Ybert, J. P. 1975. Émissions polliniques actuelles de la zone du contact forêt-savane en Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **122**. Palynologie, 251-265.
- . 1980. Le contenu pollinique de l'atmosphère en Côte d'Ivoire et au Tchad. *Grana*, **19**, 31-46.

18

Source et puits du carbone dans le Sud-Cameroun, enregistrements lacustres et évolution à long terme

PIERRE GIRESE, JEAN MALEY, SIMON NGOS

Introduction

Si à l'échelle planétaire du cycle du carbone, le transport par les rivières du carbone dissous ou particulaire constitue un processus d'importance relativement faible, il est aussi un des moins bien connus. Pour établir des modèles d'équilibre du cycle global du carbone (Schlesinger et Melack, 1981) il est cependant nécessaire d'évaluer les masses non négligeables de carbone qui sont apportées par les rivières depuis les écosystèmes terrestres jusqu'aux bassins marins et lacustres. Le manque d'informations semble actuellement concerner plus particulièrement les bassins des latitudes intertropicales.

Au départ, le carbone est livré au ruissellement à la fois à l'état dissous et à l'état particulaire, puis, pendant le transport, les particules grossières de matière organique sont partiellement dégradées en particules plus fines et en carbone dissous (par convention on considère que le carbone est « dissous » lorsque la taille des particules est $< 0,6 \mu\text{m}$). Peu de mesures ont permis d'évaluer le rapport du carbone dissous (DOC) au carbone particulaire (POC). Pour l'Amazone, le rapport DOC/POC varie selon les auteurs de 0,3 à 3,3 (Williams, 1968; Richey *et al.*, 1980) et, pour les rivières de Malaisie, il est compris entre 2,8 et 4,9 (Bishop, 1973). Les eaux de la Sanaga, principal fleuve camerounais se jetant dans le Golfe de Guinée, présentent un rapport DOC/POC de l'ordre de $1 \pm 0,3$ qui va tendre à s'élever sous l'action des biodégradations bactériennes dans l'estuaire (Giresse et Cahet, en préparation).

La présente étude considère principalement la dynamique et les bilans d'accumulation du carbone particulaire dans les cas de plusieurs bassins versants de l'Ouest-

Cameroun. Des mesures directes des teneurs en carbone particulaire des suspensions des rivières ou des calculs du taux d'accumulation du carbone dans plusieurs lacs de la Dorsale camerounaise et région voisine permettent l'évaluation des érosions spécifiques et l'étude de l'influence des différentes couvertures végétales. L'application de ces mesures est proposée dans quelques cas précis de déséquilibres récents introduits par une action anthropique liée à des cultures intensives. Les enseignements ainsi recueillis seront ensuite analysés en regard des paléoenvironnements qui se sont succédé autour du lac Barombi-Mbo pendant les vingt derniers millénaires.

Méthodes

Les suspensions des rivières Sanaga et Mbam et des petites rivières affluentes du lac Barombi-Mbo ont été recueillies après décantation de volumes de 50 à 100 litres d'eau. Le carbone particulaire a été mesuré par le procédé de combustion sèche de l'analyseur de carbone LECO CS 125. Les suspensions de l'aval de la Sanaga ont été recueillies sur des filtres en fibres de verre Whatman GF/F, puis analysées par combustion à 950 °C pour mesurer C, H, N à l'aide d'un Perkin-Elmer 2450 qui utilise de l'hélium pur comme gaz conducteur. Les carottes des sédiments de certains lacs ont été prélevées par carottiers à piston par Kerry Kelts, (ETH, Zurich) et par Michel Pourchet (CNRS, Grenoble). Les analyses de radio-isotopes ont été conduites par spectrométrie alpha et gamma au Laboratoire de Glaciologie et Géophysique de l'Environnement du CNRS à Grenoble par M. Pourchet et ses collaborateurs. Le ^{210}Pb , dont la période

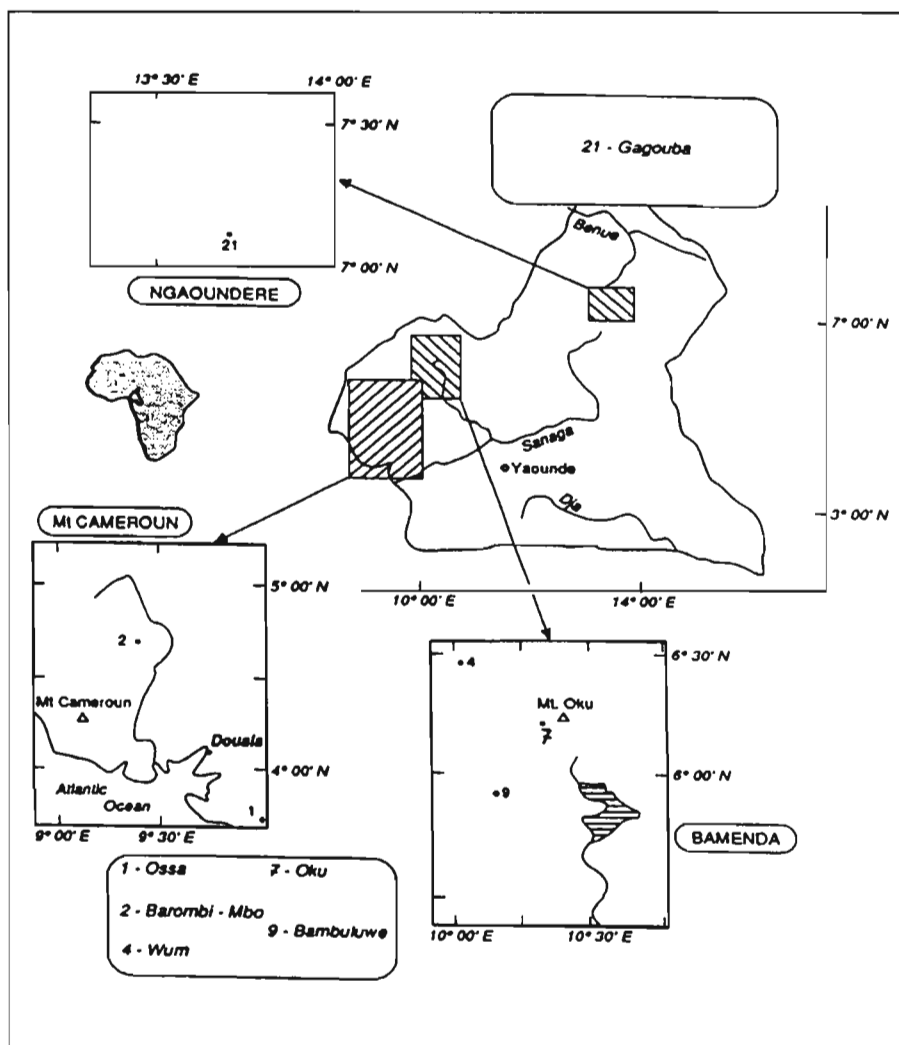


Figure 1
Carte générale du secteur étudié
et localisation des principaux
lacs analysés.

est de 20,4 ans, a été mesuré selon la méthode de Hasanen (1977) par spectrométrie alpha du ^{210}Po (Polonium), dont la période est de 138,4 jours, et qui est issu du ^{210}Pb . Les mesures de spectrométrie gamma ont été réalisées avec un détecteur de type germanium N et après réalisation de l'équilibre entre ^{226}Ra , ^{222}Ra et ^{210}Pb (plomb supporté). Dans chacune des carottes, ^{137}Cs et ^{210}Pb (non supporté) sont mesurés, le ^{210}Pb total est mesuré, la spectrométrie alpha indique la valeur moyenne du ^{210}Pb supporté sur les niveaux les plus profonds. En spectrométrie gamma, les teneurs individuelles en ^{210}Pb supporté sont calculées d'après les mesures de ^{226}Ra . Enfin, les mesures de taux d'accumulation du carbone ont été déduites de celles du sédiment total.

Érosion spécifique du carbone particulaire

Les évaluations de l'érosion spécifique ($\text{g C cm}^{-2} \text{an}^{-1}$) du carbone organique sur les bassins versants intertropicaux sont peu nombreuses et font l'objet, dans le cas du bassin de l'Amazone, de conclusions un peu divergentes selon les auteurs (Tableau 1). Une approximation de Schlesinger et Melack (1981), à partir d'un petit nombre de valeurs, envisage un rythme de départ du carbone qui serait cinq fois plus élevé sur les versants de la forêt tropicale que sur ceux de la savane, mais cette conclusion ne considère ni les effets locaux de l'altitude, ni ceux de la pente des versants.

La principale rivière camerounaise se jetant dans l'océan Atlantique est la Sanaga qui présente un débit

Bassins ou écosystèmes	Rythmes de l'érosion spécifique du carbone particulaire ($\text{g C m}^{-2} \text{an}^{-1}$)
Congo-Zaire (1)	1,71
Amazone (2)	1,16
Arnazone (3)	6,54
Malaisie (4)	2,44-8,35
Forêts tropicales (5)	5
Savanes tropicales (5)	1
Sanaga à l'estuaire	5,06
Sanaga amont	3,22
Mbam	9,77

Tableau 1 Exemples d'érosion spécifique de carbone particulaire dans différents bassins intertropicaux: (1) Eisma *et al.*, 1978; (2) Williams, 1968; (3) Richey *et al.*, 1980; (4) Bishop, 1973; (5) Schlesinger et Melack, 1981. Évaluation des érosions des bassins de la Sanaga à l'estuaire et des bassins du Mbam et amont de la Sanaga (cette étude).

annuel de $65,3 \cdot 10^9 \text{ m}^3/\text{an}$. Sur la base d'un transport solide annuel de $6 \cdot 10^6$ tonnes (Nouvelot, 1972; Olivry, 1977) et de nos mesures, le flux solide de carbone particulaire est estimé entre $0,42$ et $0,54 \cdot 10^6$ tonnes/an. À la confluence entre la Sanaga et son principal affluent de rive droite, le Mbam qui est issu des hautes terres de l'Ouest-Cameroun, nos résultats montrent que l'érosion spécifique du bassin du Mbam est trois fois plus importante que celle du fleuve principal. Cette différence est interprétée en regard de plusieurs paramètres qui caractérisent le bassin du Mbam : pente des versants généralement plus élevée, couverture forestière relativement étendue, mais plus encore par les conséquences d'une très active mise en culture de certains versants (Giresse *et al.*, 1994a). En fait, le flux particulaire du Mbam est contrôlé surtout par celui de son affluent le Noun qui draine une région montagneuse volcanique, les pays Bamiléké et Bamoun où les cultures sur pente sont intensives (Fotsing, 1990; Fotsing et Gautier, 1992; pour le problème plus général de la part de l'influence anthropique sur l'érosion récente, voir en particulier De Ploey, 1975).

Vitesses d'accumulation et érosion spécifique récentes du carbone particulaire dans cinq lacs témoins du Cameroun

Parmi les lacs de la Dorsale camerounaise où des carotages courts ont été effectués, cinq d'entre eux montrent des profils verticaux du ^{210}Pb non supporté qui autorisent des calculs de vitesse d'accumulation du sédiment entier et, par extension, du carbone particulaire. Il s'agit de lacs dont les caractéristiques principales du couvert végétal ont été décrites par Kling (1987) (Figure 1) :

- ▷ le lac Barombi-Mbo, à 301 m d'altitude, avec des versants couverts à environ 90 % par la forêt et 10 % par des cultures en pleine extension depuis une dizaine d'années ;
- ▷ le lac d'altitude du Bambuluwé (2053 m), où la forêt couvre environ 90 % des versants et la prairie environ 10 % ;
- ▷ le lac Wum, à 960 m d'altitude, où les prairies (80 %) dominent la forêt (20 %) ;
- ▷ le lac Gagouba, à 1180 m d'altitude, sur le plateau de l'Adamaoua avec des versants essentiellement couverts par la savane ;
- ▷ le lac Ossa, sur la plaine littorale au sud-est de Douala, avec des versants occupés par la forêt et, à l'ouest, par une grande plantation de palmiers à huile et d'hévéas.

On constate (Tableau 2) que les dépôts lacustres où la

concentration moyenne en carbone organique est la plus élevée correspondent au lac d'altitude du Bambuluwé (11,9 %), entouré largement par la forêt, et au lac Gagouba, qui est entouré par la savane (11,01 %). Il n'y a donc pas, dans ces cas, de relation directe entre la densité du couvert forestier et la teneur en matière organique du sédiment. Les deux lacs dont les sédiments sont les plus pauvres en carbone sont les lacs de basse altitude, le lac Barombi-Mbo (6 %) et le lac Ossa (5 %). Les vitesses globales de sédimentation privilégient plutôt les lacs aux versants herbacés comme le lac Gagouba ($50,6 \text{ mg cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$) et le lac Wum ($30,6 \text{ mg C cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$) que les lacs à versants forestiers.

La vitesse de sédimentation du carbone organique dans ces bassins exprime la résultante des différents facteurs que nous venons d'évoquer. Le rythme d'accumulation le plus élevé est celui du lac Gagouba ($5,56 \text{ mg C cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$) suivi par celui du lac Wum. Le lac Bambuluwé, malgré la richesse en carbone de ses sédiments, montre un des taux de sédimentation le plus bas.

Les érosions spécifiques sur les pentes assez élevées de ces versants expriment logiquement des ablations plus actives que celles mesurées à l'échelle des bassins fluviaux. Là encore, les deux bassins de Gagouba et du Wum se distinguent par leur perte importante en carbone par comparaison avec les lacs à bassins forestiers de basse altitude. Le lac Bambuluwé, malgré la richesse en carbone de ses dépôts ne présente qu'une faible érosion spécifique.

Au terme de ces bilans, on retiendra l'incidence de l'ouverture du paysage sur l'activation des flux de carbone, mais aussi avec l'élévation de l'altitude, le couplage du ralentissement du rythme du dépôt avec sa relative richesse en carbone.

Les flux actuels de carbone au lac Barombi-Mbo

L'essentiel du bassin versant du lac Barombi-Mbo se trouve à l'ouest du lac (Figure 2). Le bassin occidental du lac est drainé par plusieurs petites rivières plus ou moins temporaires (Toh-Mbok, Mahongue) qui, en se rejoignant, forment le Soffoh à l'approche de la berge du lac. Le flux solide, et en particulier celui du carbone particulaire, a été évalué pendant les années 1993 et 1994 sur la base de mesures des vitesses du courant, de lectures d'une échelle limnimétrique, et enfin de prélèvements des suspensions. Le flux est très inégalement réparti sur l'année : le seul mois de juillet fournit plus de 85 % du total des apports et ceci en deux ou trois crues (Figures 3 et 4). Pendant ces crues, les mesures de turbidité montrent des maxima de 500 mg/l et permettent d'estimer

	Vitesse sédimentaire globale $\text{mg cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$	Érosion spécifique globale $\text{t km}^{-2} \text{ an}^{-1}$	% C	% N	C/N	Vitesse sédiment. $\text{mg C cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$	Érosion spécifique $\text{t C km}^{-2} \text{ an}^{-1}$
Bambuluwe	8,1-12,5	37,8	1,9	7,6	15,6	0,96-1,48	4,49
Wum	30,6	137	8,2	6,3	13,4	2,51	11,27
Gagouba	50,6	101,2	11,0	8,7	12,7	5,56	11,13
Barombi-Mbo	21,1	71,3	6,0	4,6	10,2	1,26	3,37
Ossa	17,4-24,4	11,9-19,5	5,0	3,8	13,1	0,87	2,4-3,9

Tableau 2 Vitesses d'accumulation et érosions spécifiques récentes du carbone particulaire dans les lacs Bambuluwé, Wum, Gagouba, Barombi-Mbo et Ossa.

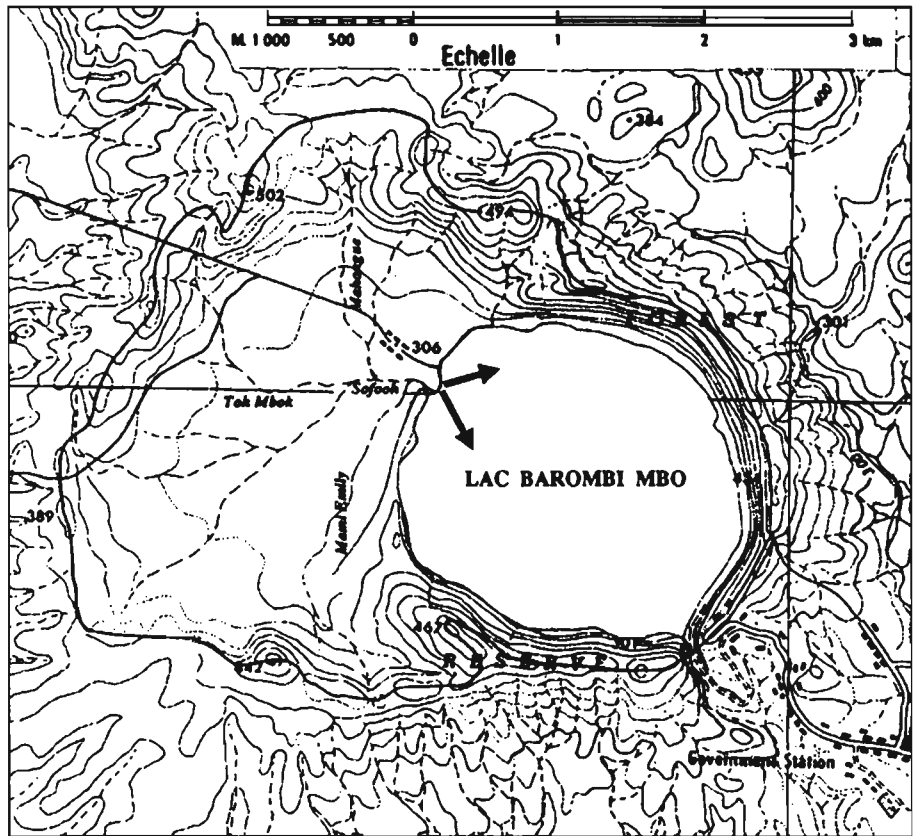


Figure 2
Carte topographique du bassin versant du lac Barombi-Mbo. Principaux axes de drainage du bassin occidental.

pour 1994 un flux annuel de l'ordre de 9400 tonnes. Les teneurs en carbone sont une fonction inverse de la teneur en sables de la suspension, elles varient de 2,5 à 7,3%. Des crues de ce type caractérisent bien la nature paroxysmique du dépôt des microlits grossiers formant la base des lamines qui ont été observées régulièrement sur toute la colonne sédimentaire qui a été carottée dans la partie profonde du lac (Giresse *et al.*, 1991). Les datations obtenues sur ces sédiments ont permis de calculer

la périodicité de ces dépôts grossiers qui n'est pas annuelle mais pluri-annuelle et de l'ordre de 14-15 ans (Giresse *et al.*, 1991).

Sur la courte durée de ces mesures, on aboutit à un taux annuel de sédimentation globale de l'ordre de $132,5 \text{ mg cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$, soit plus de six fois celui ($21,1 \text{ mg cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$) qui a été déduit des mesures de décroissance du ^{210}Pb dans les carottes prélevées au centre du lac (Giresse *et al.*, 1994a). Sur la base d'une teneur moyenne en car-

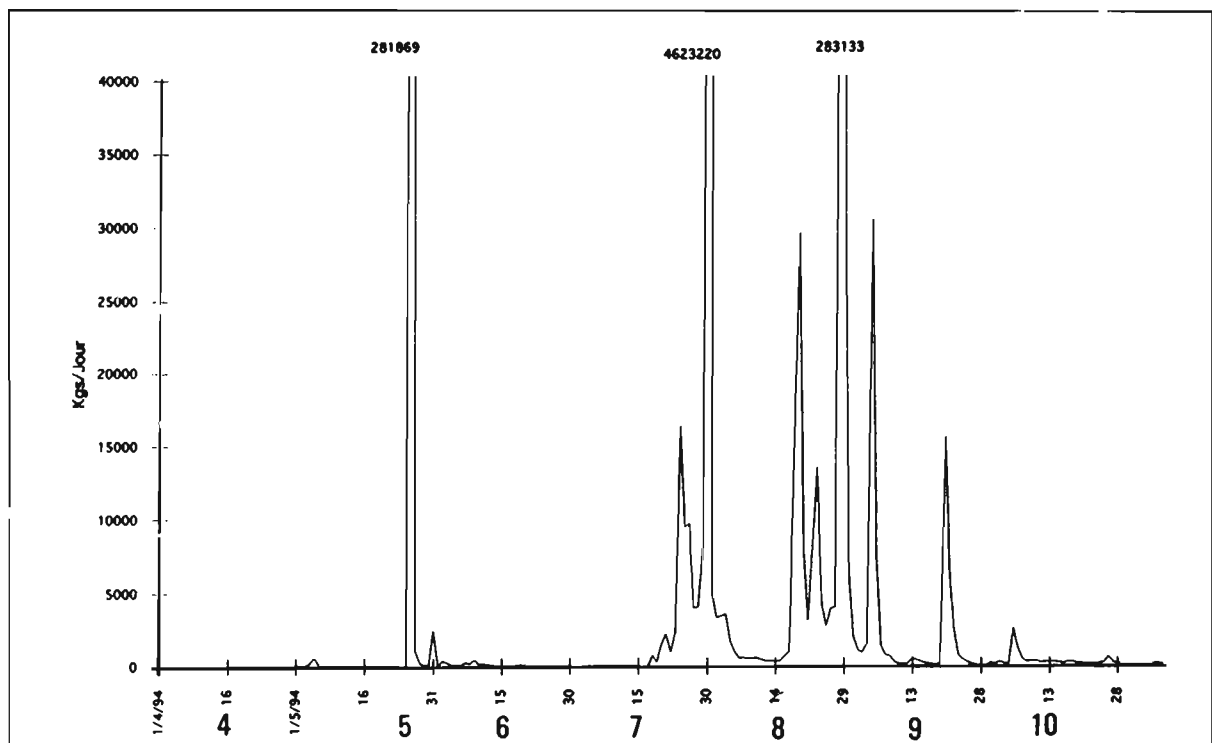


Figure 3 Distribution journalière des principaux débits solides de l'effluent du Soffoh dans le lac Barombi-Mbo de mars à octobre 1994.

bone des suspensions de 6 %, la vitesse actuelle de sédimentation du carbone serait de l'ordre de $8 \text{ mg cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$, soit une des plus élevées enregistrées dans cette étude. Cette valeur exprime la conséquence de précipitations locales particulièrement importantes, mais plus encore la progression très rapide de l'emprise culturale sur les versants pendant ces dernières années. Cette vitesse élevée de la sédimentation globale est assez comparable à celle enregistrée ($280 \text{ mg C cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$) dans le lac Doubé de l'Ouest-Cameroun où elle résulte de l'extension des cultures vivrières disposées parallèlement aux axes des plus grandes pentes (Giresse *et al.*, 1994a).

Application à l'enregistrement sédimentaire des paléoenvironnements des vingt derniers millénaires du lac Barombi-Mbo

Le bassin versant occidental du lac Barombi-Mbo (Figure 2) est recouvert par des sols fersialitiques qui renferment 7 à 8 % de carbone organique. Cette couverture est d'inégale épaisseur : elle atteint 2 à 3 m sur les substrats basaltiques ou sur ceux du socle métamorphique précambrien alors qu'elle se réduit à quelques dizaines de centimètres dans les zones déprimées où se sont précédemment formés des sols hydromorphes.

Une carotte de 24 m prélevée dans la partie centrale du lac permet d'observer deux périodes distinctes de la sédimentation organique (Giresse *et al.*, 1994b) :

- ▷ les dépôts du dernier maximum glaciaire, de 20 400 à 11 000 ans BP environ, montrent des teneurs en carbone de l'ordre de 7 % avec des maxima proches de 10 % qui correspondent à des microlits bruns détritiques d'épaisseur centimétrique et particulièrement riches en débris grossiers ligneux ;
- ▷ les dépôts holocènes renferment en moyenne 5 % de TOC et les teneurs en carbone sont relativement homogènes.

Considérant la production planctonique très faible qui a été mise en évidence par Kling (1987) dans les eaux anoxiques de ce lac, ainsi que la relative modestie des phases d'émersion de bas-niveau et donc de dégradation (Giresse *et al.*, 1991), ce bassin constitue un site assez remarquable d'enregistrement sédimentaire de la matière organique détritique et, en même temps, des changements du couvert végétal de ses versants.

Globalement (Tableau 3), les rythmes de sédimentation qui étaient assez lents et irréguliers pendant le dernier maximum glaciaire, se sont accélérés à l'Holocène

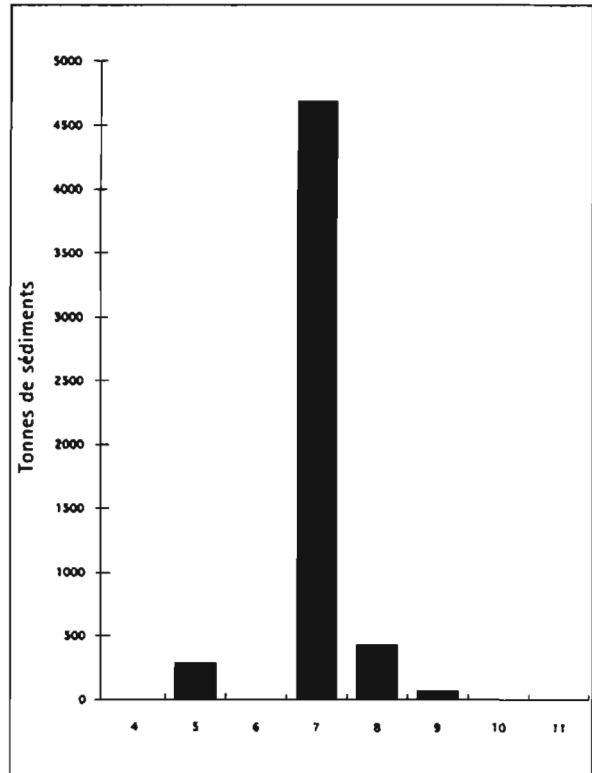


Figure 4 Distribution des bilans mensuels de flux particulaires de l'effluent du Soffoh dans le lac Barombi-Mbo de mars à octobre 1994.

durant lequel, par contre, les concentrations en carbone ont été plus faibles. Les deux variables tendent ainsi à se compenser pour aboutir à un bilan d'accumulation du carbone particulaire assez peu contrasté pendant cet enregistrement de plus de 20 000 ans. Vers la base de la carotte une perturbation mécanique des couches (Giresse *et al.*, 1991) ne permet de suivre d'une manière chiffrée l'évolution des bilans d'accumulation qu'à partir de 20 400 ans BP, bien que des niveaux datés dans la partie perturbée remontent à environ 28 000 ans BP. L'histoire de la végétation résulte de l'étude pollinique (Maley et Brenac, 1998) et aussi dans ses grandes lignes, de la variation du $\delta^{13}\text{C}$ (Giresse *et al.*, 1994b) ; la chronostratigraphie est définie en fonction des âges radiométriques (Giresse *et al.*, 1991, 1994b).

- ▷ D'environ 28 000 (date interpolée) à 17 100 ans BP, les pollens de Gramineae augmentent pour atteindre une moyenne de 25 à 30 %, ce qui correspond à un paysage de mosaïque forêt-savane. Pour la fin de cette période, à partir de 20 400 ans BP, le rythme de dépôt du sédiment total et celui du TOC sont respectivement de $18,7$ et de $1,5 \text{ mg cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$.
- ▷ De 17 100 à 13 200 ans BP, les pollens de Gramineae atteignent leur maximum avec une moyenne d'envi-

Chronostratigraphie (ans BP)	Vitesse sédimentation ($\text{mg C cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$)	Érosion spécifique ($\text{t C km}^{-2} \text{ an}^{-1}$)	% carbone organique
0-3,7	1,9	6,27	4,5
3,7-6,5	2,53	8,35	7,62
6,5-8,85	2,31	7,62	4,9
8,85-13,2	2,1	6,93	8,4
13,2-17,1	1,8	5,94	8,6
17,1-20,4	1,5	4,95	8,2

Tableau 3 Phases successives de flux particulaire du carbone au lac Barombi-Mbo pendant les 20 derniers millénaires.

ron 40 % traduisant une diminution des précipitations qui vont de nouveau s'intensifier à partir de 14 000 ans BP lorsque les Gramineae régressent ce qui annonce le début d'une nouvelle extension de la forêt dense humide. Le rythme global de sédimentation s'élève faiblement jusqu'à $22,75 \text{ mg cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$ ainsi que celui du carbone qui atteint $1,82 \text{ mg cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

- ▷ De 13 200 à 8 850 ans BP, la reconstitution d'un paysage forestier très dense s'accélère en même temps que les pollens de Gramineae accentuent leur diminution. La sédimentation totale et celle du carbone s'accroissent respectivement à 28 et $2,1 \text{ mg cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$.
- ▷ De 8 850 à 6 500 ans BP, puis de 6 500 à 3 700 ans BP, la forêt atteint le maximum de sa densité. Malgré cette couverture, les précipitations élevées provoquent une érosion globale importante de l'ordre de $42 \text{ à } 46 \text{ mg cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Malgré la dilution minérale (argiles surtout), les taux de dépôt du carbone sont importants : 2,31 et $2,53 \text{ mg cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$.
- ▷ Enfin, de 3 700 ans BP à nos jours, les deux rythmes s'abaissent légèrement ($38 \text{ et } 1,9 \text{ mg cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$) et intègrent en partie une phase de fort recul de la forêt qui a débuté après 3 000 ans BP (Schwartz, 1992). Pendant cette période, environ 23 330 tonnes de carbone semblent s'être accumulées annuellement dans le lac. Toutefois la position des datations au radiocarbone ne permet pas de suivre avec précision la variation de la sédimentation du carbone durant la relativement brève phase de péjoration climatique, moins d'un millénaire, qui a culminé entre 2 500 et 2 000 ans BP (Maley, 1992), bien qu'elle soit très bien définie tant par l'accroissement brutal des Gramineae, qui passent de moins de 3 % à 40 %, que par sa signature isotopique (Giresse *et al.*, 1994b).

La sédimentation organique pendant le paysage ouvert fini-pléistocène (20 400 à 13 200 ans BP) est assez lente, mais irrégulière. Cette irrégularité, nous l'avons vu, est provoquée par l'accumulation de microlits bruns pluricentimétriques à la base des lamines pluri-annuelles. Ces microlits renferment d'assez abondants macrodébris ligneux de tiges ou de racines. Sur des versants à pédogenèse encore très immature, ce sont les litières et les horizons Al et A2 des sols jeunes qui ont été répétitivement érodés par le ruissellement actif (Giresse *et al.*, 1991). Ce processus présente quelques analogies avec celui actuel du lac Bambuluwé. Cependant, malgré cette richesse en carbone des dépôts, le flux global de cette période est demeuré 30 % inférieur à celui de la période holocène.

Une explication complémentaire de cette relative abondance en carbone dans les sédiments de la fin du Pléistocène réside dans l'environnement plus frais qui régnait alors sur le bassin versant de ce lac situé vers 300 m d'altitude avec des collines environnantes culminant entre 400 et 600 m. À cette époque un refroidissement moyen de 3 à 4 °C a été estimé pour la zone équatoriale africaine (Maley, 1991), basé sur l'extension de divers taxons montagnards qui sont surtout caractéristiques des forêts nuageuses de type montagnard. Pour le secteur du Barombi-Mbo il s'agit en particulier d'*Olea capensis* dont les pollens étaient compris entre 30 et 8 %.

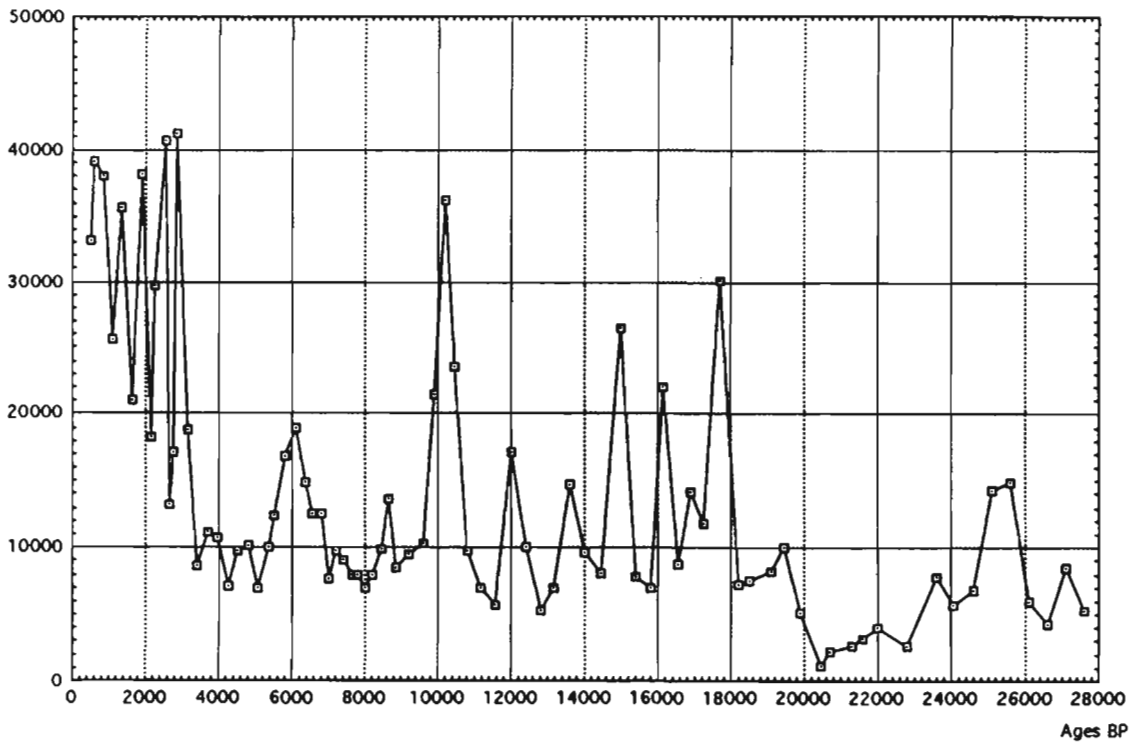
Dans ce site voisin des reliefs élevés de la Dorsale Camerounaise, les forêts de nuage ont pu se développer grâce à l'importance des couvertures nuageuses stratiformes qui ont le double effet d'être peu précipitant et d'abaisser la température (Maley et Elenga, 1993). Le fort accroissement des remontées d'eau froide profonde (*upwelling*) dans le Golfe de Guinée à cette époque (Mix *et al.*, 1986), ainsi que l'accroissement des conditions anticycloniques, sont responsables de la formation de ces nuages stratiformes et de leur extension sur le continent voisin (Maley, 1989). Les forêts de nuage induisent des baisses locales de température qui ont pu s'ajouter à la baisse plus globale de cette époque. Étant donné que l'abaissement de la température ralentit la dégradation bactérienne de la matière organique, la conséquence en a été un épaississement des horizons humifères (Grubb, 1971, 1977; Vitousek, 1984).

Les courbes de l'influx pollinique et de la concentration des sédiments en pollens (Figure 5) permettent de compléter la caractérisation des différents paysages et des processus qui leur ont été associés. Globalement, les concentrations polliniques augmentent de 28 000 ans BP à nos jours et expriment vraisemblablement le passage d'un paysage ouvert vers un paysage nettement plus forestier qui se caractérise par une plus grande densité des arbres et une plus grande biodiversité. Toutefois au sein de cette évolution générale, plusieurs accidents peuvent être mis en évidence, notamment sur la courbe de l'influx pollinique :

- ▷ durant la période forestière à tendance montagnarde les influx ont été les plus faibles jusque vers 20 000 ans BP ;
- ▷ ensuite le paysage de mosaïque forêt-savane qui s'est installé à partir de 20 000 ans BP, était caractérisé par une érosion irrégulière avec une succession de paroxysmes qui se sont traduits vraisemblablement par un transport accéléré des pollens ;
- ▷ lors de la transition vers l'apparition de la forêt dense humide au début de l'Holocène, on observe une forte élévation de l'influx pollinique qu'on peut interpréter comme le signal d'un ruissellement agressif alors que la forêt protectrice n'avait pas encore achevé sa reconquête complète ;
- ▷ de 9 000 à 3 000 ans BP, le flux des pollens se stabilise ;
- ▷ l'ouverture brutale du paysage entre 3 000 et 2 000 ans BP s'exprime par un dernier maximum de l'influx pollinique.

La courbe de variation des spores de Ptéridophytes (Figure 6) permet surtout d'observer les périodes d'intensification de l'érosion, le diamètre et le poids relativement élevés de ces particules expliquant probablement leurs fortes concentrations lors des phases les plus actives du transport (Poumot et Suc, 1994). Par contre, lors de la période de bas-niveau du lac entre 20 000 et 10 000 ans BP (Giresse *et al.*, 1994b), on observe les pourcentages de spores les plus bas, en antiphasse assez remarquable avec ceux des pollens de Gramineae. Toutefois l'augmentation des spores ne semble pas uniquement associée aux périodes les plus érosives, car l'expansion des Ptéridophytes accompagne aussi généralement le déve-

(A) Courbe de la concentration pollinique dans les sédiments du lac Barombi-Mbo
(nombre de pollens par gramme de sédiment)



(B) Courbe du flux pollinique dans les sédiments du lac Barombi-Mbo
(nombre de pollens accumulés par cm² par an, avec un pas de temps de 500 ans)

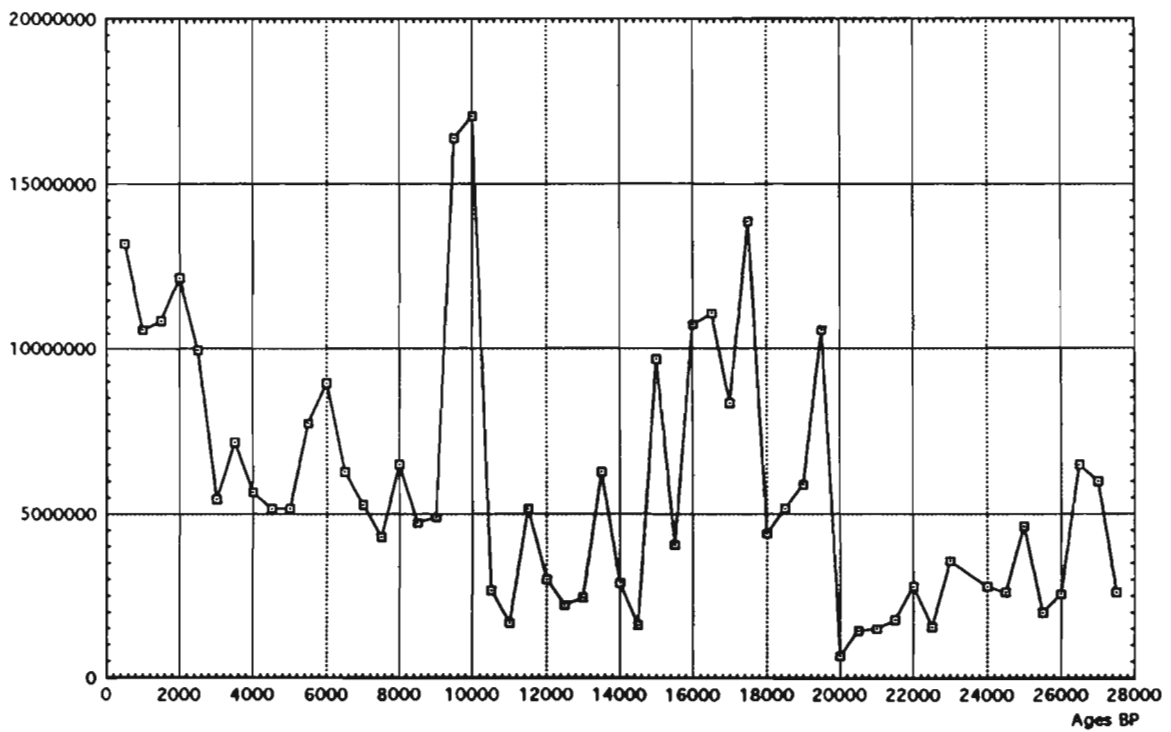


Figure 5 Courbes du flux pollinique et de la concentration en pollens des sédiments.

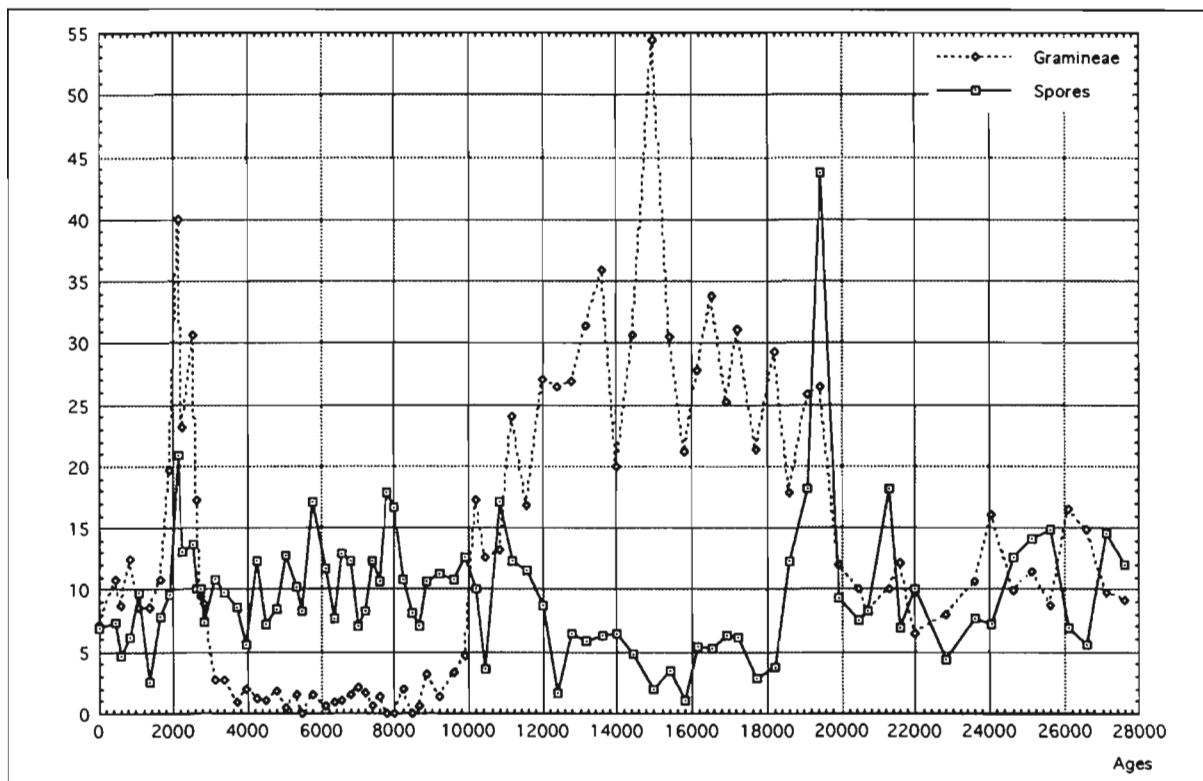


Figure 6 Courbe de variation des spores de Ptéridophytes.

loppement des taxons pionniers, comme par exemple entre 3000 et 2000 ans BP. Aujourd'hui, le principal biotope des Ptéridophytes est surtout localisé sur les lisières du lac et de la petite zone deltaïque. De ce fait, le transport jusqu'au lac est des plus réduit, ce qui, vraisemblablement, ne permet pas un triage particulière conséquent.

Essai de modèle dynamique du carbone au Barombi-Mbo : relation entre bassin versant et bassin de sédimentation.

À l'échelle de l'Holocène

En admettant un rapport DOC/POC voisin de 1 et sur la base de l'évaluation des taux d'accumulation grâce au ^{210}Pb non supporté, on estime le flux global du carbone dans le lac à $2,4 \text{ mg cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$ ce qui permet de calculer une accumulation annuelle de 9,96 tonnes, c'est-à-dire qu'à l'échelle de l'Holocène, le départ du carbone organique serait de l'ordre de $96,6 \cdot 10^3$ tonnes. Sur la base d'une teneur moyenne en carbone organique de 7,0 % des horizons Al dont l'épaisseur moyenne est de l'ordre de 0,5m, on estime à environ $117 \cdot 10^3$ tonnes le stock de carbone en réserve sur les versants. C'est-à-dire que dans un tel écosystème forestier protégé, la consommation complète de ce stock de carbone exigerait environ 10000 ans, c'est-à-dire la période holocène. Par contre, comme nous l'avons vu, dans le cadre des paysages pléistocènes plus ouverts, les sols plus immatures et moins épais ont pu être rapidement renouvelés.

À l'échelle actuelle

L'estimation du bilan du flux actuel de carbone particulaire est basée seulement sur l'évaluation des transports en suspension dans le cours du Soffoh et n'intègre

pas les ruissellements sur les fortes pentes orientales du bassin versant. Sur la base de cette évaluation minimale, on conclut à un rythme d'érosion actuelle du carbone de 62,5 tonnes par an, soit une intensification de l'ordre de 6 par rapport à l'Holocène. Cette estimation basée sur seulement un an et demi peut être considérée comme un paroxysme induit par de fortes précipitations. Mais en tout état de cause, elle caractérise probablement l'emprise des défrichements de la couverture forestière dont nous avons pu suivre la progression très rapide depuis une dizaine d'années.

Références

- Bishop, J. E. 1973. *Limnology of a small Malayan river, Sungai Gombak*. La Haye, The Hague Publication.
- Bird, M. I. ; Giresse, P. ; Chivas, A. R. 1994. Effects of forest and savanna vegetation-isotope composition of sediments from the Sanaga River, Cameroon. *Limnol. Oceanogr.*, **39** (8), 1845-1854.
- De Ploey, J. 1975. The evaluation of soil erosion and man's impact in Africa. *Ann. Acad. Brasil. Cienc.*, **47**, 165-172.
- Eisma, D. ; Kalf, J. ; Van der Gaast, S. J. 1978. Suspended matter in the Zaire estuary and the adjacent Atlantic ocean. *Neth. J. Sea Res.*, **12**, 382-406.
- Fotsing, J. M. 1990. Transformation des pratiques pastorales en milieu d'altitude densément peuplé : les Monts Bamboutos en pays Bamiliké (Ouest-Cameroun). *Cahiers Rech. Dével., Agropolis*, Montpellier, **27**, 32-46.

- Fotsing, J. M. ; Gautier, D. 1992. Croissance démographique et mise en culture des réserves forestières sur les hautes terres de l'Ouest Cameroun. *Population and Deforestation in the Humid Tropics*. Seminar Intern. Union Sc. Study Population, Campinas, Brazil, 19 p.
- Giresse, P. ; Maley, J. ; Kelts, K. 1991. Sedimentation and paleoenvironment in crater lake Barombi-Mbo, Cameroon, during the last 25,000 years. *Sedimentary Geology*, **71**, 151-175.
- Giresse, P. ; Ngos, S. ; Pourchet, M. 1994a. Processus sédimentaires séculaires et géochronologie au ^{210}Pb des principaux lacs de la dorsale camerounaise. *Bull. Soc. géol. France*, **165** (4), 363-380.
- Giresse, P. ; Maley, J. ; Brenac, P. 1994b. Late Quaternary paleoenvironment in the Lake Barombi-Mbo (West-Cameroon) deduced from pollen and carbon isotopes of organic matter. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **107**, 65-78.
- Grubb, P. J. 1971. Interpretation of the « Massenerhebung » effect on tropical mountains. *Nature*, **229**, 44-45.
- . 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains, with special reference to mineral nutrition. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **8**, 83-107.
- Häsänen, E. 1977. Dating of sediments, based on ^{210}Pb measurements. *Radioanal. Letters*, **31** (4-5), 207-214.
- Kling, G. W. 1987. Comparative limnology of lakes in Cameroon, West Africa. Ph D Thesis, Duke University, 482 p.
- Maley, J. 1981. *Études palynologiques dans le bassin du Tchad et paléoclimatologie de l'Afrique nord-tropicale de 30 000 ans à l'époque actuelle*. Trav. & Doc., ORSTOM, **129**, 586 p.
- . 1989. Late Quaternary climatic changes in the African rain forest: the question of forest refuges and the major role of sea-surface temperature variations. Dans : M. Leinen and M. Sarnthein (dir. publ.), *Modern and past patterns of global atmospheric transport*. NATO Adv. Sc; Inst. Ser. C, Maths and Phys., Kluwer Acad. Publ., **282**, 585-616.
- . 1992. Mise en évidence d'une péjoration climatique entre ca. 2500 et 2000 BP en Afrique tropicale. *Bull. Soc. géol. France*, **163**, 363-365.
- Maley, J. ; Brenac, P. 1998. Vegetation dynamics, palaeoenvironments and climatic changes in the forests of West Cameroon during the last 28,000 years. *Rev. Palaeobot. et Palyno.*, **99**, 30 p.
- Maley, J. ; Elenga, H. 1993. Le rôle des nuages dans l'évolution des paléoenvironnements montagnards de l'Afrique tropicale. *Veille Climatique, Satellitaire*, **46**, 51-63.
- Mix, A. C. ; Ruddiman, W. F. ; Mc Intyre, A. 1986. Late Quaternary paleoceanography of the tropical Atlantic. 2: The seasonal cycle of sea surface temperatures, 0-20,000 years BP. *Paleoceanography*, **1**, 339-353.
- Nouvelot, J. F. 1972. Le régime des transports solides en suspension dans divers cours d'eau du Cameroun de 1969 à 1971. *Cah. ORSTOM, série Hydrologie*, **9**, 47-73.
- Olivry, J. C. 1977. Transports solides en suspension dans divers cours d'eau du Cameroun. *Int. Ass. Hydro. Sc. Publ.*, **122**, 134-141.
- Poumot, C. ; Suc, J. P. 1994. Palynofaciès et dépôts séquentiels marins du Néogène. *Bull. Centre Rech. Explor-Prod. Elf-Aquitaine*, **18**, Publ. Spéc., 107-109.
- Richey, J. E. ; Brock, J. T. ; Naiman, R. J. ; Wissmar, R. C. ; Stallard, R. F. 1980. Organic carbon oxidation and transport in the Amazon River. *Science*, **207**, 1348-1351.
- Schlesinger, W. H. ; Melack, J. M. 1981. Transport of organic carbon in the world's rivers. *Tellus*, **33**, 172-187.
- Schwartz, D. 1992. Assèchement climatique vers 3000 BP et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique: quelques réflexions. *Bull. Soc. Géol. France*, **163**, 353-361.
- Vitousek, P. M. 1984. Litterfall nutrients cycling and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology*, **65**, 285-298.
- . 1968. Organic and inorganic constituents of the Amazon River. *Nature*, **218**, 937-938.

19

Composante climatique de la transformation d'une couverture pédologique et des relations sol-végétation en Guyane

MICHEL GRIMALDI, DANIEL SABATIER, CATHERINE GRIMALDI,
MARIE-FRANÇOISE PREVOST

Introduction

En Amazonie, de nombreux travaux soulignent l'expansion des podzols et des sols hydromorphes, aux dépens des sols ferrallitiques mis en déséquilibre par un changement de facteurs externes (Fritsch *et al.*, 1986 ; Lucas, 1989 ; Veillon, 1990 ; Boulet *et al.*, 1993). Sur le bouclier guyanais, le déséquilibre serait d'origine tectonique (Boulet *et al.*, 1979) : la subsidence des bassins fonctionnels de l'Amazone et de la Berbice entraînerait, par réaction, un léger soulèvement du compartiment guyanais du socle et, en conséquence, un abaissement du niveau de base ; cependant, une augmentation de la pluviosité n'est pas exclue pour expliquer, au moins en partie, le déséquilibre et donc la transformation de la couverture ferrallitique.

L'actualité de la transformation d'une couverture sur socle en Guyane a été vérifiée par l'étude de son fonctionnement hydrogéochimique (Grimaldi *et al.*, 1992, 1994), à la station « Piste de St-Élie » située au nord de la Guyane (5° 30' N, 53° W). L'impact de la transformation sur le peuplement forestier a été étudié dans cette même station (Lescure, Boulet, 1985 ; Sabatier *et al.*, à paraître). Nous nous appuyerons sur les résultats de ces études pour préciser le rôle du régime pluviométrique, d'une part sur la pédogenèse en estimant la vitesse actuelle de la transformation, et d'autre part sur le pédoclimat. Nous essaierons également de déceler l'héritage des changements climatiques récents (échelle séculaire) dans la structure actuelle des populations d'arbres sensibles aux facteurs édaphiques.

Cadre de l'étude

Climat

Les températures moyennes mensuelles varient peu sous le couvert forestier : de 25,2 °C en février à 26,6 °C en septembre. Les précipitations moyennes mensuelles sont comprises entre 58 mm en septembre et 517 mm en mai, mais fluctuent fortement d'une année à l'autre (Figure 1). La pluviosité annuelle sur la station a varié de 2 127 mm à 4 311 mm entre 1978 et 1991 (Sarrailh, 1992). La saison sèche est aussi plus ou moins marquée.

Substrat géologique

La station est située sur la « formation Paramaca », série volcano-sédimentaire, datée du Protérozoïque inférieur (Milési *et al.*, 1995) et constituée de micaschistes très fins, riches en muscovite et quartz, traversés par des filons de pegmatite.

État des connaissances sur la couverture pédologique

L'analyse détaillée et la comparaison d'un grand nombre de toposéquences a permis d'identifier quatre principaux stades de transformation d'une couverture ferrallitique (Boulet *et al.*, 1993 ; Figure 2).

Le stade I correspond à la couverture ferrallitique initiale avec un horizon microagrégé épais (Figure 2, *horizon 1*) sur tout le versant. Le premier processus mis en œuvre est une érosion mécanique et chimique (stades II et III) qui entraîne l'amincissement de l'horizon microagrégé, puis son remplacement par un horizon à structure polyédrique (*horizon 5*), macroporeux

Figure 1
Précipitations mensuelles et annuelles à la station « Piste de St Élie d'après Sarrailh », (1992) et précipitations annuelles à Rochambeau (Météo France), entre 1978 et 1991.

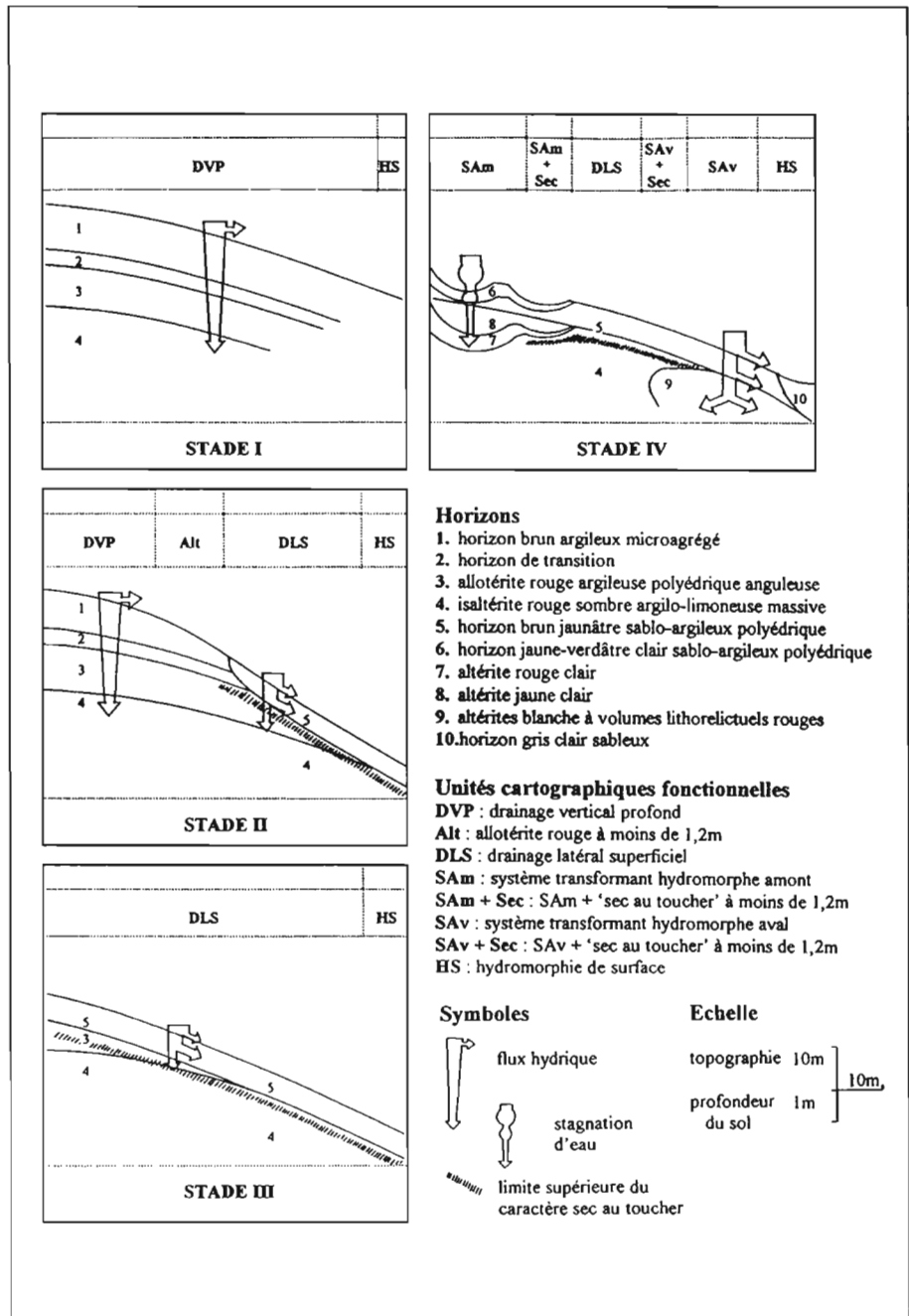
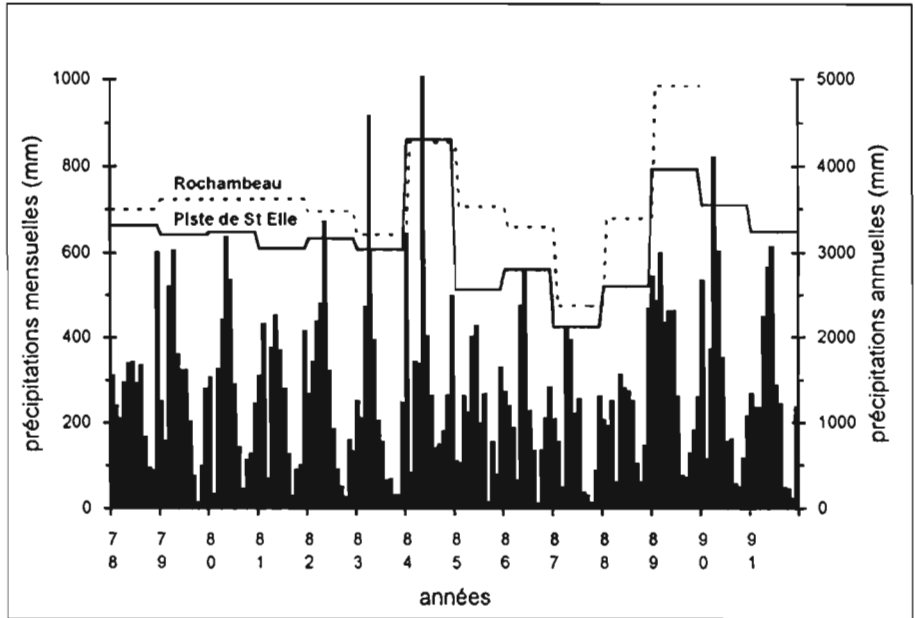


Figure 2
Stades de transformation de la couverture ferallitique d'après Boulet *et al.*, (1993) et unités cartographiques associées.

au sommet, plus compact à la base. Une altérite peu perméable, à structure polyédrique angulaire (*horizon 3*) ou massive (*horizon 4*), apparaît alors à moins de 1 m de profondeur et présente en toute saison un caractère « sec au toucher ».

Ce changement d'organisation de la couverture pédologique a été mis en relation avec un changement de fonctionnement hydrodynamique par Humbel (1978) et Guehl (1984). La filtration de l'eau est ralentie au niveau des altérites peu perméables. Le drainage est vertical et profond (DVP) lorsque l'horizon microagrégé est épais, alors qu'il est latéral et superficiel (DLS) lorsqu'une altérite est proche de la surface. L'amincissement de la couverture ferrallitique résulte essentiellement des exportations minérales, sous forme dissoute ou particulière, dans la nappe à circulation latérale qui se forme, au cours des fortes averses, dans la couche superficielle macroporeuse (Grimaldi *et al.*, 1992).

La circulation latérale de l'eau sur les versants alimentés, à l'aval et en profondeur, une nappe qui s'écoule, pendant plusieurs jours après les averses, par les axes de drainage principaux. A l'amont, lorsque la pente est faible, la saturation en eau du sol se prolonge entre les averses. Après la disparition de l'horizon microagrégé (stade III), la transformation se poursuit donc en conditions d'hydromorphie plus ou moins prolongée, par des modifications minéralogiques et structurales. C'est le stade VI pour lequel Fritsch (1984) a distingué deux systèmes transformant hydromorphes, en milieu confiné à l'amont (SAm) et en milieu ouvert à l'aval (SAv). La saturation en eau transforme le sommet des altérites dont la couleur s'éclaircit ou devient hétérogène (*horizons 7, 8 et 9*), par redistribution puis départ du fer, et kaolinisation des muscovites (Grimaldi *et al.*, 1994). L'horizon supérieur du sol s'appauvrit en fer et en argile (*horizons 6 et 10*). Le système transformant amont est associé à des dépressions fermées de 1 à quelques mètres de diamètre, dont la profondeur peut atteindre 0,7 m.

Méthode

Cartographie pédologique

Les variations spatiales du sol ont été cartographiées sur un dispositif de 19 ha selon la méthode proposée par Boulet *et al.* (1982), à partir de l'étude de plusieurs transects, par sondages à la tarière (20 sondages par hectare en moyenne). La carte pédologique précise l'extension de différents domaines — ou unités cartographiques fonctionnelles (Figure 2) apparaissant aux stades successifs de la transformation de la couverture ferrallitique. En fait, cinq caractères ou ensembles de caractères morphologiques du sol ont été retenus :

- ▷ l'unité cartographique « Alt » se distingue de l'unité des sols ferrallitiques à drainage vertical profond (DVP) par l'apparition de l'altérite, caractérisée par l'abondance des particules de muscovite, à moins de 1,2 m de profondeur ;
- ▷ le caractère « sec au toucher » à moins de 1,2 m de profondeur permet de délimiter les sols à drainage latéral superficiel (DLS) ;
- ▷ l'apparition de l'altérite rouge clair (*horizon 7*) à une

profondeur inférieure à 1,2 m est le début de la manifestation du système transformant amont (SAm). Associé au caractère « sec au toucher », ce caractère délimite l'unité cartographique SAm + Sec ;

- ▷ l'apparition de l'altérite jaune à volumes rouges (*horizon 9*), à une profondeur inférieure à 1,2 m, est le début de manifestation du système transformant aval. Associé au caractère « sec au toucher », ce caractère délimite l'unité cartographique SA_v + Sec ;
- ▷ L'hydromorphie de surface (HS), avec plus de 10 % de taches grises et rouges dans l'horizon humifère, est associée aux thalwegs d'une manière relativement indépendante du stade d'évolution de la couverture ferrallitique.

Évolution de la couverture pédologique

Le suivi hydrologique et hydrochimique à l'exutoire de bassins versants pendant plusieurs années (Grimaldi, 1988 ; Roche, 1990 ; Fritsch, 1992) a permis d'estimer les flux de silice et d'aluminium exportés sous forme soluble, pour quantifier les hydrolyses des minéraux présents : le quartz (SiO₂) et la kaolinite (Si₂Al₂O₅(OH)₄). L'érosion sous forme particulière a été également mesurée (Fritsch et Sarrailh, 1986).

Relation entre l'évolution de la couverture pédologique et les facteurs écologiques

Les caractères pédologiques cartographiés sont des indicateurs non seulement du degré de transformation de la couverture ferrallitique, mais aussi de contraintes éda- phiques, hydriques en particulier, susceptibles d'influer sur les caractéristiques du peuplement forestier. Les variations saisonnières et au cours d'événements pluvieux du potentiel de l'eau dans le sol ont été étudiées à partir de cinq stations tensiométriques, représentatives du sol à drainage vertical profond, du sol à drainage latéral superficiel, des systèmes transformant hydromorphes amont et aval (2 stations : bas versant ; thalweg avec hydromorphie de surface).

Étude des relations sol-végétation et de leur évolution à court terme

Un inventaire botanique détaillé de 12 000 arbres de plus de 10 cm de dbh (diamètre à 1,3 m) a été réalisé sur les 19 hectares. L'influence des variables environnementales sur la couverture végétale a été étudiée par la méthode des profils écologiques indicés (Gauthier *et al.*, 1977) et par l'analyse des correspondances du tableau de profils écologiques (Mercier *et al.*, 1992) de 95 espèces (Sabatier *et al.*, à paraître). La variabilité du peuplement est appréhendée en délimitant des sous-parcelles de 0,2 à 0,3 ha (120-200 arbres) dans les différents domaines pédologiques. La fréquence absolue des espèces dans les différentes sous-parcelles est traitée en colonnes supplémentaires, inactives dans l'analyse des correspondances (Bonin et Roux, 1978).

Il est séduisant de tenter d'expliquer les irrégularités des distributions de diamètre des arbres, en référence à

	DVP	ALT	DLS ₁	DLS ₂	SAm	SAm + Sec	SAv	SAv + Sec	HS
<i>Eperua falcata</i> Aublet	100	81	37	80	35	51	104	36	56
CAESAL	0,36	1,36	1,68	1,38	1,62	1,68	1,77	1,41	1,97
	---	++	++	++	++	+++	+++	+	+++
<i>Eschweilera micrantha</i> (O. C. Berg) Miers	270	37	10	43	22	26	27	21	
LECYTH	1,24	0,79	0,58	0,94	1,29	1,08	0,58	1,05	0,04
	+++	•	---	•	•	•	---	•	---
<i>Eschweilera parviflora</i> (Aublet) Miers	371	61	20	20	4	2	20	12	
LECYTH	1,53	1,16	1,03	0,39	0,21	0,07	0,39	0,54	0,04
	+++	•	•	---	---	---	---	--	---
<i>Lecythis idatimon</i> Aublet	249	55	46	81	58	56	99	35	22
LECYTH	0,75	0,76	1,73	1,16	2,23	1,52	1,40	1,14	0,64
	---	-	+++	•	+++	++	+++	•	-
<i>Lecythis persistens</i> Sagot subsp. <i>persistens</i>	164	61	27	62	27	36	73	12	39
LECYTH	0,69	1,18	1,42	1,24	1,45	1,37	1,44	0,55	1,59
	---	•	+	+	+	+	+++	-	++

Tableau 1 Profils écologiques des espèces les plus abondantes (N > 400 individus).

un modèle exponentiel décroissant qui refléterait une certaine régularité des processus de recrutement, de croissance et de mortalité par des événements qui auraient affecté durablement l'un et/ou l'autre de ces processus. En retour, les distributions de diamètre des arbres pourraient, si nous savions les interpréter, être utilisées comme marqueur d'événements anciens. Cependant, ce marqueur peut être fortement bruité s'il y a une forte variabilité interindividuelle des accroissements.

Pour apprécier la dynamique des populations d'arbres par l'analyse des distributions de diamètres, on fait d'abord l'hypothèse (1) d'une bonne corrélation entre taille (diamètre) et âge des arbres, ce qui n'est pas démontré (stagnation de la croissance chez certains individus dits « petits vieux », (Edelin et Loup, com. pers). L'observation d'un hiatus dans la distribution peut alors être d'origine interne (exemple: accélération de la croissance durant une phase du développement) ou externe (exemple: déficit de recrutement lié à des conditions environnementales défavorables).

La comparaison des distributions de diamètres d'une même espèce entre domaines pédologiques, permet théoriquement (hypothèse (1) vraie) d'apprécier sa dynamique d'occupation de l'espace en fonction du sol: un excès de petits diamètres pourrait correspondre à un recrutement et donc à une colonisation de l'espace; un déficit marquerait au contraire un retrait. Cela suppose vérifiées plusieurs autres hypothèses: (2) pas de différence de mortalité des arbres matures entre domaines pédologiques; (3) pas de différence de dynamique de croissance entre domaines pédologiques; (4) pas de dissociation spatiale entre jeunes et vieux individus sans lien avec le sol.

Il faudra de plus un échantillonnage suffisant pour s'affranchir des variations spatiales de la régénération (dont les plus connues sont celles dues au processus sylvigénétique).

Nous étudions donc la proportion petits (supposés jeunes)/gros (supposés vieux) pour cinq espèces d'arbres de strate moyenne ou supérieure dont les effectifs dépassent 400 individus dans notre inventaire: *Eperua falcata*, *Eschweilera parviflora*, *Eschweilera micrantha*, *Lecythis idatimon*, *Lecythis persistens*. La classe 10-20 cm consti-

tuera le groupe supposé jeune. Les calculs de probabilité utilisés sont identiques à ceux des profils indicés. Connaissant la fréquence globale de l'espèce dans chaque classe de diamètre d'une part et dans chaque domaine pédologique d'autre part, on peut calculer pour chacun des domaines pédologiques la fréquence attendue dans ces mêmes classes de diamètres sous l'hypothèse (H₀) d'une distribution aléatoire. L'application du test exact des proportions aux tables de contingences 2 × 2 associées à chacune des fréquences observées permet d'apprécier le degré de significativité des écarts entre fréquence observée et fréquence attendue.

Résultats et discussion

Relations sol-végétation

Le peuplement forestier est très dépendant des facteurs édaphiques et topographiques (Sabatier *et al.*, à paraître). Des liaisons sol-espèce, exclusives et significatives, existent pour chacun des domaines pédologiques considérés. Une forte proportion des espèces représentées par plus de 20 individus (78 %, N = 111) répond significativement (P < 0,05) à un ou plusieurs des états de la variable sol. Comme le montrent leurs profils écologiques (Tableau 1), les cinq espèces abondantes, prises en exemple ici, répondent bien à la variable sol. Les deux espèces du genre *Eschweilera*, significativement liées aux sols à drainage vertical profond, ont un comportement opposé à celui des *Lecythis* et d'*Eperua*, associés aux domaines des sols à drainage latéral superficiel et ou hydromorphes. L'ordination des espèces et des variables environnementales par l'analyse des correspondances du tableau de profils écologiques donne deux axes factoriels significatifs (Figure 3). L'axe 1 (47 % de l'inertie) traduit un gradient de drainage associé au processus de transformation par érosion. L'axe 2 (12 % de l'inertie) traduit les conditions d'hydromorphie en milieu ouvert ou confiné selon la position topographique. L'ordination dans ce plan factoriel des sous-parcelles (~ 0,25 ha), d'après la végétation, les regroupe selon trois groupes principaux:

1. sous-parcelles sur des sols à drainage vertical profond épais dont la ségrégation parfaite — malgré des parcelles élémentaires très petites — témoigne d'une

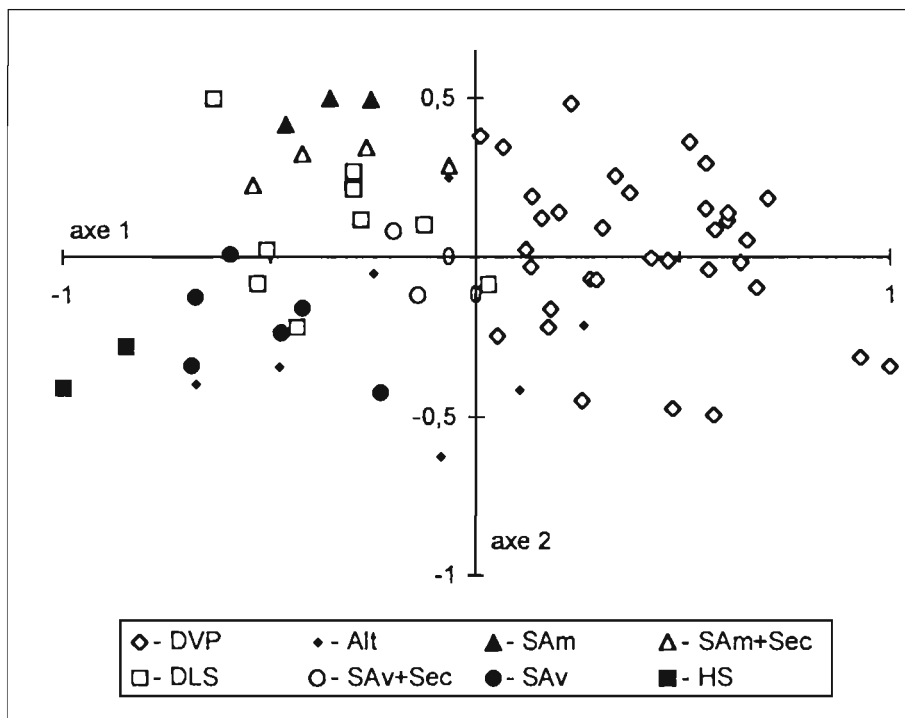


Figure 3
Analyse des correspondances du tableau des profils écologiques : ordination, d'après la végétation (95 espèces d'arbres considérées) des sous-parcelles (~ 0,25 ha) délimitées dans les différents domaines pédologiques.

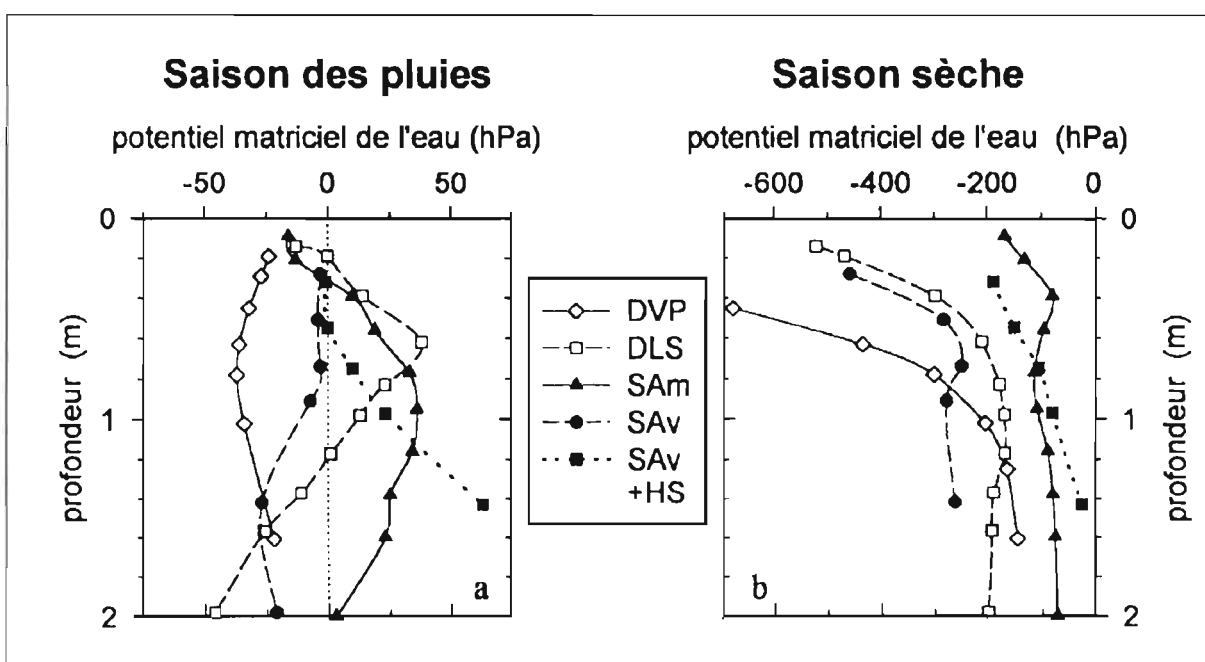


Figure 4 Profils de potentiel matriciel de l'eau de cinq stations représentatives des principaux domaines pédologiques. (a) lendemain d'une averse en saison des pluies. (b) début de saison sèche, après 25 jours très peu pluvieux.

grande stabilité des composantes du peuplement liées au sol ;

2. sous-parcelles sur des sols amincis et hydromorphes pour lesquels une nette ségrégation s'opère entre les systèmes transformants amont et aval ;
3. sous-parcelles sur des sols hydromorphes dès la surface, en bas de versant.

En définitive, la transformation de la couverture ferrallitique induit des variations latérales importantes de composition floristique et de fréquences spécifiques au sein du peuplement forestier.

Variation spatiale du pédoclimat

Les mesures du potentiel de l'eau dans le sol, à l'aide de tensiomètres, montrent des différences importantes de

dynamique de l'eau entre les domaines pédologiques cartographiés.

La Figure 4a correspond au lendemain d'une averse (25 mm), après une période assez pluvieuse de saison des pluies (330 mm au cours des 10 jours précédents). Les valeurs positives du potentiel matriciel de l'eau témoignent d'une saturation en eau prolongée (>24 heures), à l'exception du sol à drainage vertical profond. La station tensiométrique du système transformant aval (bas de versant) se distingue également, dans une moindre mesure, avec des valeurs de potentiel matriciel de l'eau proches de 0 jusqu'à 0,8 m de profondeur, négatives ensuite. Ceci s'explique par la pente forte au voisinage de la station, qui facilite l'écoulement latéral de l'eau au-dessus de l'altérite. Pour les autres sta-

tions, la saturation débute à 0,2 ou 0,3 m de profondeur et atteint une profondeur maximale variable selon le type de sol: 2 m ou plus pour le système transformant amont et le système transformant aval (thalweg); autour de 1 m pour le sol à drainage latéral superficiel, c'est-à-dire jusqu'à la profondeur d'apparition du caractère « sec au toucher ». L'absence de risque d'asphyxie du système racinaire dans les sols à drainage vertical profond va de pair avec un enracinement profond des arbres (Humbel, 1978). Les autres domaines pédologiques sont soumis à un excès d'eau prolongé en saison des pluies, d'où un risque d'asphyxie des racines, variable selon la durée et la profondeur de la saturation, et qui limite la profondeur d'enracinement.

La Figure 4b correspond à un relevé de saison sèche, après 25 jours pratiquement sans pluie (43 mm de précipitations cumulées). Les cinq situations pédologiques se distinguent aussi par la vitesse de dessèchement du sol. C'est le sol à drainage vertical profond qui se dessèche le plus rapidement, dans la couche comprise entre 0 et 0,6 m. Le stock d'eau utilisable par les plantes est donc rapidement épuisé au sommet de l'horizon microagrégé. Au contraire, après 25 jours sans précipitation, les stations tensiométriques indiquent une humidité encore importante dans les systèmes transformant amont et aval (au niveau du thalweg). Le sol à drainage latéral superficiel et le système transformant aval (bas de versant) ont un comportement intermédiaire. Le développement des jeunes plantules peut donc être compromis, en saison sèche, par un déficit hydrique de la couche superficielle, plus marqué dans les sols à drainage vertical profond.

Rôle des précipitations sur l'évolution de la couverture pédologique

Les conditions climatiques actuelles assurent le développement des processus de transformation (Grimaldi *et al.*, 1992, 1994). Une variation de la pluviosité peut jouer un rôle important dans l'apparition et la vitesse de ces processus.

1. L'horizon microagrégé du sol à drainage vertical profond atteint la saturation pour des averses d'assez forte intensité (≥ 30 mm/h). Cette saturation ne dure que quelques heures après l'averse, mais elle est à l'origine des transformations minéralogiques des oxydes métalliques qui favorisent la déstabilisation des microagrégats.
2. Une augmentation de la pluviosité favorise l'expansion et la pérennité des nappes dans les systèmes hydromorphes amont et aval. Au sommet des unités de modelé, en particulier, la saturation du sol peut durer plusieurs mois en saison des pluies, selon la fréquence des événements pluvieux. L'eau stagne également en surface dans des dépressions fermées où elle se charge en molécules organiques acides et complexantes qui favorisent les hydrolyses minérales.
3. L'érosion particulière et chimique augmente avec l'importance de l'écoulement latéral superficiel. Nous avons cherché à estimer la vitesse de la transformation par érosion. Dans ce but, nous avons cal-

culé les départs de matière à l'exutoire de deux bassins versants correspondant aux stades de transformation II et IV. Pour une pluviosité moyenne annuelle de 3 200 mm :

- au stade II, la lame d'eau écoulée latéralement représente 610 mm dont 480 mm de ruissellement et d'écoulement hypodermique (Roche, 1990). Les concentrations en silice sont comprises entre 30 et $50 \cdot 10^{-6}$ mole/l, celles en aluminium environ deux fois plus faibles (Grimaldi, 1988). La silice exportée correspond alors autant à du quartz qu'à de la kaolinite. Les quantités exportées sous forme dissoute représentent environ 24 kg/ha/an auxquelles s'ajoutent 190 kg/ha/an d'érosion sous forme particulaire (Fritsch et Sarrailh, 1986).
- au stade IV, la lame d'eau écoulée représente 1 410 mm (Roche, 1990). Elle se répartit entre 830 mm d'écoulement latéral superficiel, avec des teneurs en aluminium et silice comparables à celles du stade II, et 580 mm d'écoulement lent de la nappe du système hydromorphe aval. Les quantités de matière exportées du versant représentent 41 kg/ha/an sous forme dissoute et 390 kg/ha/an sous forme particulaire.

Dans les conditions climatiques *actuelles*, et pour une masse volumique sèche moyenne du sol de $1,4 \text{ g/cm}^3$, on estime l'amincissement du sol à $1,5 \cdot 10^{-5}$ m/an au stade II et plus du double au stade IV. L'amincissement de la couverture ferrallitique nécessite donc un temps assez long: 1,5 m en 10^5 ans au stade II, si les conditions du milieu ne changent pas.

Recherche d'indices d'un forçage climatique dans la dynamique des populations d'arbres

Diverses propriétés du milieu, fondamentales pour les végétaux, comme le rapport air/eau, la disponibilité de l'eau, l'excès ou le déficit hydrique, qui découlent du pédoclimat, répondent de manière instantanée aux variations climatiques. Nous formulons l'hypothèse que la réussite des jeunes stades et donc le recrutement des individus dans les petites classes de diamètres dépendent, au moins partiellement, du pédoclimat. Une tentative expérimentale menée par Blain et Kellman (1991) au Mexique dans le but de vérifier l'effet des variations des précipitations sur la germination, la croissance et la survie de trois arbres forestiers fut sans succès. Cependant, l'amplitude des variations simulées fut faible et ne comporta pas de sécheresse extrême. L'observation à la « piste de St-Élie » lors d'épisodes exceptionnellement secs, comme en mars 1987, d'une mortalité importante de plantules et jeunes stades accrédite toutefois cette hypothèse. Dans ce cas, un changement durable des conditions climatiques et notamment des précipitations pourrait entraîner un ajustement spatial des populations végétales aux nouvelles conditions pédoclimatiques. La régénération des espèces se calant alors sur les pédoclimats devenus ou demeurés favorables. On notera l'importance de la répartition saisonnière des précipitations qui pourrait cumuler les effets et s'avérer défavo-

nable ou favorable à certaines espèces aux deux extrémités du gradient de drainage. La tendance interannuelle est également très importante. Compte tenu de la dispersion des accroissements (voir ci-dessous), il ne semble pas certain que des accidents climatiques ponctuels puissent marquer la distribution des diamètres plusieurs décennies plus tard ; au contraire, des changements climatiques durablement défavorables devraient être perceptibles. Dans ce cas, les indentations très nettes des distributions d'*Eperua falcata* ou de *Vouacapoua americana*, (Figure 5) seraient dues à un déficit de recrutement à certaines époques.

La dynamique de croissance des arbres a été étudiée à la « piste de St-Élie » sur 60 arbres de diverses espèces munis de rubans dendrométriques (Puig et Prévost, 1986). En Guyane, Gazel (1983) et Favrichon (1994) donnent des estimations portant sur des populations plus importantes, mais avec une moindre précision des mesures.

Le cas d'*Eperua falcata*

Les études d'accroissement de diamètre font état d'une dispersion importante. Notons les valeurs extrêmes de 3,02 et 0,04 mm, et la moyenne de 1,13 mm observées à la « piste de St-Élie » sur quatre ans (1979-82) et neuf individus (Puig, com. pers.). Bariteau *et al.*, (1990) obtiennent pour des jeunes plants élevés en conditions contrôlées des valeurs moyennes du diamètre des tiges de 5 à 12 mm à l'âge de 20 mois, fortement corrélés à l'intensité d'éclaircissement. Favrichon (1994) fait état

d'une forte augmentation des accroissements moyens (de 1,5 à 4 mm par an) suite à la réalisation de trouées lumineuses artificielles dans les parcelles expérimentales de Paracou.

On peut s'attendre à ce que le recrutement de la classe 10-20 cm ait été influencé par les caractéristiques climatiques de la période où les arbres étaient plantule ou jeune plant, stade généralement le plus sensible aux variations des conditions environnementales, et notamment au stress hydrique ou à l'énergie lumineuse. Cette sensibilité serait particulièrement importante chez *Eperua falcata* pour les individus de moins de 50 cm de hauteur (Forget, 1989; Sop Fonkoua, 1988). Bariteau *et al.* (1990) relie, d'après les recensements de jeunes plants de cette espèce à Paracou, une plus faible mortalité après éclaircies artificielles à une croissance stimulée par l'éclaircissement. Les facteurs climatiques, tels qu'intensité et cumul des averses (Riera, 1983) ou vents d'orage violents, influent fortement sur la fréquence des éclaircies naturelles (chablis) et peuvent donc affecter indirectement la survie des jeunes plants.

L'analyse statistique (Tableau 2) permet de détecter un excès significatif de petits individus (10-20 cm) dans les domaines pédologiques DVP et HS (P respectivement $\leq 0,05$ et $\approx 0,08$) ; dans tous les autres domaines nous trouvons au contraire un déficit, mais celui-ci n'est pas significatif ($P \geq 0,1$). L'interprétation de ce résultat, en terme d'influence du climat sur le recrutement, n'est pas évidente car ce dernier semble avoir été favorisé aux deux extrémités du gradient de drainage. Cela s'accorde

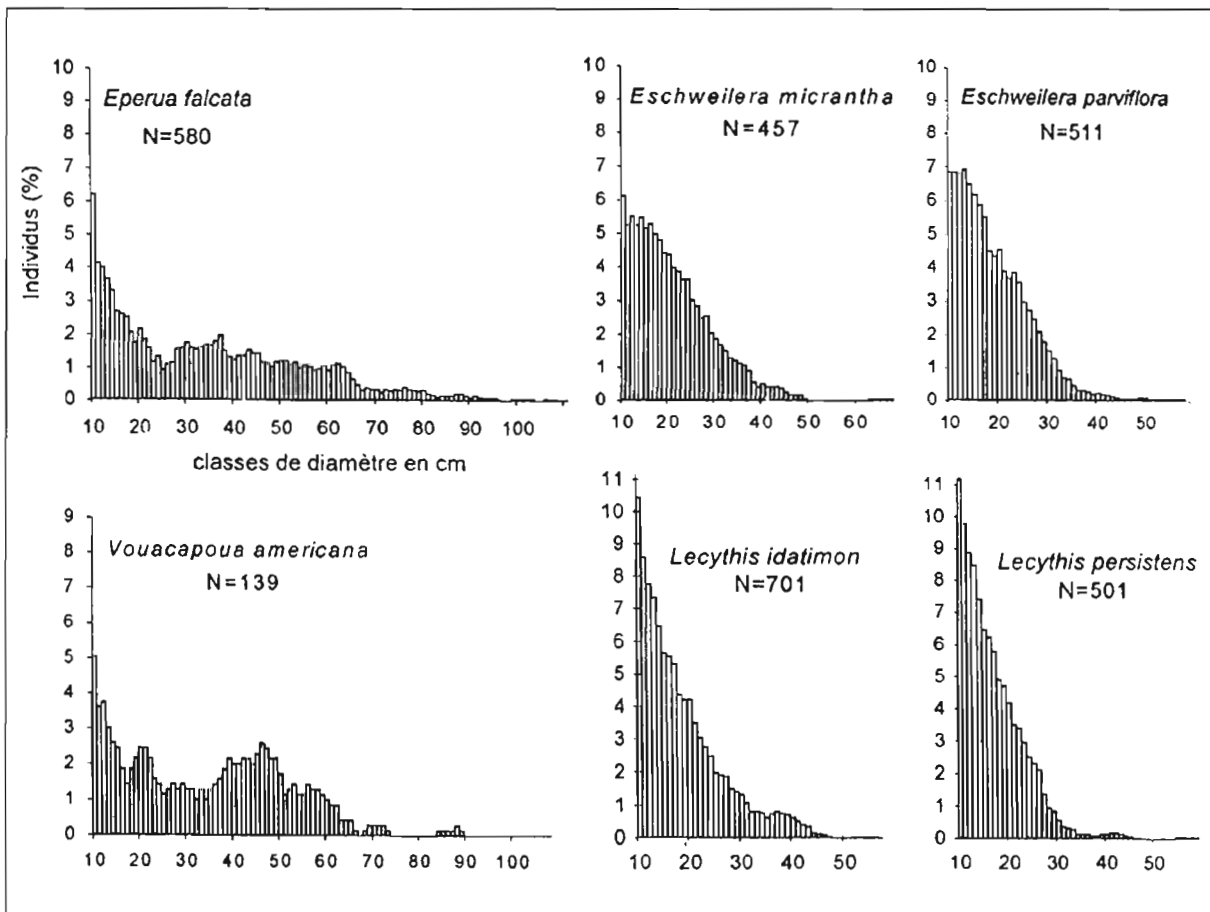


Figure 5 Distributions des diamètres par classes centimétriques après lissage par moyenne mobile sur cinq classes, pour les cinq espèces de forte abondance et *V. americana*, sur l'ensemble du relevé (19 ha).

Domaine Taxon et groupe	DVP	Alt	DLS	SAm	SAv	HS	Total
<i>Eperua falcata</i>							
petits	40	22	37	24	42	24	189
10-20 cm	↗ 1,28 ↘ 0,02	↘ 0,85 ↗ 0,1	↘ 0,98 ↗ 0,18	↘ 0,81 ↘ 0,09	↘ 0,93 ↘ 0,12	↗ 1,27 ↗ 0,08	
20-30 cm	↗ 1,40 ↘ 0,07	↗ 1,01 ↗ 0,14	↗ 1,05 ↘ 0,12	↘ 0,56 ↘ 0,04	↗ 1,01 ↘ 0,12	↘ 0,93 ↘ 0,18	79
gros	43	47	63	55	78	26	312
>30 cm							
<i>Eschweilera micrantha</i>							
petits	133	17	34	31	24	1	240
10-20 cm	↘ 0,94 ↘ 0,06	↘ 0,87 ↗ 0,16	↗ 1,22 ↘ 0,05	↗ 1,23 ↘ 0,05	↘ 0,95 ↘ 0,11	- - - -	
gros	137	20	19	17	24	0	217
>20 cm							
<i>Eschweilera parviflora</i>							
petits	214	43	29	5	23	1	315
10-20 cm	↘ 0,94 ↘ 0,02	↗ 1,14 ↘ 0,08	↗ 1,18 ↘ 0,09	↗ 1,35 ↘ 0,20	↗ 1,17 ↘ 0,11	- - - -	
gros	157	18	11	1	9	0	196
>20 cm							
<i>Lecythis idatimon</i>							
petits	155	33	85	81	84	19	457
10-20 cm	↘ 0,95 ↘ 0,10	↘ 0,92 ↘ 0,14	↗ 1,03 ↘ 0,14	↗ 1,09 ↘ 0,09	↘ 0,96 ↘ 0,12	↗ 1,32 ↘ 0,02	
gros	94	22	42	33	50	3	244
>20 cm							
<i>Lecythis persistens</i>							
petits	120	43	57	46	67	34	367
10-20 cm	↘ 1,00 ↘ 0,17	↘ 0,96 ↘ 0,10	↘ 0,87 ↘ 0,02	↘ 1,00 ↘ 0,12	↗ 1,08 ↘ 0,10	↗ 1,19 ↘ 0,03	
gros	44	18	32	17	18	5	134
>20 cm							

Tableau 2 Étude simplifiée de la distribution des diamètres dans les principaux domaines pédagogiques. Application du test exact aux proportions : petits arbres (supposés jeunes)/gros arbres (supposés vieux), observés dans les différents domaines pédologiques pour les cinq espèces les plus abondantes. Ligne 1 : fréquence absolue ; ligne 2 : tendance, fréquence corrigée (haut) et valeur de P (bas). En gras : valeurs qui s'écartent significativement de celles attendues sous H_0 .

certes aux conclusions de Shultz (1960) qui suggérait que *E. falcata* soit favorisé par des conditions extrêmes (excès ou déficit hydrique) mais correspond mal au profil écologique actuellement observé. La question en suspens, « Quelle est la part de la stagnation des accroissements dans la genèse des distributions observées ? », empêche de conclure.

De la même manière, nous pouvons tester si la distribution de la classe 20-30 cm, dont la fréquence apparaît déficitaire dans la distribution globale (Figure 5) et donc semble être marquée par un événement fort, présente des irrégularités liées au domaine pédologique. Le résultat des tests statistiques (Tableau 2) montre que la tendance est un déficit de petits individus dans les domaines des sols les plus hydromorphes (SAm et HS) et un excès ailleurs (seule la valeur pour SAm est significative). Une interprétation simple pourrait être qu'un épisode pluvieux ancien (séculaire?) a défavorisé l'espèce dans les domaines les plus hydromorphes, mais l'a favorisée ailleurs et notamment sur DVP. Un retour à des conditions clima-

tiques plus sèches pourrait être responsable de la stagnation des accroissements sur DVP (conditions limites) d'où l'excès observé dans la classe 10-20 cm. Le scénario envisagé ici est toutefois très spéculatif.

Distributions des diamètres chez quatre Lecythidaceae

Pour autant que la variable espèce soit prise en considération, les résultats des études d'accroissements apparaissent plutôt homogènes. Les gains moyens annuels en diamètre observés sur un mélange d'espèces sont nettement inférieurs à ceux d'*Eperua falcata* : 0,56 mm calculé sur 24 individus suivis sur quatre ans d'après les données de Puig (com. pers) ; 0,5 mm (forêt intacte) à 1,8 mm (forêt avec éclaircies) d'après Favrichon (1994) ; 0,5-1 mm par an pour *E. corrugata* (probablement *L. idatimon* + *Lecythis persistens*) selon Gazel (1983). Les distributions de diamètre chez les Lecythidaceae devraient par conséquent refléter des événements plus anciens que celles d'*Eperua falcata*.

L'analyse statistique permet de détecter pour les deux *Lecythis* un excès significatif ($P \leq 0,05$) de petits individus dans le domaine des sols hydromorphes (HS) et chez *L. persistens* un déficit significatif pour les sols à drainage latéral superficiel (DLS). Les excès ou déficits enregistrés pour les autres domaines ne sont pas significatifs. Les deux *Eschweilera* montrent des déficits significatifs dans le domaine des sols à drainage profond et *E. micrantha* montre des excès significatifs dans les domaines DLS et SAm. Un schéma d'ensemble assez cohérent se dégage pour ces quatre Lecythidaceae. Ce pourrait être, à l'exception de *L. persistens* sur DVP et SAm, un « glissement » du recrutement vers des pédoclimats qui tamponnent le déficit hydrique et donc l'écho d'une ancienne (séculaire à pluriséculaire) période sèche. Cet hypothétique événement pourrait expliquer l'allure de la distribution globale des *Eschweilera*, nettement tronquée dans les petits diamètres (Figure 5). Ces derniers n'auraient pas compensé leur retrait des sols DVP ; une faible capacité de dissémination et l'occurrence au cours des cycles annuels de saisons propices à l'asphyxie racinaire dans les sols à drainage déficient pourraient en être la cause.

Conclusion

Quelle que soit l'origine de la transformation (variation du niveau de base liée à un soulèvement du socle ou à une variation du niveau de la mer, changement climatique), elle est auto-entretenu par les écoulements latéraux sur les versants. L'érosion qui en résulte s'accroît aux derniers stades de la transformation, mais reste un phénomène assez lent sous forêt dans les conditions climatiques actuelles.

La transformation de la couverture ferrallitique induit des variations latérales importantes de composition floristique et de fréquences spécifiques au sein du peuplement forestier, interprétées en terme de sensibilité au pédoclimat. Les variations latérales de la couverture pédologique concernent en effet particulièrement la structure du sol et son fonctionnement hydrique.

En fonction du régime pluviométrique (durée de la saison sèche, fréquence et importance des averses en saison des pluies), les contraintes édaphiques pour la végétation sont susceptibles d'être atténuées ou accentuées.

Notre tentative d'analyse du marqueur « distribution des diamètres », pour mettre en évidence un changement climatique récent, montre qu'une lecture simple n'est pas envisageable. Les paramètres de ces distributions sont certes peu nombreux (croissance qui implique le recrutement des classes de taille et mortalité), mais les facteurs dont ils dépendent et leurs interactions sont multiples. Une stagnation de la croissance dans les situations défavorables pourrait conduire à des erreurs grossières. De plus, le petit nombre de mesures d'accroissement et la méconnaissance de la relation entre accroissement et mortalité, qui en définitive détermine l'accroissement efficace pour le recrutement, rendent l'interprétation chronologique très délicate. D'autre part, la preuve de l'impact d'un événement global (changement climatique) sur le recrutement d'une

classe de diamètre nécessite une concordance des scénarios dans plusieurs stations d'une même aire géographique.

Une assez bonne cohérence du comportement des Lecythidaceae suggère l'existence d'un épisode sec d'âge pluriséculaire. Il n'est pas possible de retrouver la trace d'un tel événement à partir de la structure de la population d'*Eperua falcata*. L'influence de la répartition saisonnière des précipitations, qui pourrait rendre très complexe la réponse d'une espèce aux modifications durables du pédoclimat, ou la non concordance entre âge et accroissement dans les différents domaines pédologiques, sont des explications possibles.

Références

- Bariteau, M. ; Huc, R. ; Montpied, P. 1990. Évaluation de l'impact de traitements sylvicoles sur la régénération ; illustration à partir du comportement in situ et en conditions contrôlées de deux espèces de Guyane (p. 118-136). *Atelier sur l'aménagement et la conservation de l'écosystème forestier tropical humide*. MAB/UNESCO, MAB/France, IUFRO, FAO. Cayenne.
- Blain, D. ; Kellman, M. 1991. The effect of water supply on tree seed germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 7 ; 69-83.
- Bonin, G. ; Roux, M. 1978. Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude phytécologique de quelques pelouses de l'Apenin lucano-calabrais. *Æcol. Plant.*, 13 (2) : 121-138.
- Boulet, R. ; Brugière, J. M. ; Humbel, F.-X. 1979. Relation entre organisation des sols et dynamique de l'eau en Guyane française septentrionale. Conséquences agronomiques d'une évolution déterminée par un déséquilibre d'origine principalement tectonique. *Sci. Sol*, 1, 3-18.
- Boulet, R. ; Humbel, F.-X. ; Lucas, Y. 1982. Analyse structurale et cartographie en pédologie. II : une méthode d'analyse prenant en compte l'organisation tridimensionnelle des couvertures pédologiques. *Cah. ORSTOM, Sér. Pédol.*, XIX (4), 323-339.
- Boulet, R. ; Lucas, Y. ; Fritsch, E. ; Paquet, H. 1993. Géochimie des paysages : le rôle des couvertures pédologiques. Dans : H. Paquet, et N. Clauer (dir. publ.), *À la mémoire de Georges Millot. Colloque de l'Académie des Sciences et du Cadas*, Paris, p. 55-76.
- Favrillon, V. 1994. Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, 49 (4), 379-403.
- Forget, P.-M. 1989. La régénération naturelle d'une espèce autochore de la forêt guyanaise : *Eperua falcata* Aublet (Caesalpinaceae). *Biotropica*, 21, 115-125.
- Fritsch, E. ; Boulet, R. ; Bocquier, G. ; Dosso, M. ; Humbel, F.-X. 1986. Les systèmes transformants d'une formation supergène de Guyane française et leurs modes de représentation. *Cah ORSTOM, sér. Pédol.*, XXII (4), 361-395.

- Fritsch, J. M. 1992. Les effets du défrichement de la forêt amazonienne et de la mise en culture sur l'hydrologie de petits bassins versants. Opération ECEREX en Guyane française. Thèse, Univ. Montpellier. Paris, ORSTOM, 392 p.
- Fritsch, J. M. ; Sarrailh, J. M. 1986. Les transports solides dans l'écosystème forestier tropical humide guyanais : effets du défrichement et de l'aménagement des pâturages. *Cah. ORSTOM*, Sér. Pédol., **XXII** (2) : 209-222.
- Gauthier, B. ; Godron, M. ; Hiernaux, P. ; Lepart, J. 1977. Un type complémentaire de profil écologique : le profil écologique « indicé ». *Can. J. Bot.*, **55**, 2859-2865.
- Gazel, M. 1983. *Croissance des arbres et productivité des peuplements en forêt dense équatoriale de Guyane*. Rapport ONF, 302 p.
- Grimaldi, C. 1988. Origine de la composition chimique des eaux superficielles en milieu tropical humide : exemple de deux petits bassins versants sous forêt en Guyane française. *Sci. Géol. Bull.*, **41** (3-4), 247-262.
- Grimaldi, C. ; Fritsch, E. ; Boulet, R. 1994. Composition chimique des eaux de nappe et évolution d'un matériau ferrallitique en présence du système muscovite-kaolinite-quartz. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **319** (II), 1383-1389.
- Grimaldi, C. ; Grimaldi, M. ; Boulet, R. 1992. Étude d'un système de transformation sur schiste en Guyane française. Approches morphologique, géochimique et hydrodynamique. *Organisation et fonctionnement des altérites et des sols. Séminaire ORSTOM*, Bondy 5-9 fév. 1990. Paris, ORSTOM, p. 81-98.
- Humbel, F.-X. 1978. Caractérisation par des mesures physiques, hydriques et d'enracinement des sols de Guyane française à dynamique de l'eau superficielle. *Sci. Sol*, **2**, 83-94
- Lescure, J.-P. ; Boulet, R. 1985. Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica*, **17** (2) 155-164.
- Lucas, Y. 1989. Systèmes pédologiques en Amazonie brésilienne. Équilibre. Déséquilibre et transformations. Thèse, Université Sci. Poitiers. 157 p.
- Mercier, P. ; Chessel, D. ; Dolédec, S. 1992. Complete correspondence analysis of an ecological data table: a central ordination method. *Acta oecologica*, **13** (1) ; 25-44.
- Milési, J. P. ; Egal, E. ; Ledru, P. ; Vernhet, Y. ; Thiéblemont, D. ; Cocherie, A. ; Tegyet, M. ; Martel-Jantin, B. ; Lagny, P. 1995. Les minéralisations du nord de la Guyane française dans leur cadre géologique. *Chronique de la Recherche Minière*, **518**, 5-58.
- Puig, H. ; Prévost, M-F. 1986. Périodicité de l'accroissement chez quelques arbres de Guyane. *Mémoires du Muséum National d'Hist. Nat.*, Sér. A, **132**, 149-171.
- Riera, B. 1983. Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise (piste de St-Élie). Thèse de 3^e cycle, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 191 p.
- Roche, M. A. 1990. Hydrologie et érosion de l'écosystème forestier guyanais. Dans : J. M. Sarrailh (dir. publ.), *Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais*. INRA, CTFT, p. 47-64.
- Sabatier, D. ; Grimaldi, M. ; Prévost M-F. ; Guillaume, J. ; Godron, M. ; Dosso, M. ; Curmi, P. (à paraître). The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan forest.
- Sarrailh, J. M. 1992. *Pluies à ECEREX*. Kourou (Guyane française), Centre technique forestier tropical, CIRAD.
- Shultz, J. P. 1960. Ecological studies on rain forest in northern Suriname. The Vegetation of Suriname. *Verhand. Kon. Ned. Akad. Wetensch.* Amsterdam, **2**, 267 p.
- Sop Fonkoua, D. 1988. Contribution à une étude de mortalité des régénérations naturelles en forêt dense guyanaise. Mémoire ESAT 1, CNEARC, ENGREF, INRA, 45 p.
- Veillon, L. 1990. Sols ferrallitiques et podzols en Guyane septentrionale. Relation entre systèmes de transformations pédologiques et évolution historique d'un milieu tropical humide et forestier. Thèse, Univ. Paris VI, 194 p.

20

Évidences isotopiques et géochimiques de l'avancée de la forêt sur la savane au Cameroun

BERNARD GUILLET, OUSMANE MAMAN, GASTON ACHOUNDONG,
ANDRÉ MARIOTTI, CYRIL GIRARDIN, DOMINIQUE SCHWARTZ,
JOSEPH YOUTA HAPPI

Introduction

En Afrique, la zone de transition comprise entre la forêt sempervirente humide et les grandes savanes est formée d'une mosaïque de forêts semi-décidues et de savanes. De nombreuses observations botaniques et phytosociologiques faites en maints endroits (Aubreville, 1962) et notamment en Côte d'Ivoire (Guillaumet et Adjanooun, 1971), au Nigéria (Hopkins, 1962), au Cameroun (Letouzey, 1968), au Centrafrique (Boulvert, 1990) suggèrent une transgression de la forêt sur les savanes. Au Cameroun cette zone de transition qui s'étend sur 550 km dans la direction est-ouest et sur 150 km dans le sens nord-sud est considérée par Letouzey (1985) comme une région de fort dynamisme forestier où les peuplements gagnent du terrain sur les savanes voisines.

Une des orientations du programme ECOFIT vise à aborder l'étude de la dynamique spatiale et temporelle des contacts forêt-savane. Cela implique la triple nécessité de reconnaître les spécificités physiologiques et floristiques des recrûs forestiers, de valider l'avancée forestière au moyen de caractéristiques pédologiques et d'en dater les phases de progression. Pour cela, un chantier a été ouvert au Cameroun impliquant la collaboration de botanistes forestiers, de pédologues et de biogéographes sur deux sites sélectionnés selon des critères biogéographiques et botaniques.

L'objectif de cet article est de faire le point sur les signatures pédologiques attestant la dynamique spatiale du contact entre forêt et savane. Il se base sur une méthodologie d'étude de transects reliant un point de la savane aux milieux forestiers bordant les cours d'eau, et

supposés être les forêt-mères, tant leur physionomie et leur composition floristique diffèrent des recrûs que les transects traversent. L'analyse botanique des recrûs forestiers et de la forêt-mère présentée par ailleurs (Achoundong *et al.*, ce volume) ne sera, ici, que très sommairement décrite.

Dans cette approche sur l'enregistrement pédologique de la progression forestière, c'est le compartiment organique des sols qui a été étudié. En effet, l'analyse de la composition isotopique du carbone organique s'impose en priorité tant cette composition s'avère être un marqueur discriminant des environnements savanicoles et forestiers des milieux intertropicaux (Schwartz *et al.*, 1986; Mariotti, 1991). Par ailleurs des constituants organiques hérités, tels que les composés phénoliques de la lignine dont les proportions varient avec les sources biologiques, peuvent judicieusement témoigner des divers types de végétation (Ertel et Hedges, 1984).

Les sites

Les deux sites sélectionnés dans la zone des mosaïques forêt semi-décidue-savanes incluses, ont été choisis dans la région de Nditam à l'Est de Massangam située entre le Kim et le Mbam et dans celle de Kandara au Sud de Bertoua (Figure 1).

La savane à *Hyparrhenia* sp. et à *Terminalia glaucescens* de Nditam est située au coeur du massif forestier du Mbam (5° 19' 20" N et 11° 12' 20" E; altitude 750 m). Elle est parsemée de monticules hauts de 2 à 3 m et de 15 à 20 m de diamètre considérés comme des termitières effondrées. Au plan floristique, le transect se compose d'une lisière arbustive et lianescente à Zingibéracées qui

présente du côté de la savane un fourré dense à *Chromolaena odorata*. Le recrû forestier est peu stratifié à proximité de la savane mais acquiert progressivement une structure à sous-bois différencié lorsque l'on tend vers la forêt âgée. Différentes espèces d'*Albizia*, de *Terminalia* et de *Celtis* caractérisent le recrû alors qu'à l'approche de la forêt âgée la densité des *Rinorea* s'accroît très fortement.

La savane à *Imperata cylindrica* de Kandara est une savane arbustive (4° 20' 50" N et 13° 43' 15" E). Les arbres les plus fréquents appartiennent au genre *Albizia* avec notamment *Albizia adianthifolia*, *Albizia glaberrima* et *Albizia zygia*. Comme à Nditam, la lisière est formée d'un fourré à *Chromolaena odorata* et à Zingibéracées (*Afromomum* sp.). Le transect sélectionné pour l'étude botanique et pédologique recoupe un recrû forestier

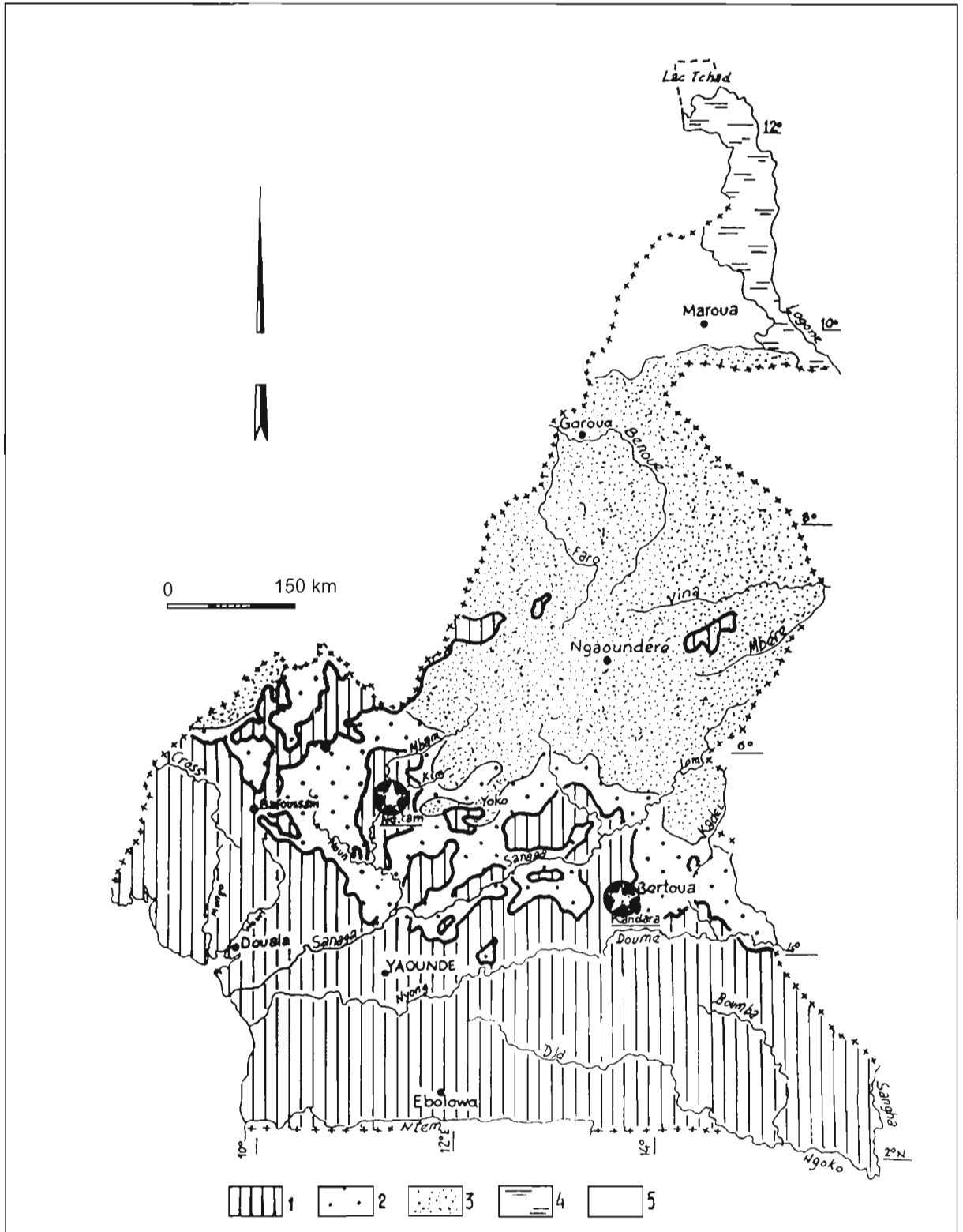


Figure 1 Principales unités phytogéographiques du Cameroun et localisation des transects de Nditam et de Kandara dans la région de Bertoua : (1) forêt sempervirente et semi-décidue ; (2) savane périforestière et incluse ; (3) savane arborée soudano-guinéenne ; (4) prairie inondable ; (5) steppe à épineux.

long de plus de 450 m. La forêt présente sur 150 m la structure typique des recrûs peu âgés, aucun arbre n'ayant une circonférence de plus de 100 cm (à hauteur de poitrine). Les arbres caractéristiques par leur densité et/ou leur taille sont des *Albizia*, *Celtis philipensis*, *Chaetacme aristata* et *Canthium* sp. On retrouve ces mêmes espèces dans le recrû floristiquement plus homogène que le transect aborde avant d'atteindre la forêt âgée. Celle-ci se distingue par la rareté des espèces d'arbres caractérisant le recrû et par la forte extension du genre *Rinorea*.

Au plan pédologique, les sols ont été prélevés à différentes profondeurs en de nombreux endroits le long des transects joignant un point situé en savane à un point considéré comme représentatif de forêt âgée ou mature. En chaque point, des échantillons correspondant à des profondeurs de 0-5 cm, 15-20 cm, 45-50 cm et 75-85 cm ont été systématiquement prélevés, ainsi que, parfois, des niveaux plus profonds. Au total, quinze points ont été échantillonnés à Nditam et seize à Kandara.

Les méthodes

Abondance naturelle des isotopes stables du carbone

La composition isotopique du carbone des plantes se distribue selon deux modes résultant de leur cycle de photosynthèse (cycle en C₃ dit « de Calvin » et cycle en C₄ dit « de Hatch et Slack ») (Bender, 1971). Les plantes en C₄ parmi lesquelles on trouve les graminées des savanes sont enrichies en isotopes ¹³C par rapport aux plantes en C₃, comportant notamment les arbres. La composition isotopique des matières organiques des sols étant le reflet de celle des plantes (Mariotti et Balesdent, 1990) diffère d'un sol forestier à un sol de savane. Si un écosystème forestier succède à une savane, avec le temps, la composition isotopique passe progressivement de la caractéristique « savane » à la caractéristique « forêt ».

La composition en isotopes ¹³C est exprimée en unité « δ » :

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \left[\frac{(^{13}\text{R}_{\text{ech}} - ^{13}\text{R}_{\text{st}})}{^{13}\text{R}_{\text{st}}} \right] \cdot 1000$$

où ¹³R_{ech} représente le rapport isotopique ¹³C/¹²C de l'échantillon et ¹³R_{st} celui du standard PDB.

Dérivés de la lignine

La lignine est un polymère formé de l'agencement de plusieurs unités phénoliques élémentaires. Il s'agit des unités syringiques (S), vaniliques (V) et cinnamiques (C) dont les proportions relatives varient selon les grandes divisions dichotomiques (gymnospermes, angiospermes mono- ou di-cotylédones) et les types de tissus (feuilles ou bois) (Godwin et Mercer, 1983). A ces trois types de constituants s'ajoute l'unité des phydroxybenzoïques (H) qui participe à la constitution des lignines de graminées (Higuchi, 1990) en association avec les trois unités précédentes. Les divers monomères correspondant à ces unités ont été extraits des sols selon la méthode décrite par Hedges et Ertel (1982) et ont été quantifiées par électrophorèse capillaire (Maman *et al.*, 1996). La distribution de ces unités et la recherche de paramètres caractérisant leur variation ont constitué une

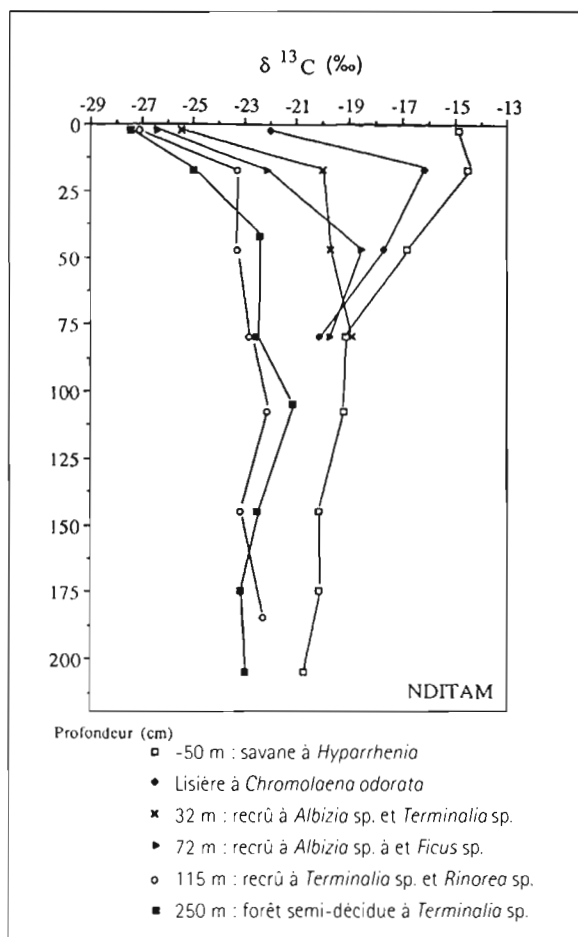


Figure 2 Composition isotopique du carbone organique des sols de la savane, des recrûs et de la forêt âgée du transect de Nditam.

démarche peu fréquente visant à utiliser des composés supposés stables dans les sols comme des marqueurs d'écosystèmes.

L'évidence isotopique de la progression de la forêt

En région de Nditam

La teneur en carbone organique des sols ne varie que très légèrement dans les horizons de surface (0-5 cm) : elle est en moyenne de 18,5 mg C/g de sol dans le recrû contre 15,5 mg C/g de sol en savane et sur la lisière.

Les caractéristiques isotopiques de la matière organique de l'horizon de surface (0-5 cm) révèlent un appauvrissement en ¹³C, très significatif depuis la savane (δ¹³C de -14,9 ‰) jusqu'au recrû le plus ancien et à la forêt semi-décidue à Terminalia (δ¹³C de -27 ‰ environ). Presque tous ces horizons de surface ont une matière organique portant exclusivement la signature isotopique des arbres (Figure 2). Le renouvellement de la matière organique y étant très rapide, sans doute de l'ordre de la dizaine d'années (Martin *et al.*, 1990 ; Trouvé *et al.*, 1994), on peut sans ambiguïté admettre que partout, sauf en lisière où le δ¹³C n'est pas franchement marqué par les plantes en C₃, le peuplement forestier est âgé de plus d'une dizaine d'années.

Avec les horizons médians (15-20 cm) et plus profonds (45-50 cm) des sols situés au coeur du recrû on trouve les preuves isotopiques de la progression récente

de la forêt : le $\delta^{13}\text{C}$ de la matière organique prend des valeurs intermédiaires entre celles des horizons homologues de la savane et de la forêt semi-décidue âgée. La progression de la forêt se marque volontiers dans l'horizon médian avec les valeurs de plus en plus négatives au fur et à mesure que l'on s'avance dans le recrû. A la profondeur considérée (15-20 cm), le temps de renouvellement de la matière organique est de l'ordre de plusieurs décennies, voire de quelques siècles, de sorte qu'une avancée progressive de la lisière forestière amorcée depuis un à deux siècles laisse dans le sol une signature isotopique qui varie clairement avec l'âge du peuplement forestier.

Par rapport à l'horizon médian, la diffusion ralentie et quantitativement moindre de la matière organique dans la tranche de sol plus profonde (40-50 cm) conduit à un allongement du temps de renouvellement ; il s'ensuit que l'impact isotopique de la forêt se fait plus discret. Il en va de même en profondeur (75-85 cm) où la composition isotopique des sols du recrû diffère peu de celle de la savane, les différences observées sur la Figure 2 devant plutôt être imputées à la variabilité spatiale naturelle de tout constituant du sol. La similitude isotopique témoigne d'un passé floristique commun entre la couverture pédologique du recrû et celle de la savane actuelle.

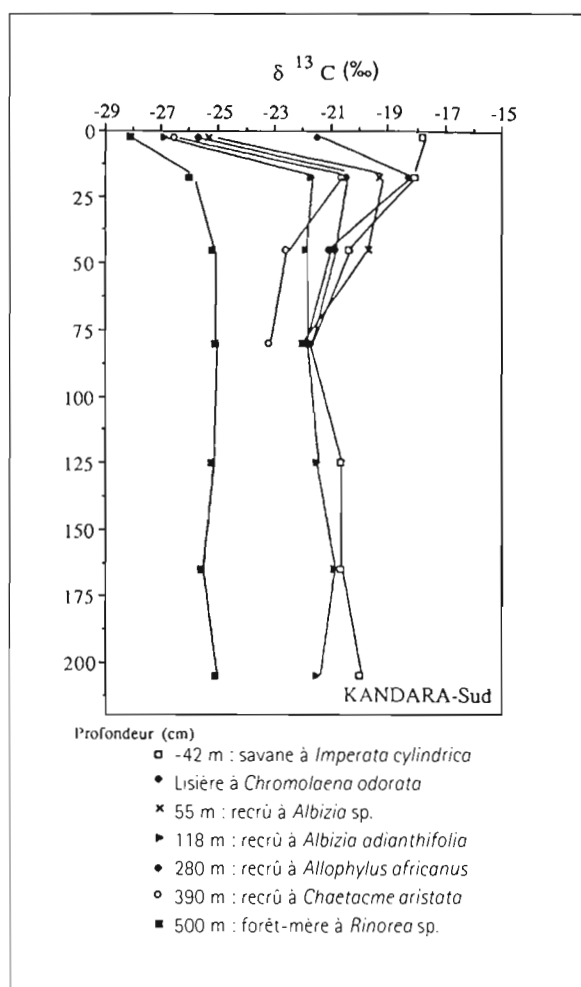


Figure 3 Composition isotopique du carbone organique des sols de la savane, des recrûs et de la forêt-mère du transect de Kandara-sud dans la région de Bertoua.

En région de Bertoua

La teneur en matière organique des sols du transect de Kandara est nettement plus élevée que dans le transect de Nditam et varie peu de la savane à la forêt (de 30 à 40 mg C/g de sol pour l'horizon 0-5 cm).

La composition isotopique du carbone organique fournit les mêmes informations qu'à Nditam et témoigne là aussi de la progression de la forêt. Ainsi l'horizon de surface (0-5 cm) de la lisière à *Chromolaena odorata* et à Marantacées présente des caractéristiques isotopiques (de $\delta^{13}\text{C}$ de $-21,5 \text{ ‰}$) qui cumule, à parts sensiblement égales, l'héritage savanique et l'apport des plantes en C_3 de la lisière. Dans le recrû, les horizons de surface des sites sélectionnés et représentés sur la Figure 3, portent, comme à Nditam, les caractéristiques des arbres.

Le profil isotopique de la savane (Figure 3) ressemble à celui observé à Nditam (Figure 2) mais présente toutefois des valeurs plus négatives du $\delta^{13}\text{C}$ suggérant l'existence d'une plus forte densité de plantes en C_3 , d'arbres notamment, dans la savane de Kandara. A Kandara, le profil isotopique de la forêt mère prend en profondeur les valeurs typiques ($\delta^{13}\text{C}$ de -25 à -26 ‰) des matières organiques des sols en équilibre millénaire avec les écosystèmes forestiers denses (Schwartz *et al.*, 1992). Ceci n'est pas le cas à Nditam (Figure 2) où le profil isotopique du point d'échantillonnage de la forêt-mère semi-décidue (de $\delta^{13}\text{C}$ -21 à -24 ‰ en profondeur) possède plutôt les caractéristiques d'une forêt ouverte ou d'une savane très fortement arbustive.

La preuve de la progression forestière est attestée par la décroissance du $\delta^{13}\text{C}$ des horizons médians (15-20 cm) et profonds (45-50 cm) lorsque l'on progresse dans le recrû. Une progression linéaire d'un front forestier depuis la forêt-mère jusqu'à l'interface actuelle entre le recrû et la savane, est difficilement concevable. Il existe en effet une variabilité assez importante de la composition isotopique (près de deux unités delta) entre deux points d'échantillonnage consécutifs, notamment dans le recrû le plus éloigné de la lisière (de 150 m à 450 m). Cela laisse à penser que la progression s'est faite par la coalescence d'agrégats forestiers nés en savanes. La variation non régulière de la surface terrière tout au long du recrû et celle de la composition floristique décrites par Achoundong *et al.* (1996) confortent cette hypothèse.

Les monomères de la lignine, traceurs de la progression forestière

L'analyse des monomères de la lignine a été effectuée sur les horizons 0-5 cm, 15-20 cm et 45-50 cm en six endroits : dans la savane et dans la forêt mature, sur la lisière et en trois points du recrû, comme indiqué sur la Figure 4. Celle-ci montre que la distribution des monomères de la lignine est différente selon que l'on se situe en savane ou en forêt. Si l'on se réfère à l'horizon 0-5 cm, le marqueur de la savane ($\delta^{13}\text{C}$ de $-17,8$) est l'unité phydroxybenzoïque. Dans la savane, le rapport H/V prend sa valeur maximale (0,87), puis il décroît très fortement ($\text{H/V} = 0,24$) dès la lisière ($\delta^{13}\text{C} = -21,5 \text{ ‰}$) et plus encore dans les recrûs ($\text{H/V} = 0,13$) où la composition

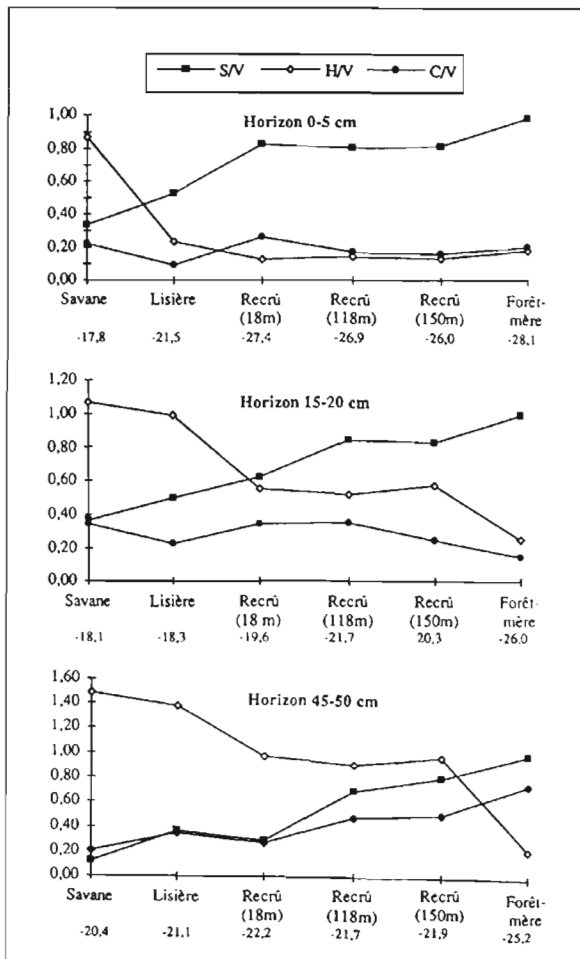


Figure 4 Évolution des rapports des monomères de la lignine extraits de la matière organique de trois horizons de sols prélevés dans la savane, dans le recrû et dans la forêt mère, le long du transect de Kandara (région de Bertoua). La distance des points de prélèvement dans le recrû se réfère à la lisière. Les nombres négatifs correspondent aux valeurs de $\delta^{13}\text{C}$. S = unité syringique, H = unité p-hydroxybenzoïque, C = unité cinnamique et V = unité vanilique.

isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ de $-26,0$ à $-27,4$ ‰) reflète une origine en C_3 de la matière organique du sol. Alors, dans les peuplements forestiers, les unités syringiques prennent le relais des unités p-hydroxybenzoïques (S/V de 0,82 à 1,0) et dominent amplement les unités cinnamiques (bas rapports C/V de 0,16 à 0,27). Le balancement entre les unités p-hydroxybenzoïques et syringiques semble être un paramètre marquant le changement d'écosystème. Dans cet horizon 0-5 cm, les monomères p-hydroxybenzoïques tracent l'origine graminéenne, et donc savannicole, de la matière organique.

Si l'on considère la matière organique des horizons médians (15-20 cm) de la lisière et des recrûs, la composition isotopique moins négative que dans l'horizon de surface suggère une contribution importante de matières organiques anciennes formées en milieu savannicole. Parallèlement les unités p-hydroxybenzoïques prennent plus d'importance qu'elles n'en ont dans l'horizon de surface correspondant. On est tenté d'y voir la signature de l'ancienne savane.

Dans l'horizon profond (45-50 cm), le rapport dominant est H/V, tant en savane que dans les recrûs, alors que ce rapport s'effondre dans la forêt-mère carac-

térisée par les autres unités phénoliques de la lignine. On peut y reconnaître la signature des matières organiques formées en savane. Toutefois les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ dans le recrû étant plus négatives que dans l'horizon sus-jacent (15-20 cm), la contribution des matières organiques savannicoles doit, en théorie, être moins importante dans cet horizon profond que dans l'horizon médian. Or le rapport H/V y est paradoxalement plus élevé. Le paradoxe s'explique par un gradient d'altération de la lignine croissant avec la profondeur des profils (Ertel et Hedges, 1984 ; Marseille, 1996). Cette altération porte sur la déméthoxylation des unités syringiques, puis des unités vanilliques, ce qui contribue à générer les unités phénoliques de type p-hydroxybenzoïque. Il en résulte dans chaque profil de sol des recrûs, une évolution du rapport H/V dont la valeur croissante, observable sur la Figure 4, prend en compte à la fois les héritages de matières organiques de la savane ainsi que les transformations des lignines durant l'humification.

Conclusion

La composition isotopique du carbone organique des sols et le marquage par la lignine, joints aux arguments floristiques développés par Achoundong et al. (1996), apportent la preuve que dans les régions en marge des grands peuplements forestiers camerounais, la forêt progresse sur la savane. La vitesse de progression n'est pas encore connue, sauf pour les quatre dernières décennies grâce à l'analyse des photos aériennes (Youta Happi et Bonvallet, 1996). La convergence des observations botaniques, pédologiques et des photos aériennes conduisent à penser que la progression forestière s'effectue par coalescence d'îlots forestiers nés en savane. La datation du processus est très incertaine. On pense que cela concerne les tout derniers siècles.

Références

- Achoundong, G. ; Youta-Happi, J. ; Bonvallet, J. ; Guillet, B. 1996. Formation et évolution des recrûs sur savane. Symposium *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, p. 115-119.
- Aubréville, A. 1962. Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia*, 2, (1), 16-84.
- Bender, M. M. 1971. Variations in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry*, 10, 1239-1244.
- Boulvert, Y. 1990. Avancées ou recul de la forêt centrafricaine. Changements climatiques, influence de l'homme et notamment des feux. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique Centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, p. 353-366.
- Ertel, J. R. ; Hedges, J. I. 1984. The lignin component of humic substances: Distribution among soil and sedimentary humic, fulvic and base-insoluble fraction. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48, 2065-2074.
- Goodwin, T. W. ; Mercer, E. I. 1983. *Introduction to plant biochemistry*. Pergamon Press. 677 p.

- Guillaumet, J. L. ; Adjanohoun, E. 1971. La végétation de la Côte d'Ivoire. *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*, Éditions de l'ORSTOM, Paris, 161-263.
- Hedges, J. I. ; Ertel, J. R. 1982. Characterization of lignin by Gas Capillary Chromatography of cupric oxide oxidation products. *Analytical chemistry*, **54**, 174-178.
- Higuchi, T. 1990. Lignin biochemistry: biosynthesis and biodegradation. *Wood Science and Technology*, **24**, 23-63.
- Hopkins, B. 1962. Vegetation of the Olokemeji forest reserve, Nigeria. I. General features and research sites. *Journal of Ecology*, **50**, 559-598.
- Letouzey, R. 1968. Étude phytogéographique du Cameroun. *Encyclopédie Biologique*, Paris, Paul Lechevalier Public., **49**, 511 p.
- . 1985. *Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1 : 500 000*. Toulouse, Institut de la carte internationale de la végétation. 5 fasc., 240 p.
- Maman, O. ; Marseille, F. ; Guillet, B. ; Disnar, J-R. ; Morin, P. 1996. Separation of phenolic aldehydes, ketones and acids from lignin degradation by Capillary Zone Electrophoresis. *Journal of Chromatography* (sous presse).
- Mariotti, A. 1991. Le carbone 13 en abondance naturelle, traceur de la dynamique de la matière organique des sols et de l'évolution des paléoenvironnements continentaux. *Cahiers ORSTOM, Série Pédologie*, **XXVI**, 299-313.
- Mariotti, A. ; Balesdent, J. 1990. ^{13}C natural abundance as a tracer of soil organic matter turnover and paleoenvironment dynamics. *Chem. Geol.*, **84**, 217-219.
- Marseille, F. 1996. Évolution des polysaccharides, des lipides et de la lignine dans les litières et les sols de trois écosystèmes montagnards du Mont Lozère: reconnaissance des phytohéritages et des néoformations microbiennes. Thèse, Université d'Aix-Marseille III. 220 p.
- Martin, A. ; Mariotti, A. ; Balesdent, J. ; Lavelle, P. ; Vuattoux, R. 1990. Estimate of organic matter turnover rate in a savanna soil by ^{13}C natural abundance. *Soil Biology Biochemistry*, **22**, 517-523.
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. ; Lanfranchi, R. ; Guillet, B. 1986. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of soil organic matter as indicators of vegetation changes in the Congo. *Geoderma*, **39**, 97-103.
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. ; Trouvé, C. ; van den Borg, K. ; Guillet, B. 1992. Étude des profils isotopiques ^{13}C et ^{14}C d'un sol ferrallitique sableux du littoral congolais. Implications sur la dynamique et l'histoire de la végétation. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **315 II**, 1411-1417.
- Trouvé, C. ; Mariotti, A. ; Schwartz, D. ; Guillet, B. 1994. Soil organic carbon dynamics under *Eucalyptus* and *Pinus* planted on savannas in the Congo. *Soil Biology and Biochemistry*, **26**, 287-295.
- Youta-Happi, J. ; Bonvallet, J. 1996. La disparition des savanes au centre Cameroun entre 1950 et 1990. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 199-200.

21

Essai d'interprétation de la dynamique de la mosaïque forestière dans la zone de contact forêt-savane du sud-est Cameroun

VÉRONIQUE KAMGANG BEYALA, GEORGES E. EKUDECK,
GASTON ACHOUDONG

Introduction

Dans le sud-est Cameroun, la limite forêt-savane suit globalement le parallèle 4° 20' N. Au sud de cette latitude s'étend la forêt et au nord la savane. De part et d'autre de la ligne ainsi indiquée se manifeste le contact forêt-savane sur une largeur variable. Bertoua, la métropole administrative de la région, est située en pleine savane. Cette région est soumise à un climat tropical humide à quatre saisons (1 500 à 1 600 mm d'eau par an). Les faits caractéristiques observés sont le recul (Nobuyuki Hort, 1986) ou l'avancée (Letouzey, 1968) de la forêt. Quelle que soit la nature de la roche mère sous-jacente, il apparaît également sur ce domaine périforestier une cuirasse ferrugineuse, parfois démantelée, de distribution spatiale irrégulière. La progression de la forêt sur la savane semble avoir des relations avec la répartition des formations superficielles en général, et la dégradation de la cuirasse en particulier. Compte tenu de cette caractérisation d'ensemble, il est intéressant d'étudier de façon détaillée, les interactions sol/dynamique forestière, sur l'un des sites les plus représentatifs du contact. Au cœur de ce dernier, a été choisi le site de Kandara, semblable au reste de la zone de contact forêt-savane du sud-est Cameroun tant sur le plan climatique, pédologique, géologique, géomorphologique, phytogéographique, que sur le mode de colonisation de la savane par la forêt. À Kandara, des études botaniques, géologiques et pédologiques ont été effectuées aussi bien sur le terrain qu'en laboratoire.

Méthodologie

Sur le terrain, nous avons procédé au lever d'une carte topographique, puis à l'ouverture des toposéquences

orientées nord-sud sur lesquelles des puits pédologiques ont été creusés. Un relevé botanique et une étude détaillée de la végétation ont suivi les descriptions géologiques ainsi que celles verticales et latérales des formations superficielles. Des coupes offertes par les têtes de vallées ont également permis d'enrichir nos descriptions.

Au Laboratoire de télédétection et de traitement d'images du centre ORSTOM de Montpellier, l'étude des images aériennes, radar et satellite, a permis d'établir les relations entre les formations superficielles et les ensembles texturaux de végétation. La méthode utilisée à cet effet est celle dont l'efficacité a été montrée par Seyler (1986), Seyler et Noël (1993). À partir des données de terrain et de télédétection, diverses cartes et coupes ont été réalisées.

Caractérisation générale

Localisation

Le site de Kandara est situé à 18 km de Dimako, sur l'axe routier Dimako-Batoun, dans l'est Cameroun. Sur la carte topographique de Bertoua au 1/200 000, il est limité en coordonnées géographiques comme suit : 4° 19' 59" et 4° 21' 06" latitude Nord ; 13° 43' 12" et 13° 44' 24" longitude Est.

Milieu naturel

Kandara a un climat tropical humide à quatre saisons, une température moyenne de 25 °C et une pluviométrie de 1 500 à 1 600 mm d'eau par an (Kadomura, 1984, Regnault, 1986). Il est couvert par deux types de végétation : la savane et la forêt (Figure 1). La savane est her-

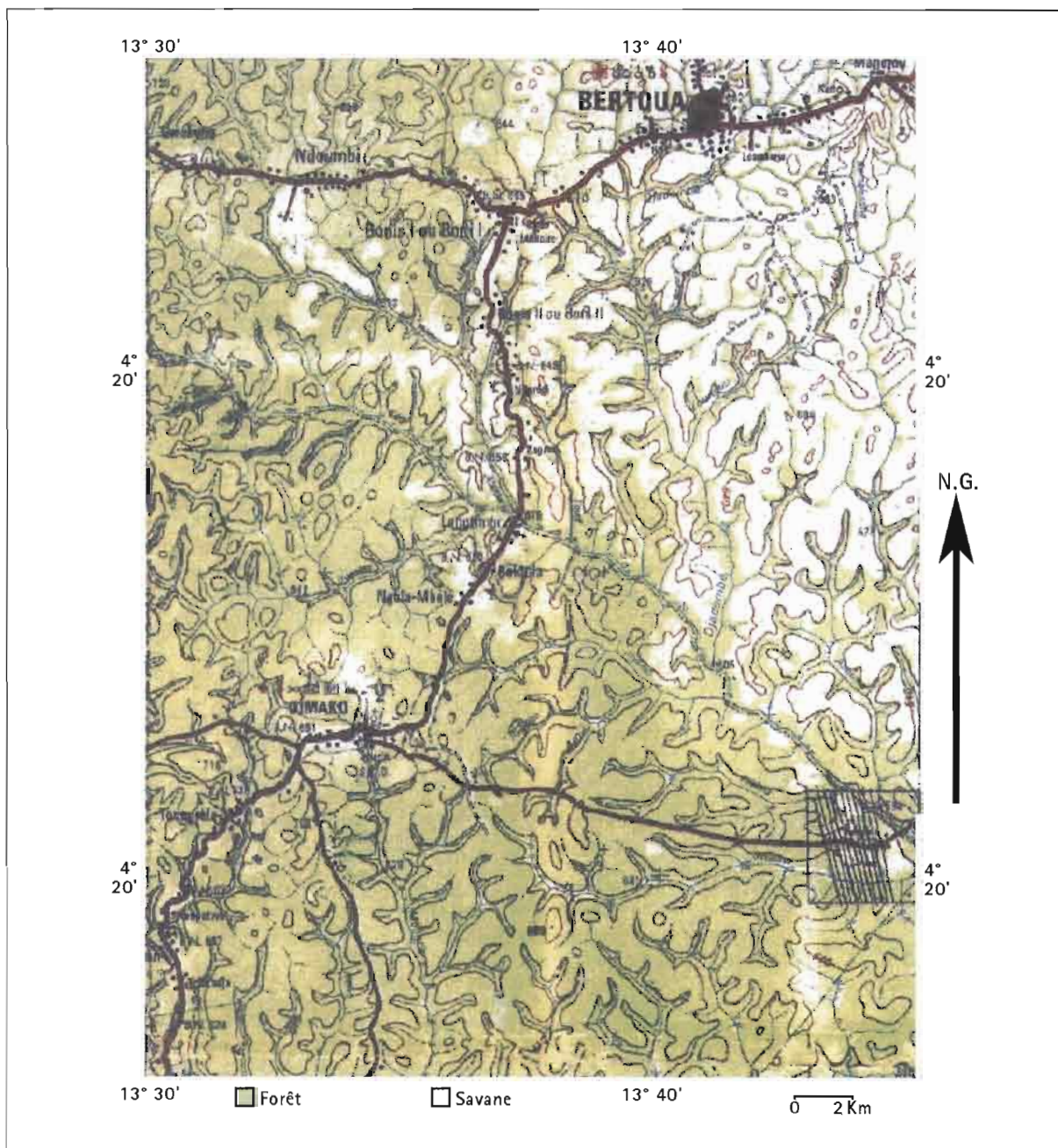


Figure 1 Carte de la situation (CGN, Yaoundé, 1978).

bacée et arbustive à *Imperata cylindrica*, *Aframomum kayserianum* et *Albizia* sp. Par sa structure, la forêt présente deux faciès principaux : un faciès jeune près de la savane, et un faciès âgé loin des cours d'eau. On observe ainsi une gradation de la végétation allant de la savane vers les rivières. Il apparaît donc que le secteur d'étude est une zone de transition comprenant, au nord et nord-est, la savane incluse, puis, au sud et sud-Ouest, la forêt. D'après Letouzey (1985), cette forêt est dite semi-caducifoliée. Sur le plan morphologique, on observe constamment une succession plateau/vallée, rendant le paysage monotone. Le site est un plateau de 640 m d'altitude moyenne, localisé sur la ligne de partage des eaux de deux petits bassins versants qui sont : le bassin de Kibimé au nord et celui de Soukato au sud. Ces rivières se jettent dans le Djo, affluent de la Doumé. Sous la forêt, il existe de grandes entailles matérialisées par d'énormes vallées de 5 à 12 m de profondeur, 4 à 6 m de largeur et plus de

100 m de longueur. Ce sont en effet de grands ravins qui portent pour la plupart des têtes de sources à leur amont. De nombreux ruisseaux parcourent le paysage, rendant le réseau hydrographique très dendrifforme.

Du centre du secteur vers les cours d'eau, l'altitude décroît progressivement. Cependant, l'ensemble est légèrement incliné vers l'est. On observe souvent des associations telles que savane/haut plateau, lisière forêt-savane/rupture de pente, recrû/mi-versant, forêt ancienne/partie aval du versant végétation marécageuse/vallée.

Les roches rencontrées sont des granites et des migmatites appartenant au complexe de base du socle précambrien du Cameroun. Ce socle ancien a été largement étudié par Bessoles (1969), Bessoles et Lasserre (1977), Bertrand *et al.* (1994). L'altération poussée de ces formations géologiques conduit au développement d'une importante couverture pédologique comprenant essen-

tiellement les sols ferrallitiques rouges sur les interfluves, les sols hydromorphes et les alluvions dans les vallées. Quelquefois, les zones à sols ferrallitiques forment des plateaux sur lesquels la cuirasse affleure sur des surfaces pouvant dépasser 100 m de diamètre. Ce phénomène s'observe surtout en savane, rarement sous végétation de recrû forestier jeune, et pas du tout sous forêt âgée. Des travaux antérieurs effectués à l'est Cameroun (Kijete, 1984 ; Nobijijiki Nori, 1986) et en Centrafrique (Beauvais, 1991) sur des plateaux cuirassés montrent une organisation spatiale des surfaces indurées semblables à celle observée à Kandara.

La zone de démantèlement commence à proximité de la cuirasse affleurante ou sur la lisière forêt-savane. Elle se prolonge jusqu'à une centaine de mètres de cette dernière dans le domaine forestier. Elle est marquée par la présence de blocs épars dans le paysage. Un transect nord-sud (Figure 4) allant du centre du plateau sous savane à la rivière sous forêt, montre successivement les différenciations suivantes dans les sols :

en savane :

- ▷ au centre du site, un sol ferrallitique dans lequel se trouve une cuirasse accessible à 6 m de profondeur sous l'horizon meuble rouge ;
- ▷ sur le rebord de plateau, un sol à surface cuirassée affleurante ;
- ▷ plus bas, sur la lisière forêt-savane, un sol présentant en surface une cuirasse démantelée.

en forêt :

- ▷ un sol ferrallitique présentant un horizon à éléments grossiers à une profondeur plus ou moins égale à 3 m sous l'horizon meuble rouge ;
- ▷ un sol ferrallitique dans lequel apparaît quelquefois une cuirasse à 10 m de profondeur sous l'horizon meuble rouge ;
- ▷ un sol hydromorphe dans la zone d'engorgement du bas-fond marécageux ;
- ▷ un sol tourbeux dans la plaine marécageuse ;
- ▷ par ailleurs, à la base des profils de tête de source, il existe une carapace ferrugineuse.

Les variations de sols ainsi décrites sont générales à tout le secteur et semblent correspondre à une certaine organisation de la végétation.

Organisation de la végétation en fonction du sol

La savane

Végétation sur cuirasse affleurante ou subaffleurante

Sur cette cuirasse il n'existe que 1 à 5 cm de sol meuble. Seules quelques herbes rabougries y poussent. Il s'agit de rares et naines *Imperata cylindrica*, *Melinis minutiflora*, *Sporobolus pectinellus* et *Sclerea* sp.

Végétation sur sol non cuirassé et sur sol à cuirasse démantelée ou à cuirasse profonde

Les espèces végétales rencontrées sur ces formations superficielles sont identiques. Il s'agit d'une savane constituée à 80 % de *Imperata cylindrica* dans laquelle il

y a de nombreuses termitières fossiles effondrées (ou monticules) et des termitières en gros champignons. Des arbustes divers prédominés par les *Albizia* sp. apparaissent également, dispersés dans cette savane herbacée dont la taille des individus dépasse quelquefois les 3 m. Pour la plupart des arbustes, la circonférence varie entre 3 et 20 cm. Ils seront les pionniers lors de la colonisation de la savane par la forêt, et leur ombrage constituera l'amorce de la reforestation, en particulier sur les monticules et entre les blocs de cuirasse.

Sur la lisière forêt-savane, on observe un fourré d'herbacées non graminéennes, d'une vingtaine de mètres de large. Ce fourré pourrait jouer, en période de brûlis, le rôle de pare-feu.

La forêt

Végétation sur cuirasse démantelée

Le domaine de cuirasse démantelée sous forêt correspond à la zone qui fait suite à la lisière forêt-savane. Lorsque les blocs de cuirasse sont épars dans le paysage, les racines des plantes se développent dans les espaces inter-blocs. Sur les lambeaux relictuels et blocs métriques de cuirasses, le système racinaire pénètre dans le réseau fissural. Ceci permet l'agrandissement des fissures, provoque la séparation en blocs de la cuirasse, donc sa dégradation et son démantèlement. La forêt peut alors s'implanter aisément. Il apparaît un recrû forestier très jeune et dynamique, dans lequel feuilles et branches d'arbres, par héliotropisme positif, s'orientent vers la savane. Du côté de la savane, ce recrû forme un front d'une végétation herbacée non graminéenne, dont la largeur varie entre 2 et 20 m, composé essentiellement de *Chromolaena odorata*, *Aspilia africana*, *Aframomum danielii*, *Combretum* sp., et diverses autres lianes. Derrière ce front, se développent des arbustes d'au moins 4 m de haut, et des arbres. Le jeune recrû décrit ici, forme une bande irrégulière de 100 à 200 m de large au contact de la savane. Au delà de cette bande s'étendent sur sol ferrallitique non cuirassé un recrû forestier proprement dit ou recrû âgé, et une forêt ancienne.

Végétation sur sol ferrallitique non cuirassé

Le recrû forestier

La végétation y est moins touffue et les arbres plus gros et hauts que dans le jeune recrû. Mais il n'y existe pas de *Chromolaena odorata*. Le sous-bois est riche en Combretaceae dont *Combretum* sp, Marantaceae dont *Megaphrynium* et Zingiberaceae dont *Aframomum danielii*. Les relevés botaniques effectués sur des parcelles de 5 000 m² montrent que la strate des ligneux est surtout constituée d'arbustes de diamètre variant entre 2 et 10 cm (57 %), suivis de ceux compris entre 10 et 20 cm (28 %), et de taille inférieure à 10 m de haut. Les arbres les plus gros ont un diamètre voisin de 90 cm et représentent les 0,70 % de l'ensemble (Figure 2a). Ces grands arbres se rencontrent essentiellement parmi les *Albizia* sp., déjà présents en savane.

Sur le plan floristique, la strate arborescente comprend par ordre d'abondance décroissante (exprimé en %) : Apocynaceae (31), Rubiaceae (15), Sterculiaceae (58), Euphorbiaceae (7), Meliaceae (7), Ulmaceae (5,5),

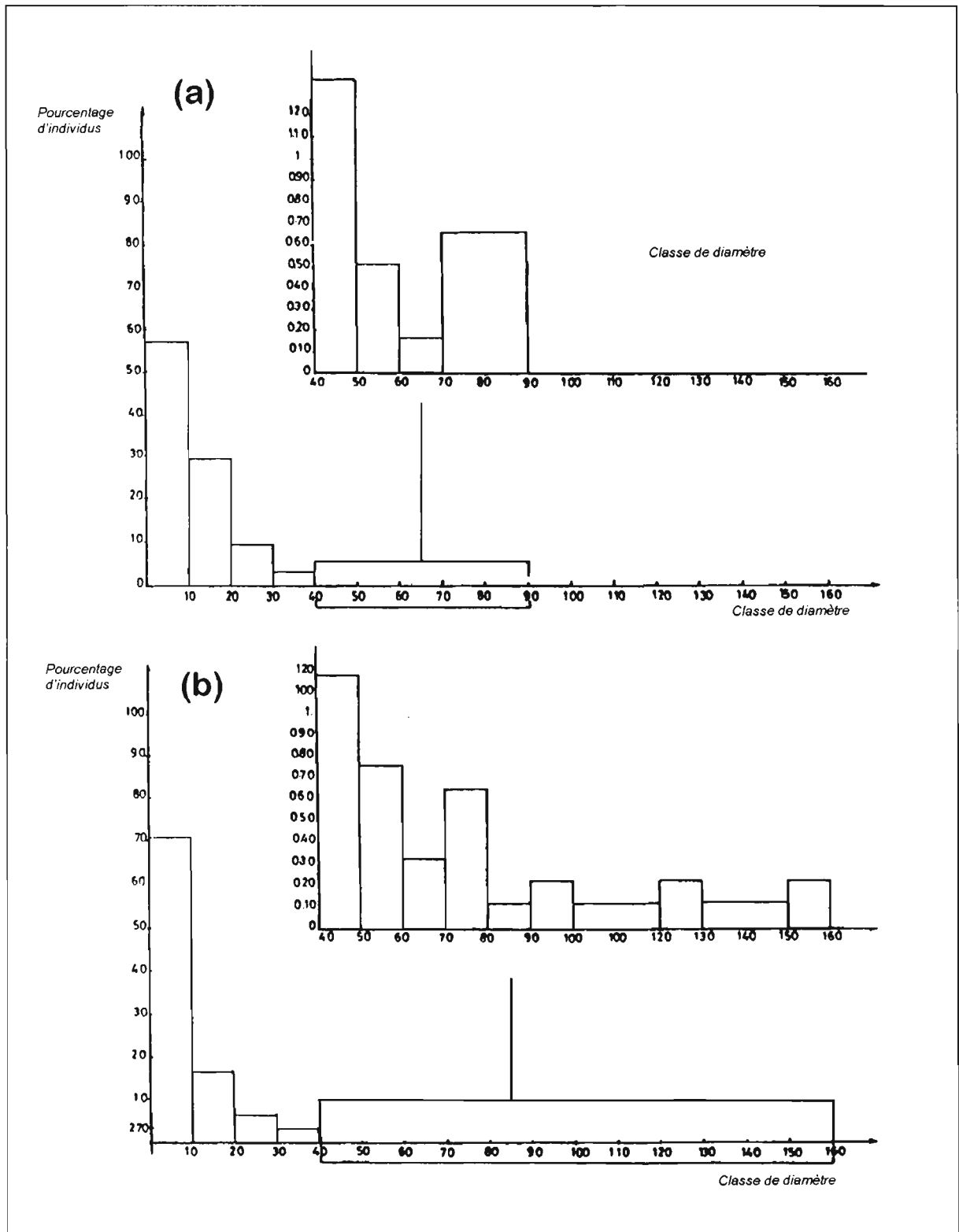


Figure 2 Histogrammes de distribution des diamètres des espèces végétales dans la forêt de recrû (a) et la forêt âgée (b).

Annonaceae (4,5), Cecropiaceae (4), Mimosaceae (3,5), Flacourtiaceae (3), Bignoniaceae (2,5), Tiliaceae (1,35), Samydeae (1,35), Pandaceae (1,18), Moraceae (1,02), Rutaceae (0,5), Simaroubaceae (0,5), Alangiaceae (0,17), Ebenaceae (0,17), Myristicaceae (0,17), Papilionaceae (0,17), Rhamnaceae (0,17), Sapotaceae (0,17), Violaceae (0,17) et les inconnus (1,7). Les Euphorbiaceae, suivies des Apocynaceae et des Sterculaceae demeurent les plus diversifiées par leur nombre d'espèces. Les espèces les plus abondantes sont

Tabernaemontana crassa (16,75), *Funtumia elastica* (12,20), *Trichilia rubescens* (6,26), *Sterculia rhinopetala* (5,58), *Myrianthus arboreus* (4,23), *Canthium* sp. (4,06), *Markhamia lutea* (2,03), *Dovyalis* sp. (1,86), *Bridelia speciosa* (1,86). Ces dernières constituent également les espèces typiques des recrûs (Letouzey, 1979, Souane Thirakul, 1983).

D'une façon générale, dans le recrû, le nombre (Figure 3), la taille et le diamètre des arbres augmentent au fur et à mesure qu'on avance vers la forêt ancienne.

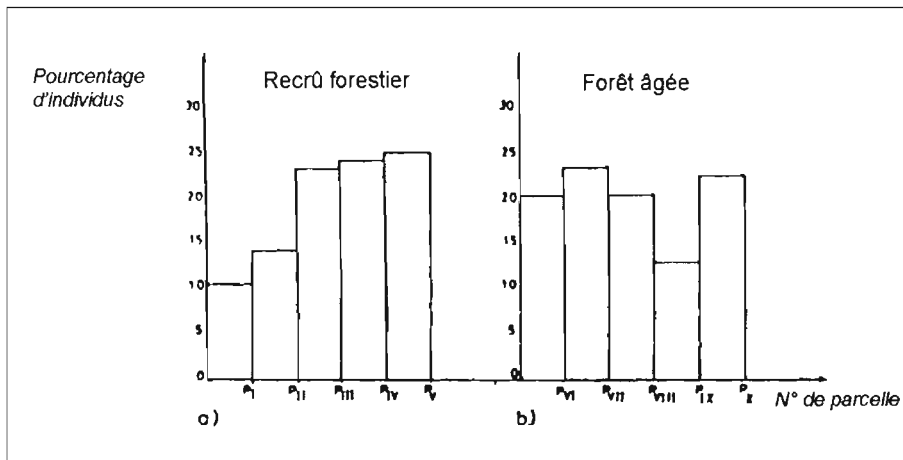


Figure 3 Histogrammes de distribution de la population végétale par parcelle P de 1000 m² dans la forêt de recrû (a) et la forêt âgée (b).

La forêt ancienne

Le passage du recrû à la vieille forêt est marqué non seulement par la diminution et la disparition des espèces typiques de recrûs, mais également par l'accroissement considérable des dimensions des arbres, du nombre de familles, d'espèces et d'individus. La forêt ancienne est du type semi-caducifolié et commence entre 200 et 400 m de la lisière forêt-savane. Elle se présente sous forme de bandes irrégulières de 50 à 200 m de large et de tâches d'environ 100 m de diamètre, situées entre le recrû forestier et la végétation marécageuse. Cette forêt est caractérisée par un sous-bois clair, arbustif, riche en Violaceae. De nombreuses espèces de dimensions importantes alimentent la strate arborescente. À cause de la grande quantité d'arbres de sous-bois, les individus les plus abondants se situent dans les classes de diamètres variant entre 2 et 20 cm (86%). Cependant dans cette population, certains atteignent 160 cm de diamètre et ceux compris entre 20 et 160 cm de diamètre représentent les 14% de l'ensemble (Figure 2b). Quoique plus nombreux les arbustes du sous bois de taille très souvent inférieure à 10 m sont dominés par de grands arbres dont la taille varie entre 30 et 50 m de haut. La composition floristique de la forêt ancienne révèle la présence d'innombrables familles telles que (exprimé en %) : Violaceae (53,85), Moraceae (5,9), Sterculaceae (4,51), Euphorbiaceae (3,54), Apocynaceae (5,22), Tiliaceae (3,22), Ulmaceae (3,11), Myrticaceae (2,78), Annonaceae (1,82), Sapindaceae (1,40), Sapotaceae (1,40), Pandaceae (1,29), Meliaceae (1,18), Mimosaceae (1,08), Ceasalpiniaceae (1,08) Cecropiaceae (1,07), Bignoniaceae (0,86), Flacourtiaceae (0,64), Irvingiaceae (0,64), Lecythidaceae (0,32), Samydaceae (0,32), Combretaceae (0,32), Boraginaceae (0,21), Olacaceae (0,21), Papilionaceae (0,21), Polygalaceae (0,21), Rhamnaceae (0,21), Rutaceae (0,21), Bombaceae (0,11), Burseraceae (0,11), Ebenaceae (0,11), Myrtaceae (0,11), Simaroubaceae (0,11), Passifloraceae (0,11). Les familles inconnues représentent 3,34% de l'ensemble. Dans les familles identifiées, parmi les espèces les plus abondantes, on peut citer *Rinorea sp.*, *Treulia africana*, *Leptonichia echinocarpa*, *Microdesmis camerunensis*, *Neosleotopsis kamerunensis*, *Gambeya africana*, *Drypetes gossweileri*, *Desplatsia milbraedii*, *Amphinas pterocarpoides*, *Celtis adolfi-frederici* et *philipensis*, *Cola cordifo-*

lia, *Triplochiton scleroxylon*, *Staudtia kamerunensis*. Les espèces typiques de forêts âgées, très souvent absentes dans les recrûs sont *Rinorea sp.*, *Duboscia macrocarpa*, *Baillonella toxisperma*, *Triplochiton scleroxylon*, *Irvingia gabonensis*, *Diospyros suaveolens*, *Pterocarpus macrocarpa*, etc.

La comparaison des recrûs à la forêt ancienne montre une distribution des diamètres identiques dans les deux types de formations végétales. Cependant les plus gros diamètres dans les recrûs se limitent autour de 90 cm, alors qu'ils atteignent 160 cm dans la vieille forêt (Figure 2b). De plus, dans les recrûs de la parcelle P_I proche de la lisière forêt-savane à la dernière P_V proche de la forêt, le nombre d'individus croît de façon linéaire, tandis que dans la forêt l'accroissement est quelconque. Quant à la forêt marécageuse, elle est caractérisée par un peuplement de *Raphia mombuttorum* sur sol à engagement temporaire.

Des résultats intéressants ont été obtenus par certains auteurs sur l'étude de l'organisation des sols par rapport au couvert végétal (Selleron, 1985; Seyler, 1986; Mitjad *et al.*, 1990) et à la topographie (Nulbuyuki Hori, 1986; Fritsch *et al.*, 1990). Des études comparables menées sur le site de Kandara montrent qu'on peut effectivement établir des relations entre les ensembles végétaux, la topographie et les formations superficielles (Figure 4).

Descriptions pédologiques

Sol ferrallitique à cuirasse ferrugineuse profonde sous savane

Dans ce type de sol, on distingue de haut en bas :

- ▷ de 0 à 25 cm : horizon humifère noir ;
- ▷ de 0,25 à 6 m : horizon argileux, meuble, rouge ;
- ▷ à partir de 6 m : cuirasse alvéolo-nodulaire très indurée, semblable à celle affleurante.

Sol ferrallitique à cuirasse affleurante

Cette cuirasse est très indurée et traversée par de rares fissures millimétriques sans orientation préférentielle. Sa structure est finement alvéolo-nodulaire. Elle renferme des inclusions de fragments de blocs (de 5 à 30 cm de diamètre) de quartz et de cuirasse à structure alvéolo-massive.

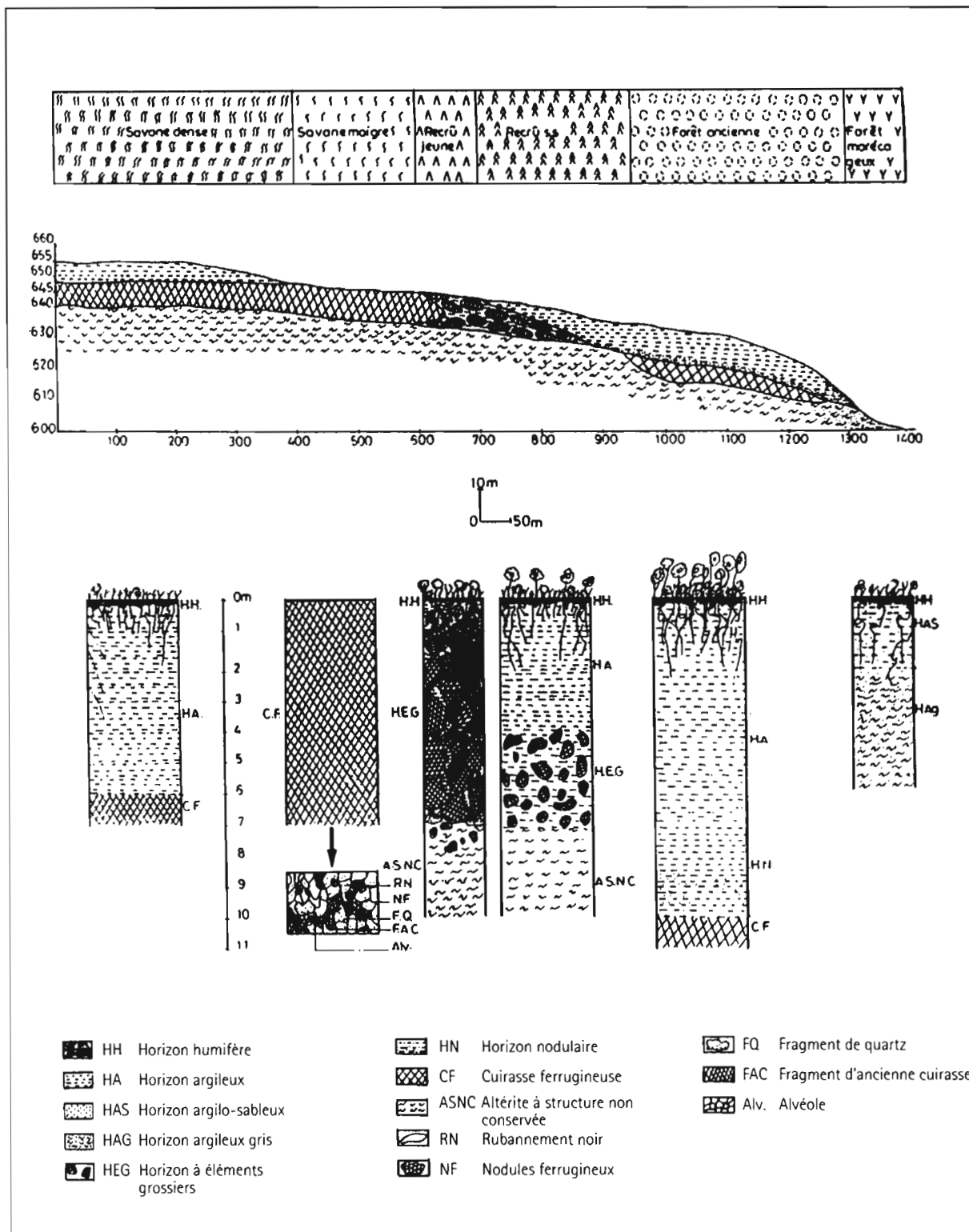


Figure 4 Répartition de la végétation en fonction du sol et de la topographie.

Sol ferrallitique à cuirasse démantelée affleurante

Ce sol comprend de haut en bas les horizons ci-dessous :

- ▷ de 0 à 0,15 m : un horizon humifère sombre, meuble, riche en racines de plantes et en nodules ferrugineux centimétriques. La structure y est microagrégée et la texture sablo-limoneuse ;
- ▷ de 0,15 à 7 m : un horizon à éléments grossiers. Il s'agit d'un horizon de démantèlement de la cuirasse, constitué d'une matrice meuble rouge (10%) et de

- ▷ blocs de cuirasse atteignant souvent 1 cm, associés aux nodules ferrugineux et fragments de quartz ;
- ▷ de 7 à 9 m : un horizon d'altérites à structure non conservée, caractérisé par un plasma meuble rouge, tacheté de jaune violet et de blanc. La texture du plasma est argilo-sableuse.

Sols ferrallitiques sous forêt

Ces sols peuvent porter soit une cuirasse démantelée profonde, soit une cuirasse très indurée profonde, soit

encore une carapace ferrugineuse dans la zone de battement de la nappe phréatique.

Sol ferrallitique à cuirasse démantelée profonde

On distingue de haut en bas :

- ▷ de 0 à 0,30 m : horizon humifère noire ;
- ▷ de 0,30 à 4 m : horizon argileux meuble, rouge, microagrégé, renfermant des fragments de quartz et nodules ferrugineux millimétriques à centimétriques ;
- ▷ de 4 à 9 m : horizon à éléments grossiers, constituant la zone de concentration en blocs de cuirasse et de quartz ;
- ▷ à partir de 9 m : altérites à structure non conservée.

Sol ferrallitique à cuirasse non démantelée profonde

Les différents ensembles de ce type de sol sont :

- ▷ de 0 à 0,35 m : horizon humifère noir ;
- ▷ de 0,35 à 7 m : horizon argileux meuble, rouge. Dans ce matériau, nodules ferrugineux, blocs de cuirasse et de quartz sont absents. On y trouve beaucoup de racines. La structure est microagrégée à agrégats anguleux ;
- ▷ de 7 à 9,5 m : horizon nodulaire. Il est composé pour 1/5 de nodules millimétriques à centimétriques et pour 4/5 de matériau rouge meuble ;
- ▷ À partir de 10 m : cuirasse nodulo-alvéolaire indurée.

Conclusion

Dans le secteur de Kandara, comme dans toute la zone de contact forêt-savane du sud-est Cameroun, la végétation a une physionomie différente selon qu'elle pousse sur sol non cuirassé, sol à cuirasse affleurante ou subaffleurante, et sur sol à cuirasse dégradée. Ceci est valable tant en savane qu'en forêt. Sous ces deux types de formations végétales, les noyaux d'amorce des transformations de la végétation correspondent soit aux vieilles termitières ou buttes effondrées, soit aux têtes de vallées. C'est ainsi que sur ces dernières, on observe en savane les premières touffes de ligneux et en forêt les plus gros arbres. En savane, si les conditions pédologiques sont favorables, plusieurs noyaux en pleine recolonisation se joignent en délimitant un domaine qui, en l'absence d'action anthropique, se transformera en forêt au bout de quelques années. Cette transformation se fait donc « de façon zonale » et non « de façon métrique et annuelle ». Il s'agit en effet, sur un domaine de plusieurs mètres de rayon, d'une transformation globale dont le cheminement est le suivant : savane herbacée, savane herbacée et arbustive, savane arborée, recrû forestier et forêt. Le stade final de forêt ne peut être atteint que si la cuirasse est complètement démantelée. Ceci en considérant que le climat reste le même (tropical humide).

Sous couvert végétal forestier, plus l'horizon de démantèlement est mince et profond, plus l'horizon argileux rouge devient épais. Il s'en suit une forêt de plus en plus âgée. Ce phénomène s'accroît au fur et à mesure que l'on s'approche des rivières. Quelquefois, la réduction

ou la disparition de l'horizon grossier est relayée, dans la forêt ancienne, par l'apparition d'une cuirasse très profonde (à 9 ou 10 m).

Il ressort de ce qui précède, un étagement de la végétation qui s'étend de la savane vers les points d'eau. Les variations de pente suivent également celles de la végétation. Ainsi le passage du sol de plateau au sol de pente est souligné par la transition de la savane à la forêt. De même, rupture de pente, contact forêt savane semblent étroitement liés aux processus de dégradation de la cuirasse de plateau. En rapport avec les épisodes climatiques, il est nécessaire de caractériser cette cuirasse (ou ces cuirasses), de déterminer ses mécanismes et sa cinétique de dégradation.

Compte tenu de l'existence de divers faciès cuirassés et de la position de la cuirasse dans le paysage, on peut considérer qu'il existerait plusieurs phases de cuirassements. À partir des analyses de laboratoires diverses, il sera possible de mettre en évidence la filiation ou la non filiation des horizons du sol et des types de cuirasse. De même, un bilan de l'écosystème actuel pourra être établi dans le secteur de Kandara en particulier, et dans la zone de contact forêt savane de l'est Cameroun en général.

Références

- Beauvais, A. 1991. Paléoclimats et dynamique d'un paysage cuirassé du Centrafrique. Morphologie, Pétrologie et Géochimie. Thèse Doctorat. Univ. Poitiers, 194 p.
- Bertrand, J. M. ; Barbey, P. ; Latouche, L. ; Macandiere, J. 1994. Le socle précambrien du Cameroun, une revue partielle des travaux récents. *Conf. sp. PANGEA*, 21, 33-41.
- Bessoles, B. 1969. Synthèse simplifiée des connaissances sur la géologie du Cameroun. *Bull. D.M.G.*, Yaoundé 5, 187-218.
- Bessoles, B. ; Lassere, M. 1977. Le complexe de base du Cameroun. *Bull. Soc. Geol. Fr.*, 7, 19, 5, 1085-1092.
- Bessoles, B. ; Trompette, M. 1980. *Géologie de l'Afrique: la chaîne panafricaine*. Mém. BRGM, Orléans 92, 396 p.
- Fritsch, E. ; Valentin, C. ; Morel, B. ; Leblond, P. 1990. La couverture pédologique : interaction avec les roches, le modèle et les formes de dégradation superficielles. *Équipe HYPERBAV, structure et fonctionnement hydro-pédologique d'un petit bassin versant de savane humide*. Études et Thèses, ORSTOM, p. 31-57.
- Kadomura, H. 1984. Problems of post and recent environment changes in the humid areas of Cameroun. Dans : H. Kadomura (dir. publ.), *Natural and Man induced environmental changes in tropical Africa: case studies in Cameroon and Kenya*, Sapporo, Hokaido Univ., 7-20.
- Kuete, M. 1984. Landscape and geomorphological evolution of the East of Cameroun. Dans : H. Kadomura (dir. publ.), *Natural and Man induced environmental changes in tropical Africa: case studies in Cameroon and Kenya*. Sapporo, Hokaido Univ., p. 21-44.

- Letouzey, R. 1968. *Étude phytogéographique du Cameroun*. Paris, Lechevalier, 508 p.
- Letouzey, R. 1985. *Carte phytogéographique du Cameroun au 1/500000 et notice explicative*. Yaoundé/Toulouse, IRA/ICIV.
- Midja, D. ; Valentin, C. 1990. La couverture végétale: interactions avec la couverture pédologique et les réorganisations superficielles. *Équipe HYPERBAV, structure et fonctionnement hydro-pédologique d'un petit bassin versant de savane humide*. Études et Thèses, ORSTOM, pp. 69-90.
- Nobuyuki, H. 1986. Man-induced landscape in a forest-savanna contact area of East- Cameroon. Dans : H. Kadomura (dir. publ.), *Natural and Man induced environmental changes in tropical Africa: case studies in Cameroon and Kenya*. Sapporo, Hokaido Univ., pp. 45-62.
- Nzenti, J. P. 1987. Pétrogenèse des migmatites de Yaoundé (Cameroun). Éléments pour un modèle géodynamique de la chaîne panafricaine nord-équatoriale. Thèse, Univ. Nancy 1, 150 p.
- Regnault, J. M. 1986. Synthèse géologique du Cameroun. *Min. Mines et Énergie du Cameroon*, 119 p.
- Selleron, G. 1985. Télédétection et dynamique de la forêt landaise de 1975 à 1980. *Landsat et Silumation Spot*, 366 p.
- Seyler, F. 1986. Recherche méthodologique sur le traitement d'images de télédétection aérienne basée sur l'analyse préalable des formations superficielles avec leur couverture végétale. Étude d'un secteur de lande sur schistes en Bretagne centrale. Thèse Doctorat, Univ. Paris VII, 261 p.
- Seyler, F. ; Noël, J. 1993. Comparaison de Spot et SIR.A pour la cartographie des formations superficielles en zone forestière tropicale. Exemple de la région de Yaoundé (Cameroun). *De l'optique au radar, les applications de SPOT et ERSI*. Paris, Actes Colloques, pp 413-434.
- Souane-Thirakoul. 1983. *Manuel de dendrologie Cameroun*. Québec, Groupe Poulin Thirault, 640 p.

22

Changements des propriétés des sols après mise en pâturage d'un Oxisol en Amazonie orientale

LYDIE S. KOUTIKA, FRANCIS ANDREUX, FRANÇOIS BARTOLI,
THÉRÈSE CHONÉ, GÉRARD BURTIN, RENÉ PHILIPPY

Introduction

La déforestation et les pâturages ont augmenté de manière substantielle en Amazonie brésilienne depuis les trois dernières décennies. Dans l'État du Para (1,248,042 km²), 9 % de la forêt a été coupée au cours des trois dernières décennies (Serrao et Toledo, 1990).

Après la déforestation, le sol a été cultivé ou mis en pâturage, ces deux aménagements ont provoqué de notables modifications dans les propriétés des sols. Les modifications de la matière organique des sols (SOM) et des propriétés physico-chimiques des sols ont été étudiées après l'installation de pâturages par Serrao *et al.*, (1979), Chauvel (1982), Chauvel *et al.*, (1991), Choné *et al.*, (1991), Eden *et al.*, (1991) et Desjardins *et al.*, (1994).

Cet article a pour but d'évaluer les changements de la dynamique de la matière organique des sols (SOM) d'une part, et de la structure et des propriétés physico-chimiques des sols d'autre part, le long d'une chronoséquence forêt-pâturage en Amazonie orientale

Matériel et méthodes

Sols et échantillonnages de sols

Le site étudié est localisé dans une ferme (Fazenda Bosque), à 10 km au nord de Paragominas dans la zone nord-est (2° 25' et 4° 09' S - 46° 25' et 48° 54' 54" O) de l'État du Para. Le climat de cette région est caractérisé par une température moyenne annuelle élevée (27,2 °C) et de fortes précipitations de juillet à novembre (Nesptad, 1989). Dans ce site, les oxisols argileux, riches en kaolinite et en oxyhydroxydes de fer et d'aluminium,

se sont développés sur des sédiments tertiaires qui appartiennent à la Formation Barreiras (Nunes *et al.*, 1973). La chronoséquence étudiée est composée d'un sol sous forêt (sol F) et de trois sols sous prairies graminéennes de 7, 12 et 17 ans (sols P 7, P 12 et P 17).

L'échantillonnage a été effectué en mai 1993, tous les 10 cm, jusqu'à 1 m de profondeur ; des carottes cylindriques de sols de 140 cm³ ont été prélevées pour les mesures de la densité totale. Une autre série d'échantillons de sol a été séchée à l'air et tamisée (2 mm) avant analyses.

Matière organique du sol

Les teneurs en C du sol ont été déterminées par combustion sèche dans l'autoanalyseur Carlo Erba Na 1500. Les teneurs en carbone ont été converties du g. kg⁻¹ de sol (C_s) en T. ha⁻¹ (C_t), selon l'équation suivante,

$$C_t = C_s \cdot L \cdot d \cdot 10 \quad (1)$$

où L est l'épaisseur (en mètres) et d la densité (en kg.dm⁻³) de chaque couche de sol étudiée.

La détermination des teneurs en ¹³C du sol est basée sur la composition isotopique du SOM qui correspond de manière étroite à la couverture végétale originelle (Nissenbaum et Shallinger, 1974 ; Deines, 1980). L'abondance en ¹³C est exprimée en unité delta (δ), comme suit :

$$\delta^{13}\text{C} \text{‰} = [(R_{\text{échantillon}}/R_{\text{standard}}) - 1] \cdot 1000$$

où R_{échantillon} est le rapport isotopique ¹³C/¹²C, et R_{standard} (PDB) est le rapport isotopique ¹³C/¹²C de référence (carbonate d'une bélemnite provenant de la Formation Pee Dee en Caroline du Nord). Deux groupes de plantes ont une valeur de δ¹³C distincte : les plantes en C3 ont

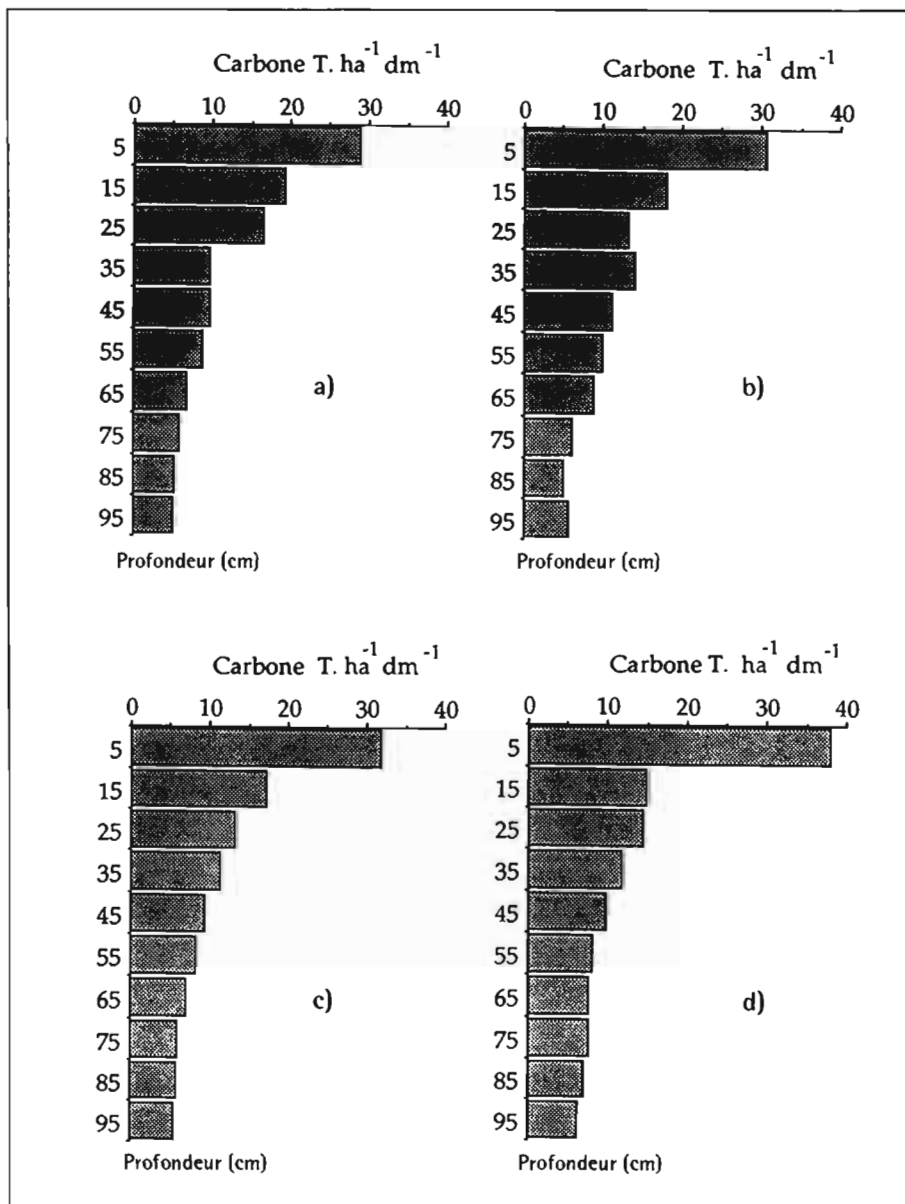


Figure 1 Quantité de carbone organique à 1 m de profondeur dans les quatre oxisols étudiés : (a) sol de forêt ; (b), (c) et (d), sols de prairies de respectivement 7, 12 et 17 ans.

une valeur en $\delta^{13}\text{C}$ qui se situe entre -23 à -40 ‰, (avec une valeur moyenne typique d'environ -27 ‰), les plantes en C4 ont un $\delta^{13}\text{C}$ entre -9 and -19 ‰, avec une valeur moyenne de -12 ‰. Pour comparaison, la composition isotopique du CO_2 atmosphérique est proche de -7 ‰ (Smith et Epstein, 1971).

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ ont été déterminées sur le CO_2 obtenu après combustion sèche complète à 1050 °C, en utilisant le spectromètre de masse Finnigan Delta S. Le carbone dérivé de la forêt (Cdff) et des pâturages (Cdfp) et son pourcentage ou fraction dans chaque couche de sol est exprimé soit en g.kg^{-1} soit en T. ha^{-1} . Cdff et Cdfp ont été calculés comme suit :

$$\text{Cdfp} = [(\delta - \delta_o)/(\delta_p - \delta_o)] * \text{Ct} \quad \text{Cdff} = \text{Ct} - \text{Cdfp} \quad (2)$$

où δ et δ_o sont les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des échantillons de sols sous pâturage et sous forêt respectivement et δ_p est la valeur moyenne de $\delta^{13}\text{C}$ du résidu des plantes de pâturages ($-12,4$ ‰).

Après désagrégation du sol, la matière organique a été fractionnée dans une suspension stable de gel siliceux Ludox ($d = 1,13 \text{ g/cm}^{-3}$) selon la méthode décrite par Meijboom *et al.* (1995).

Propriétés physico-chimiques et structure

Les valeurs de pH des sols ont été déterminées dans l'eau et dans une solution normale de KCl (rapport sol/solution = 2 : 5 wt/wt). Le pourcentage d'argile a été déterminé en utilisant la méthode de dispersion par résine-Na décrite par Rouiller *et al.* (1972).

La densité totale a été mesurée sur les prélèvements cylindriques de sols de 140 cm^3 en déterminant le poids de sol après séchage à 105 °C. La porosité totale, exprimée en pourcentage du rapport volume poral/volume du sol, a été calculée en supposant une densité moyenne des particules de $2,6 \text{ g/cm}^3$.

Un porosimètre à mercure Carlo Erba (Series 2000) associé à une unité de mesure 120 reliée à un ordinateur a été utilisé pour déterminer la distribution des tailles des pores (PSD) en fonction, soit de la pression appliquée (de $1,25 \cdot 10^{-3}$ à 200 Mpa), soit du rayon de constriction des pores (de $3,75$ à $6,10^5 \text{ nm}$), en employant des agrégats millimétriques de sol séché à l'air et préalablement dégazés à la température ambiante pendant deux heures.

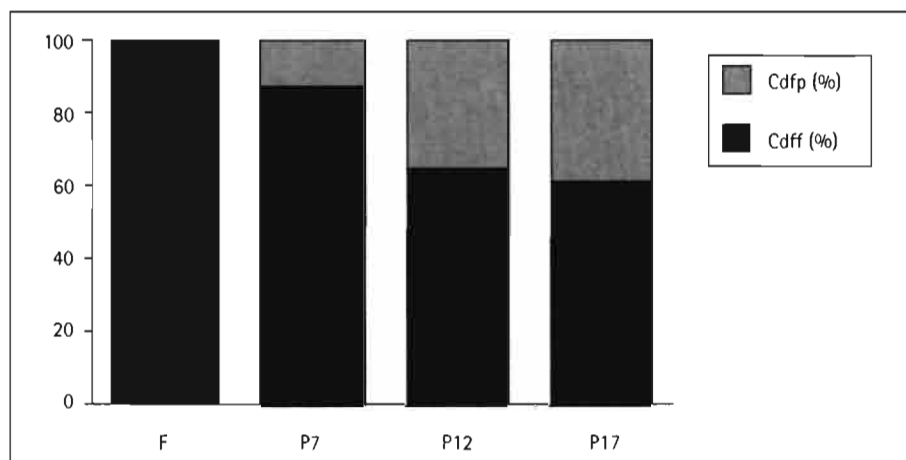


Figure 2 Bilan de carbone organique : pourcentages de carbone dérivé de la forêt (Cdff) et dérivé de la prairie (Cdfp) dans les horizons supérieurs (0-0,10 m) des quatre oxisols étudiés. F = sol de forêt ; P7, P12 et P17 sols de prairies de respectivement de 7, 12 et 17 ans.

échantillons	Quantité de solution utilisée pour le fractionnement	Léger (<1,17 g cm ⁻³)				intermédiaire (1, 17-1,37 g cm ⁻³)				lourd (> 1,37 g cm ⁻³)						
		Poids		C	N	Poids		C	N	Poids		C	N	C/N		
		(g)	%	%	%	g	%	%	%	g	%	%	%			
F sol	51	0.34	0.66	43.0	1.5	28.7	0.11	0.22	38.5	1.6	24.2	4.31	8.4	3.8	0.27	14.0
P7 sol	52	0.18	0.35	35.6	1.3	28.5	0.15	0.29	26.7	1.3	20.9	7.40	14.2	3.5	0.32	10.8
P12 sol	51	0.15	0.29	36.1	1.2	30.9	0.10	0.20	28.8	1.2	23.6	8.68	17.0	3.1	0.25	12.4
P17 sol	47	0.18	0.21	33.9	1.2	29.5	0.12	0.38	28.9	1.2	24.5	9.59	20.4	3.5	0.28	12.4

Tableau 1 Quantité et pourcentage de carbone (C) et d'azote (N) des fractions légères intermédiaires et lourdes de matière organique (>150 µm) dans la partie supérieure du sol.

La quantité d'agrégats stables à l'eau (WSA) a été déterminée selon la méthode de Kemper et Rosenau (1966), modifiée par Bartoli *et al.* (1991). La quantité d'argiles dispersables à l'eau (WDC) a été déterminée selon la méthode de Gomber et d'Hoore (1971).

Statistiques

Les analyses statistiques (*notched-and-whiskers box plots* et analyse de la variance ANOVA) ont été réalisées avec les programmes Statgraphics (version 5, STSC).

Résultats et discussion

Le stock de carbone organique du sol (SOC) est de 116 t.ha⁻¹ pour le sol sous forêt, ce qui est du même ordre de grandeur que les valeurs avancées auparavant par Post *et al.* (1982) et Detwiler (1986) pour les sols sous forêts tropicales (0 - 1 m). Le stock de carbone (SOC) augmente du sol sous forêt de 116 t.ha⁻¹ à 126 t.ha⁻¹ dans le sol sous prairie de 17 ans. Dans les profils de 1 m de profondeur, cet accroissement a été plus prononcé dans les couches de surface (de 28,1 t.ha⁻¹ [sol F] à 37,8 t.ha⁻¹ [sol P 17]) (Figure 1). La distribution en fonction de la profondeur du stock de carbone (SOC) décroît brusquement entre 0,10 et 0,20 m de profondeur, comme cela s'observe généralement dans les sols tropicaux du Brésil (Volkoff et Cerri, 1988 ; Desjardins *et al.*, 1994).

D'autre part, le pourcentage de carbone dérivé des prairies (Cdfp) augmente également dans les couches de surface (de 0 à 0,10 m de profondeur) en fonction de l'âge des prairies (de 12,5 % dans la prairie de 7 ans (sol P 7) à 38 % dans la prairie de 17 ans (sol P 17) (Figure 2). Ce remplacement progressif du Cdff par le Cdfp est moins marqué que celui observé antérieurement dans des oxisols argileux similaires provenant de l'Amazonie

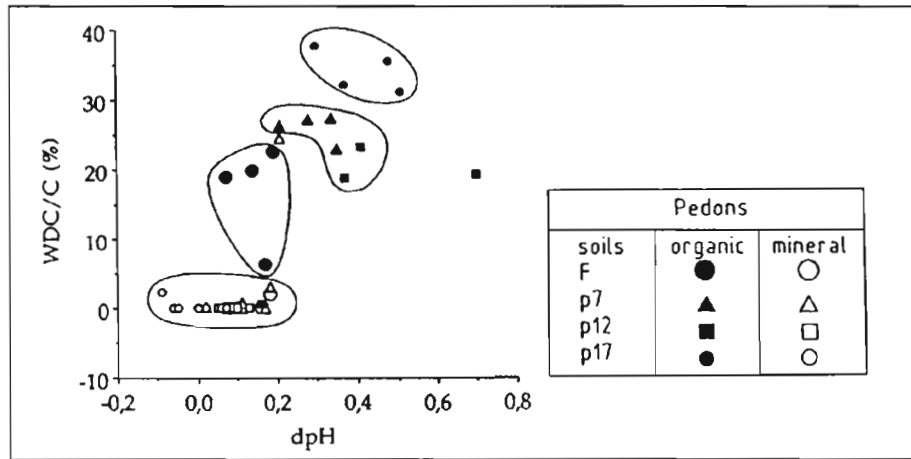
centrale (Choné *et al.*, 1991). Cette différence pourrait être expliquée par des conditions climatiques locales, plus sèches dans l'Amazonie orientale que dans l'Amazonie centrale, favorisant l'activité biologique et une plus forte biodégradation du SOM.

En revanche, la quantité de résidus organiques (fractions légères < 1,13 g. cm⁻³ ayant 34 à 43 % de carbone organique (OCC) et un rapport C/N de 29/31) décroît de 0,66 % (sols de surface F) à 0,35 % (sols de surface P 7), puis à 0,29 % (sols de surface P 12) et finalement à 0,21 % (sols de surface P 17) (Tableau 1).

Dans l'horizon organique (de 0 à 0,40 m de profondeur), la déforestation et l'installation des prairies conduit également à un accroissement progressif du rapport argile dispersable à l'eau/argile totale, et de la quantité de charges de surface négatives dues aux groupements fonctionnels organiques et mesurées par pH = pH_{H2O} - pH_{Kcl} (Figure 3). L'accroissement des proportions des charges négatives et de l'argile dispersable à l'eau (WDC) peut être attribué à une augmentation de la quantité de groupes fonctionnels carboxyliques dissociés résultant du changement de végétation. Des relations similaires entre le rapport WDC/C et les charges ont été trouvées par Bartoli *et al.* (1992) dans des oxisols riches en gibbsite et par Tessens (1984) pour un large éventail de sols de Malaisie, avec une relation encore plus diffuse entre le rapport WDC/C et les charges de surface. Martins *et al.* (1991) ont également observé un accroissement interdépendant de CEC, quantités d'acides fulviques et d'argiles dispersables à l'eau à la suite du défrichement d'un oxisol amazonien.

A l'opposé, la quantité de colloïdes organo-minéraux dispersables obtenue par la méthode de Meijboom *et al.* (1995) augmente progressivement de 3,4 (sol de

Figure 3 Rapport argile dispersée par l'eau/argile totale vs pH pour les quatre oxisols étudiés (F = sol de forêt ; P7, P12 et P17 sols de prairies de respectivement de 7, 12 et 17 ans.



surface sous forêt), à 14,2 % (sol de surface P 7), 17 % (sol de surface P 12) et finalement 20,4 % (sol de surface P 17). Il s'agit d'une fraction lourde > 1,37 g/cm⁻³, dont la teneur en carbone organique varie de 3,1 à 3,8 % (OCC) et le rapport C/N de 11 à 14 (Tableau 1).

Dans chaque sol, la quantité des agrégats stables à l'eau (WSA) est relativement élevée comme cela a déjà été observé dans un oxisol similaire par Bartoli *et al.* (1991). Cette fraction WSA ne change pas de manière significative selon qu'il s'agit de sols de forêt ou des sols des prairies alors qu'elle décroît de 65 à 80 % dans l'horizon de surface (de 0 à 0,10 m) à 30 à 50 % dans l'horizon profond (de 0,90 à 1 m) (Figure 4). Cependant, une augmentation du pourcentage de WSA dans les horizons de surface du P 7 et du P 17 a été observée, alors qu'une faible diminution a été observée dans le sol P 12.

La diminution du pourcentage de WSA en fonction de la profondeur a été corrélée avec une diminution du contenu en carbone (Figure 4). Une telle corrélation positive WSA/carbone organique ($R^2 = 0,83$) a toujours été signalée dans les sols de surface (Oades, 1984 ; Bartoli *et al.*, 1988, 1992 ; Dutartre *et al.*, 1993). Les pourcentages de WSA des sols que nous avons étudiés sont plus élevés que ceux trouvés dans les autres oxisols étudiés par Bartoli *et al.* (1992).

En général, la porosité totale décroît avec l'âge croissant des prairies, spécialement dans les horizons riches en matière organique (de 0 à 0,40 m) (Figure 5). Les valeurs de la porosité des micro-agrégats, déterminées par un porosimètre à mercure, sont significativement plus basses dans les horizons riches en matière organique des trois horizons de sols de prairies que dans le sol de forêt (Figure 5). Ce fait a été attribué à la compaction due au piétinement du sol par le bétail. Une diminution comparable de la porosité des micro agrégats a été déjà signalée en Amazonie centrale par Chauvel (1982) comme la conséquence d'une déforestation mécanisée.

D'autre part, les valeurs de porosité de l'argile dans les horizons riches en matière organique, également déterminées par un porosimètre à mercure, tendent à être supérieures dans les sols de prairies que dans les sols sous forêt. (Figure 5). Cela pourrait être dû aux auto-corrélations entre les deux types de micropores (micro-agrégats et structure argileuse) reliés probablement à des changements dans l'équilibre du bilan hydrophile-

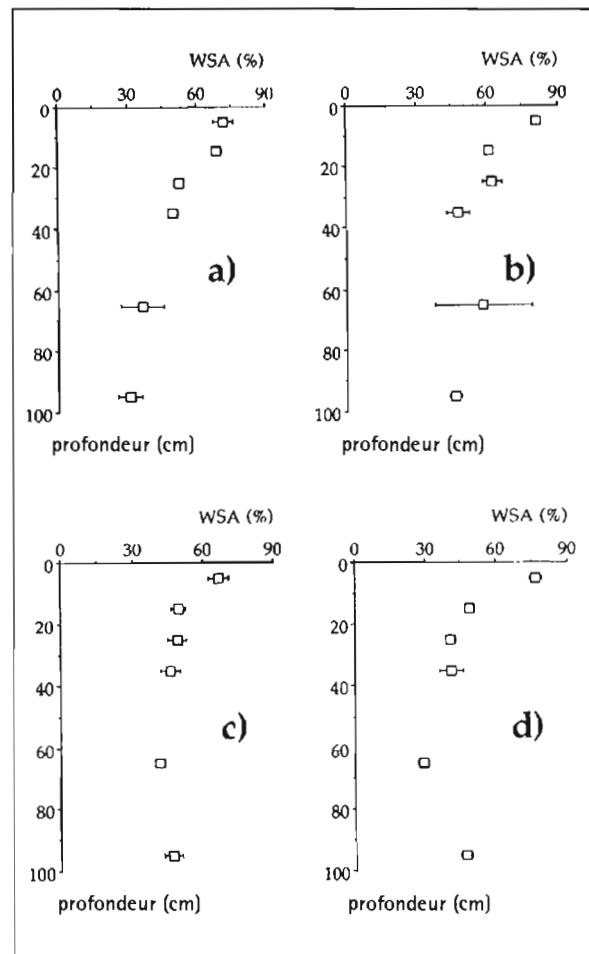


Figure 4 Quantité d'agrégats stables à l'eau (WSA) en fonction de la profondeur : (a) sol de forêt, (b) (c) et (d) sols de prairies de respectivement 7, 12 et 17 ans.

hydrophobe des surfaces organiques (diminution de l'adhésion pendant les processus d'assèchement) tout au long d'une toposéquence forêt - prairie.

Conclusions

Dans la partie supérieure des sols (de 0 à 0,10 m de profondeur) des quatre Oxisols étudiés provenant de l'Amazonie orientale, la déforestation et l'installation de prairies ont provoqué un accroissement du stock de carbone organique et une substitution progressive du carbone dérivé de la forêt par celui des prairies. Cela étant,

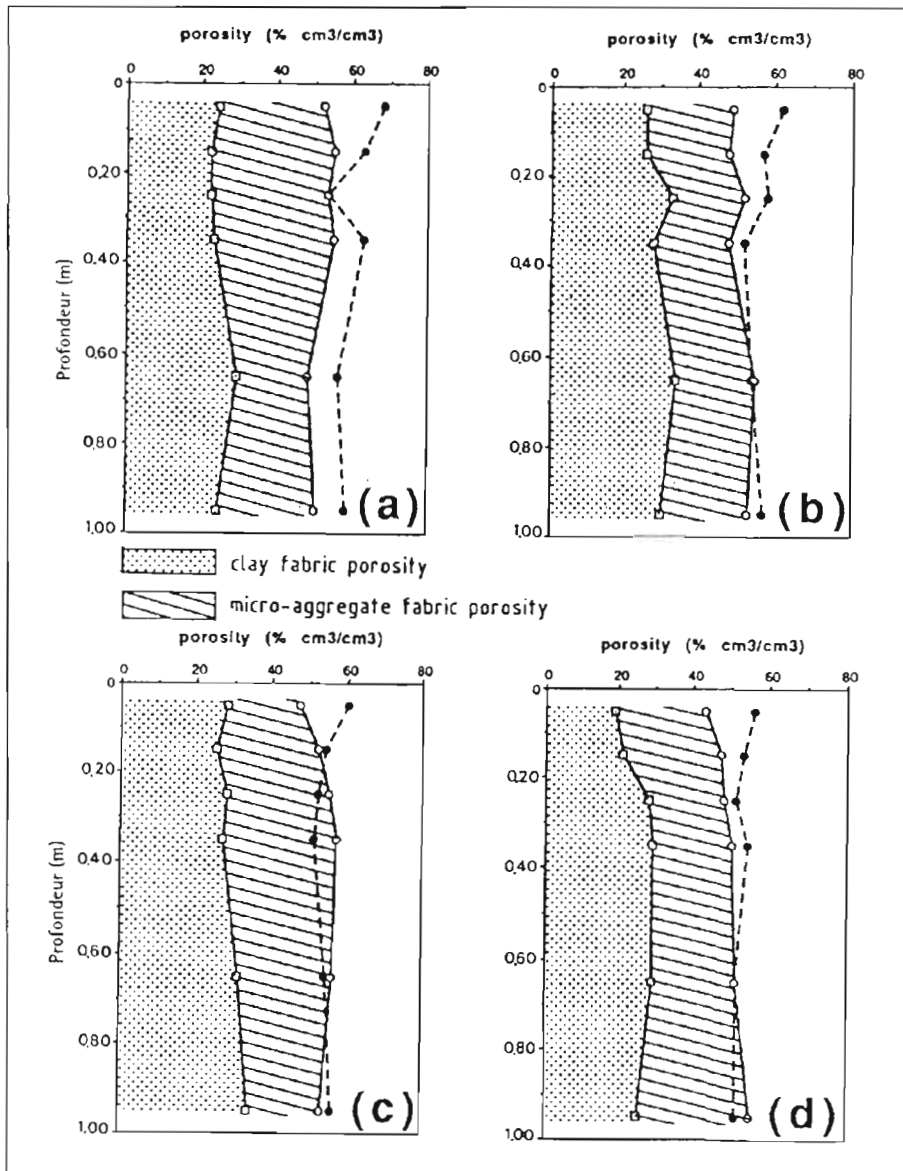


Figure 5. Bilan de porosité des sols pour les quatre oxisols étudiés : (a) sol de forêt, (b) 7 et (c) 12 et 17 ans.

un accroissement des charges négatives de surface a été observé dans les horizons riches en matière organique (de 0 à 0,40 m). Il est attribué à un accroissement des groupes organiques fonctionnels ainsi qu'à la présence d'une phase organo-argileuse dispersable à l'eau. L'agrégation de la partie supérieure des sols est également modifiée par la compaction du sol par le bétail.

Finalement les approches physique et chimique combinées le long d'une chronoséquence apparaissent comme un outil très prometteur pour de telles études environnementales, mais il sera nécessaire d'utiliser plus les méthodes statistiques et géostatiques dans les recherches à venir.

Remerciements

Ce travail a été en partie financé par le STD2-EEC, projet n° TS22*0301-F (MSA) (1990-1993) et le Programme environnement géosphère intertropicale (PEGI) Thème 2 (1992-1994). Les auteurs sont très reconnaissants à E. Joner (CPB, France) et R. J. Bakker (CREGU, France) pour leurs critiques du manuscrit, et à J. Hassink (AB DLO, Pays-Bas) pour son aide technique (fractionnement du SOM par densité).

Références

- Bartoli, F. ; Phillipy, R. ; Burtin, G. 1988. Aggregation in soils with small amounts of swelling clays. I. Aggregate stability. *Journal of Soil Science*, **39**, 593-616.
- Bartoli, F. ; Burtin, G. ; Herbillon, A. 1991. Disaggregation and clay dispersion of Oxisols: Na resin, a recommended methodology. *Geoderma*, **49**, 301-317.
- Bartoli, F. ; Burtin, G. ; Guerif, J. 1992. Influence of organic matter on Oxisols rich in gibbsite or in goethite. II. Clay dispersion, aggregate strength and water-stability. *Geoderma*, **54**, 254-274.
- Chauvel, A. 1982. Os latossolos amarelos, alicos, argilosos dentro dos ecossistemas das bacias experimentais do INPA e da regio vizinha. *Acta Amazônica*, **12**, 47-60.
- Chauvel, A. ; Grimaldi, M. ; Tessier, D. 1991. Changes in soil pore space distribution following deforestation and revegetation. An example from the Central Amazon Basin (Brazil). *Forest Ecology Management*, **38**, 259-271.

- Choné, T. ; Andreux, F. ; Correa, J. C. ; Volkoff, B. ; Cerri, C. C. 1991. Changes in organic matter in an Oxisol from the Central Amazonian forest during eight years as pasture determined by ^{13}C isotopic composition. Dans: J. Berthelin (dir. publ.), *Diversity of Environmental biogeochemistry*. Elsevier, Amsterdam, 397-405.
- Deines, P. 1980. The isotopic composition of reduced organic carbon. Dans : P. Fritz et J. C. Fontes (dir. publ.), *Handbook of environmental isotope geochemistry*. Elsevier, Amsterdam, 1, p. 329-406.
- Desjardins, T. ; Andreux, F. ; Volkoff, B. ; Cerri, C. C. 1994. Organic carbon and ^{13}C contents in soils and soil size-fractions, and their changes due to deforestation and pasture installation in eastern Amazonia. *Geoderma*, **61**, 103-118.
- Detwiler, R. P. 1986. Land use change and the global carbon cycle : the role of the tropical soil. *Biogeochemistry*, **2**, 67-93.
- Dutartre, P. ; Bartoli, F. ; Andreux, F. ; Portal, J. M. ; Ange, A. 1993. Influence of content and nature of organic matter on the structure of some sandy soils from West Africa. *Geoderma*, **56**, 459-478.
- Eden, M. J. ; Furley, P. A. ; Mc Gregor, D. F. M. ; Milliken, W. ; Ratter, J. A. 1991. Effect of forest clearance and burning on soil properties in northern Roraima. *Brazilian Forestry Ecology Management*, **38**, 238-290. Elsevier Sc. Publishers B.V., Amsterdam.
- Gombeer, R. ; d'Hoore, J. 1973. Induced migration of clay and other moderately mobile soil constituents. III. Critical soil/water dispersion clay ratio, colloid stability and electrophoretic mobility. *Pédologie*, **29**, 311-342.
- Kemper, W. D. ; Rosenau, R. C. 1966. Aggregate stability and size distribution. Dans : A. Krute (dir. publ.), *Methods of soil Analysis Part 1. Physical and Mineralogical Methods*. Agronomy Monograph 9 (2nd edition), p. 425-442. American Society of Agronomy - *Soil Science Society of American Journal*, Madison.
- Martins, P. S. ; Cerri, C. C. ; Volkoff, B. ; Andreux, F. ; Chauvel, A. 1991. Consequences of clearing and tillage on the soil of a natural Amazonian ecosystem. *Forest Ecology and Management*, **38**, 273-282.
- Meijboom, F. ; Hassink, J. ; van Noordwijk, M. 1995. Density fractionation of soil organic matter using silica suspensions. *Soil Biology & Biochemistry* (accepted).
- Nesptad, D. C. 1989. Forest regrowth in abandoned pastures of Eastern Amazonia : Limitations to three seedlings survival and growth. *Doctoral thesis of university of Yale*, Haven
- Nissenbaum, A. ; Shallinger, K. M. 1974. The distribution of the stable carbon isotope ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) in fractions of soil organic matter. *Geoderma*, **11**, 131-145.
- Nunes, A de B. ; Lima, R. F. F. ; Barros, Filho C. N. 1973. Geomorfologia da folha SA. 23, SaoLuis e parte da folha SA 2, Fortaleza. *Projeto RADAM*. Levantamento de Recursos Naturais. Brazil, Departamento Nacional de Produção mineral. Rio de Janeiro, Vol. 3.
- Oades, J. M. 1984. Soil organic matter structural stability : mecanisms and implications for management. *Plant and soil*, **76**, 319-337.
- Post, W. M. ; Emanuel, W. R. ; Zinke, P. J. ; Stangenberger, A. G. 1982. Soil carbon pool and world life zones. *Nature*, **298**, 156-159.
- Rouiller, J. ; Burtin, G. ; Souchier, B. 1972. La dispersion des sols dans l'analyse granulométrique. Méthode utilisant les résines sodiques échangeuses d'ions. *Bulletin de l'ENSAIA*, Nancy, **14**, **2**, 193-205.
- Serrao, E. A. S. ; Falesi, I. C. ; da Vega, J. B. ; Teixeira Neto, J. F. 1979. Productivity of cultivated pastures on low fertility soils of the Amazon region of Brazil. Dans: P. A. Sanchez and T. E. Tergas (dir. publ.), *Pasture production on acid soils of the tropics*. CIAT, Cali. Colombia
- Serrao, E. A. S. ; Toledo, J. M. 1990. The search for sustainability in Amazonian pastures. Dans : A. B. Anderson (dir. publ.), *Alternatives to deforestation : steps toward sustainable utilization of Amazon forests*. Colombia University Press, New York, p. 195-214.
- Smith, B. N. ; Epstein, S. 1971. Two categories of ^{13}C : ^{12}C ratios for higher plants. *Plant Physiology*, **47**, 380-384.
- Tessens, E. 1984. Clay migration in upland soils of Malaysia. *Journal of Soil Science*, **35**, 615-624.
- Volkoff, B. ; Cerri, C. C. 1988. L'humus des sols du Brésil. Nature et relations avec l'environnement. *Cahiers ORSTOM , série Pédologie*, **24**, 83-95.

23

Dynamique de la végétation sur l'inselberg des Nouragues (Guyane française) à différentes échelles de temps (pluriannuelle à plurimillénaire)

DENIS LARPIN, CORINNE SARTHOU, CHRISTOPHE TARDY

Introduction

En Guyane française, les inselbergs sont des reliefs constitués de roches cristallines très anciennes appartenant aux granites caraïbes (Depagne et Lelong, 1965). Ils surmontent le niveau topographique local et apparaissent de ce fait, comme des îles dans le paysage forestier.

L'histoire des peuplements végétaux de ces inselbergs est liée aux variations climatiques dans le massif amazonien. Les périodes sèches auraient isolé des populations dans des massifs refuges séparés par des couloirs de savane, induisant une dérive génétique; celle-ci aurait été suffisamment importante pour qu'une barrière reproductrice s'instaure quand ces massifs se sont à nouveau trouvés en contact, lors de périodes plus humides. Dans le cadre de ce schéma, diverses propositions ont été fournies quant à la localisation des « refuges forestiers » (Whitmore, 1981; Prance, 1982; Granville, 1982; Prance, 1987). Toutefois, quelques auteurs se sont intéressés à la contrepartie de ce phénomène global: l'expansion et la rétraction de milieux secs et de leur cortège d'espèces. Les grandes savanes actuellement incluses dans le massif forestier et les « savanes-roches » apparaissent comme des refuges de milieux ouverts plus ou moins xériques où se rencontrent des espèces animales et végétales propres à ces milieux, qui sur les inselbergs forment des populations de petite dimension (Gasc, 1973, 1976; Granville et Sastre, 1974; Descamps *et al.*, 1978; Granville, 1982).

Aubert de la Rue (1953) a été le premier à photographier et décrire les inselbergs des Tumuc Humac, dans le sud-ouest de la Guyane. Par la suite, dans leur travail sur les écosystèmes guyanais, Descamps *et al.* (1978) donnent une carte des affleurements rocheux et des

inselbergs (Figure 1), réalisée à partir des photographies aériennes de l'Institut géographique national.

Par ailleurs, la description de la végétation des inselbergs des Tumuc Humac (Granville et Sastre, 1974; Granville, 1978) montre la coexistence de plusieurs formations végétales: la forêt dense humide à la base, la forêt basse et claire et la savane-roche; ces auteurs insistent sur le caractère xérique original de la couverture végétale constituée par la savane-roche, contrastant avec la forêt dense humide environnante. Plus récemment, des missions organisées par le laboratoire de botanique de l'ORSTOM de Cayenne ont été effectuées sur d'autres inselbergs, et les plantes récoltées sont répertoriées dans la banque de données AUBLET (Hoff *et al.*, 1989). La savane-roche est généralement insérée dans une perspective de la dynamique forestière, et interprétée comme un stade transitoire soit d'une phase de régression (Hurault, 1967), soit d'une phase de recolonisation (Granville, 1978).

La création en 1986 de la station de recherches des Nouragues, au pied d'un inselberg, a permis des études plus approfondies sur les formations végétales associées à ce type de relief. L'inselberg des Nouragues (411 m d'altitude) se situe dans le massif des montagnes Balenfois, en bordure du bassin de l'Arataye, par 52° 42' de longitude Ouest et 4° 3' de latitude Nord (Figure 1). Il se situe dans une zone de pluviosité moyenne entre 3 000 et 4 000 mm (*Atlas de la Guyane*, 1979). Depuis la fin du XVIII^e siècle, cette région est inhabitée (Hurault, 1972); les conditions étaient donc favorables pour une étude de la savane-roche et de la forêt basse en tant que systèmes naturels soustraits à l'action de l'homme.

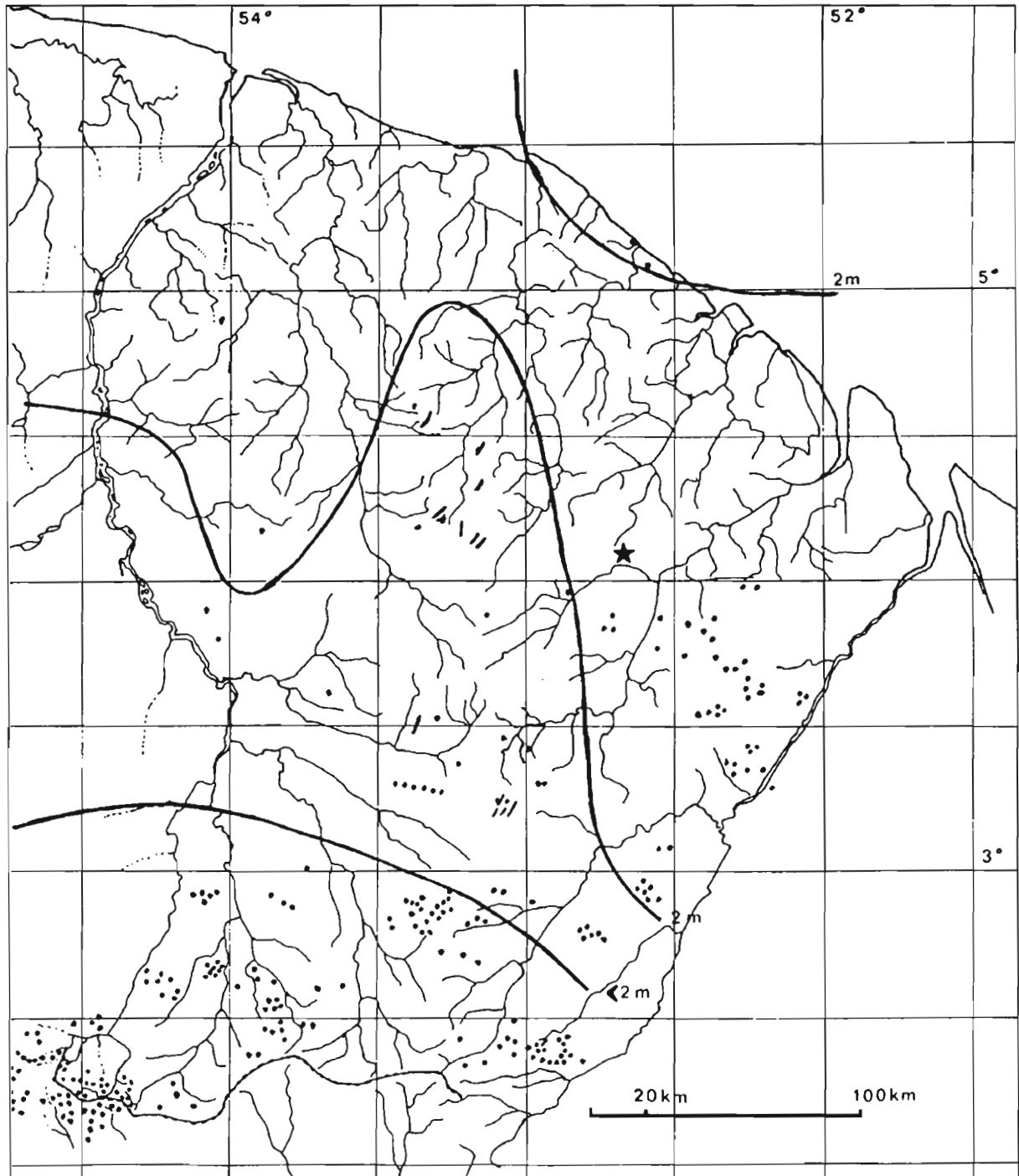


Figure 1 Carte des affleurements rocheux et des inselbergs de Guyane française, d'après Descamps et al. (1978). Localisation de l'inselberg des Nouragues.

Ainsi, des études écologiques (inventaire floristique, description des groupements végétaux en relation avec les facteurs climatiques et physico-chimiques du milieu, leur structure et leur dynamique) et paléobotaniques (données anthracologiques, chronologie) ont été menées sur ce site, afin de mieux comprendre la dynamique de la végétation sur les inselbergs, en intégrant plusieurs échelles de temps.

La végétation actuelle

La savane-roche

La savane-roche (Figure 2), terme utilisé localement, désigne une végétation discontinue, basse et xérique sur roche. Ce faciès végétal très particulier est associé à des

conditions climatiques sévères et contrastées : variations de température et d'humidité relative de très forte intensité, très rapides et très fréquentes au cours du cycle journalier (Sarhou, 1992). La température oscille entre 18 °C et 55 °C et l'humidité relative entre 20 et 100 %. Dans ces conditions extrêmes où alternent dessiccation et engorgement, se maintiennent 200 espèces végétales (82 % Phanérophytes, 9 % Ptéridophytes, 4 % Bryophytes, 3 % Lichens, 2 % Algues chlorophytes) dont cent sont typiques de la savane-roche. Les autres espèces se rencontrent en forêt ou dans les savanes côtières guyanaises. Parmi les herbacées, les familles des Orchidacées, Broméliacées, Cypéacées, Poacées, Lentibulariacées, Aracées dominent. Parmi les ligneux, on rencontre principalement des espèces appartenant aux Myrtacées,



Figure 2 La savane-roche de l'inselberg des Nouragues. Vue de plusieurs groupements végétaux.

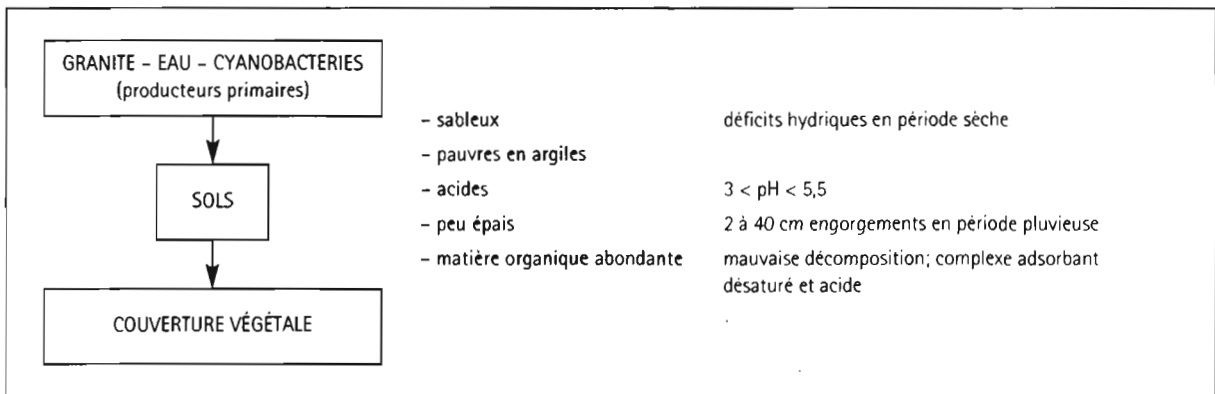


Figure 3 Schéma de fonctionnement de l'écosystème savane-roche. Caractéristiques des sols.

Clusiacées, Mélastomatacées, Erythroxylocées, Nyctaginacées, Rubiacées, etc.

À la savane-roche correspond une entité systémique particulière. À la base de son fonctionnement se situe une triade « Granite-Eau-Cyanobactéries » (Sarhou et Grimaldi, 1992) (Figure 3). Les Cyanobactéries (Sarhou *et al.*, 1995) sont les organismes pionniers dans la colonisation du granite; leur installation est rendue possible grâce à leur aptitude à métaboliser directement le carbone et l'azote atmosphériques. Leurs interactions avec les deux autres partenaires de la triade, sous des conditions extrêmes, conduisent à la formation des premiers sols (Sarhou et Grimaldi, 1992) (Figure 3) qui constituent alors des microsites favorables à la germination des phanérogames.

Ainsi, se mettent en place plusieurs groupements végétaux – mares, prairies temporairement inondées, « coussins » de Broméliacées, fourrés – qui s'insèrent dans deux successions végétales linéaires distinctes

(Sarhou, 1992), aboutissant à un même stade, le fourré de *Clusia* (Clusiacée) :

- | | | | | | |
|-----|---------------------------|---|---|---|------------------------|
| (1) | mare
à Xyridacées | → | prairie temporairement
inondée à Poacées | → | fourré
à Clusiacées |
| (2) | Coussin
à Broméliacées | → | | → | fourré
à Clusiacées |

La première est caractéristique des faciès de dépression (rétenion des eaux), la seconde typique des faciès de pente (ruissellement des eaux). La multiplication végétative est fréquente et particulièrement favorable à une colonisation du rocher. Ainsi, certaines espèces végétales se répandent par clonage et marquent très fortement la physionomie de la savane-roche : *Pitcairnia geyskesii*, Broméliacée, *Clusia minor*, Clusiacée.

La forêt basse

Cet écosystème forme une bande continue entre la savane-roche et la haute forêt dense, ou des enclaves,



Figure 4 Une enclave de forêt basse: la forêt sommitale de l'inselberg des Nouragues.



Figure 5 Quelques caractéristiques de la forêt basse de l'inselberg des Nouragues : Myrtacées à axes multiples et rejets basaux, Broméliacées terrestres et abondants épiphytes.

soit au sein du massif forestier environnant, soit au sein de la savane-roche (Larpin, 1993) (Figure 4). Sa physionomie originale est due notamment à la morphologie des végétaux ligneux : port buissonnant, axes très inclinés, répétition basale (Figure 5). La canopée atteint 8 à 15 mètres de hauteur, le sous-bois est clair et le sol est recouvert par un tapis très dense de plantules. Les

plantes épiphytes prolifèrent, trouvant d'abondants supports favorables à leur germination et à leur croissance.

La forêt basse est riche de plusieurs centaines d'espèces, dont plus de 200 lui sont propres ; les Myrtacées et les Rubiacées dominent parmi la végétation ligneuse (en densité et en diversité spécifique relatives). D'autres familles sont très bien représentées, telles les

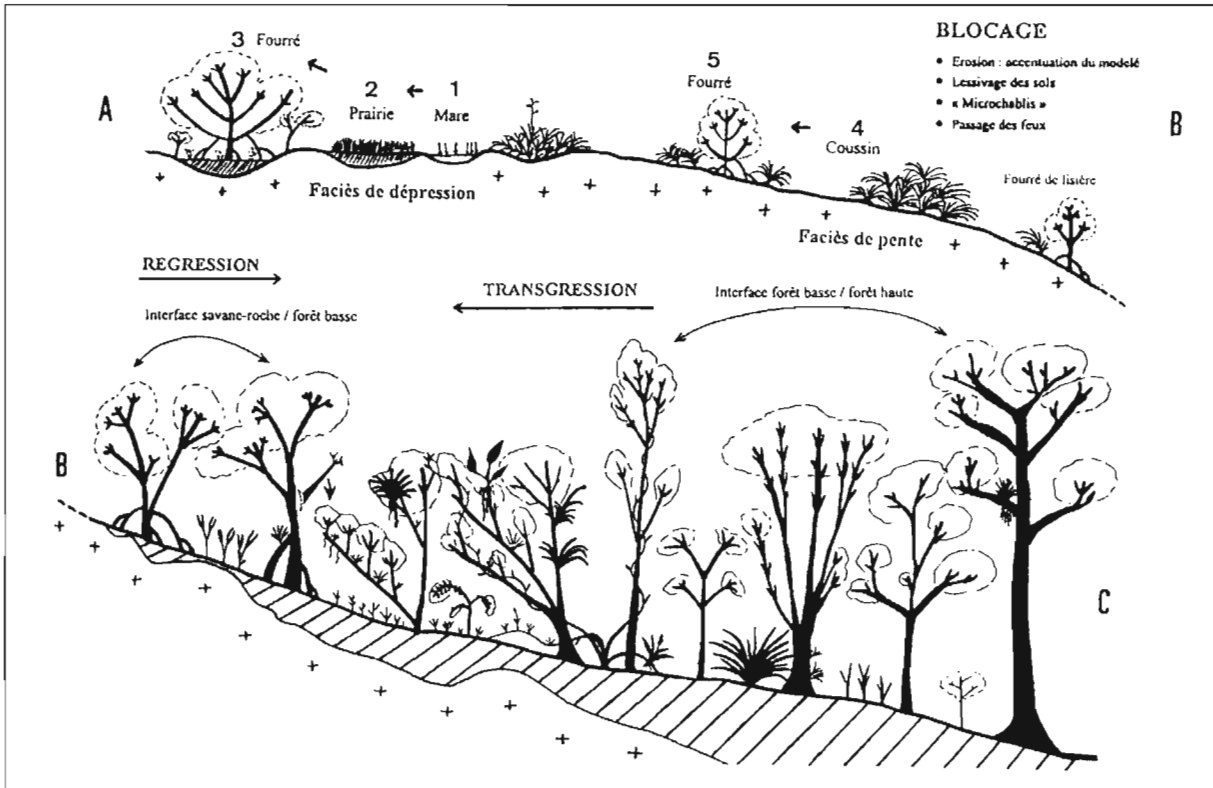


Figure 6 Schéma général de la dynamique de la végétation sur l'inselberg (A-B : savane-roche; B-C : forêt basse).

Euphorbiacées, Mimosacées, Clusiacées, Mélastomatacées, Nyctaginacées, Bombacacées, Erythroxylacées, Myrsinacées, etc. La plupart sont pantropicales et n'ont pas (ou peu) de représentants dans les strates supérieures de la haute forêt dense environnante (flore forestière locale, Sabatier et Prévost, 1992; Poncy *et al.*, 1996), comprenant sur l'inselberg surtout des espèces arbuscives ou de petits arbres, adaptées à des conditions écologiques plus sévères. Les herbacées caractérisent surtout la strate épiphytique, très marquée dans la forêt basse (Orchidacées, Broméliacées, Aracées, Pteridophytes), les herbacées terrestres étant surtout des Gesneriacées, Cyclanthacées, Poacées, et également des Broméliacées. Certaines espèces (ligneuses ou herbacées) sont endémiques des inselbergs guyanais, d'autres à quelques milieux spécifiques et généralement contraignants présents dans la région (forêts sur sables blancs, sur cuirasse latéritique, forêts submontagnardes, sauts rocheux de rivières, etc.).

La dynamique de la végétation en forêt basse est déterminée par sa continuité spatiale avec la haute forêt dense (Figure 6). Elle est liée notamment à l'activité des animaux disséminateurs de graines. Dans ce milieu en effet, les fruits sont typiquement zoochores : de petite taille, charnus et vivement colorés à maturité. Ce mode de dispersion se retrouve en savane-roche dans les groupements ligneux, alors que l'anémochorie domine dans les groupements herbacés. Les animaux frugivores, principalement des oiseaux, trouvent donc en forêt basse des réserves alimentaires importantes et complémentaires de celles de la haute forêt dense environnante (Larpin, 1993; Théry et Larpin, 1993).

Pour de nombreuses espèces, notamment parmi les Myrtacées et les Rubiacées, la multiplication végétative

(rejets basaux, axes multiples) constitue une stratégie d'occupation de l'espace (Figure 5). Enfin, le sol de cette formation présente une structure microagrégée très développée et une porosité élevée; un déficit hydrique est probable en période sèche, cette contrainte édaphique pouvant expliquer en grande partie la composition et la structure de cette végétation particulière (Tableau 1).

<ul style="list-style-type: none"> - Profondeur croissante (savane-roche vers forêt haute); discontinuités locales en fonction de la topographie - Différenciation verticale importante (couleur, texture), croissante dans le sens savane-roche - forêt haute - En surface : capacité d'échange cationique élevée $Mg^{++} > Ca^{+} > K^{+} > Na^{+}$ (Na⁺ entraîné par lessivage ; K⁺ recyclé rapidement par la végétation) - En profondeur : K⁺ et Na⁺ en concentrations plus importantes (libérés lors de l'altération du granite) - Limons / Argiles - élevé dans les sols peu profonds (altération faible) - faible dans les sols plus profonds (altération plus importante) - Structure microagrégée très développée ; Porosité élevée. - Volume poral différencié, mais réserve d'eau utile d'autant plus limitée que la période est plus sèche, le sol moins épais et la pente plus forte.
--

Tableau 1 Caractéristiques du sol de la forêt basse.

Les interfaces entre les différents écosystèmes

L'interface savane-roche/forêt basse

En arrière des fourrés de lisière de la savane-roche, où dominant les *Clusia*, le sous-bois est plus clairsemé, et la végétation marquée floristiquement et physionomiquement par les gros troncs de *Clusia* âgés, d'*Eriotheca surinamensis* (Bombacacée) et surtout par les peuplements denses de *Stelestylis surinamensis*, Cyclanthacée terrestre (Figure 7), qui semble être un indicateur écologique et dynamique.

Cette zone étroite marque la limite entre les écosystèmes savane-roche et forêt basse et est un lieu d'échanges actifs entre ces deux entités, liés principalement à l'activité des animaux disséminateurs de graines comme les oiseaux qui transitent d'un milieu à l'autre, assurant ainsi la dispersion des espèces végétales consommées.

D'autres processus dynamiques, localisés mais relativement fréquents, y sont observés : il s'agit de micro-perturbations, dues à la chute ou l'affaissement des plus vieux *Clusia*, provoquant des trouées dans cette zone d'interface, et ensuite leur cicatrisation ; celle-ci tend alors plutôt à favoriser le retour d'espèces présentes en savane-roche (Figure 6).

L'interface forêt basse/forêt haute

Dans la zone de contact entre ces deux écosystèmes, la physionomie de la végétation (orientation des troncs) et sa structure (distribution des plantules de forêt haute, répartition des classes d'âge des ligneux) suggèrent une



Figure 7 L'interface savane roche/forêt basse caractérisée par un peuplement dense de Cyclanthacées (*Stelestylis surinamensis*) en avant plan et de nombreux épiphytes.

tendance à la transgression forestière dans la phase climatique humide actuelle (Figure 6). Cette tendance semble contrebalancée, au niveau de l'interface savane-roche/forêt basse, par les mécanismes dynamiques cités plus haut, plus favorables au maintien d'une végétation xérique (microperturbations) ; la forêt basse serait donc relativement stable dans le temps.

La végétation du passé

Dynamique pluriséculaire et plurimillénaire de la végétation sur l'inselberg des Nouragues

En Guyane française, les charbons de bois fossiles sont très fréquents dans les sols. Le site des Nouragues est riche de ces témoins des feux du passé qui ont parcouru la région. L'étude de ces macrorestes issus des anciennes couvertures végétales qui ont brûlé permet d'appréhender la dynamique des végétations sur de grandes échelles de temps : de l'ordre du siècle ou du millénaire.

Sur l'inselberg des Nouragues, l'existence de niveaux charbonneux distincts a été révélée lors de tariérages effectués le long d'un transect au sein de la forêt sommitale (Figures 4 et 8), apportant la preuve du passage du feu à plusieurs reprises sur le massif.

Les charbons de bois sont inégalement répartis sur l'inselberg ; les forêts basses et claires et surtout les forêts hautes et denses situées au bas des pentes ont livré de nombreuses traces de paléocendies à faible profondeur (principalement entre 0 et 80 cm) que les datations au Carbone 14 permettent de situer à l'Holocène. En ce qui concerne notre étude, la quasi absence de sol sous les groupements végétaux de la savane-roche n'autorise aucun stockage de cette information autrement que dans certaines zones de dépression ; celles-ci constituent des lieux d'accumulation de produits de dégradation de la roche granitique comme dans le cas de la forêt sommitale où nous effectuons nos observations. La pédogénèse qui permet l'installation d'une végétation plus forestière, avec un cortège floristique particulier et plus riche (Larpin, 1993), rend possible également la fossilisation des restes carbonisés par leur enfouissement progressif dû au colluvionnement et à l'action de la pédofaune. La profondeur maximale de la cuvette est de 5 m environ avec des charbons de bois bien conservés et positionnés stratigraphiquement sur plusieurs niveaux distincts, au moins sur le dernier mètre cinquante.

Données anthracologiques

L'analyse anthracologique, c'est-à-dire l'identification spécifique des charbons de bois fossiles à partir de leurs caractéristiques anatomiques, a donné pour les échantillons issus des sondages de la forêt sommitale, un cortège floristique (Figure 8) caractéristique de la forêt basse avec des taxons encore présents actuellement dans cette formation végétale : notamment des Myrtacées (Figure 9), des Mélastomatacées, des Nyctaginacées, une Bignoniacée *Tabebuia* sp., une Sapotacée cf *Manilkara*, taxons qui se sont donc maintenus au cours du temps après le passage des feux ou qui, tout au moins, ont été capables de recoloniser le milieu.

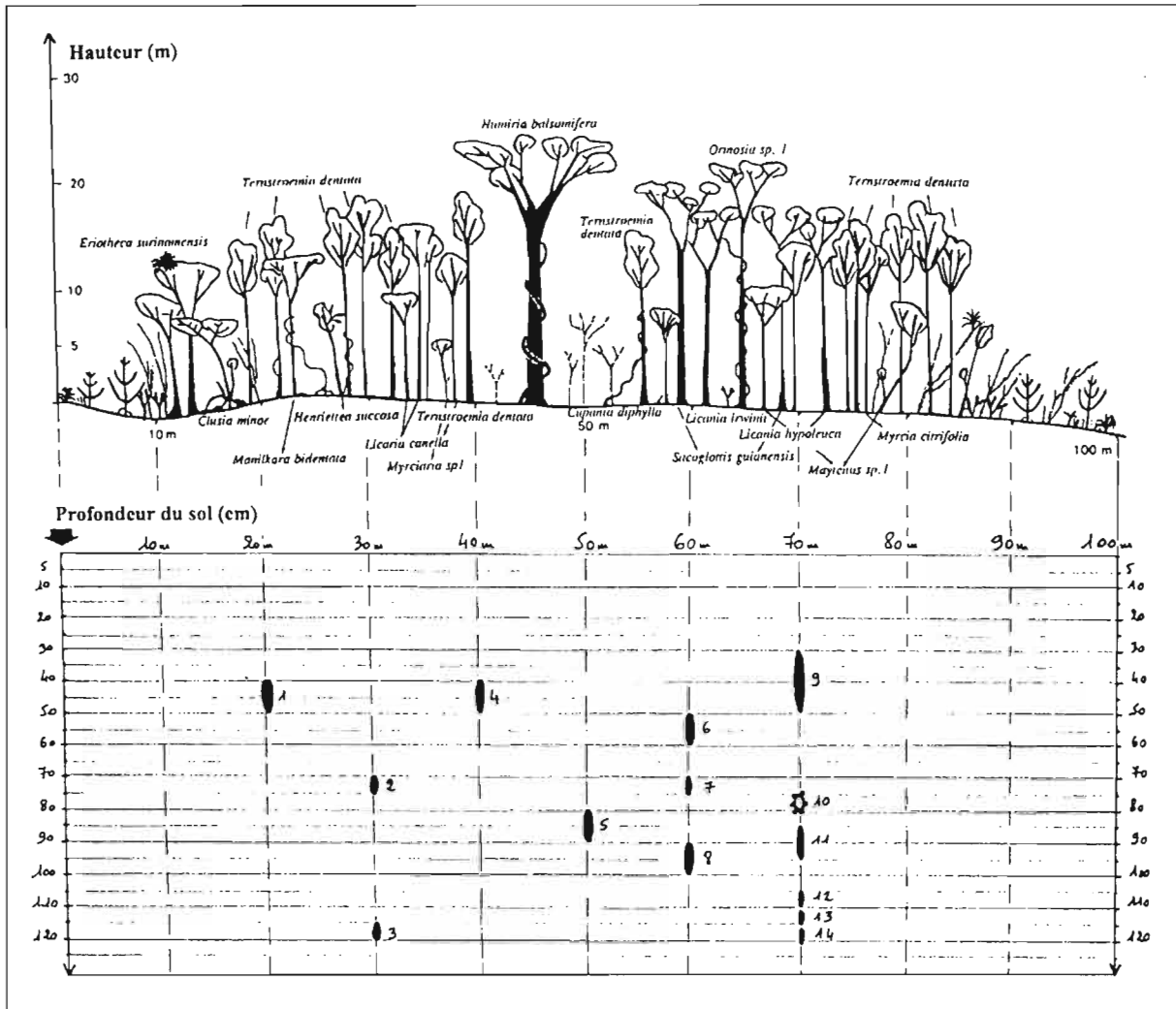


Figure 8 Profil de végétation réalisé le long d'un transect dans la forêt sommitale de l'inselberg. Localisation et identification taxinomique des charbons de bois fossiles présents dans le sol.

1: *Myrtaceae* sp. ; 3. Indét. liane / *Myrtaceae eugenia* sp. ; 4. *Nyctaginaceae* sp. / Indét. liane / *Monocotylédone* ; 5. Indét. liane ; 6. *Rubiaceae* sp. ; 7. Indét. ; 8. Indét. ; 9. *Myrtaceae* cf. *Myrcia* / *Myrtaceae Eugenia* cf. *biflora* / *Myrtaceae* sp. ; 11. *Melastomataceae* cf. *Miconia* / *Melastomataceae Henriettea* cf. *succosa* / *Lauraceae* Indét. / Indét. sp. / *Loganiaceae* cf. *Antonia ovata* ; 13. *Bignoniaceae* *Tabebuia* cf. *capitata* / *Sapotaceae* cf. *Manilkara*.

Cette étude préliminaire basée sur les macrorestes identifiables issus de l'ensemble des tariérages doit donner suite à un échantillonnage beaucoup plus complet par la réalisation d'une fosse, afin d'obtenir plusieurs centaines de charbons de bois par niveau et les datations fines des événements auxquels ils correspondent.

L'analyse anthracologique permet donc d'envisager une reconstitution des différentes formations végétales en place à différentes périodes données sur le sommet de l'inselberg, à comparer avec l'ensemble des données paléobotaniques locales et régionales.

Données chronologiques

Les charbons de la forêt sommitale n'ont pas encore fait l'objet de datations, mais de nombreux autres échantillons des sols de la forêt haute ont donné des âges mettant en évidence l'occurrence de paléoincendies à au moins quatre reprises dans la région des Nouragues (Tardy *et al.*, ce volume). Les dates s'échelonnent entre 390 et 7 800 BP (Before Present) et marquent l'existence de plusieurs périodes de paléofeu au cours de l'Holocène : la plus ancienne observée se situe à 7 800-7 400 BP, puis à 5 700-5 400 BP, entre 1 100 et 800 BP et

enfin autour de 390 BP (âges non calibrés). L'intérêt sera de corréler les dates des niveaux charbonneux des sols de forêt dense, où l'observation de la stratification est souvent délicate étant donné le faible enfouissement, avec les dates des niveaux charbonneux nettement superposés dans le sol profond de la forêt sommitale.

Conclusions et hypothèses sur le rôle des paléofeu

Le contexte particulier des inselbergs leur confère des propriétés et des problématiques qui diffèrent de celles de la forêt dense humide en général. Tout d'abord, la végétation beaucoup plus xérique qui colonise ce type de milieu a une propension plus forte à brûler. Ceci semble une évidence lorsque l'on observe la couverture végétale en pleine saison sèche et de nombreux exemples de mises à feu accidentelles, volontaires voire rituelles chez certaines populations amérindiennes, viennent étayer cette idée. On peut alors s'interroger sur le rôle éventuel de « détonateur » de l'inselberg ; en effet, la savane-roche serait un milieu particulièrement favorable à la propagation du feu, au même titre que le sont les savanes sur les côtes de Guyane et sous les tropiques en général.

La propagation des incendies au sein de la forêt dense beaucoup plus humide est un autre problème, qui ne peut s'expliquer que par des conditions très différentes de l'actuel. En effet de nos jours, seules les franges forestières qui bordent les savanes côtières de Guyane (mises à feu très régulièrement pendant la saison sèche) brûlent, et les feux, non contrôlés, s'arrêtent généralement en lisière, ne faisant qu'effleurer la végétation héliophile inféodée à ces milieux de contact.

Des anomalies sèches, à corrélérer avec les modifications observées dans les enregistrements paléoclimatiques en Guyane et en Amazonie (Absy *et al.*, 1991,

Servant *et al.*, 1981, Sifeddine *et al.*, 1994, Soubiès, 1980), sont donc à l'origine de l'extension des feux de forêt. Par exemple en 1987 au Brésil, à la suite d'une année particulièrement sèche, les feux de brousse se sont propagés sur des milliers d'hectares de forêt dense.

Depuis des centaines de millions d'années, les feux ont une origine naturelle, la foudre. Pour les périodes plus récentes existe aussi l'hypothèse d'un allumage d'origine anthropique, puisque les inselbergs peuvent être considérés comme des lieux d'occupation privilégiés à bien des égards (Tardy, 1994). La présence humaine est attestée avec certitude dans les zones de l'intérieur de la Guyane française pour les deux derniers milliers d'années (Briand *et al.*, 1996), et d'après les fouilles archéologiques effectuées sur le site même des Nouragues, la région était habitée il y a un peu plus de mille ans par une population amérindienne et encore il y a 200 ans (Hurault, 1972).

Enfin, ces feux d'origine naturelle ou anthropique pourraient agir sur la dynamique de la végétation de l'inselberg, en favorisant le maintien au cours du temps des écosystèmes savane-roche et forêt basse, limitant ainsi les possibilités de reprise forestière.

Références

- Atlas de la Guyane*. 1979. Collection des Atlas des Départements d'Outre Mer, CNRS/ORSTOM.
- Absy, M. L. ; Cleef, A. M. ; Fournier, M. ; Martin L. ; Servant, M. ; Sifeddine A. ; Ferreira da Silva, M. F. ; Soubiès, F. ; Suguio, K. ; Turcq, B. ; Van der Hammen, T. 1991. Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-est de l'Amazonie au cours des 60 000 dernières années. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **312**, II, 673-678.
- Aubert de la Rue, E. 1953. *Reconnaissance géologique de la Guyane française méridionale*. Paris, ORSTOM, Larose.
- Briand, J. ; Jérémie, S. ; Vacher, S. *Amérindiens du Sinnamary, étude des occupations anciennes en forêt équatoriale*. Document de l'Archéologie Française, Paris (à paraître).
- Depagne, J. ; Lelong, F. 1965. Feuille de Haute Comté et notice explicative ; carte géologique à l'échelle du 1/100 000. *Carte géologique détaillée de la France, Département de la Guyane*. Paris.
- Descamps, M. ; Gasc, J. P. ; Lescure, J. ; Sastre, C. 1978. Étude des écosystèmes guyanais. II. Données biogéographiques sur la partie orientale des Guyanes. *C. R. Soc. Biogéogr.* **467**, 55-82.
- Gasc, J. P. 1973. A propos d'un Iguanidé du massif du Mitaraca : les hypothèses sur la biogéographie de la région amazonienne. *Bull. Soc. Zool. France*, **98**, 4, 589-590.
- . 1976. Contribution à la connaissance des Squamates (Reptilia) de la Guyane française. Nouvelles localités pour les Sauriens. *C.R. Soc. Biogéogr.* **454**, 17-36.
- Granville, J. J. de. 1978. Recherches sur la flore et la végétation guyanaise. Thèse de Doctorat d'État. Montpellier, USTL.

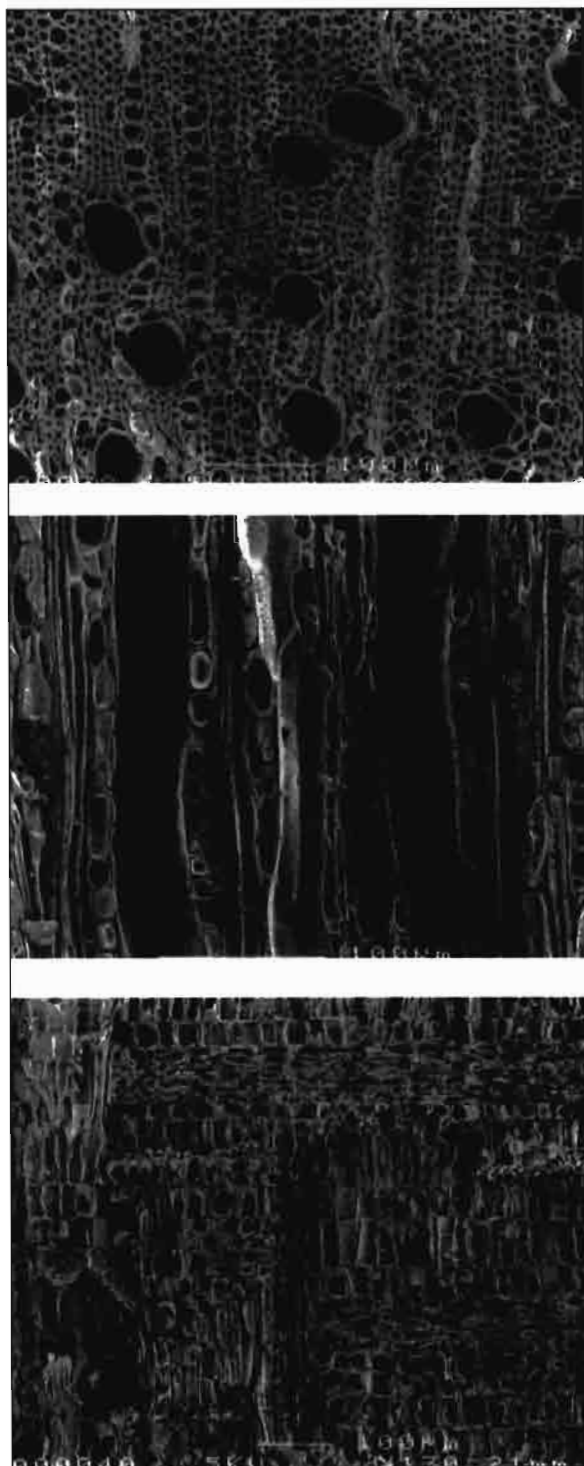


Figure 9 Coupes transversale, tangentielle et radiale dans un charbon de bois fossile appartenant à la famille des Myrtacées.

- . 1982. Rain forest and xeric flora refuges in French Guyana. Dans : G. T. Prance (dir. publ.), *Biological diversification in the tropics*. p. 159-181.
- Granville, J. J. de ; Sastre, C. 1974. Aperçu sur la végétation des inselbergs du sud-ouest de la Guyane française. *C. R. Soc. Biogéogr*, **439**, 54-58.
- Hoff, M., Cremers, G., Feuillet, C., Granville, J.J. de, 1989. La Banque de données « AUBLET » de l'herbier du centre ORSTOM de Cayenne (CAY). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.*, **59**, 171-178.
- Hurault, J. 1967. *L'érosion régressive dans les régions tropicales humides et la genèse des inselbergs granitiques*. Paris, IGN.
- . 1972. Français et Indiens de Guyane. Paris, Union générale d'édition. (Coll. « 10/18 ».)
- Larpin, D. 1993. Les formations ligneuses sur un inselberg de Guyane française, étude floristique, structurale et dynamique. Thèse de Doctorat. Paris, Université P. et M. Curie (Paris 6).
- Prance, G. T. 1982. Forest refuges : Evidence from woody angiosperms. Dans : G. T. Prance, (dir. publ.), *Biological diversification in the tropics*. New York, Columbia University Press, p. 137-157.
- . 1987. Soils and vegetation. Dans : T. C. Whitmore et G. T. Prance (dir. publ.), *Biogeography and quaternary history in tropical America*. Oxford, Clarendon Press, p. 28-45.
- Poncy, O. ; Riera, B. ; Larpin, D. ; Joly, A. ; Belbenoit, P. ; Jullien, M. ; Hoff, M. ; Charles-Dominique, P. 1995. The permanent field research station « Les Nouragues » in the tropical rainforest of French Guyana : current projects and preliminary results on tree diversity, structure and dynamics. *Proc. Int. SI/MAB Symp. Measuring and monitoring forest biodiversity*. Washington D.C., 23-25 mai 1995.
- Sabatier, D. ; Prévost, M. F. 1992. Variations du peuplement forestier à l'échelle stationnelle, le cas de la station des Nouragues en Guyane Française. Atelier MAB/UNESCO, IUFRO, FAO, 12-16 mars 1990, Cayenne, p. 169-187.
- Sarthou, C. 1992. Dynamique de la végétation pionnière sur un inselberg en Guyane française. Thèse de Doctorat. Paris, Université P. et M. Curie (Paris 6).
- Sarthou, C. ; Grimaldi, C. 1992. Mécanismes de colonisation par la végétation d'un inselberg granitique en Guyane française. *Rev. Écol. (Terre Vie)* **47**, 329-349.
- Sarthou, C. ; Thérézien, Y. ; Sarthou, C. 1995. Cyanophycées de l'inselberg des Nouragues (Guyane française). *Nova Hedwigia*, **61**, (1-2) 85-109.
- Servant, M. ; Fontes, J. C. ; Rieu, M. ; Saliege, F. 1981. Phases climatiques arides dans le sud-ouest de l'Amazonie (Bolivie). *C.R. Acad. Sci., Paris*, **292** II, 1295-1297.
- Sifeddine, A. ; Fröhlich, F. ; Fournier, F. ; Martin, L. ; Servant, M. ; Soubiès, F. ; Turcq, B. ; Suguio, K. ; Volkmer-Ribeiro, C. 1994. La sédimentation lacustre indicateur de changements des paléoenvironnements au cours des 30 000 dernières années (Carajas, Amazonie, Brésil). *C.R. Acad. Sci., Paris*, **318** II, 1645-1652.
- Soubiès, F. 1980. Existence d'une phase sèche en Amazonie brésilienne datée par la présence de charbons de bois (6 000-3 000 BP). *Cah. ORSTOM, IX*, série Géol., **1**, 133-148.
- Tardy, C. 1994. L'inselberg des Nouragues et recherches paléoenvironnementales. *Bilan scientifique 1993. Service régional de l'archéologie*, D.R.A.C. Guyane. p. 49-51.
- Tardy, C. ; Vernet, J. L. ; Servant, M. ; Solari, M. E. ; Fournier, M. ; Leprun, J. C. ; Pessenda, L. C. R. ; Sifeddine, A. ; Soubiès, F. ; Turcq, B. ; Wengler, L.. Feux, sols et écosystèmes forestiers tropicaux. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. Ce volume.
- Théry, M. ; Larpin, D. 1993. Seed dispersal and vegetation dynamics at a Cock-of-the-rock's lek in the tropical forest of French Guiana. *J. Trop. Ecol.* **9**, 109-116.
- Whitmore, T. C. 1981. Palaeoclimate and vegetation history. Dans : T. C. Whitmore (dir. publ.), *Wallace's line and plate tectonics*. Oxford, Clarendon Press.

24

Reconstitution de l'écosystème forestier guyanais au cours de l'Holocène supérieur: apport de la palynologie

MARIE-PIERRE LEDRU, PATRICK BLANC, PIERRE CHARLES-DOMINIQUE,
MARC FOURNIER, LOUIS MARTIN, BERNARD RIERA, CHRISTOPHE TARDY

Introduction

Les forêts tropicales ont été soumises selon les régions à des forçages climatiques très différents, voire opposés comme cela a été enregistré entre l'ouest du Cameroun et l'ouest du Congo par exemple (Vincens *et al.*, 1994; Vincens *et al.*, 1996a; Vincens *et al.*, 1996b) au cours des 4 000 dernières années, et également sur une plus grande échelle, entre l'Afrique et l'Amérique du Sud (Servant *et al.*, 1993). L'objectif du programme ECOFIT démarré en 1992 est d'aboutir à une comparaison des changements de l'écosystème forestier intertropical de part et d'autre de l'Atlantique (Cameroun, Congo, Brésil et Guyane) à partir d'études pluridisciplinaires réunissant l'observation des écosystèmes actuels (botanique, pédologie, écologie, etc.) et les analyses des sédiments déposés sous ces couvertures arborées (palynologie, minéralogie, géochimie, anthracologie, etc.), afin de définir les forçages climatiques auxquels ils ont été soumis au cours de l'Holocène. Notre travail au sein de ce groupe de recherche a consisté en l'analyse palynologique des sédiments carottés (trois carottes) en Guyane afin d'en détecter les éventuelles perturbations du manteau forestier. Nous présentons ici les résultats palynologiques de la carotte NO 92-2.

Le site d'étude

La station des Nouragues (4° 5' N de latitude et 52° 40' W de longitude) a été choisie par sa situation en forêt naturelle inhabitée depuis deux siècles ainsi que par sa richesse en faciès forestiers et la proximité de l'inselberg et de sa végétation xérophytique. Les études qui y sont entreprises réunissent de nombreuses disciplines

et consistent en un recensement exhaustif de la végétation, une cartographie de la végétation sur 100 ha, une étude des dépôts de charbon (détermination, datation au radiocarbone), analyse palynologique, analyse des graines, exploration archéologique. Elle occupe une surface de 1 000 km², à 100 km au sud de l'Atlantique (Figure 1). La végétation y est constituée principalement

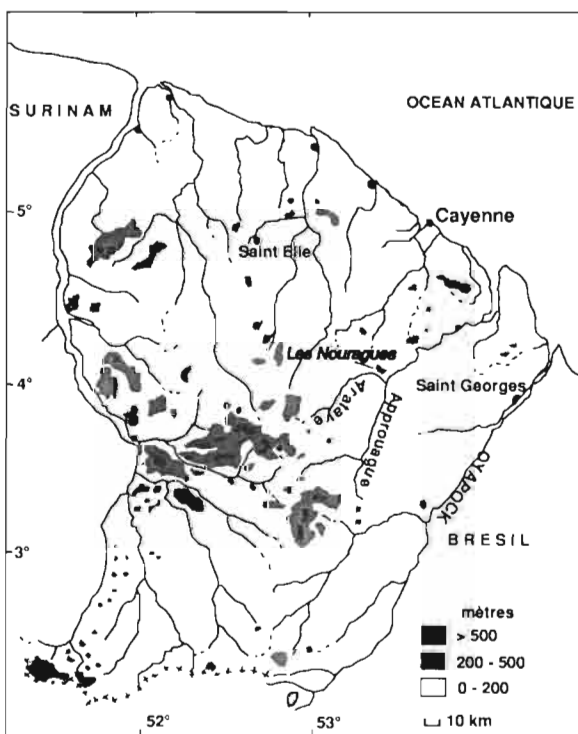


Figure 1 Localisation de la station des Nouragues en Guyane.

de forêt dense équatoriale mis à part les sommets des inselbergs environnants qui culminent à 464 m. Les précipitations moyennes annuelles sont de 3 000 à 3 250 mm avec une courte saison sèche en mars et une plus longue de août à novembre et la température moyenne annuelle est de 26,1 °C. Des relevés botaniques effectués le long de transect ou en parcelles depuis 1987 (Sabatier et Prévost, 1992 ; Riéra, en cours) dressent un inventaire des espèces qui s'y développent. Celles-ci sont réunies dans une banque de données (Hoff *et al.*, 1989). La flore comporte 1 300 espèces environ dont quelques endémiques. Celles-ci ne sont pas uniformément réparties sur l'ensemble de la station mais constituent une mosaïque forestière. Les cinq familles d'arbres les mieux représentées en ce qui concerne les groupements sur sol drainé sont les Lecythidaceae, les Caesalpiniaceae, les Sapotaceae, les Chrysobalanaceae et les Burseraceae. Un autre type de formation végétale important pour notre étude est la « pinotière ». Celle-ci désigne un terrain marécageux dont le niveau d'eau varie selon la saison avec dépôt de pégasse ou tourbe fibreuse et spongieuse. Elle se retrouve sur la quasi totalité du territoire amazonien dès que les conditions édaphiques hydromorphes nécessaires à son développement sont présentes. Les espèces caractéristiques de la « pinotière » sont, outre le palmier « pinot » *Euterpe oleracea*, de nombreuses lianes, herbacées et épiphytes de la famille des Cyclanthaceae, Araceae, Bromeliaceae et Orchidaceae (aux grains de pollen fragiles) et des saprophytes de la famille des Gentianaceae. Si l'on se rapproche des limites sèches de la « pinotière », d'autres espèces arborées de la forêt exondée sont rencontrées telles que *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. (Myristicaceae), *Symphonia globulifera* L. (Clusiaceae), *Pterocarpus officinalis* Jacq. (Fabaceae), *Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae) et *Eschweilera* sp. (Lecythidaceae) principalement (Oldeman, 1969). Dans les analyses palynologiques ce sont ces dernières qui seront utilisées afin de caractériser la « pinotière » car les grains de pollen du pinot sont très fragiles et absents des dépôts sédimentaires. Elles sont dénommées respectivement *Virola*, *Symphonia*, *Poiretia* type, Meliaceae, Lecythidaceae.

Matériel et méthodes

Le carottage de NO 92-2 a été effectué dans une pinotière. 345 cm de sédiment ont été prélevés dans des tubes en aluminium à l'aide d'un carottier à vibration et ont été échantillonnés à l'ORSTOM (Bondy). La carotte NO 92-2 montre 2 zones sédimentaires séparées par un important dépôt de graviers entre 140 et 131 cm : l'une argileuse orangée entre 345 cm et 140 cm de profondeur, l'autre organique entre 131 cm et la superficie et elle-même divisée en quatre sous-zones avec, de 131 à 85 cm, de l'argile gris clair ainsi que des graviers et morceaux de bois, de 85 à 71 cm, de l'argile gris foncé, quelques graviers et morceaux de bois, de 71 à 16 cm, de la pégasse et de 16 à 0 cm, des fibres organiques. Six datations dont quatre AMS réalisées sur des morceaux de bois ou des fibres et deux au radiocarbone sur matière organique totale ont été obtenues et ont donné respectivement des âges de 2 921 ± 45 BP à 210-220 cm de profondeur,

3 000 ± 80 BP à 218-222 cm, 405 ± 40 BP à 218-228 cm, 3 040 ± 70 BP (3 341 à 3 063 ans BP calibré Stuiver et Becker, 1993) à 141 cm, 1 570 ± 50 BP à 67-71 cm (1 525 à 1 375 ans BP calibré) et moderne (16,63 ± 0,1 dpm/g carbone) à 8-14 cm. Les datations de la partie inférieure de la carotte, c'est à dire située entre 345 et 140 cm de profondeur ne s'avèrent pas cohérentes, ceci peut être dû à la sédimentation rapide de cette argile ou au mauvais choix du matériel destiné à l'AMS, et de plus celle-ci s'étant révélée stérile en matériel sporo-pollinique, seule la partie organique située entre 131 et 0 cm de profondeur a été analysée, c'est-à-dire cinquante échantillons avec un échantillon tous les 2 cm et par conséquent un taux de sédimentation moyen de 0,04 cm/an. Le traitement des échantillons est réalisé selon la méthode classique de Faegri et Iversen (1975) à laquelle est ajouté un traitement à l'acide nitrique 50 % suivant la technique de Lüber du fait de la richesse des sédiments en matière organique. Les grains de pollen sont identifiés à partir de notre collection de référence constituée d'environ 500 taxons de la forêt guyanaise prélevés dans l'herbier de l'ORSTOM (Cayenne) en 1992 et de l'Atlas de Roubik et Moreno (1991).

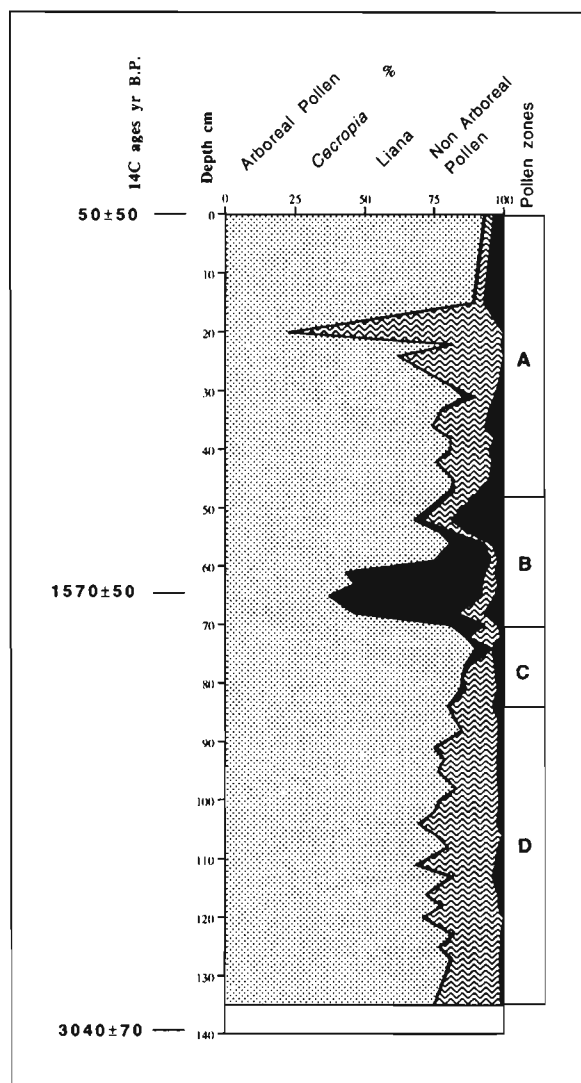


Figure 2 Diagramme palynologique synthétique de NO 92-2 où les pourcentages palynologiques sont exprimés en face d'une échelle des profondeurs.

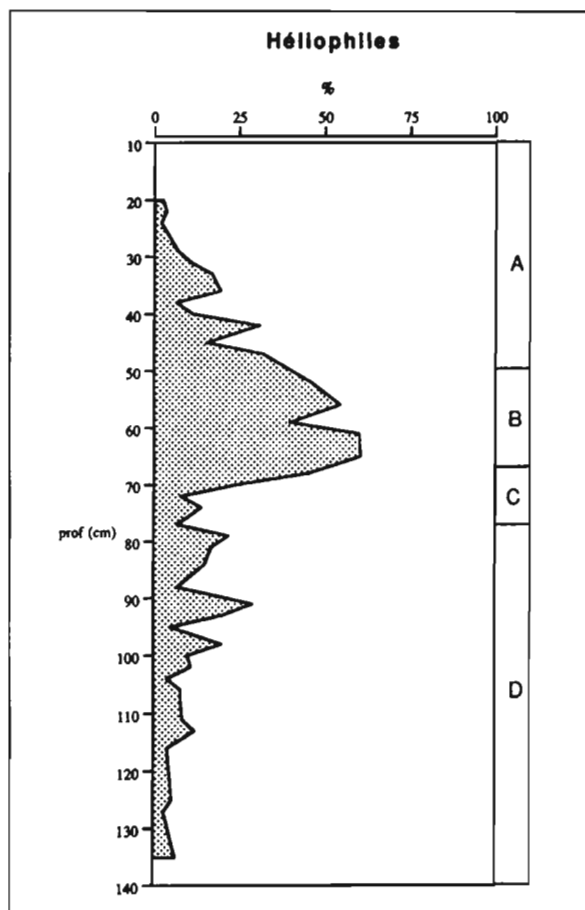


Figure 3 Fréquence des taxons héliophiles enregistrés dans la carotte N° 92-2. Les pourcentages sont reportés en face d'une échelle des profondeurs.

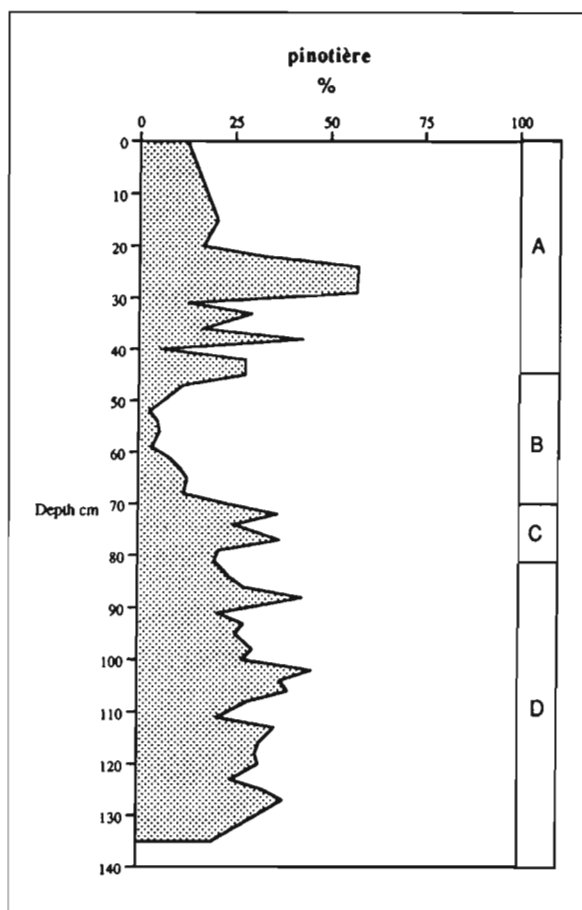


Figure 4 Fréquence des taxons de la pinotière enregistrés dans la carotte N° 92-2. Les pourcentages sont reportés en face d'une échelle de profondeur.

Résultats palynologiques

Au total 158 taxons arborés, 48 taxons caractéristiques des lianes et épiphytes, 31 taxons herbacés terrestres, 5 taxons aquatiques ou hygrophiles et 7 taxons de fougère (Annexe) ont été déterminés dans les 50 spectres palynologiques (Ledru *et al.*, soumis). Ils sont regroupés sous forme de diagrammes synthétiques sur la Figure 2. Les *Cecropia*, arbre héliophile, ont été séparés du total des arbres car ils sont utilisés comme marqueurs de l'ouverture du couvert arboré. L'évolution des fréquences des taxons héliophiles (cf. annexe) ainsi que celle des taxons attribués à la pinotière (*Virola*, *Symphonia* et *Poiretia* type), en fonction de la profondeur, sont représentées sur les Figures 3 et 4 respectivement.

Celles-ci sont exprimées en pourcentage de la somme de base regroupant les pollens d'arbres, de lianes et d'herbacées ; fougères et plantes aquatiques étant exclues. Elles sont décrites de D (la plus profonde) vers A (au sommet). La zone D, de 131 à 85 cm, échantillons 51 à 32, et dont l'âge calibré se situe entre 3 124-2 785 et 2 124-1 679 ans BP, est caractérisée par des fortes proportions de pollen d'arbres (70 à 85 %) dominées par *Symphonia*. Les lianes sont également bien représentées (jusqu'à 28 %).

Le paysage est représenté par un marécage ouvert entouré par une « pinotière ». Le niveau de l'eau est permanent (présence d'*Alismataceae*, Ledru *et al.*, soumis) ce qui correspondrait à une absence de saison sèche pen-

dant cette période. Cette zone est également la plus diversifiée en espèces de toute la carotte.

La zone C, de 85 à 71 cm, échantillons 31 à 26, calibrée entre 2 124-1 679 et 1 525-1 375 ans BP, enregistre une augmentation des *Cecropia* (jusqu'à 5 %) (*Cecropiaceae*), alors que les lianes de la zone D ont nettement diminué. Ceci indique une ouverture de la couverture arborée ainsi qu'une disparition ou une régression de la « pinotière » pouvant correspondre à un assèchement. Cette zone est une zone de transition entre une période humide très forestière et l'assèchement du bas fond.

La zone B, de 71 à 50 cm, échantillons 25 à 17, calibrée entre 1 525-1375 et 1 058-863 ans BP, est caractérisée par la dominance des *Cecropia* (jusqu'à 52 %). L'ouverture de la couverture arborée démarrée au cours de la zone C atteint son maximum comme l'indiquent les fréquences élevées de *Cecropia*. Cette période représente un épisode climatique plus sec, favorisant l'ouverture de la végétation et permettant aux populations de défricher de manière plus intensive par le feu comme semblent l'attester les résultats obtenus par l'analyse anthracologique (Tardy, en cours) entretenant ainsi l'ouverture de la forêt pendant une période dont la durée est comprise entre 662 ans au plus et 317 ans au moins.

La zone A, de 50 à 0 cm, échantillons 16 à 1 est calibrée entre 1 058-863 et 0 ans BP. Les taxons arborés sont bien représentés. Les NAP par l'apparition des *Asteraceae* (5 %). On remarque également une brève augmentation

des fréquences de *Cecropia* (3 %) dans l'échantillon 8 dont l'âge se situe entre 658 et 424 ans BP calibrés. Au cours de la zone A la couverture arborée s'est reconstituée.

Conclusion

L'étude palynologique réalisée à la station des Nouragues enregistre deux ouvertures de la forêt dense équatoriale au cours des 3 000 dernières années : l'une entre 1 525-1 375 et 1 058-863 ans BP et l'autre beaucoup plus brève vers 658-424 ans BP. D'autre part la forte accumulation de graviers et d'argile aux environs de 3 000 ans BP marque une perturbation importante de la couverture arborée enregistrée également en Afrique (déjà cités) et sur d'autres sites d'Amazonie (Meggers, 1994) à la même époque. Les rôles joués par le climat et l'homme sur l'évolution de la forêt au cours de l'Holocène supérieur seront précisés à l'aide des analyses de graines et de charbons qui sont en cours ainsi que par l'analyse palynologique de la carotte NO 92-3 prélevée sur une autre pinotière.

Références

- Faegri, K. ; Iversen, J. 1985. *Textbook of pollen analysis*. Copenhagen, Munksgaard.
- Hoff, M. ; Cremers, G. ; Feuillet, C. ; Granville de, J.-J. 1989. La banque de données « Aublet » de l'Herbier du Centre ORSTOM de Cayenne (CAY). *Bull. Jardin Bot. Nat. Belg.*, **59**, 171 - 178.
- Ledru, M.-P. ; Blanc, P. ; Charles-Dominique, P. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Riera, B. ; Tardy, B. 1996. Reconstitution palynologique de la forêt guyanaise au cours des 3 000 dernières années. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **324 II**, 469-476.
- Meggers, B. J. 1994. Archeological evidence for the impact of mega-Niño events on Amazonia during the past two millenia. *Climatic Change*, **28**, 321-338.
- Oldeman, R. A. A. 1969. Étude biologique des pinotières de la Guyane française. *Cah. ORSTOM sér. Biol.*, **10**, 3- 18.
- Roubik, D. W. ; Moreno, J. E. 1991. Pollen and spores of Barro Colorado Island. *Missouri Botanical Garden*, 268 p.
- Sabatier, D. ; Prévost, M.-F. 1992. Variations du peuplement forestier à l'échelle stationnelle : le cas de la station des Nouragues en Guyane française. *Atelier MAB*, 169-187.
- Servant, M. ; Maley, J. ; Tucq, B. ; Absy, M.-L. ; Brenac, P. ; Ledru, M.-P. 1993. Tropical rainforest changes during the past 20 000 years. Comparison between South America and Africa. *Global Planetary Changes*, **7**, 25-40.
- Stuiver, M. ; Becker, B. 1993. High precision decadal calibration of the radiocarbon time scale, AD 1950-6000 BC. *Radiocarbon*, **35**, 35-65.
- Vincens, A. ; Buchet, G. ; Elenga, H. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Namur de, C. ; Schwartz, D. ; Servant, M. ; Wirrmann, D. 1994. Changement majeur de la végétation du lac Sinnda (vallée du Niari, Sud-Congo) consécutif à l'assèchement climatique holocène supérieur : apport de la palynologie. *C.R. Acad. Sc., Paris*, **318**, 1521-26.
- Vincens, A. ; Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Namur de, C. ; Bertaux, J. ; Fournier, M. ; Dechamps, R. 1996. Histoire des écosystèmes forestiers du Sud-Congo depuis 6 000 ans. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 291-294.
- Vincens, A. ; Alexandre, A. ; Bertaux, J. ; Dechamps, R. ; Elenga, H. ; Maley, J. ; Mariotti, A. ; Meunier, J.-D. ; Nguetsop, F. ; Reynaud-Farrera, I. ; Schwartz, D. ; Servant-Vildary, S. 1996. Évolution de la forêt tropicale en Afrique équatoriale atlantique durant les 4 000 dernières années et héritage sur les paysages végétaux actuels. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 287-289.

Annexe Liste des taxons déterminés dans la carotte NO 92-2

H signifie « Arbres Héliophiles » ; les lianes étant considérées comme héliophiles en général.

AP (Arboreal Pollen)

Aegiphila (Verbenaceae) H, *Alchornea* (Euphorbiaceae), *Alnus* (Betulaceae), *Amaouia* (Rubiaceae), *Andira* t. (Fabaceae), *Apeiba* (Tiliaceae) H, *Apuleia* (Caesalpiniaceae), *Ardisia* (Myrsinaceae), *Arecaceae* C I, *Aspidosperma* (Apocynaceae), *Astrocaryum* (Arecaceae), *Astronium* (Anacardiaceae), *Banara guianensis* (Flacourtiaceae) H, *Bertiera* (Rubiaceae), *Bocoo* type (Fabaceae), *Bombacopsis* type (Bombacaceae), *Bunchosia* type (Malpighiaceae), *Caesalpinia* (Caesalpiniaceae), *Carapa* type (Meliaceae), *Carpotroche* (Flacourtiaceae), *Caryocar* (Caryocaraceae), *Casearia* type (Flacourtiaceae), *Cassia* (Caesalpiniaceae), *Cecropia* (Cecropiaceae) H, *Cedrela* type (Meliaceae), *Cestrum* type (Solanaceae), *Chimarrhis* (Rubiaceae), *Chrysophyllum* (Sapotaceae), *Clerodendrum* type (Verbenaceae), *Cochlosp. ermum* (Cochlospermaceae), *Copaifera* type (Caesalpiniaceae), *Cordia* (Boraginaceae), *Couma* type (Apocynaceae), *Couratari* (Lecythidaceae), *Coutarea* type (Rubiaceae), *Cupania* (Sapindaceae), *Cybianthus* (Myrsinaceae), *Dalbergia* type (Fabaceae), *Dendrobengia* (Icacinaceae), *Desmodium* type (Fabaceae), *Dialium* type (Caesalpiniaceae), *Dicorynia* type (Caesalpiniaceae), *Diospyros* (Ebenaceae), *Diospyros* cf *Duckei* (Ebenaceae), *Eperua falcata* (Caesalpiniaceae), *Eperua rubiginosa* (Caesalpiniaceae), *Erythroxylum* (Erythroxylaceae), *Eschweilera* (Lecythidaceae), *Euphorbia* type (Euphorbiaceae), *Faramea* (Rubiaceae), *Ficus* (Moraceae), *Gallesia* type (Rubiaceae), *Goupia* (Celastraceae) H, *Guapira* type (Nyctaginaceae), *Guarea* (Rubiaceae), *Guazuma* type (Sterculiaceae) H, *Guettarda* (Rubiaceae), *Hasseltia* (Flacourtiaceae) H, *Hippocrateaceae* sp. *Hirtella* (Chrysobalanaceae), *Humiria* (Humiriaceae), *Hyeronima* (Euphorbiaceae) H, *Hymenea* (Caesalpiniaceae), *Ilex* (Aquifoliaceae), *Iryanthera* (Myristicaceae), *Ixora* type (Rubiaceae), *Jacaranda* (Bignoniaceae) H, *Lacistema* t. (Flacourtiaceae), *Lacmellea* (Apocynaceae), *Laetia*

(Flacourtiaceae) H, *Lafoensia* (Lythraceae), *Lecythydaceae*, *Licania* (Chrysobalanaceae), *Lithraea* type (Anacardiaceae), *Luehea* (Tiliaceae), *Lythraceae*, *Mabea* (Euphorbiaceae), *Maprounea* type (Euphorbiaceae) H, *Margaritaria* (Euphorbiaceae), *Matayba* (Sapindaceae), *Mayna* (Flacourtiaceae), *Maytenus* type (Celastraceae), Melastomataceae, *Meliaceae* sp., *Meliaceae/Sapotaceae*, *Miconia* type (Melastomataceae), *Micropholis* type (Sapotaceae), Mimosaceae, *Minuartia* (Olacaceae), Moraceae P2, Myrtaceae, *Neea* type (Nyctaginaceae) H, *Noisettia* (Violaceae), *Oxandra* (Annonaceae), *Palicourea* (Rubiaceae) H, *Paloue* (Fabaceae), *Pausandra* (Euphorbiaceae), *Peltogyne* (Caesalpiniaceae), *Pisonia* (Nyctaginaceae), *Podocarpus* (Podocarpaceae), *Poiretia* t. = *Pterocarpus* t. (Fabaceae), *Poraqueiba* (Icacinaceae), *Posoqueria* (Rubiaceae), *Pouteria* (Sapotaceae), *Pouteria caimito* (Sapotaceae), *Pradosia* type (Sapotaceae), *Protium sagotianum* (Burseraceae), *Pseudobombax* (Bombacaceae), *Psychotria* (Rubiaceae), *Pterodon* type (Fabaceae), *Pterogyne* type (Caesalpiniaceae), *Qualea* (Vochysiaceae), *Quararibea* (Bombacaceae), *Quiina* (Quiinaceae), *Rinorea* (Violaceae), *Roupala* (Proteaceae), *Rutaceae* sp., *Ryania* (Flacourtiaceae), *Sacoglottis* (Humiriaceae), *Sapium* (Euphorbiaceae) H, *Sapotaceae* sp., *Schefflera* type = *Didymopanax* type (Araliaceae) H, *Schinus* type (Anacardiaceae), *Sebastiana* (Euphorbiaceae), *Simaba* (Simaroubaceae), *Simarouba* (Simaroubaceae) H, *Sloanea* (Elaeocarpaceae), *Solanum* (Solanaceae) H, *Spondias* (Annonaceae), *Sterculiaceae* sp., *Styrax* (Styracaceae), *Swartzia* type (Fabaceae), *Symphonia* (Clusiaceae), *Symplocos* (Symplocaceae), *Tabebuia* type (Bignoniaceae), *Tachigali* type (Caesalpiniaceae), *Talisia* (Sapindaceae), *Tapirira* type (Anacardiaceae), *Tapura* (Dichapetalaceae), *Tetragastris* type = *Protium* type (Burseraceae), *Trattinickia* type = *Protium* type réticulé (Burseraceae), *Trema* (Ulmaceae) H, *Trichilia* (Meliaceae), *Vantanea* (Humiriaceae), *Vataireopsis* (Fabaceae), *Virola* (Myristicaceae), *Vismia* type (Clusiaceae) H, *Vitex* type (Verbenaceae), *Vochysia* (Vochysiaceae), *Xylosma* (Flacourtiaceae), *Zizyphus* (Rhamnaceae).

Lianes et épiphytes

Adelobotrys (Melastomataceae), *Allamanda* type (Apocynaceae), *Anthurium* (Araceae), Apocynaceae sp., *Arrabidea* (Bignoniaceae), *Bauhinia guianensis* (Fabaceae), *Bauhinia* sp. (Fabaceae), Bromeliaceae sp., *Cavendishia* (Ericaceae), *Celtis* (Ulmaceae), *Chiococca* (Rubiaceae), *Clitoria* (Fabaceae), *Clusia* (Clusiaceae),

Condylocarpon (Apocynaceae), *Cydista* type (Bignoniaceae), *Davilla* (Dilleniaceae), *Dichapetalum* (Dichapetalaceae), *Dioclea* (Fabaceae), *Distictella* type (Bignoniaceae), *Doliocarpus* type (Dilleniaceae), *Forsteronia* (Apocynaceae), *Gochnatia* type (Asteraceae), *Heteropteris* type (Malpighiaceae), *Hillia* (Rubiaceae), Loranthaceae, *Malanea* (Rubiaceae), *Malouettia* (Rubiaceae), *Mandevilla* (Apocynaceae), *Manettia alba* (Rubiaceae), *Manettia coccinea* (Rubiaceae), *Mansoa* type (Bignoniaceae), *Marcgravia* (Marcgraviaceae), *Maripa* (Convolvulaceae), *Mesechites* (Apocynaceae) *Mussatia* type (Asteraceae) *Norantea* (Marcgraviaceae) *Odontadenia* (Apocynaceae) *Paragonia* (Bignoniaceae), *Passiflora* (Passifloraceae) *Paullinia* (Sapindaceae), *Sabicea* type (Rubiaceae) *Salacia* (Hippocrateaceae) *Serjania* (Sapindaceae), *Spathyphyllum* type (Araceae), *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae) *Strychnos* (Loganiaceae), *Tetrapteris* type (Malpighiaceae) *Thunbergia* (Acanthaceae), *Tontelea* type (Hippocrateaceae) *Tournefortia* sp. (Boraginaceae) *Tournefortia ulei* (Boraginaceae) *Valeriana* (Valerianaceae), *Vigna* (Fabaceae)

NAP (Non Arboreal Pollen)

Aniseia (Convolvulaceae), Apiaceae, Asteraceae tubuliflorae, Asteraceae liguliflorae, *Begonia* (Begoniaceae), Boragmaceae, *Burmannia* (Burmanniaceae), *Centropogon* (Lobeliaceae), *Chamaesyce* (Euphorbiaceae), *Croton* type (Euphorbiaceae), Cyperaceae, *Eryngium* (Apiaceae), Gentianaceae, *Geophila* (Rubiaceae), Lamtaceae, *Lapula* type, Liliaceae, Linaceae, *Lindernia* type (Scrophulariaceae), *Nelsonia* (Acanthaceae), Orchidaceae, *Phyllanthus* (Euphorbiaceae), *Phytolacca* (Phytolaccaceae) H, *Piper* (Piperaceae), Poaceae, *Ruellia* (Acanthaceae), *Sauvagesia* type (Ochnaceae), *Stylosanthes* type (Fabaceae), *Tristerix*, Tumeraceae, *Verbena* (Verbenaceae), *Voyria* (Gentianaceae).

Aquatiques

Alismataceae sp., *Echinodorus* (Alismataceae), *Ludwigia* (Onagraceae), *Polygala* (Polygalaceae), *Polygonum* (Polygonaceae).

Filicales

Cyathea, *Gomphrena* type, *Lycopodium*, *Monolete*, *Polypodium*, *Selaginella* type, *Trilete*.

Varia

C3 reticulate longiaxe, C3P3 reticulate.

25

Variations de la végétation et des paléoenvironnements en forêt dense africaine au cours de l'Holocène. Impact de la variation de températures marines

JEAN MALEY, PATRICE BRENAC, SYLVAIN BIGOT, VINCENT MORON

Introduction

Dans les régions forestières de l'Afrique de l'Ouest et de l'Afrique Centrale Atlantique, l'étude pollinique de divers enregistrements sédimentaires lacustres a permis de reconstituer les principales fluctuations de la végétation depuis la fin du Pléistocène. Les sites étudiés sont les suivants (Figure 1) : au Ghana, Bosumtwi (coordonnées : 6° 30' N - 1° 25' W) (Maley et Livingstone, 1983 ; Maley, 1987, 1991) ; dans l'ouest et le sud Cameroun, Barombi

Mbo (4° 40' N - 9° 24' E), (Brenac, 1988 ; Maley, 1989, 1991, 1992, 1996a, 1997 ; Giresse *et al.*, 1994 ; Maley et Brenac, 1998), Mboandong (4° 27' N - 9° 16' E) (Richards, 1986) ; Ossa (3° 50' N - 10° E) (Reynaud et Maley, 1994 ; Reynaud-Farrera, 1995 ; Reynaud-Farrera *et al.*, 1996) ; Njupi (6° 27' N - 10° 19' E) (Zogning *et al.*, à paraître) ; dans le sud et ouest du Congo, Bilanko (3° 31' S - 15° 21' E) et Ngamakala (4° 4' S - 15° 23' E) (Elenga *et al.*, 1991, 1994 ; Schwartz *et al.*, 1995) Sinnda

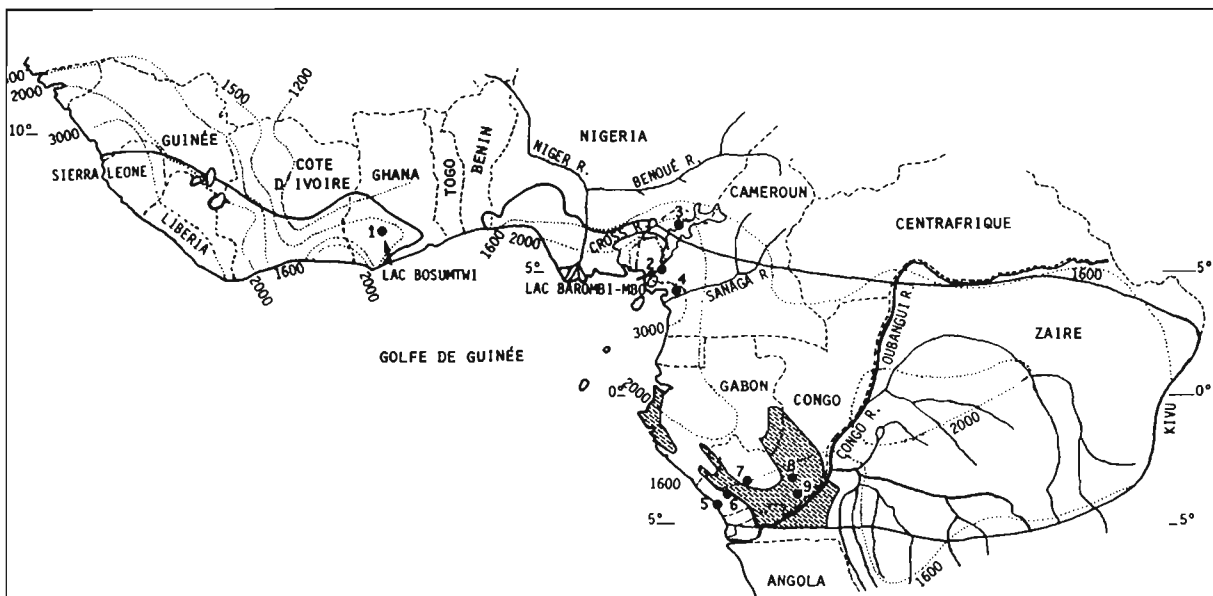


Figure 1 Carte de situation des sites utilisés dans cette étude. Il s'agit de lacs, sauf les deux sites du point 5 qui correspondent à des paléosols avec la base de troncs en place. Les coordonnées et les références de chacun des sites sont données dans le texte (1. Bosumtwi ; 2. Barombi Mbo ; 3. Njupi (près de Nyos) ; 4. Ossa ; 5. CORAF et Diosso ; 6. Kitina ; 7. Sinnda ; 8. Bilanko ; 9. Ngamakala).

(3° 50' S - 12° 48' E) (Vincens *et al.*, 1994), Kitina (4° 20' S - 12° E) (Vincens *et al.*, ce volume) et au nord de Pointe-Noire, CORAF et Diosso (vers 4° 50' S - 11° 50' E) pour ces deux derniers sites la détermination de bois fossiles a apporté des informations complémentaires à l'étude pollinique (Schwartz *et al.*, 1990; Elega *et al.*, 1992).

Les variations de la végétation et des paléoenvironnements durant l'Holocène

Pour les sites du Bosumtwi et du Barombi Mbo dont les enregistrements remontent jusque vers 28 000 ans BP, on constate que la dernière grande phase d'extension forestière a débuté en même temps vers 9 500 ans BP (Figure 2). Cette extension s'est poursuivie sans interruption jusqu'à l'Actuel au Bosumtwi, alors qu'au Barombi Mbo un recul brutal de la forêt est intervenu entre environ 2 800 et 2 000 ans BP. Dans la plupart des sites de l'Afrique centrale atlantique mentionnés ci-dessus, un recul forestier ayant débuté entre 3 000 et 2 500 ans BP, suivant les datations disponibles, a été mis aussi en évidence.

Le niveau du lac Barombi Mbo n'a quasiment pas fluctué au cours de l'Holocène car il possède un déversoir encore actuellement fonctionnel. Par contre le niveau du lac Bosumtwi a beaucoup fluctué au cours de l'Holocène (Figure 3). Son niveau actuel se situe à environ 105 m en dessous d'un déversoir qui n'a été fonctionnel que durant l'Holocène moyen lorsque le lac a atteint ses plus hauts niveaux. La reconstitution des niveaux lacustres a mis en évidence une régression bru-

tales d'environ 130 mètres vers 3 700 ans BP avec ensuite entre 3 000 et 2 000 ans BP une nouvelle transgression lacustre mineure, très inférieure à celle de l'Holocène moyen (Talbot *et al.*, 1984). La sédimentologie des dépôts de ce dernier lac a été nettement affectée par ces variations lacustres. En effet depuis la base des sédiments étudiés ceux-ci sont laminés avec une périodicité quasi annuelle sauf durant l'intervalle *ca.* 9 000 à 3 700 ans BP durant lequel ils étaient non laminés et relativement riches en matière organique (sapropel) (Talbot *et al.*, 1984). La brutale régression vers 3 700 ans BP a coïncidé avec la réapparition des laminations qui se sont poursuivies jusqu'à la période actuelle (Talbot *et al.*, 1984). On constate donc que l'absence des laminations a correspondu aux plus hauts niveaux lacustres (Maley, 1991).

On a pu rattacher ce phénomène de lamination des sédiments au retournement des eaux du lac qui amène les eaux du fond vers la surface et qui se produit chaque année vers le mois d'Août (Beadle, 1974; Maley, 1991). Ce mois est le plus frais de l'année du fait des couvertures nuageuses de type stratiforme qui masquent quasi en permanence le soleil. Cette période est appelée la « petite saison sèche estivale » car ces nuages stratiformes sont à évolution très lente et ne donnent quasiment pas de pluie (Drochon, 1976) (Figure 4). L'abaissement de la température atmosphérique affecte aussi progressivement toute la colonne lacustre qui a tendance à devenir homothermale en abaissant beaucoup la thermocline. Étant donné qu'en même temps l'accélération de l'alizé du sud-ouest est à son maximum, la masse lacustre instable se retourne en entraînant vers la surface les eaux anoxiques du fond (Beadle, 1974).

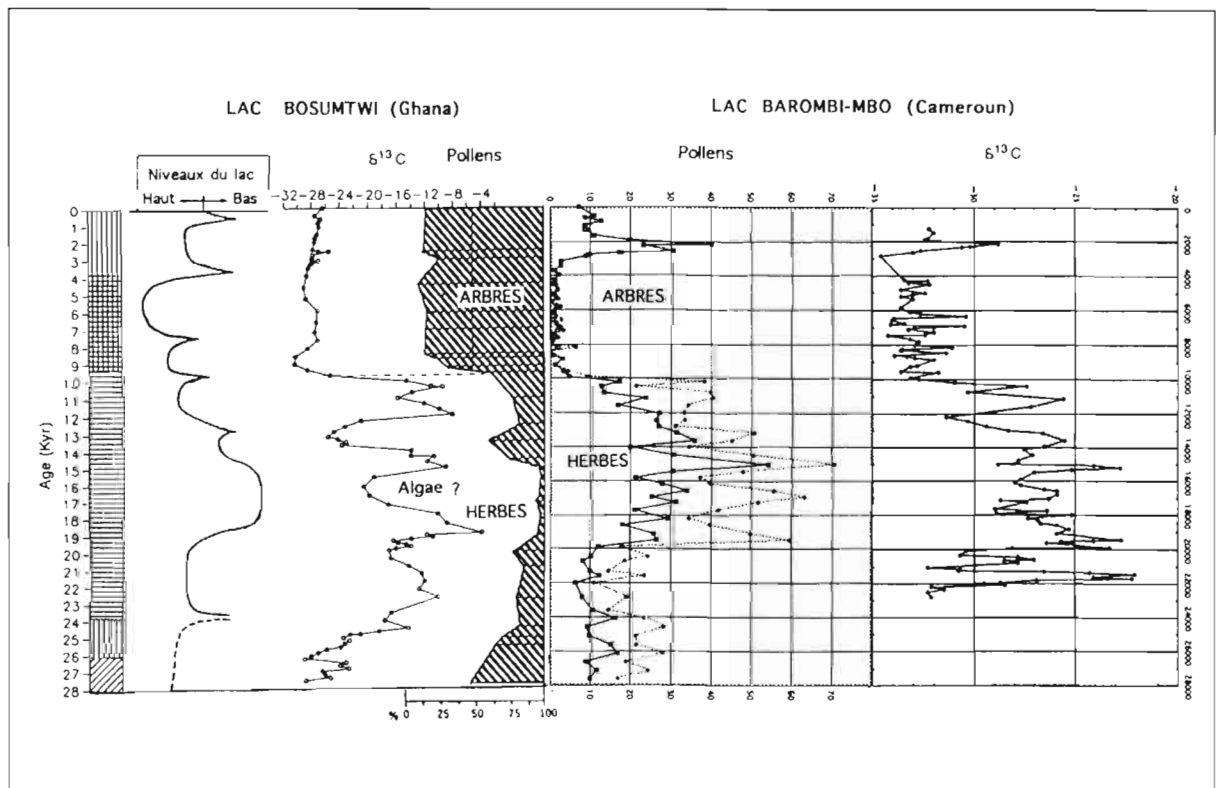


Figure 2 Diagrammes polliniques synthétiques (AP/NAP)(voir aussi Figure 1) et $\delta^{13}C$ des lacs Bosumtwi et Barombi Mbo de 28 000 ans à l'Actuel. Courbe de variation des niveaux du lac Bosumtwi (d'après Talbot *et al.*, 1984; Maley, 1991; Talbot et Johannessen, 1992; Giresse *et al.*, 1994; Maley et Brenac, en préparation).

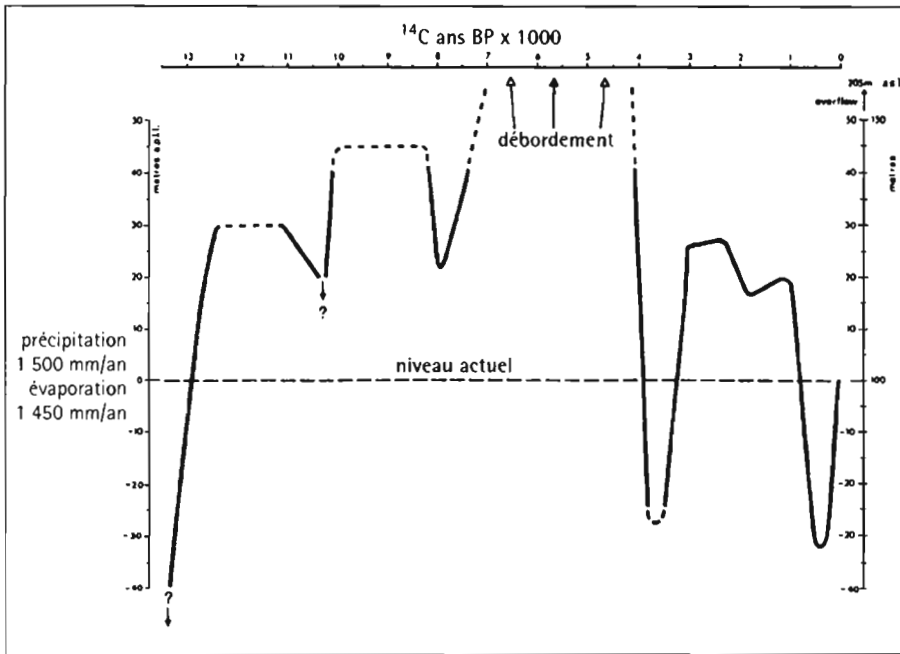


Figure 3 Variations des niveaux du lac Bosomtwi (Ghana) durant la fin du Pléistocène et l'Holocène (Talbot *et al.*, 1984, Figure 6); à gauche, pluviométrie moyenne et évaporation actuelles.

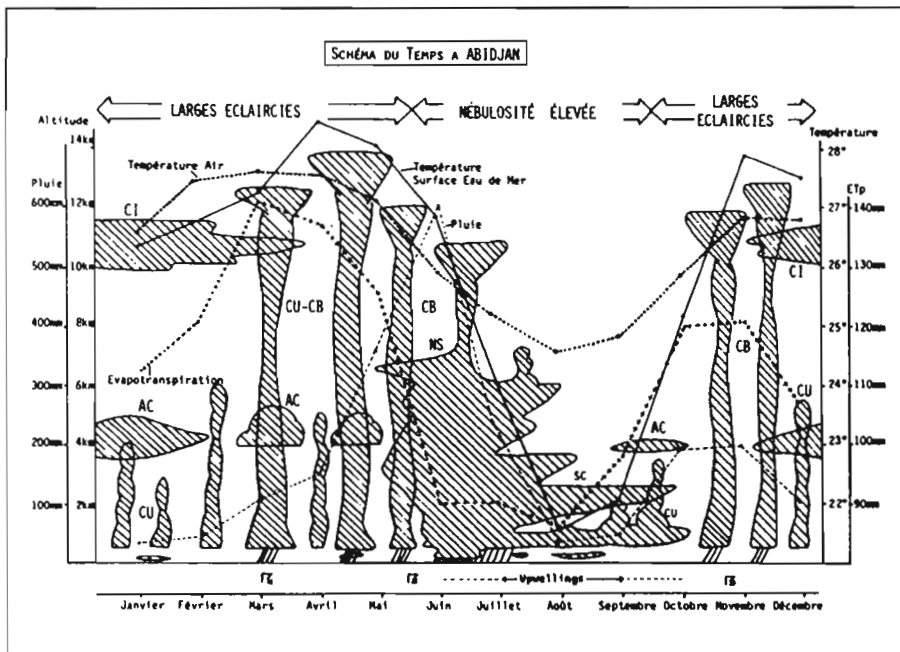


Figure 4 Diagramme des variations climatiques saisonnières à Abidjan, Côte d'Ivoire; cette station est représentative du secteur occidental guinéen du bloc forestier africain. Le diagramme montre la succession des principaux types de nuages et les principaux éléments du climat : pluie, évapotranspiration, température de l'air et température de surface de l'océan (TSO) au large (Maley, 1989, adapté de Drochon, 1976).

Le rôle climatique des variations saisonnières des températures de surface de l'océan (TSO) en zone tropicale

Dans la zone tropicale une grande partie de la dynamique du climat résulte d'interactions entre la mer et l'atmosphère et particulièrement de l'échange d'humidité qui se produit à leur interface. Sous les tropiques interviennent des changements parfois importants des températures de surface de l'océan (TSO) (Flohn, 1971, 1983). Ces variations sont causées saisonnièrement par des remontées d'eaux profondes (REP) (*upwellings*). Étant donné que ces eaux proviennent de 50 à 100 m de profondeur, elles sont plus froides que celles de surface ce qui provoque le refroidissement des TSO par rapport à la moyenne latitudinale. Le forçage principal de ces

REP est causé par l'accélération et la tension saisonnière des alizés austraux et boréaux qui soufflent à partir des anticyclones subtropicaux en direction de la zone de convergence intertropicale (ZCIT) (Servain *et al.*, 1982, 1985). Les secteurs où se produisent les REP sont déterminés par divers facteurs, particulièrement l'orientation des côtes mais aussi la propagation d'ondes sous-marines canalisées le long de l'équateur par l'annulation de la force de Coriolis (pour le Golfe de Guinée, cf. Moore *et al.*, 1978 ; Merle, 1980 ; Servain *et al.*, 1982 ; Picaut, 1983) (Figure 5).

La variation des TSO influence profondément la mousson en contrôlant le contenu en vapeur d'eau ainsi que son activité convective (Guillot *et al.*, 1986 ; Mahé et Citeau, 1993). Lorsque dans un secteur donné la TSO baisse en dessous de la température de la mousson qui le survole, le gradient vertical d'humidité se ren-

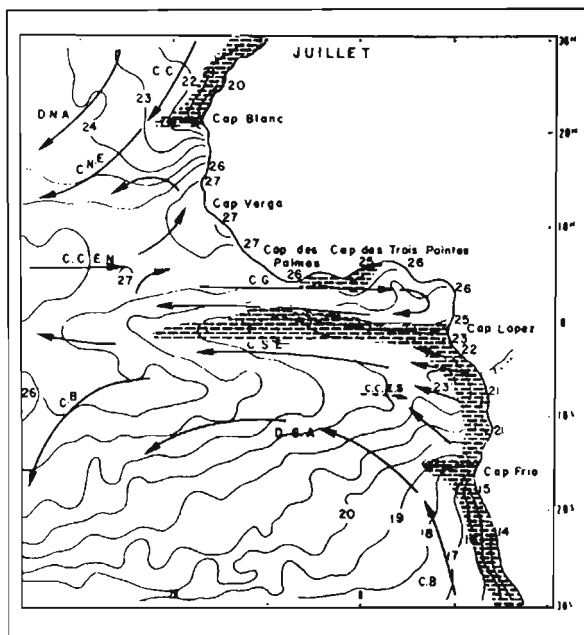


Figure 5 Les remontées d'eau profonde (REP) (aires en grisé) et répartition des TSO (isothermes en °C) dans le Golfe de Guinée et dans l'Atlantique tropical. Les flèches schématisent les principaux courants (d'après Wauthy, 1983, figure 20A).

verse et l'évaporation est remplacée par la condensation. Il en résulte une forte diminution du contenu en vapeur d'eau de la mousson et la convection est alors remplacée par de la subsidence, avec comme conséquence ultime la formation de nuages stratiformes au lieu de cumuliformes (Flohn, 1983). Le renforcement saisonnier des conditions anticycloniques intervient durant l'hiver austral qui débute en mai et culmine en juillet et août. Ce renforcement entraîne en altitude l'extension de conditions subsidentes sur toute la zone équatoriale permettant ainsi aux nuages stratiformes de pénétrer sur le continent africain et de s'étendre vers le nord et vers

l'est au-dessus de l'ensemble de la forêt dense. C'est la combinaison de ces divers phénomènes qui est responsable de l'apparition en juillet et août de la « petite saison sèche estivale » vers le nord du bloc forestier, particulièrement sur les régions situées au nord du Golfe de Guinée (Bakun, 1978 ; Hisard, 1987 ; Maley, 1989, 1991), alors qu'au niveau de l'Équateur et plus au sud, c'est-à-dire dans les secteurs forestiers du Gabon, du Congo et du Zaïre, le phénomène persiste plus longtemps durant environ quatre mois car il débute dès le mois de mai en causant sur ces régions une « grande saison sèche » (Saint Vil, 1977, 1984) (Figures 6 et 7).

Certaines années exceptionnelles l'anticyclone subtropical de Sainte-Hélène se déplace vers l'ouest ou réduit son activité. Cela entraîne un ralentissement des alizés et en conséquence les REP ne se produisent pas ou peu et n'entraînent donc pas le refroidissement des TSO qui restent relativement chaudes (Mahé et Citeau, 1993). La mousson présente alors une forte activité convective avec le développement de nuages cumuliformes. Ce phénomène, appelé El Niño dans le Pacifique oriental, se produit aussi dans le Golfe de Guinée (Hisard, 1980 ; Merle, 1980). C'est surtout la « petite saison sèche » du nord du bloc forestier qui est affectée et qui peut être ainsi plus ou moins complètement supprimée (Hisard, 1987). Certaines années exceptionnelles, comme en 1984, la « grande saison sèche » a été considérablement réduite et, par exemple au Gabon, la période allant de mai à août a été relativement pluvieuse, avec un total annuel très supérieur à la normale (Guillot, 1985 ; Maley et Elenga, 1993).

Une dernière caractéristique importante des REP à travers l'ensemble du Golfe de Guinée, du secteur de Benguela aux côtes septentrionales, est la cohérence de leurs fluctuations interannuelles (Merle, 1980) (Figure 8). En effet, étant donné que c'est l'accélération des alizés qui contrôle le phénomène des REP, il est com-

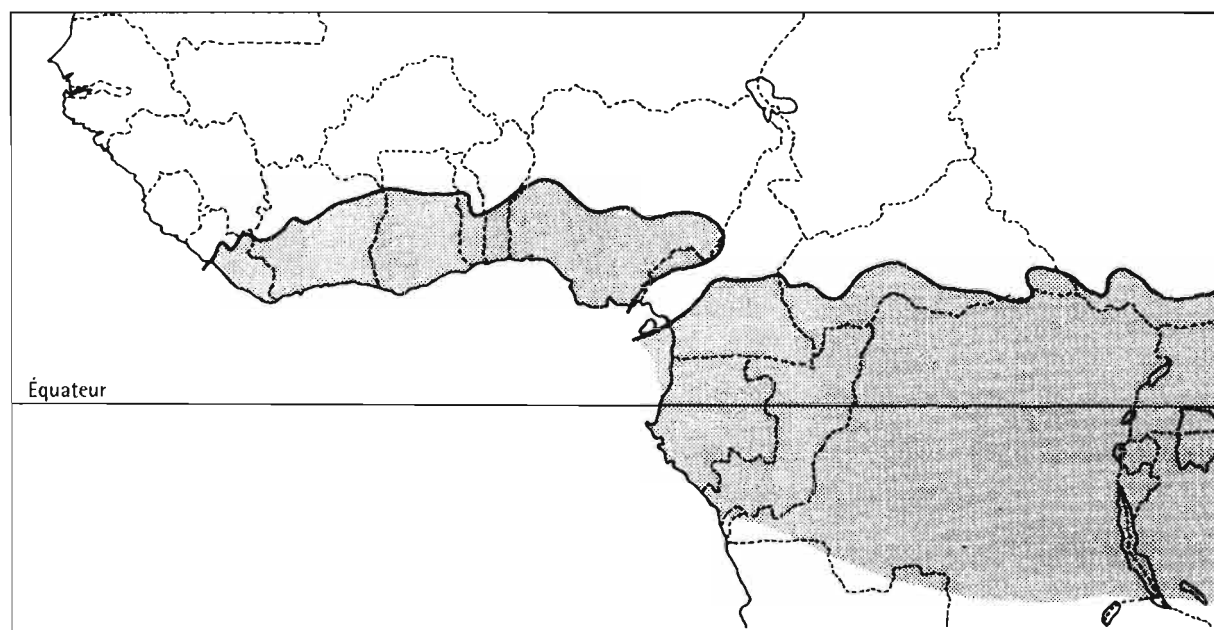


Figure 6 Extension géographique en Afrique équatoriale de la saison sèche durant l'hiver austral (adapté de Leroux, 1983). La longueur de cette saison passe d'environ deux mois au nord du Golfe de Guinée (« petite saison sèche ») à environ quatre mois vers le sud (« grande saison sèche »). Dans l'Ouest Cameroun, cette saison sèche est remplacée par un paroxysme pluvial (Suchel, 1972, 1988).

préhensible que les grandes tendances de leurs fluctuations soient similaires à travers l'ensemble du Golfe de Guinée. Ainsi on pourra parler d'années « froides » ou « chaudes » suivant que les REP auront été fortes ou au contraire quasi absentes (Merle, 1980).

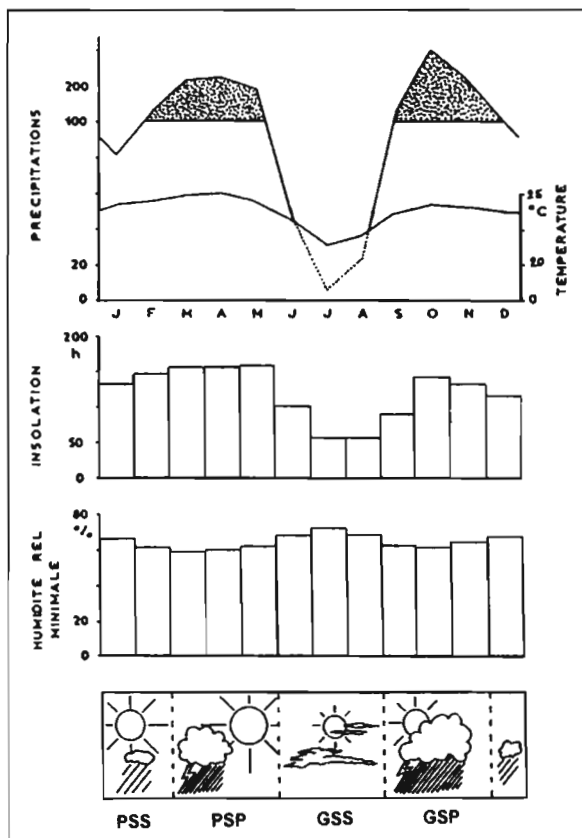


Figure 7 Diagramme ombrothermique et principales caractéristiques climatiques de la station de Makokou au Gabon.

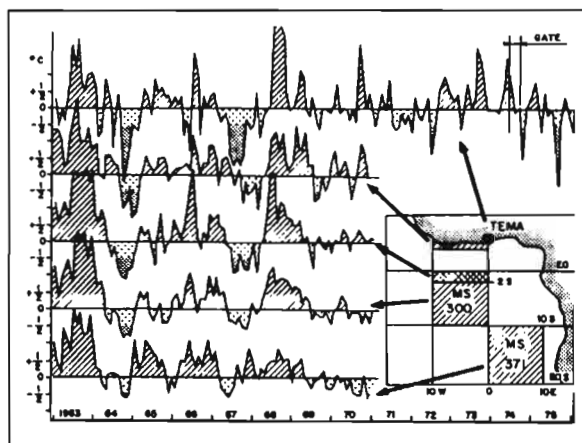


Figure 8 Variation interannuelle des températures de surface de l'océan (TSO) Atlantique, Golfe de Guinée, pour une succession d'années récentes (1963 à 1970). Anomalies des températures par rapport à la moyenne : anomalies positives, eaux « chaudes » couplées à de faibles REP (grisés) ; anomalies négatives, eaux « fraîches » couplées à des REP normales (gros points) ; fortes anomalies négatives, eaux « froides » couplées à de fortes REP (petits points). Les anomalies recensées concernent, du nord au sud, Tema, station côtière au sud du Ghana, et quatre secteurs marins (données Nansen homogénéisées). Figure adaptée de Merle, 1980, figure 9. Merle indique que le choix des secteurs marins a été déterminé par la densité et la qualité des données. La principale caractéristique de cette figure est la cohérence des anomalies à travers l'ensemble du Golfe de Guinée.

Interprétation des variations climatiques survenues en zone forestière au cours de l'Holocène et particulièrement à l'Holocène récent

La période entre environ 4 000 et 3 000 ans BP

Des données actuelles rappelées ci-dessus on peut conclure qu'au lac Bosumtwi qui est situé vers le nord du bloc forestier, la réapparition des laminations vers 3 700 ans BP a dû coïncider avec le retour soudain de la « petite saison sèche estivale » et donc avec une réduction notable des pluies annuelles (Maley, 1991, 1995). On peut aussi en déduire une forte recrudescence des REP dans le Golfe de Guinée. Étant donné la cohérence des anomalies des TSO à travers le Golfe de Guinée, il est possible d'utiliser les résultats obtenus pour l'Holocène sur une carotte marine prélevée dans le secteur de Benguela et étudiée par le Groupe CLIMAP.

La carotte RC13-228 a été prélevée au large de Swakopmund en Namibie (coordonnées 22° 20'S - 11° 12'E) et à une profondeur de 3 204 m (Morley et Dworetzky, 1993). Grâce à la courbe $\delta^{18}O$ le point du dernier maximum glaciaire vers 18 000 ans BP apparaît clairement. Trois datations au radiocarbone ont été effectuées vers le sommet de la carotte (13 375 ± 435 ; 8740 ± 185 ; 4725 ± 170 BP). Les variations des TSO pour la saison estivale (décembre à février) et la saison hivernale (juillet et août) ont été obtenues par des fonctions de transfert basées sur l'abondance de plusieurs espèces de Radiolaires (Morley et Dworetzky, 1993) (Figure 9). Par interpolation avec les trois datations, les courbes montrent clairement entre ca. 9 000 à 7 000/6 500 ans BP des eaux chaudes à très chaudes durant l'hiver austral, 4°C au-dessus des valeurs actuelles. Un premier refroidissement se produit vers 6 500/6 000 ans BP mais les valeurs restent alors au-dessus de celles actuelles. Ensuite après un palier jusque vers 4 500 ans BP, intervient un refroidissement abrupt qui culmine vers 3 800/3 500 ans BP, avec des TSO hivernales et estivales en-dessous des valeurs actuelles jusque vers 3 000 ans BP. Après cette date on observe une tendance au réchauffement jusque vers le sommet de la carotte qui a pu être estimé d'environ 2 000 ans BP (les 2 derniers millénaires manquent).

Ces résultats sont confirmés par une autre étude effectuée dans le même secteur de Benguela sur 2 espèces de coquilles marines du genre *Patella*. Ces coquilles ont été accumulées par l'Homme sur le littoral entre 4 000 ans BP et le subactuel, ainsi qu'au début de l'Holocène (Cohen *et al.*, 1992). La datation au radiocarbone de nombreuses coquilles a permis d'obtenir des échantillons datés pour toute cette période. La mesure du $\delta^{18}O$ ainsi que le rapport de l'Aragonite sur la Calcite ont été effectués sur ces coquilles. Les valeurs obtenues sont en rapport avec la température de l'eau de mer dans laquelle ces coquilles vivaient. Les 2 courbes mises en parallèle montrent un net refroidissement entre 4 et 3 000/2 800 ans BP, puis ensuite une forte tendance au réchauffement jusque vers 2 000 ans BP (Figure 3, Cohen *et al.*, 1992).

Du fait de la cohérence des anomalies des TSO à travers le Golfe de Guinée (Figure 8), ces données marines venant du secteur du Benguela confirment les déductions présentées ci-dessus concernant la baisse des TSO durant la phase de régression lacustre du lac Bosumtwi entre 3 700 et 3 000 ans BP. De plus, la phase d'extension forestière ayant débuté vers 9 500 ans BP et les hauts niveaux lacustres de l'Holocène inférieur et moyen au Bosumtwi (Figure 3) peuvent être rattachés à des TSO relativement élevées durant l'été boréal dans le Golfe de Guinée, avec pas ou peu de REP et donc avec un prolongement de la saison des pluies durant l'été boréal.

Les variations de la végétation autour du lac Bosumtwi semblent, durant certaines périodes, être déconnectées de celles des niveaux lacustres. Tout d'abord, comme Maley (1989) l'avait déjà fait remarquer, la réapparition relativement brutale de la forêt au début de l'Holocène, vers 9 500 ans BP, est intervenue au cours d'une phase transgressive et bien après que le lac ait nettement dépassé le niveau actuel vers 12 500 ans BP (Figure 3). Il semble que le phénomène qui a déclenché la réapparition de la forêt ait été probablement associé à l'augmentation brutale vers 9 500 ans BP des TSO dans le Golfe de Guinée (Figure 9). Ce réchauffement des eaux marines de surface a dû accroître brutalement l'activité de la mousson en en modifiant certaines caractéristiques (contenu en vapeur d'eau, type des nuages) avec en même temps un allongement de la saison des pluies.

Ensuite, durant l'importante régression lacustre survenue entre *ca.* 3 700 et 3 000 ans BP (Figure 3), les données polliniques (Maley, 1991) et isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$) (Talbot et Johannessen, 1992) (Figure 2) montrent que la forêt a cependant subsisté autour du lac. Pour comprendre ce phénomène il faut se référer à la « grande saison sèche » d'environ quatre mois qui affecte actuellement toute la partie centrale et méridionale du bloc forestier, du Gabon au Congo et Zaïre méridional

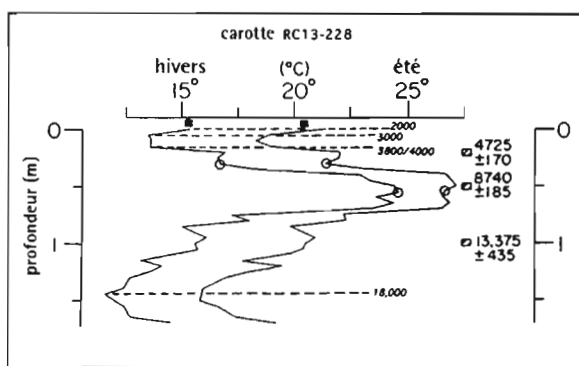


Figure 9 Carotte RC13-228 prélevée pour le programme marin CLIMAP dans le secteur du Benguela, Atlantique Sud (22° 20' S - 11° 12' E, profondeur de 3 204 m). Le contrôle chronologique est donné par la stratigraphie isotopique du $\delta^{18}\text{O}$ et par trois datations au radiocarbone. Les températures de surface de l'océan (TSO) pour l'hiver (juillet-août) et l'été (janvier-février) ont été estimées par Morley et Dworetzky (1993) grâce à une fonction de transfert basée sur l'abondance de diverses espèces de radiolaires présentes dans la carotte. Les cercles ouverts désignent les dates interpolées de 6 000 et 9 000 ans BP. Les TSO actuelles sont indiquées par des carrés pleins au-dessus de chaque courbe (moyennes actuelles pour les saisons d'hiver et d'été). Les lignes en pointillés correspondent à diverses dates interpolées (Figure adaptée de Morley et Dworetzky, 1993).

(Figures 6 et 7). Comme on l'a montré ci-dessus, cette longue saison sèche est de même nature et a la même origine que la « petite saison sèche estivale » qui affecte la partie septentrionale du bloc forestier. Cette saison est aussi la plus fraîche de l'année et de ce fait elle est associée à une évaporation très réduite. Ainsi ces saisons sèches d'origine australe ne perturbent pas l'écologie forestière car l'humidité atmosphérique reste proche de la saturation. Par contre au nord du bloc forestier c'est l'inverse qui se produit de Décembre à Février durant la saison sèche d'origine boréale car cette dernière est surtout caractérisée par une forte baisse de l'humidité atmosphérique (Figure 4) ce qui a un impact majeur sur le milieu forestier. Cependant, bien que la végétation forestière ait subsisté autour du lac Bosumtwi entre 3 700 et 3 000 ans BP, il est possible que pour des secteurs relativement éloignés de ce lac et climatiquement limites, comme dans le sud du Togo et du Bénin actuels (secteur de la « coupure du Dahomey », la forêt ait pu s'ouvrir à cette époque et permettre aux savanes d'atteindre la zone côtière (Maley, 1991).

Lorsqu'on examine les changements survenus en Afrique centrale atlantique vers le début de l'Holocène récent, on constate que l'abaissement brutal des TSO entre *ca.* 3 700 et 3 000 ans BP a aussi affecté cette région, mais d'une manière différente de celle du sud du Ghana. En effet l'examen des résultats polliniques du lac Barombi Mbo (Maley, 1997 ; Maley et Brenac, 1998) montre tout d'abord que la période allant d'environ 4 500 à 3 000 ans BP a correspondu au maximum des pollens de Caesalpiniaceae (Figure 10b) qui sont presque tous des arbres typiques des formations forestières sempervirentes, celles-ci étant associées aux conditions les plus humides. Actuellement lorsque ces formations forestières se trouvent vers les limites de leur aire dans le sud Cameroun, au Gabon et au Congo occidental, on constate qu'elles se maintiennent souvent vers le sommet des collines, alors que les flancs et les plaines environnantes sont surtout couvertes de formations forestières moins humides de type semi-caducifolié (Letouzey, 1968, 1985 ; Achoundong, 1985, 1996). Cette configuration est en fait associée au comportement des nuages de type stratiforme, y compris les brouillards, qui ont tendance à persister vers le sommet des collines durant une partie de l'année, particulièrement en saison sèche, en diminuant l'évaporation durant cette saison sensible, ce qui apporte un surcroît de fraîcheur et d'humidité (Maley et Elenga, 1993). Ainsi l'importance des Caesalpiniaceae vers le début de l'Holocène récent pourrait être en partie attribuée à ce phénomène, particulièrement à partir de 3 800/3 700 ans BP.

Parallèlement au développement des Caesalpiniaceae, une transgression lacustre ayant culminé entre 4 000 et 3 500 ans BP a été mise en évidence au lac Ossa grâce à l'étude des diatomées (Nguetsop et Servant-Vildary, 1996). La concomitance de ces deux phénomènes serait à associer à la baisse de l'évaporation mais aussi probablement à un accroissement des pluies. Cet accroissement aurait pu résulter d'une évolution régionale des nuages stratiformes vers des nuages de type nimbostratus qui sont nettement précipitants, avec surtout des pluies fines

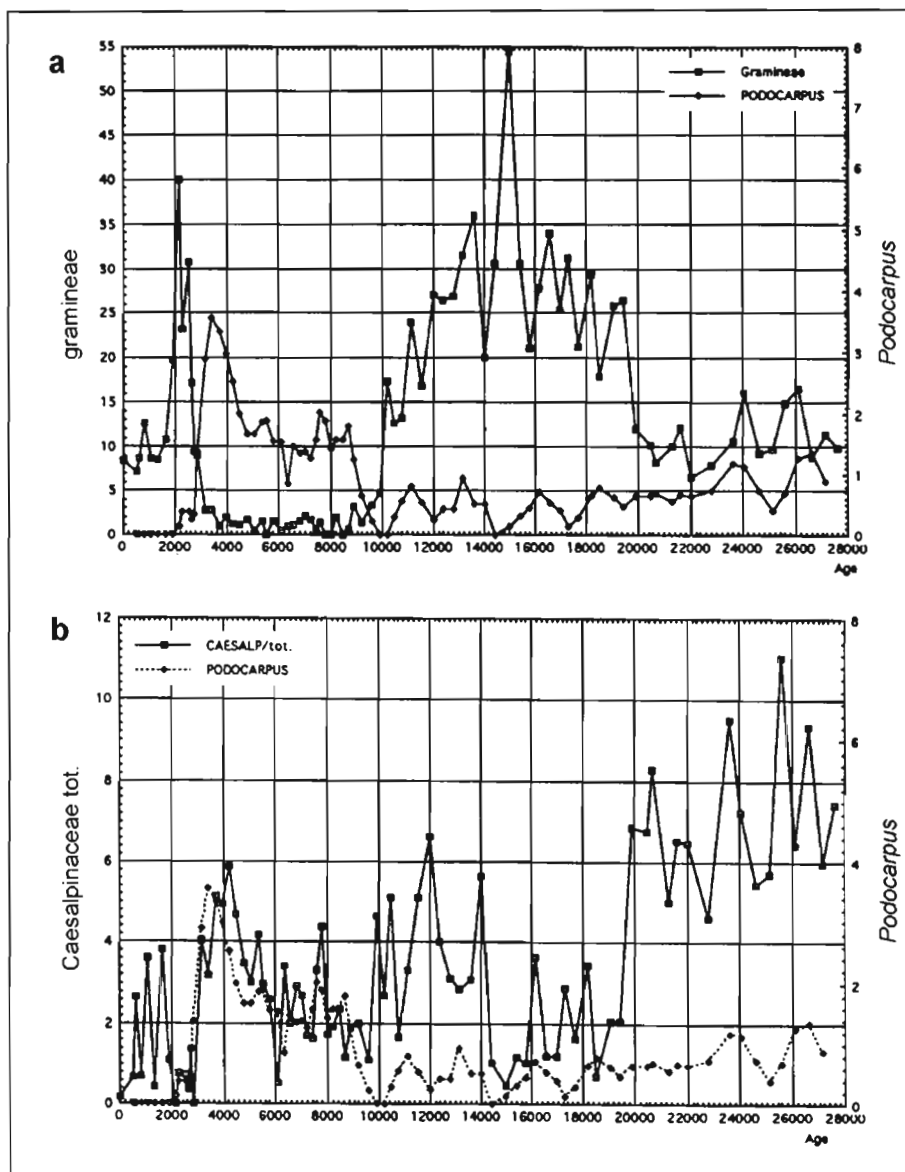


Figure 10 Courbes polliniques (pourcentages relatifs) de trois taxons caractéristiques venant des sédiments quaternaires du lac Barombi Mbo, ouest Cameroun (carotte BM-6). Ages interpolés d'après douze datations au radiocarbone. Pour les données géologiques et polliniques, voir Brenac, 1988 ; Maley, 1989, 1991, 1992 ; Giresse et al., 1991, 1994 ; Maley et Brenac, en préparation. (a) *Gramineae*. Ce taxon constitue presque tout le total des pollens d'herbacées non aquatiques et il caractérise les milieux ouverts de type savane. *Podocarpus* (moyenne glissante sur trois échantillons). Ce Gymnosperme correspond à un arbre typique des formations forestières montagnardes associées à des couvertures nuageuses (forêt de nuage). (b) *Caesalpiniaceae* (total des pollens de *Caesalpiniaceae*). Cette famille est typique des formations forestières sempervirentes et des forêts primaires les plus humides. Comparaison avec la variation de *Podocarpus*.

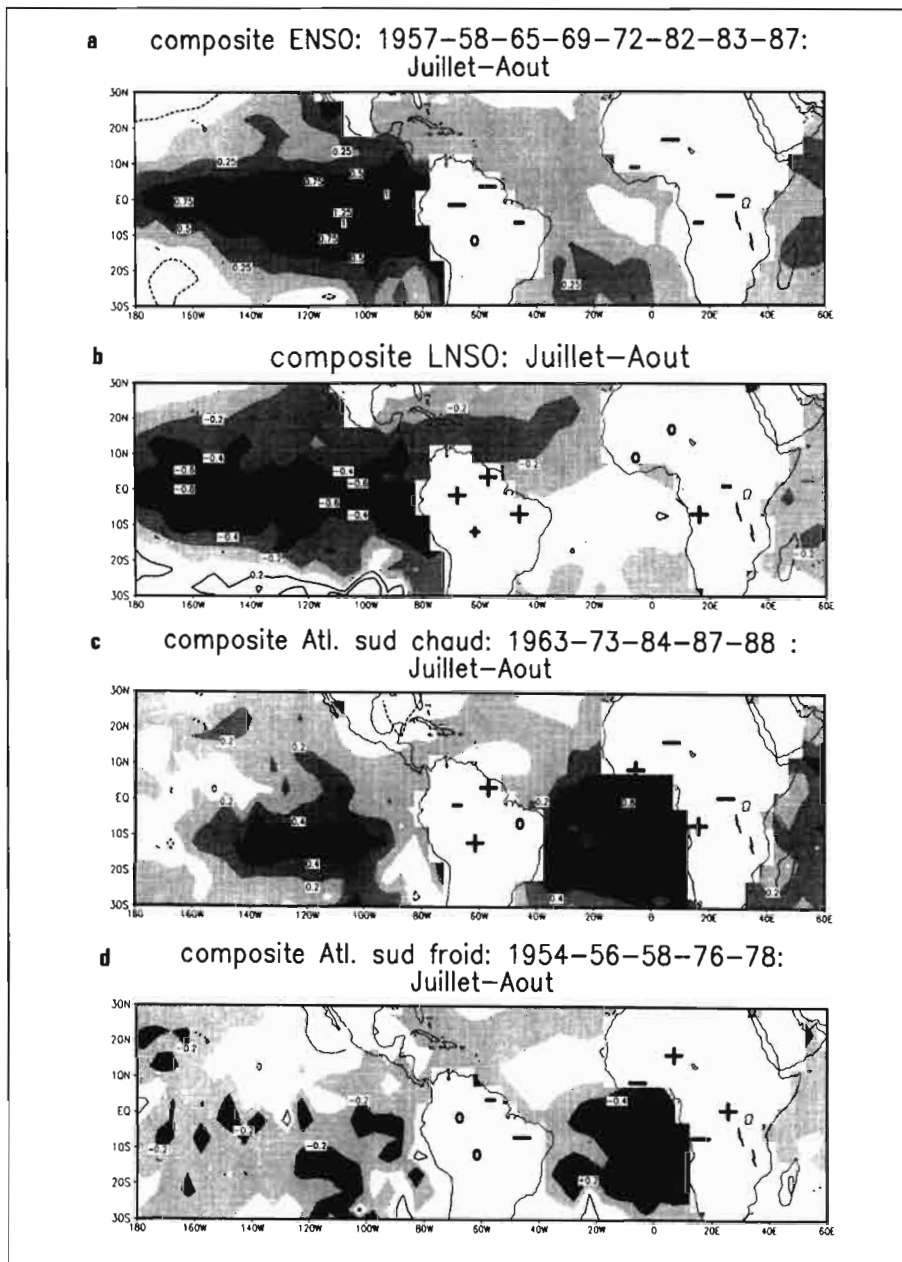
(cf. Maley, 1982) ; ce phénomène intervient par exemple lorsque la TSO est proche de celle de la mousson (voir le mois de Juin à Abidjan, Figure 4). Après 3 000 ans BP, la chute brutale des pollens de *Caesalpiniaceae* s'est produite durant une phase de péjoration climatique qui s'est achevée vers 2 000 ans BP (Figure 11b).

D'un manière voisine des *Caesalpiniaceae*, les pollens de *Podocarpus* ont présenté un maximum entre 3 800 et 3 400 ans BP dans les dépôts du lac Barombi Mbo (Figure 11a), avant leur régression brutale après 3 000 ans BP durant la phase de péjoration climatique qui s'est achevée vers 2 000 ans BP (Maley, 1997 ; Maley et Brenac, 1998). *Podocarpus* est un arbre typique de certaines forêts montagnardes qui sont étroitement associées à la persistance des conditions nuageuses de type stratiforme (forêts de nuage) (Kerfoot, 1968 ; Maley et Elenga, 1993). En d'autres points de l'Afrique tropicale, particulièrement en Afrique orientale, on a aussi mis en évidence un pic synchrone des pollens de *Podocarpus* daté sur plusieurs montagnes d'environ 3 700/3 800 ans BP (Perrott, 1982 ; Vincens et al., 1986). Ce pic est aussi synchrone d'un phénomène relativement général de régression lacustre qui a été observé notamment pour les lacs Tanganyika et Bogoria (Tiercelin et al., 1987 ;

Casanova et Hillaire-Marcel, 1992) et pour des lacs du Burundi (Jolly, 1993). Ces régressions lacustres se parallélisent bien avec celle survenue au lac Bosumtwi.

La date 3 700/3 800 ans BP apparaît donc comme une date clé pour des changements abrupts du climat qui, selon notre hypothèse, auraient été causés à l'origine par un abaissement saisonnier des TSO dans le Golfe de Guinée, dont une des conséquences a été un fort développement des nuages stratiformes sur les régions continentales voisines. Toutefois, selon les régions, l'impact climatique de ces nuages a été différent. En effet, en résumant les phénomènes, cette date a correspondu d'abord au début d'une phase de réduction des pluies et à de forts abaissements des niveaux lacustres, d'une part au lac Bosumtwi dans la zone forestière de l'Afrique occidentale et d'autre part en Afrique orientale. Par contre en Afrique centrale atlantique les changements ont été assez différents car il se sont traduits d'une part par une extension des *Caesalpiniaceae* et d'autre part, comme en Afrique orientale, par une extension synchrone des *Podocarpus*. Ce dernier phénomène montre bien que les conditions climatiques ont été en partie communes avec la recrudescence des nuages stratiformes en montagne.

Figure 11 Champs composites des anomalies des précipitations pour quelques indices africains et sud-américains en juillet-août selon quatre situations d'anomalies des TSO globales : (a) anomalie de type ENSO (1957-58-65-69-72-82-83-88) ; (b) anomalie de type LNSO (1954-55-56-71-74-75-84-85) ; (c) anomalie chaude dans l'Atlantique sud (1963-73-84-87-88) ; (d) anomalie froide dans l'Atlantique sud (1954-56-58-76-78). (un petit signe -/+ signale une anomalie significative au seuil de 90 % ; un gros signe -/+ signale une anomalie significative au seuil de 99 % ; 0 signifie une situation proche de la moyenne ; les principales anomalies des TSO sont signalées en grisé).



On peut rappeler à ce propos que les mois de juillet et août qui correspondent actuellement à la « petite saison sèche estivale » dans les régions forestières occidentales, comme au lac Bosumtwi, correspondent au contraire dans l'ouest Cameroun et à l'est jusque vers Edéa, au maximum des pluies annuelles (Figure 6). Ce phénomène azonal n'a pas encore reçu d'explication complète. La transformation régionale d'une mousson non pluvieuse en une mousson pluvieuse pourrait être associée soit à un effet orographique généralisée causée par la Dorsale montagneuse de l'ouest Cameroun (cf. Suchel, 1972, 1988), soit aussi à la variation de la vitesse du Jetstream d'Est vers 200 hpa lorsqu'il débouche du continent sur la mer — les TSO jouant là encore un rôle clé.

La période entre environ
3 000 et 2 000 ans BP

Une retraite brutale des formations forestières est intervenue en Afrique centrale Atlantique après 3 000 ans BP, mais pas autour du lac Bosumtwi, bien qu'on puisse pen-

ser que dans des secteurs climatiquement limites, comme dans le sud du Togo et du Bénin actuels (secteur de la « coupure du Dahomey », la forêt ait pu s'ouvrir à cette époque et permettre aux savanes d'atteindre la zone côtière (Maley, 1991). Les datations actuellement disponibles en Afrique centrale Atlantique montrent que le recul des forêts a débuté vers 2 800/2 500 ans BP et s'est poursuivi jusque vers 2 000 ans BP au Barombi Mbo et plus tardivement pour d'autres sites. Ce phénomène est synchrone de la retraite brutale des forêts montagnardes à *Podocarpus* qui a été observée dans les divers sites étudiés dans l'ouest et le sud Cameroun (Figure 1). Il faut ajouter en outre qu'une érosion intense est aussi intervenue durant la même période en de nombreux points de l'Afrique tropicale, aussi bien en zone sèche (Maley, 1981 ; Lézine, 1989) qu'en zone humide de l'Afrique centrale atlantique (Maley, 1992) ou de l'Afrique occidentale comme au Ghana (Hall *et al.*, 1985). Cette période a été largement marquée par le dépôt de sédiments grossiers qui constituent la base d'une « basse terrasse » (Maley, 1992).

Cette période semble plus difficile à interpréter car elle est intervenue lors d'une phase de remontée des TSO dans le Golfe de Guinée (Figure 9), ce qui *a priori* devrait conduire à des mécanismes climatiques opposés à ceux décrits plus haut, avec en particulier une mousson très active. Les fortes érosions relevées durant cette époque en de nombreux points de l'Afrique tropicale sont toutefois une caractéristique originale de cette période. Ce phénomène ainsi que la persistance annuelle de TSO « chaudes » témoignent alors d'une forte activité des systèmes nuageux convectifs dans une atmosphère chaude et évaporante. En effet les systèmes convectifs, souvent associés aux lignes de grains, donnent des pluies très variables dont les plus fortes entraînent des ruissellements intenses responsables de fortes érosions (Maley, 1981, 1982). Suite à des pluies convectives intenses, des exemples d'érosion de type cataclysmique ont été décrits en zone équatoriale sur les plateaux Batéké au Congo (Guillot et Peyrot, 1979). Ces écoulements violents ne sont pas favorables à une bonne pénétration de l'eau dans les sols et donc à la reconstitution de leurs réserves hydriques, ce qui, finalement, conduira à limiter fortement l'alimentation des racines durant la saison sèche. Tout ceci semble montrer qu'un fort développement des pluies convectives en milieu forestier lui serait plutôt défavorable, particulièrement pour des forêts situées vers la périphérie du bloc forestier ou dans des secteurs ayant une pluviométrie limite. De plus, le développement des nuages cumuliformes au détriment des stratiformes a entraîné la disparition des conditions plus humides et plus fraîches qui régnaient au sommet des montagnes et des collines, expliquant probablement l'élimination ou la raréfaction des *Podocarpus* et des *Caesalpinia*ceae.

La période entre 2000 ans BP et l'Actuel

Après le dépôt des sédiments grossiers qui s'est achevé vers 2000 ans BP, une « basse terrasse » composée de sédiments relativement fins (argiles, silts, limons, sables fins) s'est édifiée progressivement jusqu'au cours des derniers siècles (Maley, 1981). La mise en place de ces dépôts a résulté d'un retour à des conditions plus humides probablement relativement proches des conditions actuelles. Une érosion récente, particulièrement active depuis le début du siècle, a mis en relief cette « basse Terrasse » (Maley, 1981). Durant la phase humide postérieure à 2000 ans BP la forêt a été de nouveau en extension dans l'ouest et le sud Cameroun (Maley, 1992), ainsi qu'au Gabon (White *et al.*, ce volume). L'extension a été particulièrement forte dans le sud Cameroun depuis environ 700 ans BP (Reynaud-Farrera, 1995; Reynaud-Farrera *et al.*, 1996) et elle se poursuit encore durant le *xx*^e siècle (Letouzey, 1968, 1985; Maley, à paraître; Guillet *et al.*; Schwartz *et al.*). Dans le sud et l'ouest Congo, le phénomène d'extension forestière a débuté plus tardivement : sur le littoral congolais au nord de Pointe-Noire, une poussée forestière est intervenue vers 1600 ans BP et une autre depuis 500 à 600 ans BP (Schwartz *et al.*, 1991; Elenga *et al.*, 1992).

Essai de modélisation des changements climatiques survenus dans les zones tropicales péri-atlantique (Afrique et Amérique du sud)

Afin d'essayer d'apporter des interprétations paléoclimatiques plus objectives, deux approches méthodologiques complémentaires seront utilisées, d'une part l'analyse diagnostique et d'autre part la simulation numérique.

L'analyse diagnostique

Fondamentalement, l'analyse diagnostique se base sur la variabilité climatique actuelle qui est exprimée par des « anomalies » climatiques déterminées par rapport à l'état climatique moyen de la période actuelle de référence, c'est-à-dire ici les quarante dernières années (1951-1990). On parlera ainsi d'une « anomalie humide » pour un type climatique plus humide que la moyenne des années étudiées ou d'une « anomalie sèche » pour un type climatique plus sec. La détermination des anomalies climatiques est basée sur l'étude de fichiers de données issues des observations directes afin d'établir les relations statistiquement significatives existant entre certains paramètres climatiques, essentiellement les pluies sur les continents, et les TSO. De cette manière on peut donc étudier le forçage climatique exercé par les champs thermiques océaniques de surface sur la variabilité saisonnière des précipitations de l'Afrique tropicale car les TSO constituent le paramètre terrestre le plus susceptible d'expliquer les anomalies climatiques intervenant aux échelles continentales ou globales. L'analyse diagnostique permet en outre d'étudier aussi bien le rôle des TSO régionales (par exemple celles du golfe de Guinée) que celui des températures océaniques à l'échelle d'un bassin océanique. Ainsi, grâce au fichier des TSO disponibles en données mensuelles auprès du United Kingdom Meteorological Office (Bottomley *et al.*, 1990), les principaux modes de variabilité de l'océan mondial sont mis en évidence sur la période 1951-90. Les trois principaux modes décrivent successivement la variabilité de l'océan Pacifique est et central, de l'océan Atlantique nord et de l'océan Atlantique sud et équatorial (Moron *et al.*, 1995). Alors que le premier mode est en fait le marqueur de l'Oscillation Australe (avec des événements chauds de type El Niño Southern Oscillation (ENSO) et des événements froids de type La Niña Southern Oscillation (LNSO)) (Ropelewski et Halpert, 1989), les deux modes suivants représentent l'évolution dipolaire de l'Océan Atlantique nord et sud, généralement de signe opposé (Fontaine et Bigot, 1993). À chacun de ces modes spatiaux est associée une chronique décrivant l'occurrence des anomalies thermiques par rapport à l'état moyen de la période 1951-90.

La seconde étape consiste alors à étudier l'évolution des précipitations en fonction des anomalies des TSO des trois grands modes définis ci-dessus. Cela s'effectue grâce à des indices de la variabilité pluviométrique régionale qui décrivent les principales zones homogènes en

Amérique du sud et en Afrique entre 20° N et 20° S (Moron *et al.*, 1995). L'analyse composite permet alors d'observer la significativité statistique des anomalies pluviométriques correspondant aux années avec les plus fortes anomalies des TSO pour chacun des trois modes. Seul l'exemple du bimestre juillet-août est présenté dans ce travail. Ce choix s'explique par le fait que cette période équivaut à plus des deux tiers de la variabilité pluviométrique interannuelle pour les zones proches de la ceinture sahélienne (Nicholson et Palao, 1993). Les Figures 11a et 11b présentent les anomalies observées pendant un épisode extrême de l'Oscillation Australe

(événements chauds de type ENSO : 1957, 1958, 1965, 1969, 1972, 1982, 1983, 1987; événements froids de type LNSO : 1954, 1955, 1956; 1971, 1974, 1975). Alors que la composite ENSO s'accompagne plutôt d'anomalies pluviométriques négatives en Amérique du sud et en Afrique, seul le continent américain enregistre de fortes anomalies positives avec la composite LNSO.

Un travail identique est ensuite mené pour étudier la tendance des précipitations lorsque l'Atlantique sud est anormalement chaud (années 1963, 1973, 1984, 1987, 1988) ou anormalement froid (années 1954, 1956, 1958, 1976, 1978) (Figures 11c et 11d). Le résultat le plus inté-

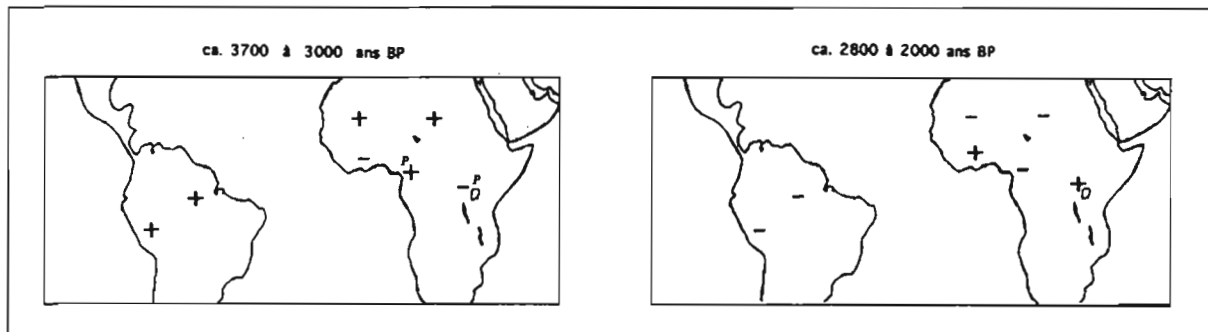


Figure 12 Anomalies des précipitations estimées pour l'Holocène récent : estimation de P/E, soit positif > 1, soit négatif < 1). (a) période 3 700 à 3 000 ans BP ; P indique les secteurs où un maximum des pollens de *Podocarpus* a été enregistré. (b) période 2 800 à 2 000 ans BP.

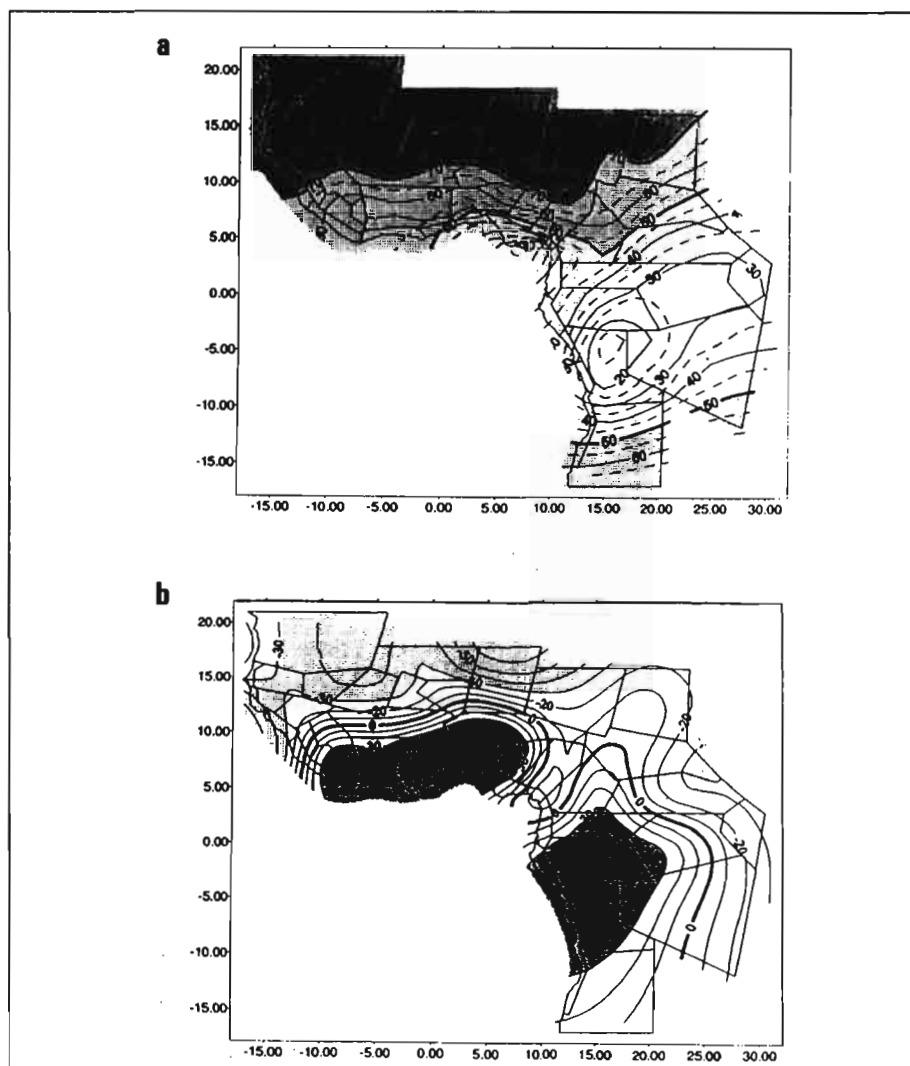


Figure 13 Les principales structures spatiales des précipitations obtenues à partir d'une analyse en composantes principales effectuée sur les « vecteurs » pluviométriques annuels calculés pour 897 stations couvrant la période 1951-89 (extrait de Wotling *et al.*, 1995, figures 6b et 7b). Les corrélations positives supérieures à 0,3 sont indiquées en gris foncé et celles négatives inférieures à 0,3 sont indiquées en gris clair. (a) La première composante, 35,8% de la variance totale ; (b) La deuxième composante, 12%.

ressant est observé avec les indices africains. En effet, il semble qu'à un océan Atlantique sud anormalement chaud (respectivement froid) correspondent des anomalies pluviométriques positives (respectivement négatives) sur les régions guinéennes et Congo-Gabon, et des anomalies négatives (respectivement positives) sur les régions soudano-sahéliennes et l'Afrique centrale. Ce résultat semble montrer que c'est surtout la variation des TSO sur le dipôle Atlantique qui a un impact majeur sur l'évolution climatique de l'Afrique tropicale, à l'exception de l'Afrique orientale qui est surtout influencée par les TSO sur l'Océan Indien.

La seconde phase de cette analyse diagnostique consiste à comparer ces anomalies actuelles avec les grandes tendances climatiques qui ont été décrites ci-dessus pour l'Holocène récent dans les différents secteurs de l'Afrique tropicale analysés dans ce travail. Une clé importante dans cette comparaison sera l'obtention de tendances positives ou négatives réparties spatialement d'une manière comparable entre certaines anomalies actuelles et les périodes de l'Holocène qui sont étudiées ici. L'opposition des tendances pluviométriques sur l'Afrique tropicale mise en évidence durant l'Actuel, a connu des parallèles pendant l'Holocène. Ainsi, durant la période de réduction des pluies en zone forestière occidentale (d'après les données du lac Bosumtwi, au

Ghana) entre 3 700 et 3 000 ans BP, une phase relativement humide s'est développée au Sahara et sur les savanes au nord de la forêt (Servant, 1973; Maley, 1981; Gasse et Van Campo, 1994; Maley, à paraître, b). Une situation inverse est intervenue vers 3 700 ans BP en Amérique du Sud avec le retour de conditions humides caractérisées par une forte remontée du lac Titicaca dans les Andes (vers 16° S - 69° 30' W) (Martin *et al.*, 1993) et un nouveau développement de la forêt en Amazonie (région de Carajas, 6° 20' S - 50° 25' W), après une longue phase d'ouverture (Absy *et al.*, 1991; Sifeddine *et al.*, 1994). Les différentes tendances climatiques ainsi déterminées entre 3 700 et 3 000 ans BP pour l'Afrique et l'Amérique du Sud tropicale sont présentées schématiquement sur la Figure 12a, de manière à pouvoir être comparées avec les anomalies actuelles caractérisées ci-dessus. Les tendances climatiques déterminées pour la période entre 2 800 et 2 000 ans BP sont présentées de la même manière sur la figure 12b.

D'autres analyses statistiques effectuées par Wotling *et al.*, (1995) sur les pluies de la période actuelle aboutissent à des résultats similaires. Toutefois grâce à un réseau dense de 897 stations pluviométriques réparties entre 20° N et 15° S et à l'ouest de 30° E, la grille des points utilisés dans cette seconde étude fournit une maille plus fine que celle des analyses de Moron *et al.*, (1995) présentées

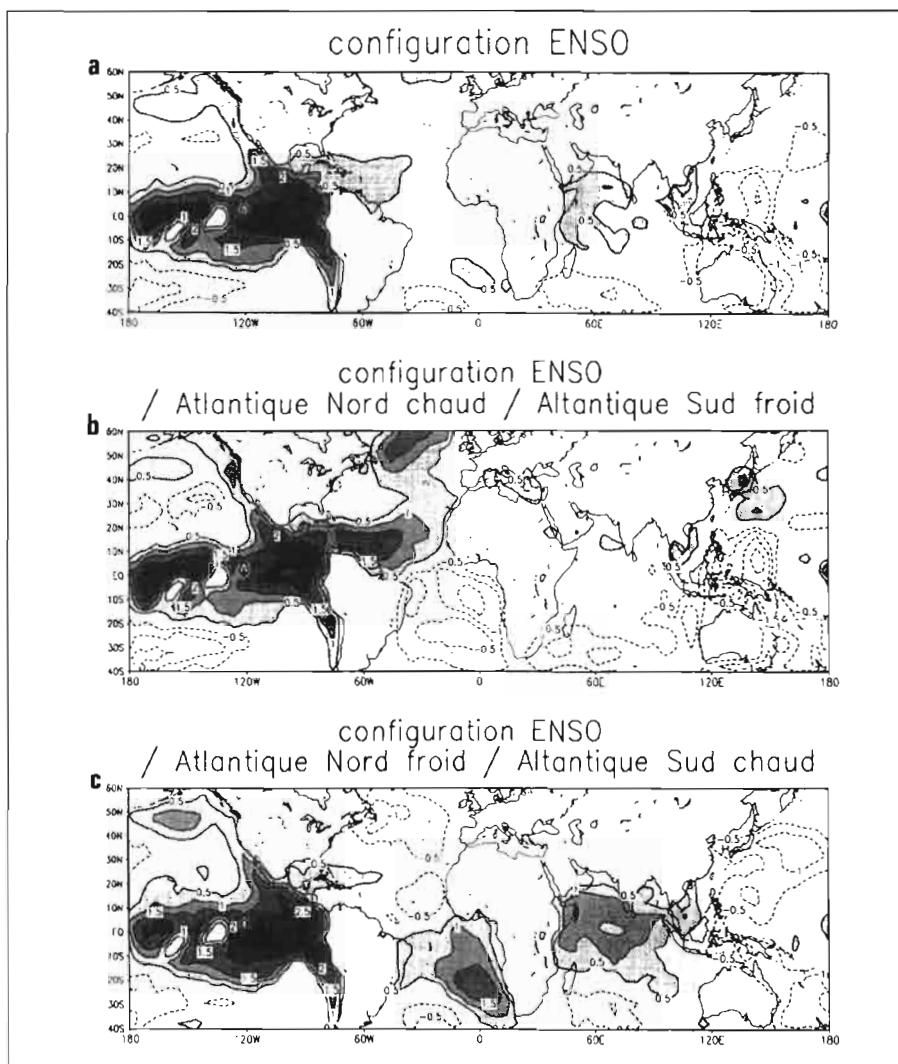


Figure 14 Champs d'anomalies des TSO reconstitués d'après les quatre premiers modes de variabilité des TSO globales : (a) cas d'une situation ENSO ; (b) cas d'une situation ENSO associée à un dipôle atlantique chaud au nord et froid au sud ; (c) cas d'une situation ENSO associée à un dipôle atlantique froid au nord et chaud au sud (les anomalies positives sont signalées par les zones ombrées ; les anomalies négatives sont en pointillé).

plus haut. Wotling *et al.*, (1995) mettent en évidence deux grands modes de structures pluviométriques spatiales interannuelles. Le premier mode (Figure 13a) correspond à un forçage climatique global qui intervient sur les précipitations africaines en été boréal qui sont fortement liées à la différence de température interhémisphérique, avec un coefficient de corrélation de 0,83 (soit 68 % de la variance). Le deuxième mode (Figure 13b) met par contre en évidence une opposition de phase entre, d'une part, la variabilité pluviométrique interannuelle des régions guinéennes et de l'Afrique centrale atlantique, et d'autre part, les régions au nord de 10° N. Cette configuration spatiale recoupe celle obtenue par Moron *et al.*, (1995), illustrée sur les Figures 11c et 11d. Cependant, du fait de la maille plus fine, cette configuration met aussi en évidence une opposition zonale entre une zone guinéenne occidentale, allant du Libéria au Nigéria, et une zone qui correspond grossièrement à l'Afrique centrale atlantique. Cette configuration correspond relativement bien à celles qui ont été mises en évidence pour l'Holocène récent (Figure 12a et 12b). Du fait d'un coefficient de corrélation de 0,60 (37 % de la variance) entre ce deuxième mode pluviométrique et les variations des TSO du Golfe de Guinée au niveau de l'upwelling équatorial, Wotling *et al.*, (1995) concluent que cette configuration est le résultat d'un forçage régional causé essentiellement par les TSO du secteur équatorial du Golfe de Guinée.

Ainsi le fait que les configurations spatiales du deuxième mode des précipitations définies par Wotling *et al.* (1995) dans l'Actuel (Figure 13b) montrent des similitudes avec des phases paléoclimatiques de l'Holocène récent, permet de conclure objectivement pour cette époque à un forçage climatique similaire par les TSO du Golfe de Guinée — ce qui correspond à la conclusion à laquelle on a abouti dans la première partie de ce travail.

Afin de rechercher les relations physiques qui lient les TSO aux précipitations et aussi de déterminer l'influence régionale respective des anomalies des TSO sur les précipitations africaines, il est nécessaire d'utiliser un Modèle de circulation générale (MCG). Ces modèles sont actuellement la meilleure solution pour étudier les forçages climatiques. L'analyse diagnostique présentée ici constitue un important préambule à l'utilisation des Modèles de circulation générale car c'est cette analyse qui permettra de valider leurs résultats.

La simulation numérique du climat : les Modèles de circulation générale

Un Modèle de circulation générale (MCG) permet de préciser l'impact de certaines configurations régionales ou globales des TSO sur les précipitations sudaméricaines et africaines. Ainsi, si l'agencement et l'amplitude des anomalies thermiques du dipôle Atlantique peuvent expliquer en partie les variations observées des totaux pluviométriques du continent africain, un MCG dégage un diagnostic global. Le modèle peut par exemple analyser l'influence d'un événement ENSO sur les précipitations de l'Afrique tropicale. En effet, alors que l'influence d'une telle anomalie climatique semble quasi

planétaire, certaines régions péri-atlantiques enregistrent lors d'un épisode ENSO des anomalies pluviométriques soit positives soit négatives, suggérant que le dipôle atlantique exerce un contrôle prépondérant.

Les simulations numériques effectuées avec le MCG de Météo-France ARPEGE Climat (Version 1.1 avec une résolution spectrale en T42) tiennent compte des anomalies des TSO de l'océan Pacifique et de l'océan Atlantique. Trois expériences ont été réalisées. La première force le modèle uniquement avec un champ d'anomalies positives des TSO sur le Pacifique (configuration de type ENSO) (Figure 13a). La seconde expérience combine une situation ENSO à un dipôle atlantique, chaud au nord et froid au sud (Figure 13b). La dernière expérience conserve les conditions ENSO mais inverse le dipôle atlantique (froid au nord et chaud au sud, Figure 13c) (Trzaska *et al.*, 1994). Les anomalies de l'humidité totale produite par le modèle en août mettent essentiellement en évidence une baisse des précipitations sur l'Afrique de l'Ouest atlantique lors d'un événement ENSO. Les expériences 2 et 3 suggèrent que l'impact des anomalies des TSO du dipôle atlantique modulent significativement les anomalies de l'humidité atmosphérique sur l'Afrique. En effet, alors que la situation Atlantique nord froid/Atlantique sud chaud s'accompagne d'un déficit de l'humidité totale au nord de 10° N et d'un excès au sud de cette limite, la situation est plutôt inverse avec le dipôle Atlantique chaud au nord et froid au sud (Figure 14). Ces anomalies concernent également la dynamique de la circulation, tels les vents à 850 hPa.

Ces résultats, associés à ceux issus de l'observation, pourraient permettre de préciser l'impact des anomalies pacifiques et/ou atlantiques dans les changements climatiques intervenus entre 3 700 et 3 000 ans BP et entre 2 800 et 2 000 ans BP. Ainsi, par exemple, en reproduisant par le MCG la très forte anomalie positive des TSO qui s'est développée dans l'Atlantique sud en 1984 (Mahé et Citeau, 1993), il serait possible d'étudier les variations de la saisonnalité et de l'activité convective afin de tenter d'expliquer les pluies intenses et très érosives qui semblent avoir été responsables de la dégradation du milieu forestier entre 2 800 et 2 000 ans BP.

Une période de l'Holocène récent pourrait-elle servir d'analogie au réchauffement global prédit pour le futur ?

Si la modélisation numérique permet d'étudier l'influence de certaines configurations spatiales des anomalies des TSO, elle est aussi le seul outil pour appréhender l'impact d'un réchauffement global futur des températures de l'air et des TSO. Détectée grâce aux données issues de l'observation, la hausse des températures tropicales semblent s'être accélérée depuis 1976-1977, notamment dans le Pacifique. Parallèlement, il semble que les phénomènes ENSO se soient renforcés en amplitude et en durée (Kerr, 1994). Les observations effectuées ces dernières années semblent montrer qu'il existe pratiquement un El Niño permanent depuis 1990 (*cf.* Kerr, 1994). De plus l'Océan Pacifique tropical n'est pas le seul acteur des changements climatiques globaux

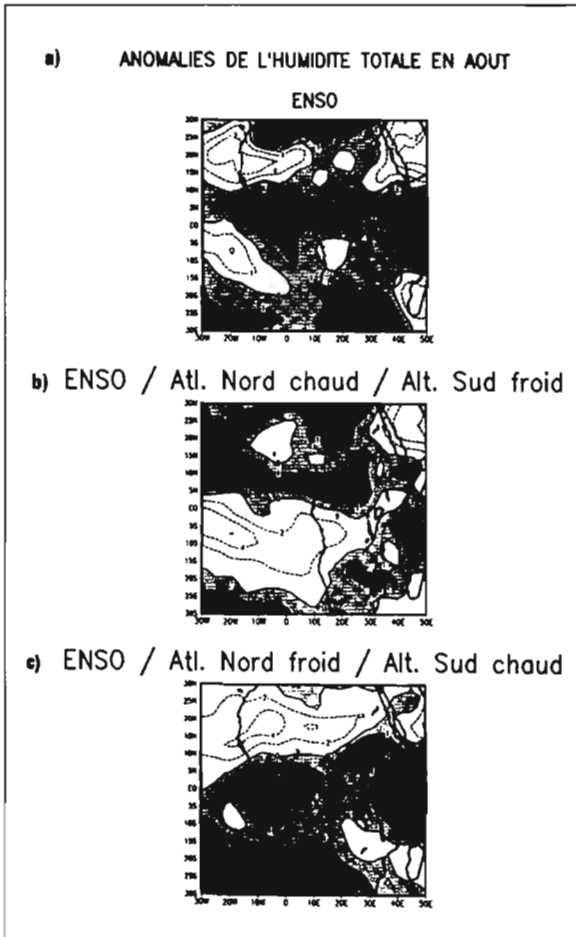


Figure 15 Anomalies d'humidité totale (en kg/m^2) en août d'après trois expériences menées avec le MCG ARPEGE-Climat: (a) situation ENSO ; (b) situation ENSO-Atlantique nord chaud-Atlantique sud froid ; (c) situation ENSO-Atlantique nord froid-Atlantique sud chaud. Les anomalies positives sont signalées par les zones ombrées ; les anomalies négatives sont en pointillés.

car l'ensemble du bassin Atlantique a aussi un rôle majeur (Fontaine et Bigot, 1993). La hausse des températures tropicales suppose comme corollaire immédiat une plus forte évaporation des océans et donc une augmentation des précipitations globales (Rind, 1995). Cet auteur montre cependant par modélisation numérique que la hausse de 12 % des précipitations sur la zone tropicale associée à un réchauffement global de 4 °C — qui serait dû à l'augmentation des gaz à effet de serre, surtout le CO_2 ne compenserait pas les 30 % de perte de l'eau continentale par évaporation. Il conclut que les épisodes secs deviendraient beaucoup plus fréquents sur les zones tropicales et subtropicales, modifiant radicalement les écosystèmes régionaux (Rind, 1995). Bien que les causes premières du réchauffement soient apparemment différentes — c'est-à-dire non causé par l'augmentation du CO_2 — on pourrait tenter de comparer le fort réchauffement des TSO dans le Golfe de Guinée et l'atmosphère chaude et évaporante qu'on a déduite sur le continent voisin entre environ 2 800/2 500 et 2 000 ans BP, avec le réchauffement en région tropicale qui est estimé pour le futur. Les modifications catastrophiques subies à cette époque de l'Holocène récent par les couverts forestiers africains seraient apparemment dans la ligne des prédictions de Rind (1995).

Références

- Absy, M. L. ; Cleef, A. L. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Servant, M. ; Sifeddine, A. ; Da Silva, M. F. ; Soubies, S. F. ; Suguio, K. ; Turcq, B. ; Van Der Hammen, T. 1991. Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-est de l'Amazonie au cours des 60 000 dernières années. *C.R. Acad. Sc., Paris, II*, **312**, 673-678.
- Achoundong, G. 1985. Étude écologique et floristique de la végétation des collines de Yaoundé au-dessus de 1 000 m. Thèse Écologie Végétale. Univ. Yaoundé, 301 p.
- . 1996. Les forêts sommitales au Cameroun. Végétation et flore des collines de Yaoundé. *Bois et Forêts Trop.*, **247**, 37-51.
- Bottomley, M. ; Folland, C. K. ; Hsiung, J. ; Newell, R. E. ; Parker D. E. 1990. *Global ocean surface temperature, ATLAS GOSTA*. United Kingdom, Meteorological Office, Bracknell.
- Bakun, A. 1978. Guinea current upwelling. *Nature*, **271**, 147-150.
- Beadle, L. C. 1974. *The inland waters of Africa. An introduction to tropical limnology*. London, Longman. 365 p.
- Brenac, P. 1988. Évolution de la végétation et du climat dans l'ouest Cameroun entre 25 000 et 11 000 ans BP. Actes du X^e Symposium Ass. Palynologues Langue Française, *Trav. Sect. Sci. & Tech. Inst. Français Pondichéry*, **25**, 91-103.
- Casanova, J. ; Hillaire-Marcel, C. 1992. Late Holocene hydrological history of Lake Tanganyika, East Africa, from isotopic data on fossil stromatolites. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **91**, 35-48.
- Cohen, A. L. ; Perkington, J. E. ; Brundirt, G. B. ; Van Der Merwe, N. J. 1992. A Holocene marine climate record in Mollusc shells from the southwest African coast. *Quat. Res.*, **38**, 379-385.
- Drochon, A. 1976. Données climatologiques au sol et en altitude pour la station d'Abidjan. Note 55 de l'ASECNA (Agence Sécurité Navigation Aérienne).
- Elenga, H. ; Vincens, A. ; Schwartz, D. 1991. Présence d'éléments forestiers montagnards sur les plateaux Batéké (Congo) au Pléistocène supérieur, nouvelles données palynologiques. *Palaeoecology of Africa*, **22**, 239-252.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. 1992. Changements climatiques et action anthropique sur le littoral congolais au cours de l'Holocène. *Bull. Soc. Géol. France*, **163**, 83-90.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. 1994. Pollen evidence of late Quaternary vegetation and inferred climate changes in Congo. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **109**, 345-356.
- Flohn, H. 1971. Tropical circulation pattern. *Bonner Meteo Abh.*, **15**, 55 p.
- . 1983. A climate feedback mechanism involving oceanic upwelling, atmospheric CO_2 and water vapour. Dans : A Street-Perrott *et al.*, (dir. publ.), *Variations in the global water budget*. D. Reidel Pub., p. 403-418.

- Fontaine, B. ; Bigot, S. 1993, West-african rainfall deficits and sea surface temperatures. *Int. J. Climatol.*, **13**, 271-286.
- Gasse, F. 1988. Diatoms, palaeoenvironments and palaeohydrology in the western Sahara and the Sahel. *Wurzb. Geogr. Arb.*, **69**, 233-254.
- Gasse, F. ; Van Campo, E. 1994. Abrupt post-glacial climate events in West Asia and North Africa monsoon domains. *Earth & Planet. Sc. Letters*, **126**, 435-456.
- Giresse, P. ; Maley, J. ; Kelts, K. 1991. Sedimentation and palaeoenvironment in crater lake Barombi-Mbo, Cameroon, during the last 25,000 years. *Sediment. Geol.*, **71**, 151-175.
- Giresse, P. ; Maley, J. ; Brenac, P. 1994. Late Quaternary palaeoenvironments in the lake Barombi Mbo (Cameroon) deduced from pollen and carbon isotopes of organic matter. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **107**, 65-78.
- Guillot, B. ; Peyrot, B. 1979. Étude du fonctionnement des vallées sèches du Plateau de Mbé (Congo), problèmes hydrologiques et morphologiques. *Cahiers ORSTOM, Sc. Hum.*, **16**, 205-231.
- Guillot, B. ; Lahucq, J. P. ; Citeau, J. ; Bellec, B. ; Noyalet, A. 1986. Analyse de l'évolution climatique en Afrique de l'Ouest en 1983-1985 à l'aide de l'imagerie satellitaire et de données conventionnelles. Dans : H. Faure, L. Faure, et E. S. Diop (dir. publ.), Changements globaux durant le Quaternaire. Passé présent-futur. *Travaux et Documents, ORSTOM*, **197**, p. 173-178.
- Hall, A. M. ; Thomas, M. F. ; Thorp, M. B. 1985. Late Quaternary alluvial placer development in the humid tropics, the case of the Birim diamond placer, Ghana. *J. Geol. Soc. London*, **142**, 777-787.
- Hisard, P. 1980. Observation de réponse de type « El Niño » dans l'Atlantique tropical oriental, Golfe de Guinée. *Oceanologica Acta*, **3**, 68-69.
- . 1987. Les précipitations d'août 1987 sur la côte nord du Golfe de Guinée. *Veille Climatique Sattel*, **20**, 37-42.
- Jolly, D. 1993. Évolution et dynamique des écosystèmes du Burundi. Pollen et statistique. Thèse. Sc. Univ. Aix-Marseille, 159 p.
- Kerfoot, O. 1968. Mist precipitation on vegetation. *Forestry Abstracts*, Oxford, **29**, 8-20.
- Kerr, R. A., 1994. Did the tropical Pacific drive the world's warming? *Science*, **266**, 544-545.
- Leroux, M. 1983. *Le climat de l'Afrique tropicale*. Champion, Paris. 633 p + atlas 250 cartes.
- Letouzey, R. 1968. Étude phytogéographique du Cameroun. *Encyclopédie Biologique*, Paris, **49**, 508 p.
- . 1985. *Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1/500 000*. Inst. Toulouse/Yaoundé, Carte Intern. Végétation/Inst. Rech. Agron.
- Lézine, A. M. 1989. Late Quaternary vegetation and climate of the Sahel. *Quaternary Res.*, **32**, 317-334.
- Mahé, G. ; Citeau, J. 1993. Interactions between the ocean, atmosphere and continent in Africa, related to the Atlantic monsoon flow. General pattern and the 1984 case study. *Veille Climatique Satellitaire*, **44**, 34-54.
- Maley, J. 1981. Études palynologiques dans le bassin du Tchad et paléoclimatologie de l'Afrique nord-tropicale de 30 000 ans à l'époque actuelle. *Travaux et Documents ORSTOM*, **129**, 586 p.
- . 1982. Dust, clouds, rain types and climatic variations in tropical North Africa. *Quat. Res.*, **18**; 1-16.
- . 1987. Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent : nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecology of Africa*, **18**, 307-334.
- . 1989. Late Quaternary climatic changes in the African rain forest, the question of forest refuges and the major role of sea surface temperature variations. Dans : M. Leinen et M. Sarnthein (dir. publ.), *Paleoclimatology and Paleometeorology: modern and past patterns of global atmospheric transport*. NATO Adv. Sc. Inst., Ser. C, Math. & Phys. Sc., Kluwer Acad. Publ., Dordrecht., **282**, 585-616,
- . 1991. The African rain forest vegetation and palaeoenvironments during late Quaternary. *Climatic Change*, **19**, 79-98.
- . 1992. Mise en évidence d'une péjoration climatique entre ca. 2 500 et 2 000 ans BP en Afrique tropicale humide. *Bull. Soc. Géol. France*, **163**, 363 -365.
- . 1995. Holocene changes in the African rain forest : paleomonsoon and sea surface temperature variations. *Terra Nostra*, Berlin, *14th Intern. Quat. Congress Abstract*, p. 92.
- . 1996a. The African rain forest : main characteristics of changes in vegetation and climate from the upper Cretaceous to the Quaternary. Dans : M. Alexander, D. Swaine et R. Watling (dir. publ.), *Essays on the Ecology of the Guinea Congo rainforest. I.J.* The R.Soc. Edinburg, Biol. Sc., **104B**, 31 -73.
- . 1996b. Les fluctuations majeures de la forêt dense humide africaine au cours des vingt derniers millénaires. Dans : C. M. Hladik *et al.* (dir. publ.), *L'alimentation en forêt tropicale : Interactions bioculturelles et perspectives de développement*. Paris, Éditions UNESCO, p. 55-76.
- . 1997. Middle to late Holocene changes in tropical Africa and other continents. Paleomonsoon and sea surface temperature variations. Dans : H. N. Dalfes, G. Kukla et H. Weiss (dir. publ.), *Third millenium BC climate change and Old World collapse*. NATO ASI Series, Global Environmental Change. Berlin, Springer-Verlag, p. 611-640.

- Maley, J. ; Livingstone, D. A. 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. Sc, sér, 2*, **296**, 1287-1292.
- Maley, J. ; Brenac, P. 1998. Vegetation dynamics, palaeoenvironments and climatic changes in the forests of West Cameroon during the last 28 000 years. *Review Palaeo Bot. and Palynology*, **99**, 30 p.
- Maley, J. ; Elenga, H. 1993. Le rôle des nuages dans l'évolution des paléoenvironnements montagnards de l'Afrique tropicale. *Veille Climatique Satellitaire*, **46**, 51-63.
- Martin, L. ; Fournier, M. ; Mourguiart, P. ; Sifeddine, A. ; Turcq, B. ; Absy, M. L. ; Flexor, J. M. 1993. Southern Oscillation signal in South American palaeoclimatic data of the last 7 000 years. *Quat. Res.*, **39**, 338-346.
- Merle, J. 1980. Variabilité thermique annuelle et interannuelle de l'Océan Atlantique équatorial est. L'hypothèse d'un « El Niño » atlantique. *Oceanologica Acta*, **3**, 209-220.
- Moore, D. W. ; Hisard, P. ; McCreary, J. P. ; Merle, J. ; O'Brien, J. J. ; Picaut, J. ; Verstraete, J. M. ; Wunsch, C. 1978. Equatorial adjustment in the eastern Atlantic. *Geophys. Res. Lett.*, **5**, 637-640.
- Morley, J. J. ; Dworetzky, B. A. 1993. Holocene temperature patterns in the South Atlantic, Southern, and Pacific Oceans. Dans : H. E. Wright *et al.* (dir. publ.), *Global climates since the last Glacial Maximum*. Univ. Minnesota Press, p. 125-135.
- Moron V. ; Bigot S. ; Roucou P. ; 1995. Rainfall variability in subequatorial America and Africa and relationships with the main sea-surface temperature modes (1951-1990). *Int. J. Climatol.*, **15**, 1297-1322.
- Nguetsop, F. ; Servant-Vildary, S. 1996. Variations hydrologiques du lac Ossa (ouest Cameroun) au cours des 5 000 dernières années, à partir de l'étude des diatomées. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 243-244.
- Nicholson, S. E. ; Palao, I. M. 1993. A re-evaluation of rainfall variability in the Sahel. Part I. Characteristics of rainfall fluctuations. *Int. J. Climatol.*, **13**, 371-390.
- Perrott, R. A. 1982. A high altitude pollen diagram from Mount Kenya : its implications for the history of glaciation. *Palaeoecology of Africa*, **14**, 77-83.
- Picaut, J. 1983. Propagation of the seasonal upwelling in the eastern equatorial Atlantic. *J. Phys. Oceano.*, **13**, 18-37.
- Richards, K. 1986. Preliminary results of pollen analysis of a 6,000 year core from Mboandong, a crater lake in Cameroun. *Hull Univ. Geography Dept. Mlsc. Ser.*, **32**, 14-28.
- Reynaud, I. ; Maley, J. 1994. Histoire récente d'une formation forestière du sud-ouest Cameroun à partir de l'analyse pollinique. *C. R. Acad. Sc., Sc. Vie*, **317**, 575-580.
- Reynaud-Farrera, I. 1995. Histoire des paléoenvironnements forestiers du sud-Cameroun à partir d'analyses palynologiques et statistiques de dépôts holocènes et actuels. Thèse Sc., Univ. Montpellier-2, 198 p.
- Reynaud-Farrera, I. ; Maley, J. ; Wirrmann, D. 1996. Végétation et climat dans les forêts du sud-ouest Cameroun depuis 4 770 ans BP, analyse pollinique des sédiments du lac Ossa. *C. R. Acad. Sc., Paris, série 2a*, **322**, 749-755.
- Rind, D. 1995. Drying out the Tropics. *New Scientist*, **5**, 36-40.
- Ropelewski, C. F. ; Halpert, M. S., 1989. Precipitation patterns associated with the high index phase of the Southern Oscillation. *J. Climate*, **2**, 268-284.
- Saint-Vil, J. 1977. Les climats du Gabon. *Ann. Univ. Nat. Gabon*, **1**, 101-125.
- . 1984. La grande saison sèche au Gabon. *Ann. Univ. Nat. Gabon*, **5**, 107- 119.
- Schwartz, D. ; Guillet, B. ; Dechamps, R. 1990. Étude de deux flores forestières mi-Holocène (6 000-3 000 BP) et subactuelle (500 BP) conservées *in situ* sur le littoral Pontenegrin (Congo). Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages Quaternaires de l'Afrique centrale Atlantique*, Didactiques, ORSTOM, Paris, p. 283-297.
- Schwartz, D. ; Dechamps, R. ; Elenga, H. ; Lanfranchi, R. ; Mariotti, A. ; Vincens, A. 1995. Les savanes intraforestières du Congo : une végétation spécifique de l'Holocène supérieur. Dans : A. Le Thomas et E. Roche (dir. publ.), *Actes 2^e Symp. Palynologie Africaine, Tervuren, Publ. Centre Intern. Form. Ech. (CIFEG)*, **31**, 99-108.
- Servain, J. ; Picaut, J. ; Merle, J. 1982. Evidence of remote forcing in the equatorial Atlantic Ocean. *J. Phys. Oceanogr.*, **12** : 457-463.
- Servain, J. ; Picaut, J. ; Busalacchi, A. J. 1985. Interannual and seasonal variability of the tropical Atlantic Ocean depicted by sixteen years of sea-surface temperature and wind stress. *Coupled Ocean-Atmosphere models*. Elsevier Publ., p. 211-237.
- Servant, M. 1973. Séquences continentales et variations climatiques : Évolution du bassin du Tchad au Cénozoïque supérieur. Thèse Sc. Univ. Paris. *Travaux et Documents ORSTOM*, **159** (1983) : 573 p.
- Sifeddine, A. ; Fröhlich, F. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Servant, M. ; Soubières, F. ; Turcq, B. ; Suguio, K. ; Volkmer-Ribeiro, C. 1994. La sédimentation lacustre indicateur de changements des paléoenvironnements au cours des 30 000 dernières années (Carajas, Amazonie, Brésil). *C. R. Acad. Sc.*, **2**, 318 : 1645-1652.
- Suchel, J. B. 1972. La répartition des pluies et les régimes pluviométriques au Cameroun. *Trav. & Docu. Géogr. Trop.*, CEGET/CNRS, Bordeaux, **5**, 287 p.
- . 1988. Les climats du Cameroun. Thèse Sc. Univ. St. Étienne, 4 t.

- Talbot, M. R. ; Livingstone, D. A. ; Palmer, P. G. ; Maley, J. ; Melack, J. M. ; Delibrias, G. ; Gulliksen, S. 1984. Preliminary results from sediment cores from Lake Bosumtwi, Ghana. *Palaeoecology of Africa*, **16**, 173-192.
- Talbot, M. R. ; Johannessen, T. 1992. A high resolution palaeoclimatic record for the last 27,500 years in tropical West Africa from the carbon and nitrogen isotopic composition of lacustrine organic matter. *Earth Planet. Sc. Lett.*, **100**, 23-37.
- Tiercelin, J. J. ; Vincens, A. *et al.* 1987. Le demi-graben de Baringo-Bogoria, Rift Gregory, Kenya. 30 000 ans d'histoire hydrologique et sédimentaire. *Bull. Centres Rech. Explor. Prod. Elf-Aquitaine*, **11**, 249-540.
- Trzaska, S. ; Roucou, P. ; Bigot, S. ; Fontaine, B. 1994. Variabilité du cycle de l'eau en août en Afrique de l'Ouest en réponse aux modes propres de variabilité des SST dans le modèle ARPEGE-Climat. *Les ateliers de modélisation de l'atmosphère*. Toulouse, Météo-France, p. 337-344.
- Vincens, A. ; Casanova, J. ; Tiercelin, J. J. 1986. Palaeolimnology of lake Bogoria (Kenya) during the 4,500 BP high lacustrine phase. Dans : L. E. Frostick *et al.* (dir. publ.), *Sedimentation in the African Rifts*. Geolog. Soc., London, Sp. Publ., **25** : 323-330.
- Vincens, A. ; Buchet, G. ; Elenga, H. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; De Namur, C. ; Schwartz, D. ; Servant, M. ; Wirrmann, D. 1994. Changement majeur de la végétation du lac Sinnda (vallée du Niari, Sud-Congo) consécutif à l'assèchement climatique holocène supérieur : apport de la palynologie. *C. R. Acad. Sc.*, sér, 2, **318**, 1521-1526.
- Vincens, A. ; Elenga, H. ; Schwartz, D. ; De Namur, C. ; Bertaux, J. ; Fournier, M. ; Dechamps, R. Histoire des écosystèmes forestiers du sud-Congo depuis 6 000 ans. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. Paris, Ce volume.
- Wauthy, B. 1983. Introduction à la climatologie du Golfe de Guinée. *Océanographie Tropicale, ORSTOM*, **19**, 103-138.
- White, L. ; Oslisly, R. ; Abernethy, K. ; Maley, J. *Aucoumea klaineana* : A Holocene success story now in decline ? Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. Paris, ce volume.
- Wotling, G. ; Mahé, G. ; Lebarbe, L. ; L'Hôte, Y. 1995. Analyse par les vecteurs régionaux de la variabilité spatio-temporelle des précipitations annuelles liées à la mousson africaine. *Veille Climatique Satellitaire*, **52**, 58-73.
- Zogning, A. ; Giresse, P. ; Maley, J. ; Gadel, F. (à paraître). Late Holocene palaeoenvironments in the Lake Njupi (near Lake Nyos, West Cameroon) : geomorphological, sedimentological, palynological and biogeochemical evidences ; implications regarding the Nyos history. *J. Afr. Earth Sc.*, 17 p.

26

Caractérisation temporelle et spatiale d'une oscillation climatique de période décennale à l'aide de la série isotopique de Quelccaya

JEAN-LUC MÉLICE, PASCAL ROUCOU

Il est actuellement de plus en plus évident que le climat des quelques derniers siècles présente une variabilité à basse fréquence de période supérieure à dix ans. Cette variabilité se superpose à une variabilité à haute fréquence dont une des composantes les mieux connues est l'ENSO dont la période caractéristique est considérée comme proche de cinq ans. Afin de mieux cerner dans le temps et dans l'espace cette variabilité à basse fréquence, nous avons trouvé intéressant d'étudier la série isotopique de la carotte de glace de Quelccaya parce qu'elle remonte loin dans le temps, parce qu'elle a une période d'échantillonnage proche de l'année et parce qu'elle se trouve dans une zone des tropiques particulièrement sensible aux variations climatiques rapides.

La série isotopique de l'oxygène de la carotte de glace extraite du sommet du glacier de Quelccaya par L. G. Thompson et collègues de l'Ohio State University (Thompson et Mosley-Thompson, 1992) est présentée dans la Figure 1.

Le glacier, situé au Pérou, est proche du Lac Titicaca. La série représentée est longue de 500 ans (1485-1984). La période d'échantillonnage est d'environ un an.

Nous avons superposé dans la Figure 2 la série isotopique de Quelccaya et les variations annuelles du niveau du Lac Titicaca pour la période 1913-1984. Ceci nous permet de mieux appréhender, sans les démontrer, les processus physiques que la série est capable d'enregistrer. On voit également que la série est constituée de signaux à haute fréquence du type ENSO (voir par exemple les valeurs basses correspondant à l'ENSO de 1983) superposés à des signaux à basse fréquence. Ces

signaux basse fréquence peuvent être cernés dans les espaces fréquentiels et temporels en effectuant une analyse spectrale évolutive. Dans la Figure 3, nous avons représenté une analyse fréquentielle évolutive « *multi-taper* » (Thomson, 1990) de la série isotopique de Quelccaya pour la période 1485-1984 avec une fenêtre temporelle de 100 ans. Les signaux basse fréquence se concentrent dans une fenêtre spectrale de période centrée à 14 ans. Ils sont stables pendant les 500 dernières années.

L'information climatique à basse fréquence enregistrée dans la série isotopique de Quelccaya peut être cernée d'une façon la plus objective possible dans l'espace océanique en superposant cette série aux températures océaniques les mieux documentées. La Figure 4 représente une analyse composite entre la série isotopique et les températures de surface des océans de la banque de données MOHSST (Bottomley *et al.*, 1990) pour la période 1919-1984. On observe une signature spatiale correspondant à la composante océanique du mode couplé océan-atmosphère nommé « Pacific/North American » (PNA) (Wallace et Gutzler, 1981). On peut montrer par analyse spectrale que le mode PNA est constitué d'une période de basse fréquence centrée à 10,2 ans.

On en conclut que la série isotopique de Quelccaya enregistre un signal climatique à basse fréquence dont la période caractéristique est d'environ 14 ans. La signature spatiale de ce signal semble être bien cernée dans les températures océaniques de surface et est très semblable au mode PNA.

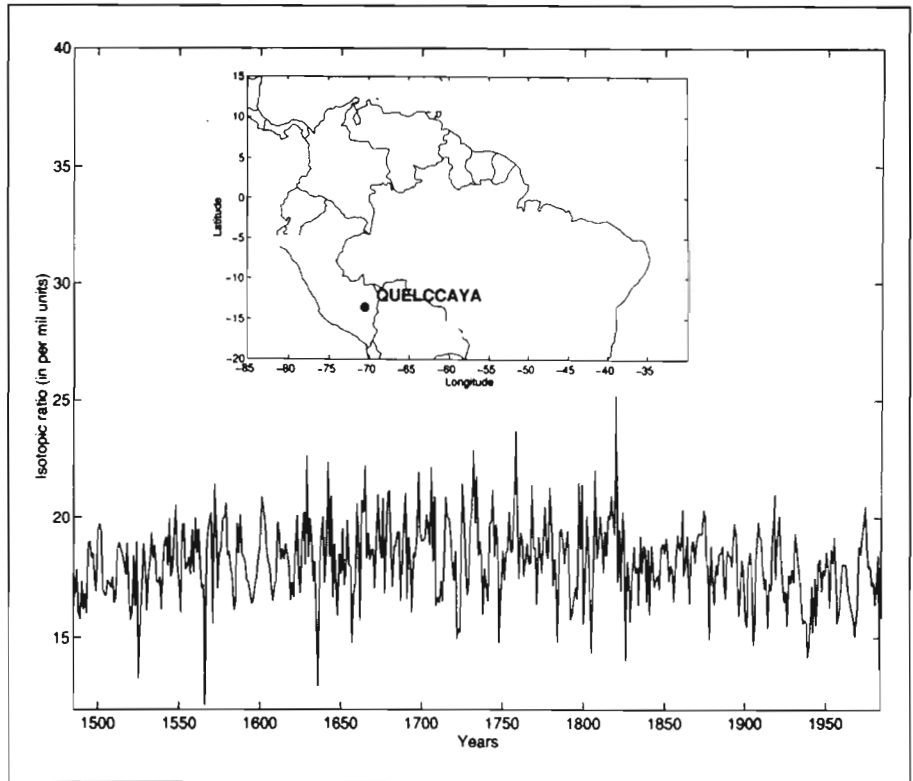


Figure 1 Série de l'isotope d'oxygène à Quelccaya. La série représentée est longue de 500 ans (1485-1984).

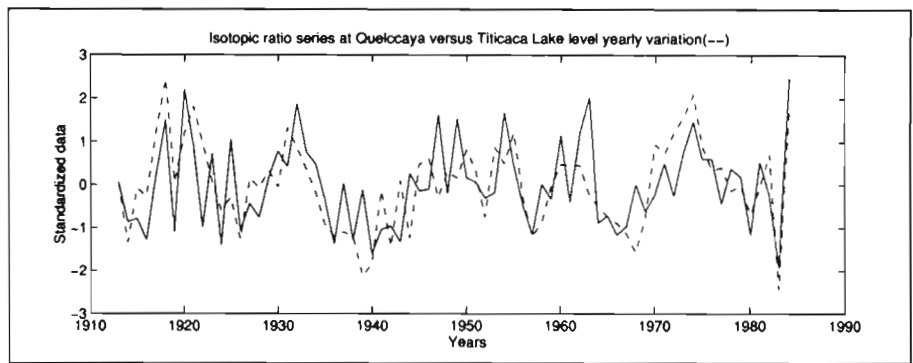


Figure 2 Série de l'isotope d'oxygène à Quelccaya superposée à la série des variations annuelles du niveau du Lac Titicaca pour la période 1913-1984.

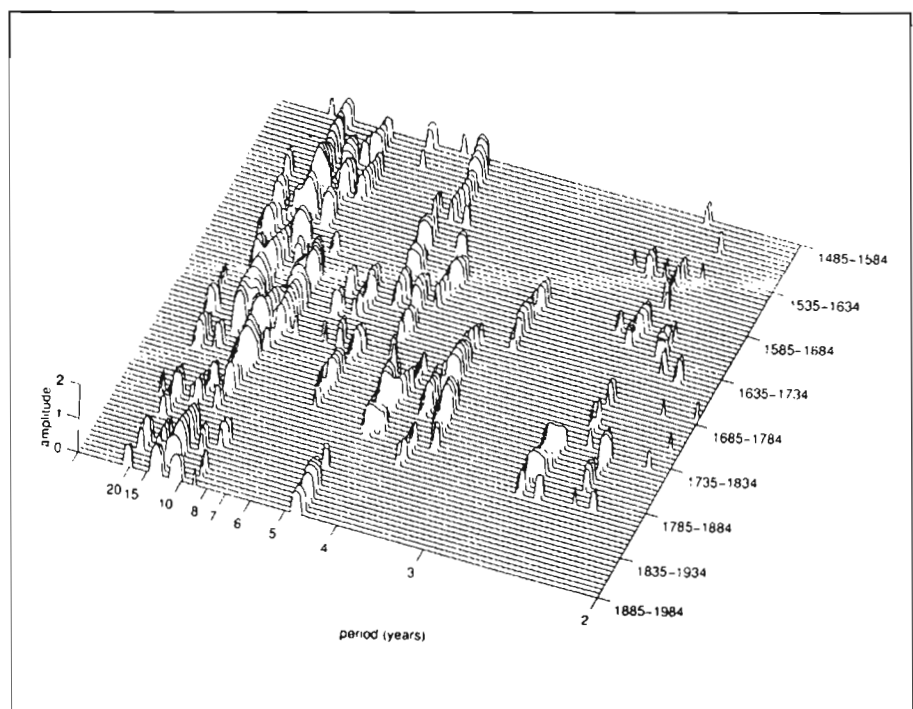


Figure 3 Analyse évolutive « multi-taper » de la série de l'isotope d'oxygène à Quelccaya pour la période 1485-1984. La fenêtre temporelle est de 100 ans.

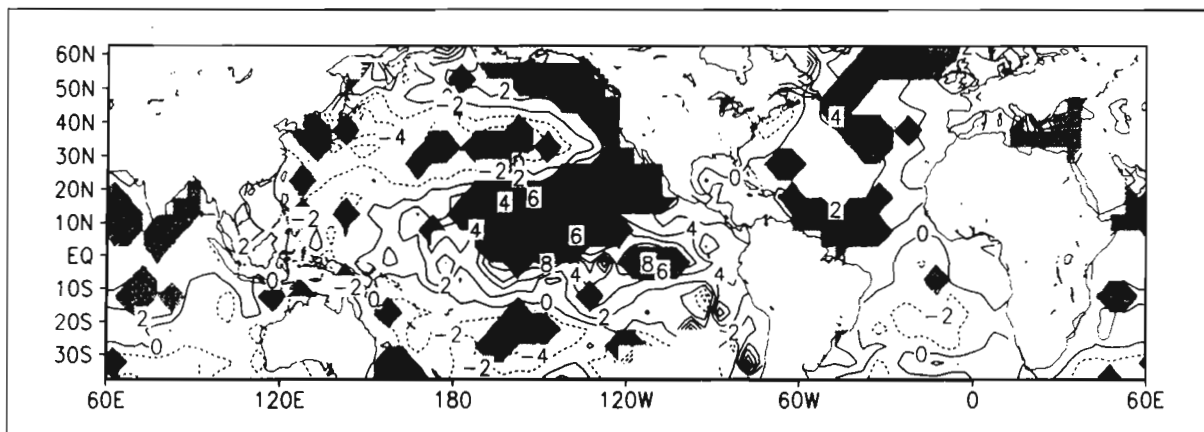


Figure 4 Analyse composite entre la série de l'isotope d'oxygène à Quelccaya et les températures océaniques de surface pour la période 1919-1984.

Références

- Bottomley, M. ; Folland C. K. ; Hsiung, J. ; Newell, R. E. ; Parker, D. E. 1990. *Global ocean surface temperature*. Met. Office, Bracknell, 313 ill., 20 p.
- Thompson, L. G. ; Mosley Thompson, E. 1992. *Tropical ice core paleoclimatic records, Quelccaya ice cap, Peru, AD 470 to 1984*. Byrd Polar Research Center Miscellaneous Publication 321. Columbus : The Ohio State University, University Printing Services, 106 p.
- Thomson, D. J. 1990. Quadratic inverse spectrum estimates : applications to palaeoclimatology. *Phil. Trans. R. Soc., London A* **332**, 539-597.
- Wallace, J. M. ; Gutzler, D. S. 1981. Teleconnections in the geopotential heights field during the northern hemisphere winter. *Mon. Wea. Rev.* **109**, 784-812.

27

Reconstitution des paleoenvironnements lacustres (Lac Ossa, Cameroun) par l'étude des diatomées au cours des 5 000 dernières années

FRANÇOIS NGUETSOP, SIMONE SERVANT-VILDARY

Introduction

Un recul de la forêt au profit de la savane a été mis en évidence vers 3 000 ans BP dans le sud du Congo (4° S) par l'analyse isotopique ($\delta^{13}C$) de la matière organique des profils de sols (Schwartz, 1992) et par l'analyse palynologique d'une carotte de sédiments lacustres prélevée dans le lac Sinnda (Vincens et al., 1994). A la même époque, le paysage forestier de l'ouest du Cameroun (3-4° N), bien qu'il se soit maintenu, était plus ouvert qu'actuellement (Reynaud-Farrera, 1995 ; Reynaud-Farrera *et al.*, 1996).

Les données écologiques apportées par l'analyse des assemblages de diatomées conservés dans les vases superficielles, nous permettront de mieux apprécier l'amplitude de ces variations passées, avant l'établissement des fonctions de transfert (Nguetsop *et al.*, ce volume). L'intérêt de coupler l'étude des diatomées avec celle de la palynologie est que les diatomées qui répondent de manière instantanée aux variations paléohydrologiques, permettent d'établir une chronologie précise des variations des bilans en eau.

Le site d'étude

Le lac Ossa (3° 3' N - 9° 36' E, altitude : 8 m) occupe le fond d'un ancien réseau hydrologique (*ria-lake*) qui a été barré vers l'aval par les alluvions de la rivière Sanaga probablement vers la fin de la dernière époque glaciaire. Ce cas de figure est fréquent dans les rivières tropicales en raison d'un renforcement de la sédimentation détritique durant le dernier maximum glaciaire dans les grands axes du réseau hydrographique.

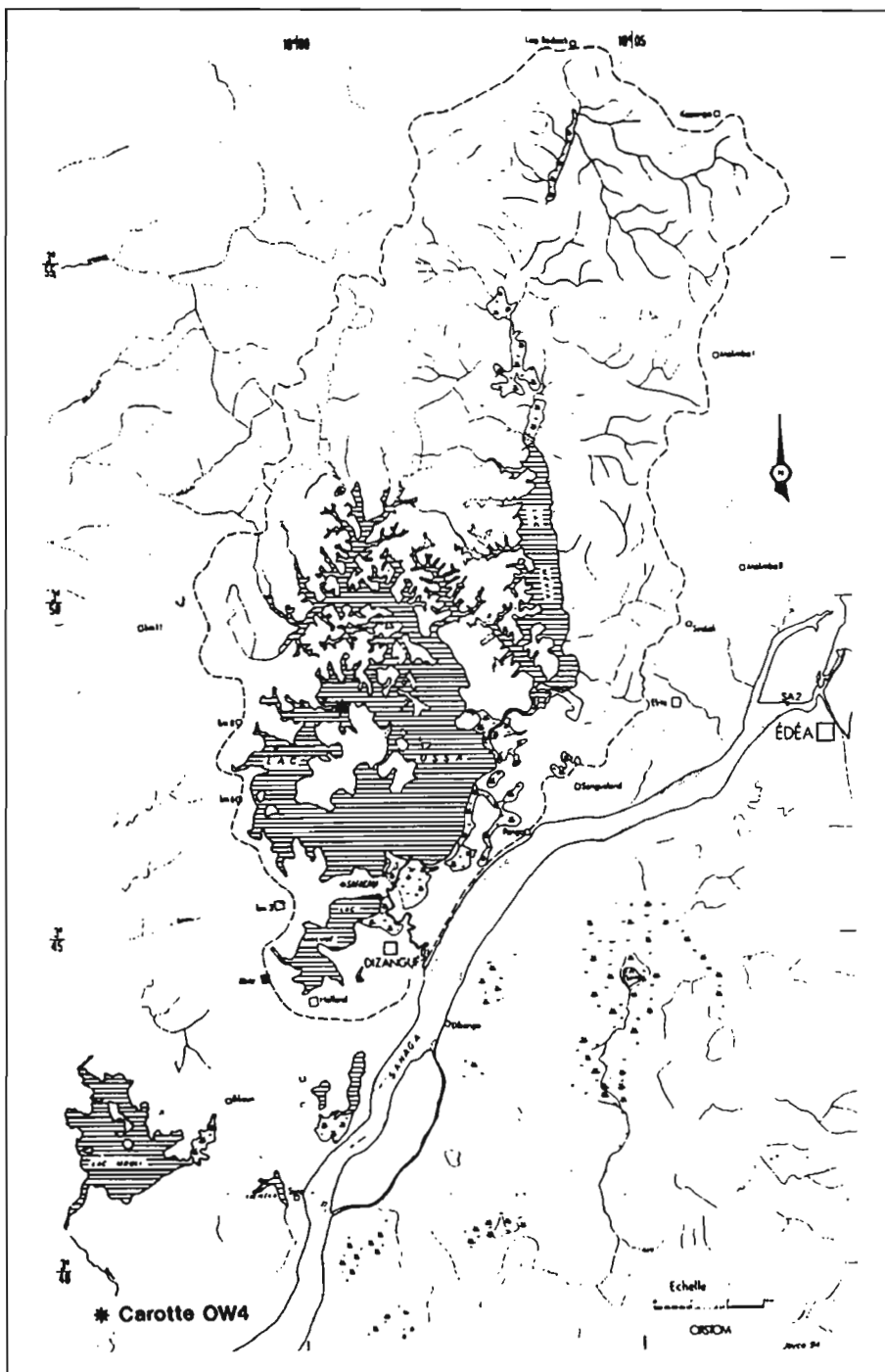
Le lac Ossa est soumis à un climat équatorial de type guinéen avec une saison relativement sèche qui a lieu de

décembre à février. D'après les données de la station météorologique la plus proche (Dizangué), la température moyenne annuelle est de 26,5 °C et les précipitations de l'ordre de 3 052 mm/an (Suchel, 1972). La profondeur maximale du lac varie entre 1,2 et 2,2 m en période de basses eaux (Wirrmann *et al.*, 1993). Bien que l'on ne dispose pas de mesures précises, on peut estimer d'après les traces des plus hautes eaux sur les rivages du lac que le plan d'eau est affecté par de fortes fluctuations saisonnières (les amplitudes étaient de l'ordre de 5 m en 1993 d'après Wirrmann, communication orale). Un chenal situé dans la partie sud-est du lac relie le lac Ossa à la rivière Sanaga. Le bassin versant (165 km²) (Wirrmann, 1992) est occupé par la forêt dense humide de type littorale atlantique (Letouzey, 1975). C'est un sous ensemble de la forêt biafréenne où les espèces dominantes sont *Lophira alata* (Ochnaceae), *Saccoglottis gabonensis* (Humiricaceae) et *Cynometra hankei* (Caesalpinaceae). À la périphérie du lac, on trouve des arbustes de cordons littoraux, des taches prairiales composées essentiellement d'*Echinochloa pyramidalis* (Poaceae), *Melastomatum segregatum* (Melastomataceae) et *Cyclosorus* sp. La rive occidentale est occupée depuis le début du siècle par une plantation industrielle d'hévéas et palmiers à huile.

Matériel, méthodes, datations

Les diatomées ont été étudiées dans la carotte OW4, qui a également fait l'objet d'une étude des pollens (Reynaud-Farrera, 1995). Prélevée dans la partie ouest du lac sous une tranche d'eau de 1,75 m (février 1992), la colonne sédimentaire (555 cm) est composée essentiellement de

Figure 1
Lac Ossa et localisation
de la carotte OW4.



vase argilo-organique avec une faible proportion de quartz, sans différenciation lithologique (Figure 2). La chronologie est basée sur 8 datations radiocarbone AMS effectuées sur sédiment organique (Tableau 1).

La courbe représentant les âges obtenus en fonction de la profondeur des échantillons (Figure 2) montre un changement de la vitesse de sédimentation à 243-245 cm. Celle-ci passe de $1,9 \text{ mm an}^{-1}$ avant 3 330 ans BP à $0,8 \text{ mm an}^{-1}$ après cette date. Pour l'étude des diatomées, les échantillons ont été prélevés en continu dans des boîtes de 2 cm de côté ; un poids connu de sédiment sec (environ 500 mg) a été prélevé dans le quart supérieur de chacune des boîtes. Afin d'obtenir une résolution temporelle homogène sur toute la carotte, la maille d'échantillonnage choisie tient compte de cette différence de vitesse de sédimentation, les échantillons ont

été prélevés à distance irrégulière ($\sim 15 \text{ cm}$ avant 3 330 ans BP et $\sim 6 \text{ cm}$ après). Une résolution temporelle d'environ 63 ans a été ainsi obtenue. Chaque échantillon représente 5,2 ans avant 3 330 ans BP et 12,5 ans après cette date, les assemblages de diatomées sont dès lors composés d'un mélange d'espèces qui intègre ainsi les variations physico-chimiques pluriannuelles du milieu aquatique.

Au total, 77 échantillons ont fait l'objet d'une évaluation de la teneur en frustules exprimée en nombre de frustules par gramme de sédiment sec d'une part, et d'une analyse qualitative des assemblages de diatomées d'autre part (Figure 3). La teneur en diatomées est obtenue par comptage du nombre de valves au microscope inversé (Fröhlich et Servant-Vildary, 1989), selon la technique employée pour quantifier les biomasses aquatiques.

Profondeur cm	N° laboratoire	âge ¹⁴ C conventionnel ans BP	âge ¹⁴ C calibré (2 sigma)
6,8-9,0	Beta-73082	90 ± 60	1670 à 1950 AD
62,7-64,9	Beta-86769	740 ± 50	
122,9-125,5	Beta-73083	1890 ± 60	0 à 250 BC
174,0-175,0	UtC-3911	2442 ± 43	767 à 397 BC
243,0-245,2	Beta-73084	3330 ± 50	1730 à 1500 BC
358,8-361,0	Beta-73085	3880 ± 60	2480 à 2150 BC
523,6-525,8	Beta-73086	4580 ± 50	3500 à 3440 et 3380 à 3100 BC
548,3-550,5	Beta-73087	4770 ± 60	3670 à 3370 BC

Tableau 1 Datations radiocarbone de la carotte OW4.

Mode de vie	Description des conditions actuelles
Planctoniques	Profondeur maximale, large surface d'eau libre calme
Tychoplanctoniques	Fréquentes dans la zone proche de la ceinture végétale à <i>Echinochloa pyramidalis</i> et <i>Melastomatum</i> sp., à la sortie du chenal reliant le lac Mevia au lac Ossa et à l'extrémité nord du lac Mevia dans des zones de faible profondeur colonisées par <i>Nymphaea</i> sp. et <i>Echinochloa pyramidalis</i>
Epiphytes	Fréquentes dans les marécages situés de part et d'autre du chenal reliant la rivière Sanaga au lac Ossa
Benthiques	Fréquentes dans les marécages situés de part et d'autre du chenal reliant la rivière Sanaga au lac Ossa et dans le lac Mboli. moyennement profond et dystrophe
Aérophiles	Fréquentes dans la partie inférieure des chenaux anastomosés au nord du lac et dans des zones proches du rivages dans des sinuosités à pentes douces parfois colonisées par des végétaux supérieurs

Tableau 2 Localisation des groupes écologiques liés à la profondeur, dans la région du lac Ossa.

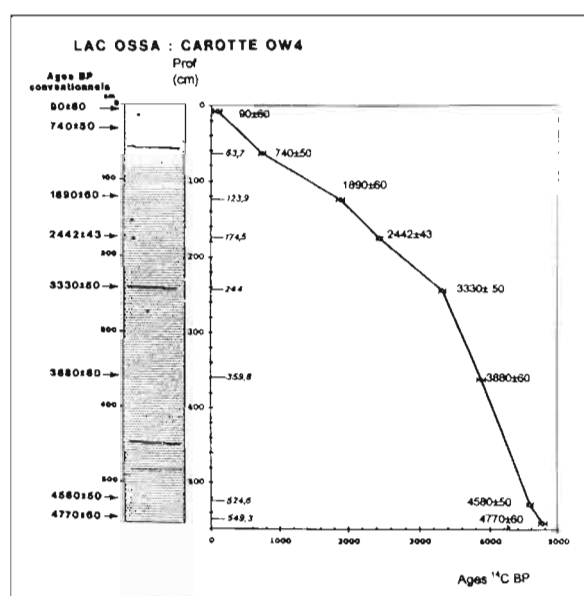


Figure 2 Carotte OW4, datations radiocarbone et lithologie. Vitesse de sédimentation, relation entre âges radiocarbone et profondeur.

Résultats

L'ensemble des 77 échantillons analysés contient 166 espèces et variétés. Dans chaque échantillon, l'abondance de chaque espèce est exprimée en pourcentage par rapport à l'ensemble de la flore. Les espèces dominantes sont : *Aulacoseira italica*, *A. muzzanensis*, *Fragilaria leptostauron* var. *dubia*, *F. construens*, *F. pinnata*, *Pinnularia stomatophora*, *P. viridiformis*, *P. subgibba*, *P. microstauron*, *Stauroneis phoenicenteron*, *Cymbella silesiaca*, *Gomphonema lingulatifforme*, *Eunotia incisa*. L'ensemble des taxa a été séparé en cinq groupes en fonction du

mode de vie d'après la littérature. Au total, 82 échantillons de vase superficielle, dont chacun représente environ 10 ans de sédimentation (Pourchet *et al.*, 1987), ont été prélevés dans différents microhabitats du lac Ossa et autres petits lacs environnants (Figure 1), l'écologie des espèces sub-actuelles a également été prise en compte dans l'attribution de chaque espèce à un groupe écologique (Tableau 2).

La variation du pourcentage cumulé de l'ensemble des espèces attribuées à chacun de ces cinq groupes permet d'individualiser sept épisodes dans l'évolution du lac Ossa au cours des 4 800 dernières années (Figure 3). La variation du nombre de valves donne une indication sur les variations de la productivité en diatomées au cours du temps.

Épisode I : 555-482 cm
(ca 4 800 à 4 400 ans BP)

Les planctoniques (60-85%) sont essentiellement représentées par l'espèce *Aulacoseira italica* (51-81%). Cette espèce est oligotrophe à dystrophe d'après Mölder et Tynni (1968-1973) et Gasse (1980). Elle est actuellement largement développée dans les sédiments superficiels dans la zone de prélèvement de la carotte étudiée. Dans cette zone, le milieu est dépourvu de végétation aquatique et les eaux sont calmes. La teneur en diatomées est comprise entre 0,6 et 2,7.10⁷ valves/gramme.

Épisode II : 482-378 cm
(ca 4 400 à 3 950 ans BP)

Il se distingue du précédent par une augmentation des diatomées tychoplanctoniques (28-50%) qui sont représentées par *Fragilaria leptostauron* var. *dubia*, *F. construens*, *F. pinnata* et par l'apparition des benthiques

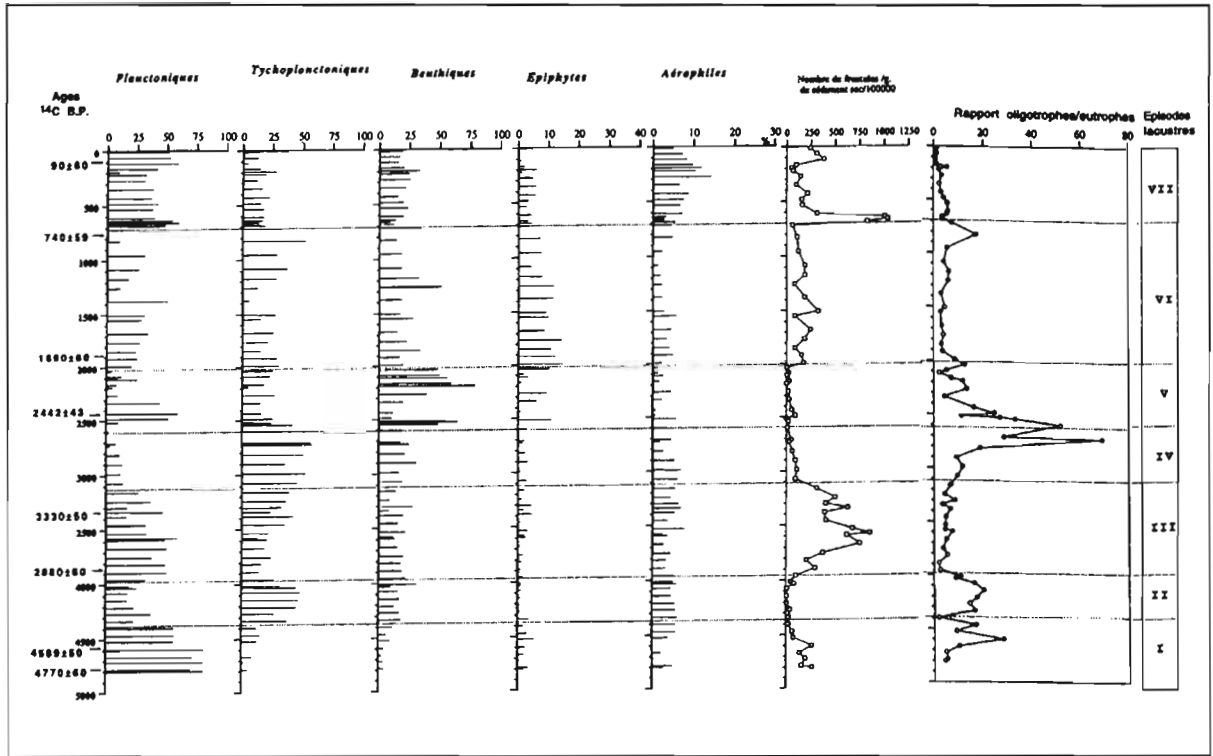


Figure 3 Variations relatives en fonction du temps des indicateurs de profondeur (planctoniques, tychoplanctoniques, benthiques, épiphytes et aérophiles). Variation de la teneur en diatomées (nombre de frustules par gramme de sédiment sec). Variations des caractères trophiques (oligotrophes/eutrophes). Épisodes lacustres.

(12-26 %) représentées essentiellement par *Pinnularia microstauron*, *P. stomatophora*, *P. viridiformis* et *P. subgibba*. Ces *Fragilaria* sont considérés comme oligotrophes (Patrick et Reimer, 1966 ; Cholnoky, 1968 ; Schoeman, 1973) de même que les benthiques (Patrick et Reimer, 1966 ; Krammer et Lange-Bertalot, 1992). La teneur en diatomées diminue par rapport à l'épisode I ($0,09-1.10^7$ valves/gramme).

Épisode III : 362-230 cm (ca 3950 à 3150 ans BP)

Les diatomées planctoniques augmentent à nouveau (20-60 %) mais n'atteignent pas les proportions observées pendant l'épisode I. Avec *Aulacoseira italica* (12-46 %) (oligotrophe) apparaît l'espèce planctonique eutrophe *A. muzzanensis* (9-27 %) (Hustedt, 1930 ; Mölder et Tynni, 1968-1973 ; Cholnoky, 1968 ; Krammer et Lange-Bertalot, 1991). La teneur en diatomées croît considérablement et c'est durant cet épisode qu'elle atteint des valeurs maximales ($2,09-8,64.10^7$ valves/gramme).

Épisode IV : 230-187 cm (ca 3150 à 2600 ans BP)

Cet épisode est caractérisé par les pourcentages les plus faibles de diatomées planctoniques (2-17 %) qui sont remplacées par des formes tychoplanctoniques oligotrophes (27-66 %) représentées par les mêmes espèces que durant l'épisode II. La teneur en diatomées diminue ($0,14-1.10^7$ valves/gramme). Par rapport aux épisodes précédents, la diminution de la teneur en diatomées ne peut pas être expliquée par une dilution du sédiment par des apports allochtones, étant donné que

la vitesse de sédimentation diminue également (Figure 2). On peut donc considérer que cet épisode est caractérisé par une très forte diminution de la productivité en diatomées.

Épisode V : 186-137 cm (ca 2600 à 2000 ans BP)

Nous remarquons que pendant les épisodes II, III et IV antérieurs à 2600 ans BP, la proportion des épiphytes (<7 %) et aérophiles (<8 %) ne se modifie pas : l'évolution du lac était essentiellement marquée par des variations relatives des tychoplanctoniques (3-65 %), des planctoniques (5-96 %) et dans une moindre mesure des benthiques (5-35 %). À partir de 2600 ans BP, en même temps que la vitesse de sédimentation se modifie, les assemblages de diatomées bien que contenant toujours des pourcentages importants de planctoniques et de tychoplanctoniques, sont maintenant caractérisés par une augmentation significative des benthiques (12-82 %), des épiphytes (1-16 %) et des aérophiles (1-16 %).

L'épisode V est caractérisé par une augmentation d'espèces benthiques comme *Pinnularia stomatophora* (5-15 %) et *P. viridiformis* (5-47 %) qui sont oligotrophes auxquelles est associée l'espèce eutrophe *Aulacoseira granulata* var. *valida* (5-15 %). Cette espèce eutrophe est observée actuellement dans des habitats très peu profonds et dans des échantillons de litière prélevés sous forêt. Elle indique une augmentation des apports en aérosols. Vers 2480 ans BP, un pic de planctonique oligotrophe (*Aulacoseira italica*, 55 %) indique une modification profonde et de courte durée du milieu aquatique. La productivité ($0,02-0,92. 10^7$ valves/gr) faible est comparable à celle de l'épisode précédent.

Épisode VI : 137-61,5 cm (ca 2 000 à 700 ans BP)

Le pourcentage des épiphytes atteint les plus fortes valeurs observées dans toute la colonne sédimentaire. Cet épisode est caractérisé par de fortes variations à court terme des différents groupes. On observe une alternance entre des niveaux riches en planctoniques (30-54 %) ou en tychoplanctoniques (30-56 %) oligotrophes et eutrophes et des niveaux riches en benthiques (35-54 %) ou en épiphytes (12-15 %) oligotrophes à eutrophes. La teneur en diatomées ($0,61-2,42 \cdot 10^7$ valves/gramme) s'élève par rapport à l'épisode précédent, il y a augmentation de la productivité mais elle reste faible par rapport à l'épisode III.

Épisode VII : 61,5-0 cm (ca 700 ans BP à la période sub-actuelle)

Le pourcentage des aérophiles est supérieur aux valeurs observées dans les autres parties de la colonne sédimentaire. Elles sont essentiellement représentées par les espèces des genres *Eunotia* et *Frustulia* qui sont préférentielles des eaux oligotrophes à pH acide (Cholnoky, 1968 ; Mølder et Tynni, 1968-1973 ; Schoeman, 1973 ; Krammer et Lange-Bertalot, 1991).

1. Sous épisode VII a : entre 59 et 54 cm (ca 690 et 630 ans BP), les planctoniques oligotrophes (*Aulacoseira italica*) sont dominantes (51-62 %).
2. Sous épisode VII b : entre 54 et 17 cm (ca 630 et 200 ans BP), les pourcentages des planctoniques décroissent. Pendant cette décroissance, l'espèce planctonique *Stephanodiscus astrea* eutrophe apparaît, elle est associée à *Caloneis incognita* (oligotrophe) et *Gomphonema lingulatifforme* caractéristique de milieu eutrophe, de même qu'à des espèces benthiques qui atteignent un maximum (36 %) vers 200 ans BP.
3. Sous épisode VII c : entre 17 et 0 cm (ca 200 et l'actuel), les diatomées planctoniques augmentent, elles sont représentées par des pourcentages élevés de l'espèce eutrophe *Aulacoseira muzzanensis* qui peut atteindre 41 %. Les sous épisodes VII b et VII c sont plus pauvres en diatomées que le sous épisode VII a qui présente le pic maximum de productivité ($8-10 \cdot 10^7$ frustules/g de sédiment sec) après 3 330 ans BP.

Afin de préciser les interprétations paléocéologiques empiriques, basées sur l'écologie des espèces les plus abondantes, une analyse factorielle des correspondances (AFC) qui tient compte de l'ensemble des espèces a été utilisée afin de comparer la flore fossile de la carotte OW4 et la flore sub-actuelle du lac dont la relation avec la profondeur est connue. Sur l'ensemble des 82 échantillons de vase superficielle étudiés, seulement 61 échantillons (Nguetsop *et al.*, ce volume) prélevés à différentes profondeurs ont été utilisés dans l'analyse. Les échantillons ont été séparés en cinq classes de profondeur (Tableau 3). Les bornes ont été choisies afin que le nombre d'échantillons soit à peu près identique pour chaque classe.

Cette analyse a été faite en mettant les classes en éléments actifs. L'analyse travaille sur un nouveau tableau de données dans lequel l'abondance de chaque espèce actuelle dans une classe donnée est égale à la moyenne

Classe	Profondeur	Nombre d'échantillons
I	180-241 cm	14
II	241-288 cm	10
III	288-355 cm	13
IV	355-373 cm	11
V	373-386 cm	13

Tableau 3 Définition des bornes pour l'établissement des cinq classes de profondeur.

des abondances de cette espèce pour tous les échantillons de la classe. Ce sont les classes qui participent à la construction des axes factoriels, les 61 échantillons actuels et les 77 fossiles se positionnent en fonction de leur composition floristique sur les axes factoriels déterminés par les classes de profondeur (Servant-Vildary et Roux, 1990 ; Roux *et al.*, 1991).

Le plan factoriel 1-2 montre une opposition entre les classes de plus grande profondeur (III, IV et V) et les classes de moindre profondeur (I et II) sur l'axe 1 (Figure 4). Les échantillons actuels montrent une bonne dispersion entre les différentes classes, alors que la majorité des échantillons fossiles, compte tenu de leur composition floristique, se positionnent à proximité des échantillons actuels des classes de plus grandes profondeurs (IV et V). Un nombre très restreint se situe près de la classe de profondeur moyenne (III). Il est important de souligner qu'aucun échantillon fossile ne se trouve situé près des classes de plus faibles profondeurs (I et II). Ceci indique que les variations du plan d'eau au cours des 4 800 dernières années dans le lac Ossa ont été de faibles amplitudes, elles se situent dans une gamme de profondeurs définies par les classes III à V, c'est-à-dire entre 288 et 386 cm.

L'ordination des échantillons par cette simple analyse nous permet d'ores et déjà de dire que les variations pluri-décennales du niveau du lac Ossa ont été peu marquées depuis 4 800 ans. En couplant les résultats de l'interprétation empirique et les résultats de l'AFC sur les échantillons actuels et fossiles, nous pouvons reconstituer un certain nombre de paramètres environnementaux : (1) les variations pluri-annuelles des plans d'eau (pourcentage des planctoniques, comparé à une valeur actuelle déterminée sur un échantillon de vase superficielle prélevée au niveau de la carotte) ; (2) les caractères trophiques (rapport oligotrophes/eutrophes) (Figure 5). A partir de la teneur en valves par gramme de sédiment une interprétation en terme de productivité en diatomées est possible, du moins pour les périodes de temps où la vitesse de sédimentation est la même (avant et après 3 330 ans BP). Ces paramètres nous permettent de proposer que pour la période comprise entre 4 800 ans BP et l'actuel, le paleolac Ossa a connu un certain nombre de modifications dont les causes (climatiques ou anthropiques) restent souvent difficiles à mettre en évidence.

Entre 4 800 et 4 400 ans BP, les assemblages sont caractérisés par de forts pourcentages de planctoniques, les échantillons sont situés près de la classe V, cela suggère une période où les hauts niveaux lacustres sont prédominants. La tendance vers la diminution des plans d'eau, suggérée par une diminution des pourcentages

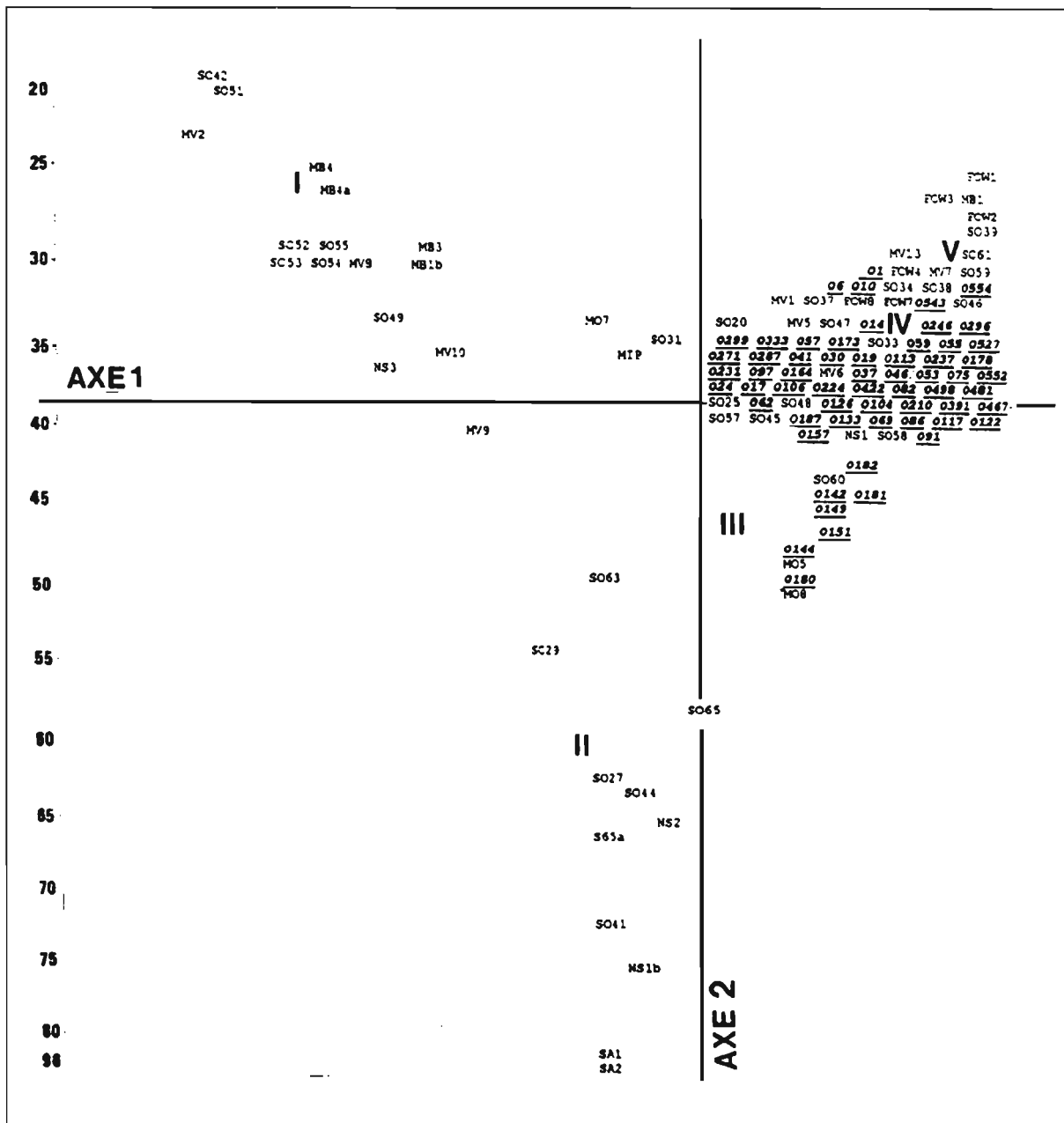


Figure 4 Analyse factorielle des correspondances. Projection des classes de profondeur (I à V), des échantillons sub-actuels et des échantillons fossiles (en gras, italique, souligné) sur le plan factoriel 1-2.

des planctoniques entre 4 800-2 600 ans BP est caractérisée par les échantillons proches de la classe IV. Cette tendance est interrompue entre 3 900 et 3 200 ans BP par une oscillation positive associée à de fortes teneurs en diatomées et à un passage de conditions oligotrophiques (ca 4 800 à ca 4 000 ans BP) à des conditions eutrophes (ca 4 000 à ca 3 200 ans BP).

Les pourcentages faibles en diatomées planctoniques entre 3 200 et 2 600 ans BP suggèrent la prédominance de bas niveaux lacustres associés à une tendance vers l'oligotrophie. Cette oligotrophie s'accroît entre 2 600 et 2 480 ans BP, en même temps que le niveau lacustre montre une brève oscillation positive. Une nouvelle baisse du niveau lacustre entre 2 480 et 2 000 ans BP (échantillons proches de la classe III) est associée à une tendance vers l'eutrophisation qui va se maintenir jusqu'à ca 200 ans BP, et s'accroît jusqu'à la période sub-actuelle (les 10 dernières années).

Entre 2 600 ans BP et la période actuelle, les plans d'eau ont connu des variations à court terme marquées par un mélange d'espèces benthiques, épiphytes et aérophiles et d'espèces planctoniques et tychoplanctoniques, cela suggère que les conditions étaient différentes de celles qui existaient avant 2 600 ans BP, période pendant laquelle les mélanges de flore d'eau profonde et de flore de milieu peu profond (ou envahi par une végétation aquatique enracinée) étaient moins fréquents.

Conclusion

Les trois paramètres paléolimnologiques que nous avons pu mettre en évidence altitude des plans d'eau, productivité en diatomées et caractères trophiques ne semblent pas évoluer de manière synchrone :

- ▷ Productivité plutôt faible, plans d'eau en moyenne élevés et oligotrophie sont corrélés entre 4 800 et 4 600 ans BP (épisode I). La pauvreté en matières

nutritives et la faible productivité indiquent une alimentation essentiellement par les eaux de pluie.

- ▷ Forte productivité, plans d'eau en moyenne élevés et eutrophie sont corrélés entre 4 000 et 3 200 ans BP (épisode III) et vers 700 ans BP. De grandes quantités de matières nutritives sont apportées au lac par les tributaires et/ou le ruissellement.

Entre 3 200 et 2 600 ans BP, l'abaissement du plan d'eau est associé à une augmentation de l'oligotrophie. Le nombre important des tychoplanctoniques suggère une alimentation faible mais continue du lac par des eaux oligotrophes. Après *ca* 2 300 ans BP, l'abaissement très net du plan d'eau est associé à une eutrophisation (fin de l'épisode V) et une augmentation des benthiques. Cela indique une fréquence accentuée des époques d'assèchement.

Après 2 000 ans BP, le lac est resté moyennement productif et eutrophe, et le plan d'eau a connu des variations significatives à court terme, cette situation s'est prolongée jusqu'à la période sub-actuelle. Il y a alternance entre des périodes où les apports par les tributaires sont importants et de périodes sans apports.

Références

- Cholnoky, B. J. 1968. *Die Ökologie der Diatomeen in Binnengewässer*. Lehre, J. Cramer, 699 p.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. 1992. Changements climatiques et action anthropique sur le littoral congolais au cours de l'Holocène. *Bull. Soc. géol. France*, **163**, 1, 83-90
- Fröhlich, F. ; Servant-Vildary, S. 1989. Evaluation of diatom content by counting and infrared analysis in quaternary fluvio-lacustrine deposits from Bolivia. *Diatom Research* **4** 2, 241-248
- Gasse, F. 1980. Les diatomées lacustres plio-pléistocènes du Gadeb (Éthiopie). Systématique, paléoécologie, biostratigraphie. *Rev. Algol. Mem. hors-série*, **3**, 249 p.
- Hustedt, F. 1930. *Die Susswasser-Flora mitteleuropas. Bacillariophyta (diatomeae)*. Jena, Verlag Von Gustav Fischer, **10**, 466 p.
- Krammer, K. 1992. *PINNULARIA* eine Monographie der europäischen Taxa. Berlin. Stuttgart, J. Cramer, **26**, 353 p.
- Krammer, K. ; Lange-Bertalot, H. 1991. Susswasserflora von Mitteleuropa. Bacillariophyceae 3. Teil : Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Jena, VEB Gustav Fischer Verlag, **2/3**, 576 p.
- Letouzey, R. 1985. *Notices de la carte phytogéographique du Cameroun au 1:500 000*. , Yaoundé/Toulouse, Inst. Rech. Agr./Inst. Cart. Intern. Végétation.
- Maley, J. 1992. Commentaires sur la note de D. Schwartz : mise en évidence d'une péjoration climatique entre 2 500 et 2 000 ans BP en Afrique tropicale humide, *Bull. Soc. géol. France*, **163**, 3, 363-365.
- . 1995. Holocene changes in the African rain forest : paleomonsoon and sea surface temperature variations. *Terra Nostra* (14^e Congrès International Quaternary, Berlin), 176 p.
- Mölder, K. ; Tynii, R. 1967-1973. Über Finnland rezente und subfossile Diatomeen. *Compte rendus Soc. Geol. Finlande*, I, 1967, **34**, 199-217. *Bull. Geol. Soc. Finlande*, II, 1968, **40**, 151-170. III, 1969 **41**, 235-251. IV, 1970, **42**, 129-144. V 1971, **43**, 203-220. VI 1972, **44**, 141-149. VII, 1973, **45**, 159-179.
- Nguetsop, F. ; Servant-Vildary, S. 1996. Variations hydrologiques du lac Ossa (ouest Cameroun) au cours des 5 000 dernières années à partir de l'étude des diatomées. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 243-244.
- Patrick, R. ; Reimer, C. W. 1966. The Diatoms of the United States. Exclusive of Alaska and Hawai. Vol. 1 *Fragilariaceae, Eunotiaceae, Achnantheaceae, Naviculaceae*, Monographs of The Academy of Natural Sciences of Philadelphia. **13**, 688 p.
- Patrick, R. ; Reimer, C. W. 1975. The Diatoms of the United States. Exclusive of Alaska and Hawai. Vol. 2, Part 1, *Entomoneidaceae, Cymbellaceae, Gomphonoemaceae, Epithemiaceae* Monographs of The Academy of Natural Sciences of Philadelphia. **13**, 213 p.
- Pourchet, M. ; Pinglot, J. F. ; Maley, J. 1987. Résultats des mesures radiochimiques de quelques lacs camerounais. Grenoble/Montpellier, CNRS/ORSTOM, 12 p.
- Reynaud, I. ; Maley, J. 1994. Histoire récente d'une formation forestière du sud-ouest Cameroun à partir de l'analyse pollinique. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life Sciences*, **317**, 575-580.
- Reynaud-Farrera, I. 1995. Histoire des paléoenvironnements forestiers du sud Cameroun à partir d'analyses palynologiques et statistiques de dépôts holocènes et actuels. Thèse, Université de Montpellier II, 239 p.
- Reynaud-Farrera, I. ; Maley, J. ; Wirrmann, D. 1996. Végétation et climat dans les forêts du sud-ouest Cameroun depuis 4 770 ans BP : analyse pollinique des sédiments du Lac Ossa. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **322**, IIa, 749-755.
- Roux, M. ; Servant-Vildary, S. ; Servant, M. 1991. Inferred ionic composition and salinity of a bolivian Quaternary lake, as estimated from fossil diatom flora in the sediments. *Hydrobiologia*, **210**, 3-18.
- Schoeman, F. R. 1973. *Systematical and ecological study of the diatom flora of Lesotho with special reference to water quality*. Pretoria, V & R Printers, 355 p.
- Schwartz, D. 1992. Assèchement climatique vers 3000 ans BP et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique : quelques réflexions. *Bull. Soc. géol. France*, **163**, 3, 353-361.
- Servant-Vildary, S. ; Roux, M. 1990. Multivariate analyses of diatoms and water chemistry in Bolivian saline lakes. *Hydrobiologia*, **197**, 267-290.

- Servant-Vildary, S. ; Nguetsop, F. ; Roux, M. ; Reynaud-Farrera, I. ; Servant, M. ; Wirrmann, D. 1996. Relations statistiques diatomées/milieus aquatiques et application à l'estimation des paléoniveaux lacustres. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 93-94.
- Suchel, J. B. 1988. Les climats du Cameroun, Thèse, Univ. de Saint-Étienne, 4 tomes.
- Vincens, A. ; Buchet, G. ; Elenga, H. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; de Namur, C. ; Schwartz, D. ; Servant, M. ; Wirrmann, D. 1994. Changement majeur de la végétation du lac Sinnda (vallée du Niari, sud-Congo) consécutif à l'assèchement climatique holocène supérieur : apport de la palynologie. *C.R.Acad. Sci. Paris*, 318, II, 1521-1526.
- Vincens, A. ; Alexandre, A. ; Bertaux, J. ; Dechamps, R. ; Elenga, H. ; Maley, J. ; Mariotti, A. ; Meunier, J. D. ; Nguetsop, F. ; Reynaud-Farrera, I. ; Schwartz, D. ; Servant-Vildary, S. 1996. Évolution de la forêt tropicale en Afrique équatoriale atlantique durant les 4 000 dernières années et héritage sur les paysages végétaux actuels. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 287-289.
- Vincens, A. ; Elenga, H. ; Schwartz, D. ; de Namur, C. ; Bertaux, J. ; Fournier, M. ; Dechamps, R. 1996. Histoire des écosystèmes forestiers du Sud-Congo depuis 6 000 ans. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, p. 291-294.
- Wirrmann, D. 1992. Le lac Ossa : une monographie préliminaire. *Rev. Géogr. du Cameroun*, XI, 1, 28-38.
- Wirrmann, D. ; Ekodeck, G. ; Joyce. ; Kossoni, A. 1993. Mission de carottage dans le lac Ossa, *rapport ECOFIT*, 2 p.

28

Lac Ossa, Cameroun: relations statistiques diatomées/milieus aquatiques, application à l'estimation des paleo-niveaux lacustres durant les 5 000 dernières années. Comparaisons avec les changements de la végétation

FRANÇOIS NGUETSOP, SIMONE SERVANT-VILDARY, MAURICE ROUX,
ISABELLE REYNAUD-FARRERA, MICHEL SERVANT, DENIS WIRRMANN

Introduction

Les écosystèmes aquatiques (lacustres, marécageux ou fluviaux) sont des environnements sensibles aux changements climatiques. Ceux-ci s'inscrivent en effet par des modifications des caractéristiques physiques et chimiques du milieu aquatique (profondeur, variations de la température, salinité, composition ionique et pH des eaux). Chaque espèce de diatomées se développe dans une gamme limitée d'habitats qui lui sont caractéristiques. À l'intérieur de cette gamme, une espèce donnée tend à être plus abondante autour d'un optimum qui lui est particulier. Ainsi, la composition des communautés biotiques change en fonction des gradients environnementaux. Les remplacements successifs des espèces peuvent être considérés comme une fonction des variations de l'environnement.

Dans le cadre du Programme ECOFIT, une étude simultanée des diatomées, des pollens et de la sédimentologie a été entreprise sur le lac Ossa (Nguetsop et Servant-Vildary, 1996 ; Reynaud et Maley, 1994 ; Reynaud-Farrera, 1995 ; Wirrmann, 1992). Deux objectifs complémentaires étaient fixés : (1) reconstituer par la palynologie l'état de la végétation autour du lac Ossa car il permet d'appréhender une résultante du climat ; (2) reconstituer le bilan hydrologique des lacs par l'étude des indicateurs aquatiques comme les diatomées car il permet d'atteindre un paramètre climatique (précipitation-évaporation (P-E)).

La comparaison des résultats obtenus par ces deux méthodes différentes avait pour but d'estimer le temps de réponse de l'écosystème forestier aux forçages climatiques (la végétation répondant de manière différée aux

changements climatiques, les diatomées répondant de manière instantanée) et de vérifier si les données ont un caractère local ou régional. Nous ne reprendrons pas ici la présentation du site d'étude, les méthodes d'échantillonnage de la carotte étudiée et les analyses de diatomées qui sont développées dans un autre article (Nguetsop et Servant-Vildary, ce volume).

Matériel d'étude

Les diatomées sont des algues microscopiques à carapace siliceuse externe qui sont présentes dans tous les milieux aquatiques ou humides. Cosmopolites, ubiquistes et possédant la faculté de se fossiliser grâce à leurs frustules siliceux, elles constituent un outil particulièrement favorable en écologie et paléoécologie. De par leur taille microscopique, la quantité de diatomées conservée dans les sédiments est souvent très grande de même que la diversité spécifique, ces caractéristiques sont nécessaires aux méthodes statistiques qui permettent d'interpréter la composition des assemblages en fonction des gradients environnementaux. De ce fait, cet indicateur a été extensivement utilisé (Charles, 1985 ; van Dam, 1981 ; Servant-Vildary et Roux, 1990 ; Vyverman, 1995). Pour le Quaternaire, les taux de recouvrement entre les associations actuelles et fossiles étant en général important, les résultats obtenus sur la flore actuelle peuvent être sans problèmes appliqués aux flores fossiles (Roux *et al.*, 1991).

Les différentes techniques d'analyse des données (Ter Braak et Prentice, 1988) qui ont été utilisées dans cette étude pour estimer les variations passées de la profondeur ne seront pas détaillées ici, les résultats obtenus

étant similaires, nous présenterons seulement la méthode, des moyennes par classes. Le détail des analyses taxonomiques et statistiques pourra être consulté dans la thèse de Nguetsop (1997).

Méthodes

Identifier puis quantifier les interactions entre la composition floristique et les paramètres environnementaux actuels : calibration diatomées/bathymétrie.

Stratégie d'échantillonnage : la recherche des « analogues actuels »

On appelle « analogues actuels » les associations de diatomées qui caractérisent une situation du lac au temps *t*. La constitution d'une base de données d'analogues consiste à rechercher dans les environnements actuels, toutes les situations qui ont pu se présenter dans le passé. Il est évidemment illusoire de penser les trouver toutes, mais plus le nombre d'analogues actuels sera grand, plus l'estimation du paramètre dans le passé sera précise. En gardant à l'esprit le paramètre à estimer (ici la profondeur), une stratégie d'échantillonnage sera mise en place de façon à recouvrir une gamme étendue des profondeurs (de la plus faible à la plus élevée). Les échantillons seront répartis sur toute la superficie du lac et l'altitude du plan d'eau sera mesurée. Si un environnement n'est pas représenté dans le lac (par exemple des bas fonds marécageux humides), nous rechercherons cet analogue en nous déplaçant dans l'espace, tout en restant dans le même contexte climatique à proximité du lac Ossa (Figure 1).

L'échantillonnage concerne les sédiments superficiels dans lesquels les associations de diatomées sont bien conservées. La profondeur moyenne du lac est actuellement de trois mètres (Pourchet *et al.*, 1987). Une centaine d'échantillons a été recueillie à différentes périodes de l'année, dans un intervalle de profondeurs allant de 5 cm en janvier, mars, avril, (saison sèche) à 410 cm en mai, juillet et décembre (saison des pluies).

La méthode d'échantillonnage des diatomées ne permet pas d'atteindre les variations saisonnières. En effet, l'association de diatomées conservée dans les sédiments superficiels correspond à une synthèse naturelle de la flore qui s'est développée dans toute la colonne d'eau pendant les 3-10 dernières années. En conséquence, nous avons utilisé les profondeurs moyennes annuelles qui ont été obtenues en utilisant comme valeur du marnage (452 cm), différence entre l'altitude du plan d'eau entre les plus hautes eaux et les plus basses eaux (mesures effectuées de l'exutoire entre mai 1992 et août 1993, Figure 2). Les précipitations mesurées à la station de Dizangué montrent une assez bonne corrélation entre l'altitude des plans d'eau et les précipitations. L'éventail des valeurs est compris entre 180 et 386 cm pour l'ensemble des échantillons.

Ordination

La composition floristique est étudiée dans chacun des échantillons. Chaque échantillon est caractérisé d'une part par sa composition spécifique (l'abondance de chaque espèce étant représentée en pourcentage par rapport à la flore totale) et d'autre part par les paramètres

environnementaux mesurés : profondeur, pH, composition ionique, température (soit dix-sept paramètres au total). La part qui revient à chacun des paramètres mesurés sur la distribution spatiale des diatomées est mise en évidence par une analyse canonique des correspondances (CCA). La CCA est une méthode d'ordination complexe qui tient compte simultanément de l'ensemble des espèces et de leurs relations avec les gradients environnementaux. Les gradients composites obtenus, encore appelés facteurs, sont des combinaisons linéaires des variables environnementales. Le diagramme (Figure 3) montre que, parmi les dix-sept paramètres environnementaux mesurés, la profondeur est le paramètre qui intervient de manière prépondérante sur la floristique (facteur 1). Ces paramètres expliquent 48 % de la variance floristique totale.

Régression

L'interprétation de la composition floristique en terme de réponse des espèces au gradient de profondeur inclut une analyse directe du gradient dans lequel l'abondance de chaque espèce est décrite comme une fonction linéaire de la variable environnementale mesurée. Si l'abondance des espèces change de façon linéaire le long

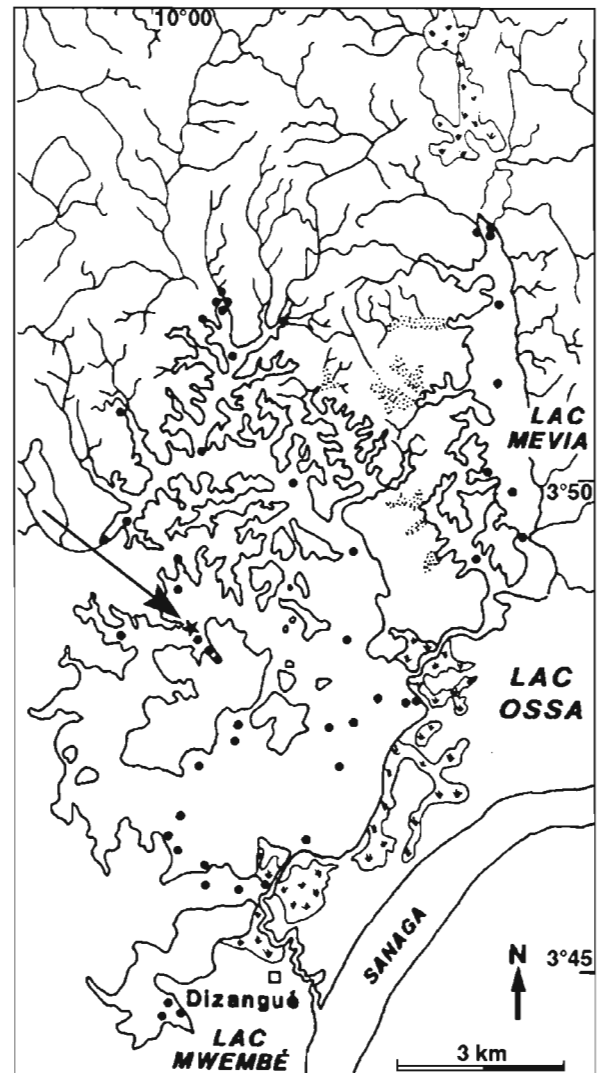


Figure 1 Localisation des échantillons de vase superficielle dans les lacs Ossa et Mwembé (points) et de la carotte OW4 (étoile).

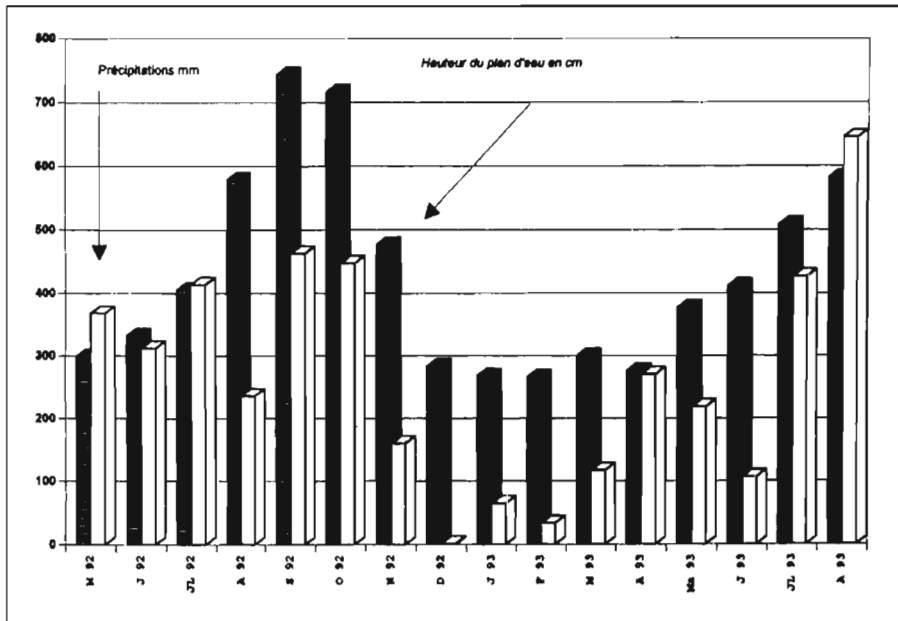


Figure 2 Variabilité mensuelle des plans d'eau à l'exutoire et des précipitations à Dizangué, entre mai 1992 et avril 1993.

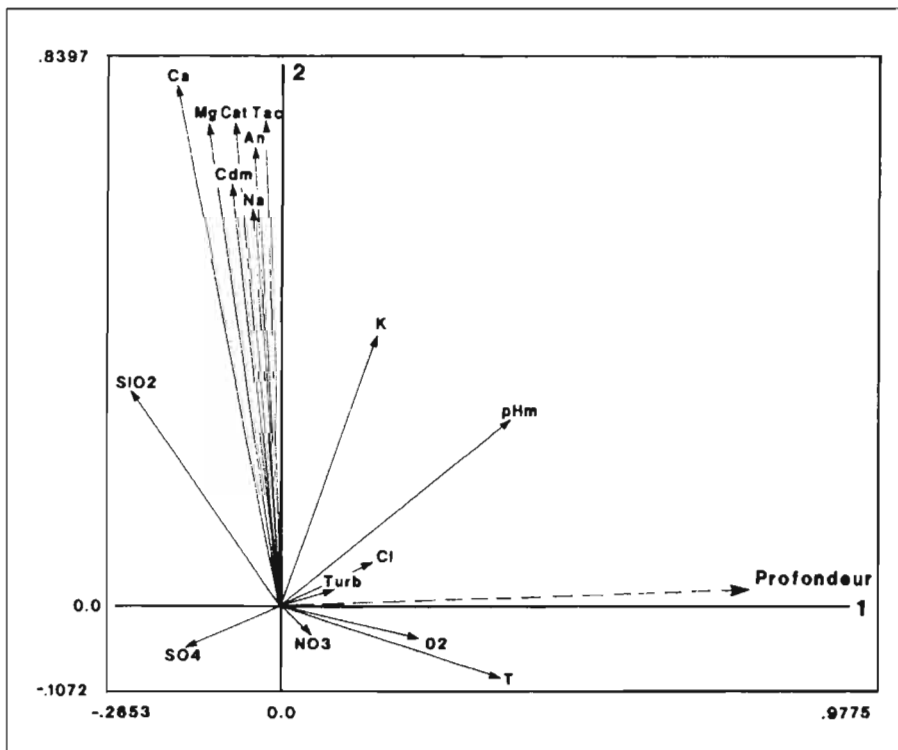


Figure 3 Analyse canonique des correspondances. Ordination des dix-sept variables environnementales. L'axe 1 est fortement corrélé à la profondeur (0,97). Les variables expliquent 48% de la variance de la floristique.

d'un gradient environnemental, un modèle de réponse linéaire peut être une base raisonnable pour analyser les données d'abondance quantitative en fonction d'une gamme étroite de variation environnementale. Il est alors approprié de déterminer une ligne droite par régression linéaire. La formule $Y = aX + b$ décrit cette relation linéaire, avec « b », l'ordonnée à l'origine de l'axe des Y la variable environnementale (ici la profondeur) et « a », la pente de la droite (ou coefficient de régression) et X (relevé défini par l'ensemble des espèces est repéré par sa coordonnée factorielle sur l'axe 1). Dans le cas du lac Ossa, l'équation est la suivante :

$$Y = 74,49 X + 314,52$$

Le coefficient de détermination ($r^2 = 0,97$) indique à la fois l'intensité du lien entre les 2 variables X et Y et

la linéarité de ce lien. Cette valeur montre que la relation entre les diatomées et la profondeur est très forte.

Calibration

Quand la relation entre la floristique et la variable environnementale est connue, nous pouvons renverser l'équation, c'est-à-dire calculer (Y') la variable environnementale connue (Y) à partir de X' qui définit floristiquement le relevé (c'est en réalité la coordonnée factorielle de l'échantillon sur l'axe 1). $Y' = aX' + b$. En réestimant Y, le paramètre mesuré, par l'intermédiaire de cette équation, a et b étant connus, on valide la formule de régression. Si Y' est proche de Y ($Y' - Y$ étant le plus petit possible), la moyenne de la somme des écarts entre la valeur mesurée et la valeur estimée est considé-

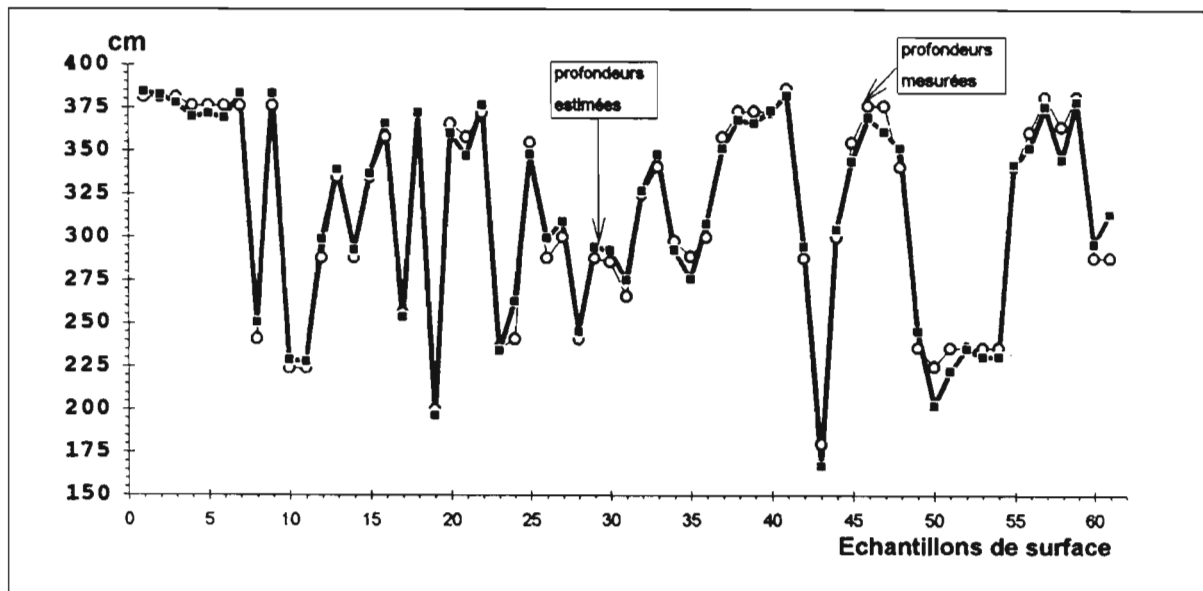


Figure 4 Comparaison entre les valeurs mesurées (moyennes annuelles) des plans d'eau au niveau des échantillons de vase superficielle (cercles vides) et les valeurs réestimées de la profondeur par la fonction de transfert (carrés noirs).

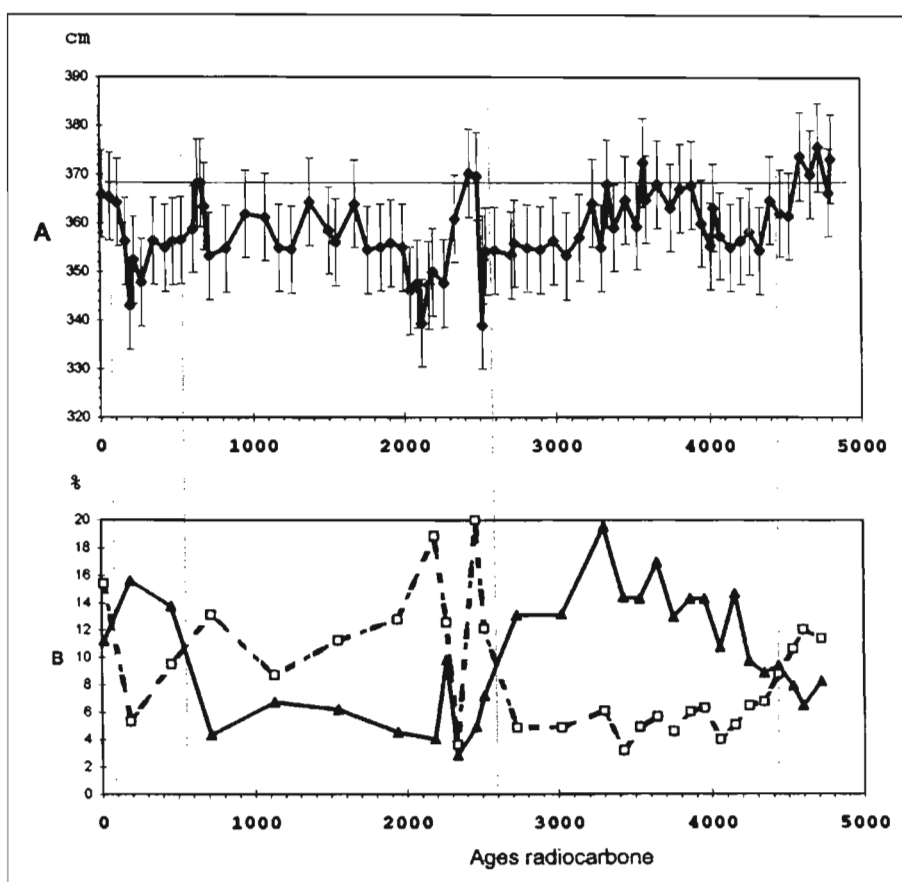


Figure 5 (A) Paleobathymétrie du lac Ossa au cours des 5000 dernières années. L'altitude des plans d'eau est exprimée en cm. (B) Modification de la végétation. La courbe continue représente les variations en pourcentage des Caesalpinaceae (indicateur de forêt dense humide), la courbe en pointillé représente les variations des Alchornea, indicateurs de forêt perturbée.

rée comme l'écart moyen, S^2 étant l'écart type moyen. Si S^2 est petit, l'équation est considérée comme suffisamment bonne pour être appliquée aux associations fossiles. La valeur de S^2 obtenue étant de ± 9 cm. La superposition des points (Figure 4) représentant les valeurs mesurées de la profondeur aux différents points de prélèvements et les valeurs réestimées de la profondeur confirme la qualité de la formule de régression qui peut alors être appliquée pour quantifier les variations passées de la profondeur.

Appliquer la relation établie sur l'étude de la flore actuelle pour estimer les paleovariations des niveaux lacustres qui sont enregistrées par une flore fossile conservée dans les sédiments d'une carotte lacustre effectuée dans le lac.

En remplaçant seulement X par X" qui représente l'ordination des échantillons fossiles sur l'axe 1, X" étant la coordonnée factorielle sur l'axe 1 de chaque échantillon fossile. Ces valeurs sont obtenues par une analyse factorielle sur un tableau de données comprenant les

tableaux floristiques fossiles et actuels superposés. Les valeurs de Y" obtenues correspondent à la profondeur estimée pour chaque niveau fossile, plus ou moins l'écart type. Cette estimation a été effectuée sur la carotte OW4, également étudiée en palynologie (Reynaud-Farrera, 1995a). La courbe obtenue représente les altitudes des plans d'eau en moyennes décennales, avec une maille de 63 ans (Figure 5A).

Résultats

L'échantillon S034 situé le plus près de la carotte sera utilisé comme échantillon de référence. Sa valeur mesurée est de 373 cm et sa valeur estimée est de 368 cm.

1. Les variations interannuelles estimées au cours des 5 000 dernières années sont dans l'ordre de grandeur (36 cm) de la variation interannuelle déduite de mesures effectuées au niveau de l'exutoire (29 cm) (Figure 1). L'altitude moyenne décennale des plans d'eau a varié entre la valeur minimum (339 cm) et la valeur maximum (375 cm) à l'endroit du sondage soit 36 cm entre les points les plus bas et les points les plus hauts) (Figure 5A).
2. Le plan d'eau a été un peu plus bas qu'actuellement au lieu du sondage, sauf vers 4 800, 3 600, 2 400, 700 ans BP. Les plus bas niveaux se situent entre *ca.* 4 400 et 4 000 ans, entre 3 100 et 2 500 ans, vers 2 000 ans et entre 400 et 200 ans.

Cette courbe paléohydrologique est un bilan en eau (P-E) qui représente la somme des apports en eau dans la cuvette du lac Ossa, moins l'évaporation et les pertes par l'exutoire. L'intensité des variations saisonnières des plans d'eau au niveau du lac (environ 5 m) est compatible avec la seule intervention du bassin versant du lac Ossa. En résumé, le bilan hydrologique tel qu'il a été déterminé par les diatomées représente le climat local.

Les résultats des études palynologiques (Reynaud-Farrera *et al.*, 1996) qui sont résumés par les variations en pourcentages des *Caesalpinaceae* (considérées comme indicateurs de forêt dense) et par les variations d'un des éléments pionniers (*Alchornea*), considéré comme indicateur d'une forêt perturbée (Figure 5B), vont nous permettre d'émettre quelques hypothèses sur l'évolution du climat.

Discussion

Les données palynologiques suggèrent que la végétation de la région du lac Ossa a évolué entre deux types de paysages :

- ▷ Un paysage de *forêt dense humide* à *Caesalpinaceae*, dont l'équivalent actuel le plus proche est la forêt biafréenne développée autour du Golfe de Guinée à des altitudes qui varient de 200 à 800 m. Actuellement, le lac Ossa se situe dans la forêt littorale atlantique caractérisée par *Lophira alata* et *Sacoglottis gabonensis* qui se développent dans des conditions climatiques proches de la précédente mais en plus basse altitude (0-200 m). Dans les sédiments, les faibles pourcentages en taxons héliophiles indiquent que la forêt était faiblement perturbée (dynamique interne relativement lente).
- ▷ Un paysage de *forêt humide* sans équivalent actuel

connu, caractérisé par des taxons d'arbres héliophiles comme *Alchornea* et *Macaranga*. Le maintien de ces taxons durant de longues périodes (de 2 600 à 500 ans BP environ) indique que l'écosystème était fréquemment et entièrement perturbé sans possibilité d'évolution d'un stade pionnier à héliophile vers un stade de forêt dense.

Durant les phases de forêt dense humide, nous observons une augmentation des *Caesalpinaceae* entre 4 200 et 3 300 ans BP. Cette progression a débuté après une phase de haut niveau lacustre (de 4 800 à 4 600 ans BP) et elle se poursuit sans interruption malgré une baisse du niveau lacustre entre 4 400 à 4 000 ans BP. La reconquête de la forêt à *Caesalpinaceae* vers 450 ans BP se situe juste après un épisode bref de haut niveau lacustre à *ca.* 680-630 ans BP et elle se maintient malgré une baisse du niveau lacustre entre *ca.* 600 et 200 ans BP. Les bas niveaux lacustres seraient liés à une perturbation climatique locale (diminution de l'évaporation) qui n'affecte pas le développement de la forêt à *Caesalpinaceae*. Cela pourrait s'expliquer par le maintien d'une humidité atmosphérique élevée favorable à la forêt dense humide alors que les précipitations deviendraient plus faibles, d'où l'abaissement des niveaux lacustres. Cette interprétation pour la période 4 400-3 800 ans BP, est en accord avec la présence de taxons montagnards liés à une humidité atmosphérique permanente.

Durant la phase à forêt humide perturbée, l'estimation de la bathymétrie montre que le lac ne s'est pas asséché. Mais des phases d'assèchements épisodiques ont pu avoir lieu qui auraient provoqué le maintien d'une forêt ouverte.

Le changement le plus important de la végétation que l'on identifie par la palynologie est caractérisé vers 2 600 ans BP par le passage d'une forêt dense humide à une forêt perturbée. Simultanément, les apports allochtones de taxons montagnards disparaissent. Ce changement se situe à la fin d'une période de bas niveaux lacustres qui a débuté à *ca.* 3 100 ans. Cette période de bas niveau lacustre est l'aboutissement d'une tendance générale à l'abaissement du plan d'eau qui a commencé dès *ca.* 3 500 ans. Ces observations suggèrent que la forêt a répondu avec un déphasage de l'ordre de 300 ans à l'instauration de conditions climatiques plus sèches que celles de l'époque antérieure. Ce changement majeur est également connu dans d'autres régions (Vincens *et al.*, 1994, 1996 ; Maley, 1995 ; Schwartz, 1992).

La période comprise entre 2 500 et 2 000 ans BP est caractérisée par une forte variabilité à court terme des niveaux lacustres. Cette variabilité est corrélée à des modifications du paysage végétal : les graminées atteignent des pourcentages élevés et les pics d'*Alchornea* coïncident soit avec les épisodes de plus hauts niveaux lacustres (*ca.* 2 500 ans) soit à de bas niveaux (*ca.* 2 200 ans).

Conclusion

L'altitude moyenne annuelle estimée des plans d'eau a été au cours des 5 000 dernières années peu différente de ce qu'elle est actuellement. Les faibles variations décennales à pluridécennales des plans d'eau laissent

présumer qu'il n'y a pas eu de longues ou très fortes périodes sèches ou arides dans le bassin du lac Ossa. Cela est en accord avec les données de la palynologie qui montrent que la forêt s'est maintenue pendant les 5 000 dernières années. Les changements internes à la forêt individualisés par la palynologie, passage d'une forêt dense humide de type biafréen à une forêt perturbée, ne peuvent pas être expliqués par les seules variations des bilans en eau. Par contre, la période de transition (2 700-2 100 ans BP) pendant laquelle la forêt dense humide disparaît est clairement corrélée à une longue période de bas niveaux lacustres qui avaient commencé plusieurs centaines d'années auparavant. La forêt dense est liée indifféremment à de hauts niveaux et à des bas niveaux lacustres, il est clair que dans ces cas là, il faut faire intervenir des causes autres que les précipitations pour expliquer la permanence de la forêt dense. La permanence d'une humidité atmosphérique par la présence de nuages, sans précipitations (4 400-4 000 ans BP et 450-200 ans BP) ne gênent pas la forêt dense mais influe sur les bilans en eau (Reynaud-Farrera, 1995).

Par contre, pour les périodes pendant lesquelles la forêt perturbée se maintient alors que les niveaux lacustres sont hauts, un mécanisme différent doit être proposé, mais cela pourrait être du à un étalement de la saison sèche peu favorable à la reconstitution d'une forêt dense.

Au cours des 5 000 dernières années, la comparaison des données palynologiques permet de proposer trois types de situation climatique qui présentent un grand degré de vraisemblance si l'on tient compte des données obtenues dans des régions proches (Congo notamment), cela pour la période 2 600-2 100 ans BP expliquée par la présence de pluies orageuses et pour la période 3 900-3 100 ans BP pour laquelle Maley (ce volume) relie la présence de nuages à la présence d'un Golfe de Guinée froid, ce qui provoquerait une humidité atmosphérique sans pluies mais qui grâce aux réserves en eau suffisantes accumulées pendant la période précédente (4 800 ans BP) permettrait le maintien de la forêt dense. La période caractérisée par le maintien d'une forêt perturbée et expliquée comme étant due à un allongement de la saison sèche est pour le moment la plus fragile, bien que des conditions sèches ont été mises en évidence au Congo (Vincens *et al.*, 1996a et b; Bertaux *et al.*, 1995), qui ont été suivies par une recolonisation forestière récente datée d'environ 600-700 ans comme dans le cas du lac Ossa. La baisse des niveaux lacustres avant 600 (entre 400 et 200 ans) correspond au Petit Age de la Glace et est certainement liée à un Golfe de Guinée froid.

Les deux points les plus intéressants à souligner sont que (1) la disparition de la forêt dense à 2 600 ans BP est l'aboutissement d'une longue période à tendance négative qui a débuté vers 3500 ans et qui a connu son apogée entre 2 600 et 2 000 ans BP; (2) la reconstitution de la forêt dense vers 450 ans BP est la réponse différée de 200 ans à un bilan positif des plans d'eau mais aussi à une longue période de bilans globalement positifs (2 000 à 1 000 ans BP) où la forêt n'a pas répondu mais durant laquelle, malgré de longues saisons sèches, les réserves en eau avaient pu être reconstituées après la période la plus sèche de 2 600 et 2 000 ans BP.

Références

- Bertaux, J. ; Sifeddine, A. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. ; Elenga, H. 1996. Enregistrement sédimentologique de la phase sèche d'Afrique équatoriale ca 3 000 BP par la spectrométrie IR dans les lacs Sinnda et Kitina (Sud-Congo). *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 213-215.
- Charles, D. F. 1985. Relationships between surface sediment diatom assemblages and lake water characteristics in Adirondack lakes. *Ecology*, **66**, 994-1011.
- Maley, J. 1995. Holocene changes in the African rain forest paleomonsoon and sea surface temperature variations. *Terra Nostra (14^e Congrès International Quaternary*, Berlin), p. 176.
- Nguetsop, F. ; Servant-Vildary, S. 1996. Variations hydrologiques du lac Ossa (ouest Cameroun) au cours des 5 000 dernières années à partir de l'étude des diatomées. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 243-244.
- Pourchet, M. ; Pinglot, J. F. ; Maley, J. 1987. Résultats des mesures radiochimiques de quelques lacs camerounais. Grenoble/Montpellier, CNRS/ORSTOM, 12 p.
- Reynaud, I. ; Maley, J. 1994. Histoire récente d'une formation forestière du Sud-ouest-Cameroun à partir de l'analyse pollinique. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life Sciences*, **317**, 575-580.
- Reynaud-Farrera, I. 1995. Histoire des paléoenvironnements forestiers du sud-Cameroun à partir d'analyses palynologiques et statistiques de dépôts holocènes et actuels. Thèse, Université de Montpellier II, 239 p.
- Reynaud-Farrera, I. ; Maley, J. ; Wirrmann, D. 1996. Végétation et climat dans les forêts du sud-ouest Cameroun depuis 4 770 ans BP : analyse pollinique des sédiments du Lac Ossa. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **322**, IIa, 749-755.
- Roux, M. ; Servant-Vildary, S. ; Servant, M. 1991. Inferred ionic composition and salinity of a Bolivian Quaternary lake, as estimated from fossil diatom flora in the sediments. *Hydrobiologia*, **210**, 3-18.
- Schwartz, D. 1992. Assèchement climatique vers 3 000 ans BP et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique : quelques réflexions. *Bull. Soc. géol. France*, **163**, 3, 353-361.
- Servant-Vildary, S. ; Roux, M. 1990. Multivariate analyses of diatoms and water-chemistry in Bolivian saline lakes. *Hydrobiologia*, **197**, 267-290.
- Servant-Vildary, S. ; Nguetsop, F. ; Roux, M. ; Reynaud-Farrera, I. ; Servant, M. ; Wirrmann, D. 1996. Relations statistiques diatomées/milieus aquatiques et application à l'estimation des paléoniveaux lacustres. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 93-94.

- Ter Braak, C. J. F. ; Prentice, I. C. 1988. A theory of gradient analysis. Dans : M. Begon, A. H. Fitter, E. D. Ford et A. Macfadyen (dir. publ.), *Advances in Ecological Research*, **18**, 271-317.
- Van Dam, H. ; Suurmond, G. ; Ter Braak, C. J. F. 1981. Impact of acidification on diatoms and chemistry of Dutch moorlands pools. *Hydrobiologia*, **83**, 425-459.
- Vincens, A. ; Buchet, G. ; Elenga, H. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; de Namur, C. ; Schwartz, D. ; Servant, M. ; Wirrmann, D. 1994. Changement majeur de la végétation du lac Sinnda (vallée du Niari, sud-Congo, consécutif à l'assèchement climatique holocène supérieur : apport de la palynologie). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **318**, II, 1521-1526.
- Vincens, A. ; Alexandre, A. ; Bertaux, J. ; Dechamps, R. ; Elenga, H. ; Maley, J. ; Mariotti, A. ; Meunier, J. D. ; Nguetsop, F. ; Reynaud-Farrera, I. ; Schwartz, D. ; Servant-Vildary, S. 1996. Évolution de la forêt tropicale en Afrique équatoriale atlantique durant les 4 000 dernières années et héritage sur les paysages végétaux actuels. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 287-289.
- Vincens, A. ; Elenga, H. ; Schwartz, D. ; de Namur, C. ; Bertaux, J. ; Fournier, M. ; Dechamps, R. 1996. Histoire des écosystèmes forestiers du sud-Congo depuis 6 000 ans. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 291-294.
- Vyverman, W. ; Sabbe, K. 1995. Diatom-temperature transfer functions based on the altitudinal zonation of diatom assemblages in Papua New Guinea : a possible tool in the reconstruction of regional palaeoclimatic changes. *Journal of Paleolimnology*, **13**, 65-77.
- Wirrmann, D. 1992. Le lac Ossa : une monographie préliminaire. *Rev. Géogr du Cameroun*, **XI**, 1, 28-38.

29

La relation homme/milieu dans la réserve de la Lopé (Gabon) au cours de l'Holocène; les implications sur l'environnement

RICHARD OSLISLY, LEE WHITE

Introduction

L'intérêt pour la recherche archéologique en Afrique centrale forestière est un phénomène récent qui a débuté dans les années 60, notamment avec une nouvelle orientation des recherches qui va cette fois tenir compte des variations climatiques du Quaternaire (Mortelmans et Monteyne, 1962; De Ploey, 1963), principalement au cours du Pléistocène récent et de l'Holocène, facilitant ainsi l'étude des cultures humaines dans leur contexte environnemental. Cette nouvelle approche scientifique qui allie les sciences de la terre et les sciences humaines devait nécessairement se développer pour faire face à la problématique de l'immensité du bloc forestier tropical. C'est donc la pluridisciplinarité des équipes de recherches qui va permettre une meilleure compréhension des relations qui ont existé et qui existent entre l'homme et son environnement naturel.

La recherche et l'analyse des différentes formes de cette interaction représentent un objectif essentiel des travaux que nous menons dans la réserve de la Lopé au Gabon. Un bref rappel historique sur cette région nous apprend que l'année 1982 a connu le démarrage des recherches archéologiques, historiques, paléoenvironnementales, botaniques et les premières études sur les primates dans leur environnement avec la création de la Station d'études des gorilles et des chimpanzés, financée par le Centre international de recherches médicales de Franceville. En 1992 débute un très important programme de conservation et d'utilisation rationnelle des écosystèmes forestiers d'Afrique Centrale, ECOFAC, financé par l'Union Européenne. Dans le cadre de la

composante Gabon, la réserve de la Lopé a été choisie pour le déroulement de ce programme.

C'est fort des acquis d'une décennie de données essentielles et de nouveaux moyens de recherche que nous allons, dans cet article, débattre des premiers résultats sur les interrelations entre l'homme et son environnement au cours de l'Holocène dans le très complexe écosystème de la réserve de la Lopé.

La zone d'étude

Un examen de la carte de l'Afrique centrale atlantique sur le bloc forestier qui se développe du sud Cameroun au Congo, montre à l'approche de l'équateur, une importante ouverture constituée par une mosaïque forêt-savanes (1 000 km²) et traversée par le fleuve Ogooué (Figure 1). La région de la moyenne vallée de l'Ogooué, située à cheval sur l'équateur entre les longitudes 11° et 12°, se caractérise par des paysages d'enclaves de savane environnées par la forêt sempervirente. La réserve de la Lopé en est la zone la plus représentative; elle a la forme d'un trapèze allongé (Figure 1) d'une superficie de 5 000 km² dont la limite nord est représentée par le fleuve Ogooué, la limite occidentale par la Mingoué, la limite orientale par l'Offoué et le côté sud par une ligne qui joint les sources de la Mingoué à l'Offoué.

Les conditions morpho-structurales déterminent deux types de modelés principaux :

- ▷ un modelé de collines convexes de 200 à 400 m d'altitude ou surbaissées formant les plaines de savanes sur le socle cristallin.
- ▷ des lignes de crêtes dominantes (400-900 m d'altitude) d'axes méridiens sur d'étroites arrêtes schisto-

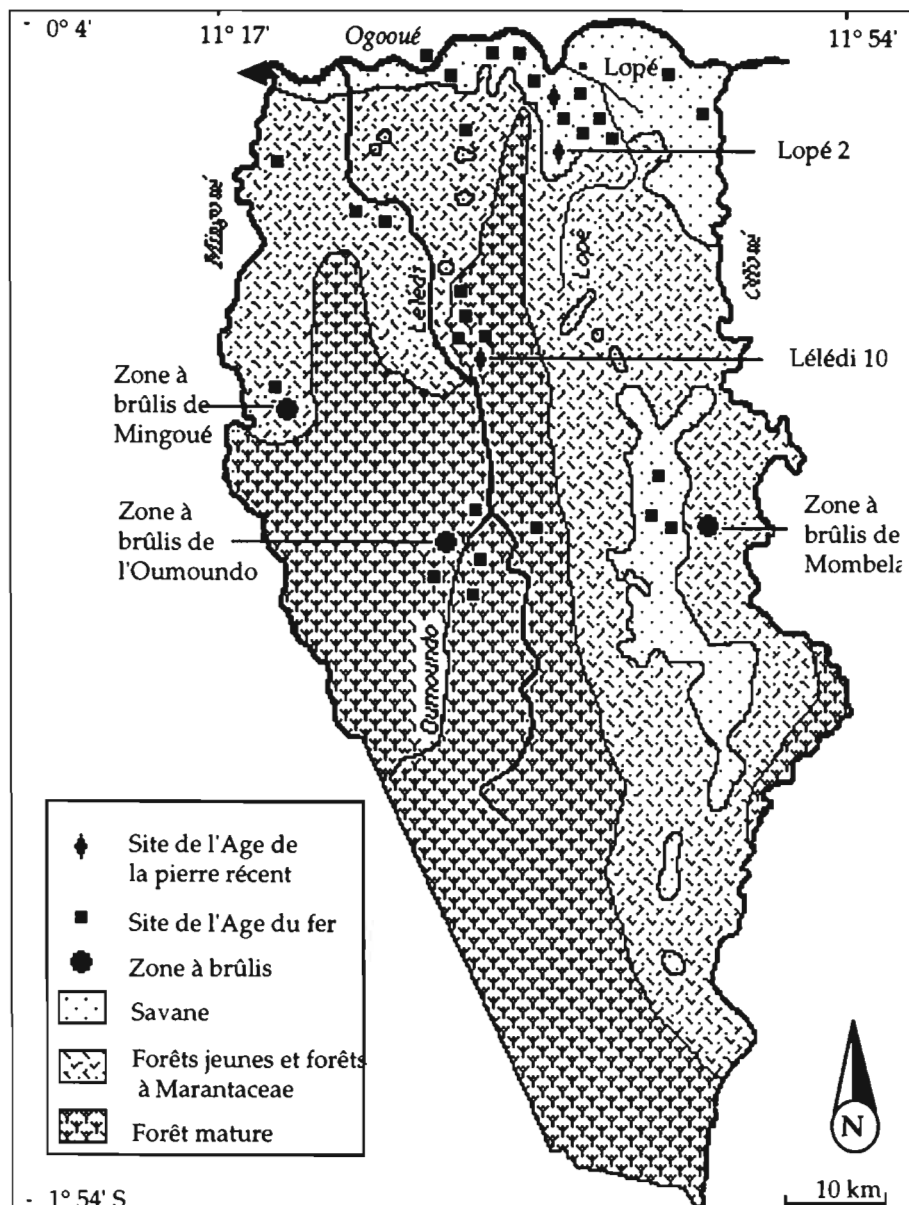


Figure 1
La réserve de la Lopé en Afrique centrale : carte de la végétation et des sites archéologiques.

quartzitiques offrant des versants de 45° de pente qui séparent les sillons des vallées de la Mingoué, la Lélédi et l'Offoué.

Si la réserve de la Lopé s'inscrit dans le régime équatorial du pays, humide et chaud, homothermique, avec un dédoublement de la saison des pluies, elle se distingue par une importante et étonnante chute de la pluviosité zonale. En effet sa position géographique en arrière des Monts de Cristal et de la partie nord-occidentale du Massif du Chaillu la met à l'abri des flux humides atlantiques. Ainsi la cuvette de la Lopé est l'une des régions les plus sèches du pays avec des isohyètes de 1 600 et 1 400 mm et trois mois de sécheresse écologique annuelle avec moins de 50 mm d'eau par mois et 25 °C de température moyenne. Les données météorologiques (1984-1994) de la station de recherche de la réserve soulignent cette relative sécheresse avec des années à déficit pluvial important, 1 168 mm en 1986, 1 239 mm en 1992 et des années pluvieuses, 1 703 mm en 1984, 1 848 mm en 1994 par rapport à la moyenne de 1 540 mm. Pendant la journée l'hygrométrie en savane s'abaisse à 30 % avec des températures dépassant les 30 °C. Cette situation d'ano-

malie climatique dans un contexte général à forte pluviosité est l'un des facteurs de maintien des savanes au sein d'un environnement plus spécifiquement forestier.

La réserve de la Lopé présente une mosaïque complexe de types de végétation. Les savanes apparaissent dans une large bande de plus ou moins 15 km sur les rives du fleuve Ogooué pour la partie nord de la réserve et sur la rive gauche de l'Offoué dans la zone orientale. On distingue de larges savanes ouvertes fort bien représentées dans la cuvette de la Lopé et de petites enclaves savaniques ouvrant la forêt. Il s'agit de formations herbacées maigrement arbustives qui appartiennent au groupe des savanes à *Pobeguinea arrecta* présentant sur le plan floristique une bonne homogénéité (Descoings, 1974).

Les arbustes sont des espèces typiquement savaniques tels que *Crossopteryx febrifuga*, *Nauclea latifolia*, *Bridelia ferruginea*, *Psidium guineense* avec une importance variable selon l'édaphisme. Ces formations arbustives disparaissent au fur et à mesure que l'on se déplace vers l'ouest. La grande majorité des savanes est brûlée annuellement lors de la grande saison sèche mais quelques unes par leur inaccessibilité ne le sont pas.

La forêt adjacente aux zones de savanes montre une couverture discontinue de la canopée qui favorise le développement dans le sous-bois de grandes Monocotylédones, comme les Marantaceae et les Zingiberaceae, c'est la « Forêt à Marantaceae » (Letouzey, 1968 ; White *et al.*, 1995). Ce type de forêt a une origine relativement récente, reflétant par là, le processus de recolonisation des savanes (White, sous presse) par les espèces arborées telles que *Aucoumea klaineana* (Burseraceae), *Lophira alata* (Ochnaceae) et *Sacoglottis gabonensis* (Humiriaceae).

Si l'on pénètre plus profondément la forêt, la canopée devient continue, la diversité des espèces augmente alors que la densité des plantes herbacées diminue ; c'est la forêt mature qui se caractérise par un grand nombre d'arbres des familles de Caesalpiniaceae (*Augouardia letestui*, *Dialium soyauxii*, *Sindoropsis letestui*), d'Olacaceae (*Strombosia zenkeri*, *Strombosopsis tetrandra*, *Coula edulis*) et de Myristicaceae (*Scyphocephalum ochocoa*, *Coelocaryon preussi*).

Les derniers inventaires botaniques (White, 1995) recensent plus de 1 350 espèces végétales appartenant à 112 familles taxonomiques, démontrant par là combien la végétation de la réserve de la Lopé est riche et variée. Elle est aussi caractérisée par d'importantes mouvances végétales passées et en particulier par le processus de colonisation des savanes par la forêt qui semble s'effectuer d'autant plus facilement quand l'homme est absent de la région (Oslisly, 1993, 1996 ; White, sous presse).

Dans cet environnement forestier, la réserve de la Lopé apparaît donc comme une « oasis de savanes » sur près de 800 km², qui a probablement joué un très important rôle d'escale pour les groupes humains et ce depuis fort longtemps, si l'on se réfère aux nombreuses traces d'occupations et aux très abondants vestiges archéologiques (Oslisly, sous presse).

Les plus vieilles traces de l'homme dans cette région sont estimées à 400 000 ans avec des galets taillés découverts dans la haute terrasse de l'Ogoué perchée à 175 m au dessus du niveau des eaux (Oslisly et Peyrot, 1992a). On constate également que les nombreux témoins lithiques des périodes anciennes et moyennes de la pierre taillée sont apparents dans les formations perturbées et remaniées de type stone-line ou dans les dépôts alluviaux érigés en terrasses ; comme le fort degré d'acidité de ces types de sol (pH compris généralement entre 5 et 6) empêche la conservation des restes organiques et ostéologiques, toute approche de la relation entre les chasseurs-cueilleurs de ces périodes anciennes et leur environnement, est rendue problématique.

Il n'en est pas de même pour la formation de couverture argilo-sableuse sus-jacente à la stone-line où se découvrent des vestiges archéologiques et organiques, relevant particulièrement de la période Holocène (12 000 ans à l'Actuel). Les cultures de l'Holocène inférieur et moyen s'inscrivent dans un contexte de l'âge récent de la pierre jusqu'à ca 4 000-3 500 ans BP alors que l'Holocène récent qui suit, va voir se développer les cultures néolithiques et de l'âge du fer.

Quand on parvient dans cette région, après un long parcours routier essentiellement dominé par la grande

forêt sempervirente, le fait le plus surprenant est l'ouverture soudaine du paysage forestier avec la présence d'enclaves savaniques et dès que l'on atteint un sommet collinaire, on acquiert tout à coup une vue très lointaine sur l'horizon. Les prospections archéologiques que nous menons depuis 1982, dans cet espace ouvert, ont déterminé une constante, à savoir la position sommitale des établissements humains de l'Holocène sur les collines de savane.

Ces savanes contrastent dans un environnement spécifiquement forestier et ont vraisemblablement joué un rôle essentiel pour l'homme. Deux questions fondamentales semblent se dégager à savoir, quelle est l'origine des savanes, anthropique ou climatique ? et quelles ont été au cours de l'Holocène, les catégories d'interactions entre l'homme et les deux écosystèmes, savane et forêt ?

Hommes et milieux à l'Holocène

Un bref rappel sur le paléoenvironnement nous apprend que l'Afrique centrale atlantique a connu au cours du Pléistocène une alternance de périodes arides et humides. La dernière phase sèche du Léopoldvillien (30 000/12 000 BP) marquée par un fort paroxysme vers 18 000 BP, a profondément affecté les formations végétales laissant se développer de grands espaces de savanes tout en maintenant des îlots refuges forestiers sur les reliefs du Gabon (Maley, 1991). C'est à partir de 12 000 BP que les pluies reviennent et mettent un terme à la fois à cette phase aride et au Pléistocène. La nouvelle phase humide, le Kibangien va connaître une augmentation de la pluviosité, ce qui va contribuer à la forestation de larges régions existantes de savanes, la forêt achevant son expansion vers 6 000 BP. mais après une première phase d'essor, une période plus sèche (3 500-2 000 BP) paraît ralentir ce processus ; il s'agit d'une péjoration climatique (Kibangien B) dont on retrouve les effets à travers toute l'Afrique centrale forestière (Maley, 1992 ; Schwartz, 1992). Ultérieurement, la forêt reprendra son développement jusqu'à la période sub-actuelle.

En couplant le contexte paléoenvironnemental avec le cadre chronologique des séquences culturelles, nous allons donc considérer les différentes catégories de relations que l'homme a entretenues avec son milieu depuis 12 000 BP dans la réserve de la Lopé.

Les interrelations à l'âge récent de la pierre (12 000-3 500 BP)

Les gisements de cette période sont nombreux dans la réserve ; ils se situent sur les sommets collinaires, particulièrement en savane. Ce sont très souvent de vastes ateliers de débitage révélés par l'érosion mais quelque fois on découvre des niveaux d'occupations interstratifiés dans la formation de couverture argilo-sableuse. Tel est le cas pour le site de Lopé 2 qui s'avère actuellement le plus intéressant par l'abondance des données isotopiques et archéologiques. Les premières fouilles ont déterminé une stratigraphie avec trois niveaux de charbons dont les deux premiers se mêlaient à de nombreux éclats de taille :

▷ niveau 1 (30-40 cm) est daté de 6 760 ± 120 BP (Gif 9864) ;

- ▷ niveau 2 (60-70 cm) est daté de $9\,170 \pm 100$ BP (Gif 9865);
- ▷ niveau 3 (100-110 cm) est daté de $10\,320 \pm 110$ BP (Gif A 95561).

L'analyse typologique souligne un important débitage d'éclats sur des roches siliceuses de bonne facture tels que quartzite laiteux et jaspoides avec quelques rares outils (nucleus discoïdes, armatures, petites pièces bifaciales, etc.) et une continuité dans la technique de taille entre les deux niveaux.

Les déterminations anthracologiques des charbons de bois des premiers niveaux ont identifié des espèces de la famille des Olacaceae, *Diogoia zenkeri* et *Strombosiospsis tetrandra* espèces spécifiques dans la forêt mature d'altitude toute proche (White, 1995).

Mais ce sont particulièrement les analyses isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ couplées aux mesures ^{14}C qui sont riches d'enseignement (Figure 2). En effet les $\delta^{13}\text{C}$ révèlent jusqu'à 50 cm de profondeur des valeurs de plantes en cycle C4 réparties entre 13,68 et 16,07 ‰. C'est à partir de 60 cm que la tendance s'inverse avec des valeurs de plantes intermédiaires entre forêt et savane inégalement réparties entre 17,69 et 25,21 ‰ mais sans toutefois atteindre des valeurs typiquement forestières > 27 ‰.

Elles confirment deux hypothèses que nous avançons sur la genèse de la couverture argilo-sableuse et l'origine climatique des savanes (Peyrot et Oslisly, 1986; Oslisly, 1993) mais aussi révèlent un fait nouveau dans la séquence paléoenvironnementale :

1. La présence intra-recouvrement de trois niveaux de charbons de bois datés entre 10 300-6 700 BP indique une nouvelle fois un âge Kibangien pour la mise en place d'une grande partie et parfois de l'intégralité de la formation de recouvrement au dessus de la stone-line.
2. Elles confortent l'origine paléoclimatique des savanes ; ces dernières se révèlent être les savanes relictuelles de la phase sèche du Léopoldvillien, qui étaient probablement plus étendues à l'origine mais qui ont été réduites et enclavées par la recolonisation forestière du Kibangien A. D'ailleurs, Aubreville dès 1967 qualifiait ces mosaïques forêt-savane « d'étranges » et les considérait comme les restes de savanes paléoclimatiques. Certains éléments de la faune confortent cette origine climatique : nous avons dans la réserve de la Lopé des oiseaux de savanes d'affinité congolo-rhodésienne comme le pipit à longues pattes *Anthus pallidiventris*, la fau-

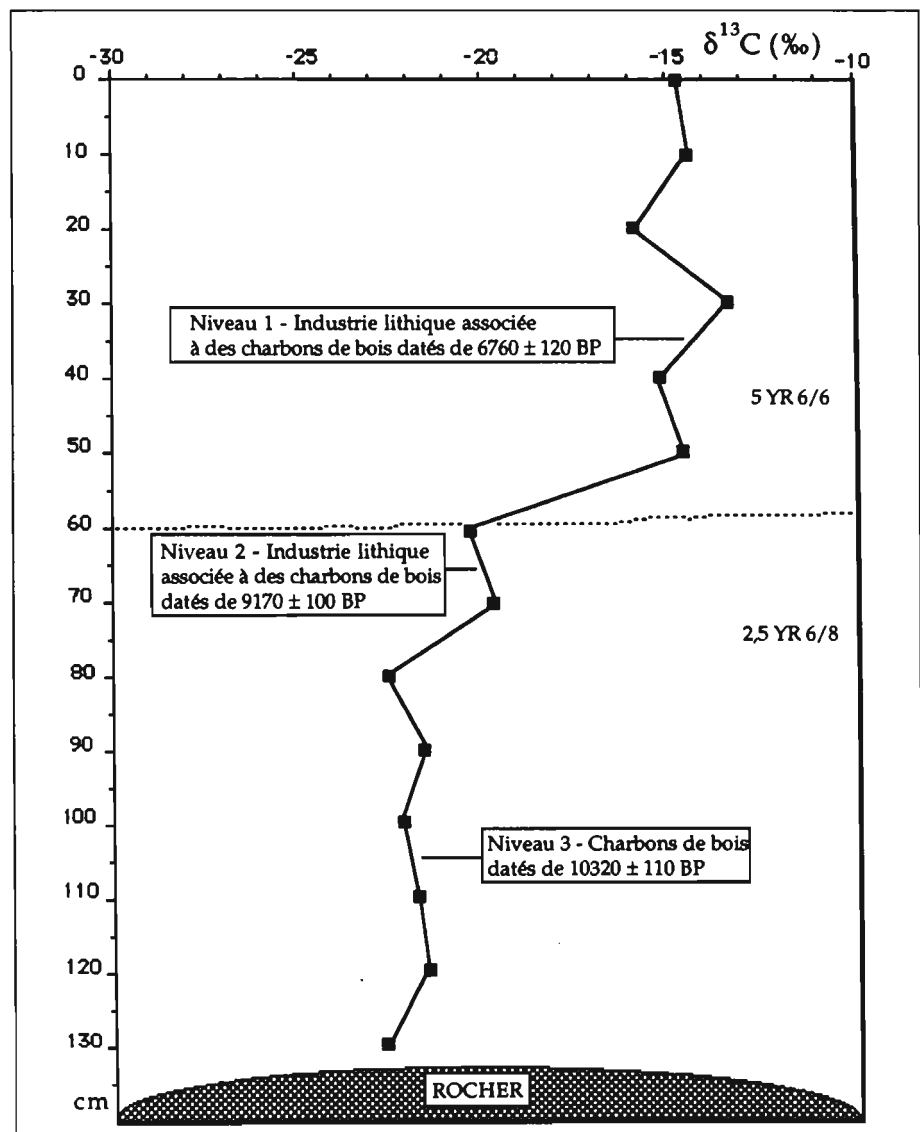


Figure 2 Coupe du site Lopé 2 : position des niveaux lithiques et de charbons de bois dans la formation argilo-sableuse et distribution de l'isotope ^{13}C .

vette *Cisticola brunnescens* ou le serin *Serinus capistratus* qui y résident de manière permanente. Ces espèces ont probablement profité lors de la phase sèche du Léopoldvillien, d'un couloir de pénétration des savanes congolaises qui devait se développer à partir de la région nord-ouest du Congo jusqu'à la moyenne vallée de l'Ogooué; elles seraient donc restées prisonnières après la forestation au Kibangien de ce couloir de savane (Oslisly, sous presse). C'est également le cas pour le guib harnaché *Tragelaphus scriptus* qui est une espèce vivant dans des paysages ouverts d'une mosaïque forêt/savane. Une récente expertise sur les batraciens a également déterminé des batraciens savanicoles du genre *Ptychadena* qui sont aussi de très bons indicateurs biologiques.

3. À la lecture des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et des mesures radiométriques, il apparaît une divergence fondamentale par rapport au cadre paléoenvironnemental; si on constate entre 11 000-9 000 BP la présence d'une dynamique progressive des paysages dans un contexte d'une mosaïque forêt-savane, ce qui semble tout à fait normal avec le début de l'humide Kibangien, par contre à partir de 9 000-8 000 BP les valeurs isotopiques et les données sédimentologiques (Oslisly *et al.*, en cours) indiquent un changement radical en l'occurrence un arrêt des pluies entraînant une importante ouverture des paysages et ce paradoxalement, au plus fort de la forestation du Kibangien. Nous savons déjà que cette région équatoriale est régie par une anomalie climatique, manifestant ainsi son originalité par une mosaïque de formations végétales très diverses, mais l'explication de cette ouverture des paysages, tout en répondant de conditions naturelles premières, pourrait aussi relever d'une action anthropique avec la présence aux mêmes périodes de groupes chasseurs-cueilleurs qui mettraient le feu de manière plus fréquente aux savanes. Il faut savoir qu'au cours de la grande saison sèche, ces formations herbacées sont systématiquement affectées par de grands feux allumés par l'homme, limitant ainsi l'action de l'emprise forestière et maintenant un contact forêt-savane net. Dans ce contexte, le feu apparaît comme un acteur écologique très important. Ces feux sont généralement allumés pour dégager les espaces mais surtout pour mieux apercevoir et chasser les animaux herbivores qui, dès les premières pluies, viennent en grand nombre brouter les jeunes herbes riches en protéines.

Le feu est une pratique ancestrale dans les savanes africaines et il semble que ces formations végétales régulièrement mises à feu persistent sans autre dégradation et constituent donc un écosystème adapté au feu. On constate donc qu'une bonne gestion des feux de savane permet de fixer les populations animales sauvages et de les chasser dans le cadre d'une stratégie alimentaire; du reste les gisements de surface de cette période de l'âge de la pierre, ont tous révélés un grand nombre d'armatures de pointes foliacées ou fusiformes.

Les récentes prospections de pistes forestières sur les lignes de crête dans la forêt mature de la moyenne vallée

de la Lélédi ont amené la découverte de sites de l'âge récent de la pierre. Le site de Lélédi 10 révèle à 40 cm de profondeur un niveau lenticulaire d'éclats de taille associés à des restes de charbons de bois datés de $5\,700 \pm 130$ BP (Gif 10176). Ce site qui se trouve par 500 m d'altitude, a probablement dû servir de campement de chasse. Les chasseurs-cueilleurs de l'âge récent de la pierre s'aventureraient dans la forêt pour les besoins de nourriture mais devaient établir leurs villages sur les collines en savane si l'on en croit le plus grand nombre de sites en savane.

Si les groupes de chasseurs-collecteurs ont vécu en symbiose avec le milieu, vivant des fruits du riche biotope forestier voisin et pratiquant la chasse à l'aide de piège mais aussi avec des arcs et des flèches, il n'en est pas moins vrai qu'ils ont du exercer à l'aide du feu une pression croissante sur les savanes.

Si la longue période de l'âge de la pierre qui s'achève ca. 4 000 BP apparaît autochtone, la variété et la différence des cultures néolithiques et de l'âge du fer qui vont suivre, semblent plutôt refléter d'un processus de vagues migratrices. En Afrique centrale atlantique, il est généralement admis que les courants migratoires des locuteurs bantous ont débuté ca. 5 000 BP à partir des « Grasslands », une zone de hautes terres entre le Nigéria et le Cameroun. Pour diffuser à travers la forêt et atteindre les contrées plus méridionales, le phénomène migratoire occidental de l'expansion Bantoue se serait effectué selon deux grands axes de diffusion :

- ▷ un courant littoral qui longe l'océan atlantique, profitant de la présence d'un chapelet continu de petites savanes qui s'échelonnent depuis la Guinée équatoriale jusqu'au Congo;
- ▷ un courant intérieur qui s'est greffé sur les importantes lignes de crêtes calquées sur les formations géologiques disposées suivant un axe méridien. Les groupes de métallurgistes les ont d'autant plus facilement et logiquement parcourues que ces dernières recèlent les gîtes à minerai de fer, nécessaire à leur armement (Oslisly et Peyrot, 1992b; Oslisly, 1996).

Aux mêmes périodes ca. 3 000-2 000 BP, l'Afrique centrale était affectée par une péjoration climatique qui a probablement contribué au développement de paysages de clairières et de savanes (Maley, 1992; Schwartz, 1992), et parallèlement accélérer le processus de diffusion des technologies céramologiques et de fonte du fer.

L'expansion bantoue se distingue par un important fractionnement culturel et par une grande diversité dans les produits culturels. L'analyse des vestiges et les datations radiochronologiques des sites étudiés dans la moyenne vallée de l'Ogooué témoignent à l'évidence de ce trait qu'il faut attribuer à des vagues successives de populations. Cette région va connaître sur une période de 3 600 ans une succession de populations humaines très différentes, deux groupes néolithiques et quatre groupes de métallurgistes qui, dans l'état des connaissances, ne semblent pas avoir entretenu de contacts aux périodes charnières.

La reconnaissance et la différenciation de ces cultures humaines s'est opérée naturellement par l'analyse du matériel exhumé lors de fouilles, plus spécifiquement de fosses dépotoirs creusées dans la formation argilo-

sableuse de couverture. En effet, rares sont les sites dont les niveaux d'habitat ont été conservés, l'érosion ayant démantelé les couches superficielles. Le remplissage de ces structures est une source unique de renseignements ; il comprend toujours des tessons de céramique, des outils de pierre parfois de fer mais invariablement des restes organiques (cendres, charbons de bois, noyaux ; etc.) nous donnant ainsi une idée sur le milieu environnant. La fosse dépotoir est devenue en Afrique centrale forestière en quelque sorte le fossile directeur de reconnaissance des productions humaines de l'Holocène récent et c'est par les analyses fines des restes organiques (Anthracologie, Palynologie, Phytolithes) que l'on peut appréhender plus facilement la relation homme-milieu.

Les interrelations au stade néolithique 3 600-2 500 ans BP

C'est à ca 3 600 BP que des groupes humains maîtrisant la céramique et le polissage, apparaissent dans la région, plus particulièrement sur la cordillère de l'Okanda qui domine la plaine de la Lopé mais c'est surtout à partir de 2 900 BP, que la moyenne vallée de l'Ogooué va connaître l'arrivée en plus grand nombre de nouveaux groupes néolithiques. Ils confectionnent des vases en terre cuite aux formes variées afin d'entreposer certaines denrées. Ils s'établissent une nouvelle fois sur les sommets collinaires de savane en y creusant généralement une ou deux fosses dépotoirs. Les fouilles de ces fosses ont montré des remplissages riches en charbons de bois et restes d'endocarpes dont *Elaeis guineensis*, *Coula edulis* et *Antrocaryon klaineanum*. Ces groupes humains devaient subsister à partir du biotope forestier grâce à une grande connaissance des propriétés des plantes mais aussi en exerçant vraisemblablement une sélection des plantes nourricières (comme celle du palmier à huile *Elaeis guineensis*) bien qu'une proto-agriculture reste, en l'état des connaissances, difficile à prouver. Ils devaient également brûler les savanes pour les besoins de la chasse et dégager l'espace. Les restes ostéologiques découverts sur le site Otoumbi 13 (Oslisly, 1993) montrent que ces groupes humains chassaient le guib harnaché *Tragelaphus scriptus*, une antilope vivant essentiellement dans les paysages ouverts d'une mosaïque forêt/savane. Le stade néolithique s'achève vers 2 500-2 400 BP et va s'éteindre rapidement à l'arrivée des premiers métallurgistes (Oslisly et Fontugne, 1993).

Les relations entre les métallurgistes et le milieu de 2 500-1 400 BP

D'un point de vue strictement chronologique, les mesures radiométriques montrent une arrivée très ancienne vers 2 600 BP des premiers métallurgistes qui auraient ainsi pu coexister avec les derniers groupes néolithiques mais cela n'apparaît pas dans l'analyse des produits culturels. Ils sont reconnus dans la région par deux traditions culturelles, le groupe Okanda 2 400-1 850 BP et le groupe Otoumbi 1 900-1 400 BP.

Les métallurgistes s'établissent toujours sur les sommets collinaires mais leurs villages sont beaucoup plus grands ; les plateformes sont entourées cette fois-ci par une ceinture de fosses dépotoirs côtoyant des fours de

réduction du fer construits sur les premières ruptures de pente. Les fouilles de fosses dépotoirs indiquent la présence de graines de *Canarium schweifurthii*, arbre dont les fruits sont très appréciés, des noix de *Coula edulis* et systématiquement des noix d'*Elaeis guineensis*. La présence de noix de palmes sur les sites de l'âge du fer ancien est invariable ; on constate donc que le palmier à huile est une source nutritionnelle importante. Cette espèce forestière est une essence de lumière et une plante de forêt secondaire étroitement liée à la présence de l'homme qui aide à sa multiplication. Elle a un double intérêt alimentaire car elle procure l'huile à partir du régime de noix et le vin de palme.

Le palmier à huile est omniprésent dans les paysages ouverts de la réserve de la Lopé mais s'il n'y pas de vraie palmeraie, on remarque la présence d'*Elaeis* disséminés de manière préférentielle dans les forêts galeries situées dans les thalwegs et le long des cours d'eau. Ces galeries forestières supportent une biomasse animale très élevée avoisinant 6 000 kg/km² (Tutin *et al.*, sous presse) ce qui par conséquent enrichit le sol en matières organiques. On peut donc envisager que certaines galeries forestières d'ailleurs proches des sites de l'âge du fer tels que Lopé 5, Lopé 4, Lopé 10, auraient été mises à profit par l'homme pour le développement d'une forme primitive d'arboriculture du palmier à huile ; la coupe stratigraphique de la galerie forestière de l'aéroport (Figure 4) signale ainsi la présence de nombreuses noix de palmes qui ont été datées de 1 920 ± 40 BP (Gif 9961).

Comme nous l'avancions, l'analyse des vestiges et les datations des sites étudiés dans la réserve (Oslisly, 1993, 1996) témoignent d'une grande diversité dans les produits culturels qu'il faut attribuer à des vagues successives de populations. Cela sous-entend des processus migratoires qui se sont effectués petit à petit vers le sud à travers le massif forestier du Chaillu ; on constate en effet que les mesures radiométriques sont plus anciennes dans les zones de savanes entre 2 500-1 800 BP et dès que l'on s'enfonce dans la forêt donc vers le sud, elles sont plus jeunes entre 1 800-1 400 BP. Les premières migrations de métallurgistes auraient donc débuté vers 1 800-1 700 BP et grâce à la maîtrise d'un outillage de fer, ils ont entretenu une action croissante sur le milieu forestier en développant une proto-agriculture itinérante sur brûlis. L'ouverture de pistes d'exploitation forestière a permis de le déceler et d'apprendre que ces groupes humains se déplaçaient de préférence sur les lignes de crêtes, en y établissant leur village et construisant des fours de réduction du fer mais aussi qu'ils défrichaient à proximité des zones de forêts par la technique de l'abattage et du brûlis. Trois zones de ce type ont été recensées (Figure 1), entre les latitudes 0° 25' et 0° 40', à savoir la zone de Mingoué à l'ouest, la zone de l'Oumoundo au centre et la zone des monts Mombela à l'est.

▷ La zone de Mingoué se développe sur les crêtes dominant les deux rives de la Mingoué à près de 50 km au sud du fleuve Ogooué par 0°23' à 0°27' de latitude sud et par 11°16' à 11°20' de longitude est, sur une superficie approximative de plus de 18 km². Les pivots racinaires calcinés se développaient en profondeur jusqu'à 250 cm (Oslisly et Dechamps,

1994) ; l'identification des charbons de bois a permis de déterminer trois espèces d'arbres ; *Copaifera religiosa* (Caesalpinaceae), *Erythroxyllum* cf. *emarginatum* (Erythroxyllaceae) et *Sapium ellipticum* (Euphorbiaceae). Deux mesures radiométriques situent cette zone d'incendie entre 1 500-1 400 BP. Les espèces *Sapium ellipticum* et *Erythroxyllum* sp. sont actuellement des espèces typiques du front de contact forêt/savane ce qui nous autorise l'hypothèse de la présence d'enclaves de savanes dans cette zone aux mêmes périodes. Des structures de réduction du fer datées entre 1 700-1 600 BP ont été également inventoriées à proximité. La présence humaine semble effective dans ce secteur forestier et on peut envisager que des groupes métallurgistes ont développé une agriculture itinérante sur brûlis tout en utilisant les charbons de bois pour les opérations de fonte du fer.

- ▷ La zone de l'Oumoundo se situe par 0° 35' à 0° 36' de latitude sud et 11° 31' à 11° 32' de longitude est au centre de la réserve dans la forêt mature. On distingue dans le talus de la piste forestière un niveau de charbons, enfoui sous 40 à 50 cm dans la formation argilo-sableuse ; il peut être épais de plus de 15 cm, mais il est constant sur près de 2 000 m. Des structures de réduction du fer avec des scories ont été découvertes à proximité immédiate. Un autre niveau de charbons de bois beaucoup moins important situé à 8 km dans le nord a été daté de 1 760 ± 40 BP (Gif 9968). Les nombreux bas fourneaux semblent suggérer pour une même zone, une intense activité de métallurgie et la pratique d'une certaine agriculture par la technique du brûlis. Les analyses anthracologiques en cours, permettront probablement de conforter ce constat.

- ▷ La zone des monts Mombela se situe dans la partie centre-est de la réserve sur la rive gauche de l'Offoué dans la forêt à Marantaceae. Les pistes d'exploitation forestière ont révélé une zone de pivots racinaires calcinés par 0° 36' de latitude sud et 11° 45' de longitude est. On y a également découvert de grandes structures à combustion (210 cm pour le diamètre et 90 cm pour la profondeur) avec de gros fragments de charbons. La savane toute proche est à quelque 6 km et révèle Ditembe 1, un important site de métallurgie daté de 1 600 BP. La zone des monts Mombela pourrait s'expliquer comme une zone d'agriculture sur brûlis dans le cadre d'une double stratégie, utilitaire pour les besoins des métallurgistes en charbons de bois et alimentaire pour les besoins en nourriture.

La proximité des zones à brûlis et des sites de l'âge du fer ancien semble tout à fait liée ; ces trois exemples mettent en évidence la pénétration du milieu forestier par des populations agro-forestières itinérantes maîtrisant un outillage de fer, traces humaines qui ne pourraient être connues sans la pénétration plus destructrice des exploitations forestières actuelles.

Le hiatus (1 400-700 BP)

Alors que la présence de populations est bien confirmée de 2 500-1 400 BP, soulignant ainsi un développement florissant de l'âge du fer ancien, les mesures radiochronologiques (Figure 3) montrent qu'à partir de 1 400 ans BP la moyenne vallée de l'Ogooué semble ne pas avoir connu de peuplements humains et ce jusqu'à 700 ans BP (Oslily 1993, 1996).

En effet et pour cette longue période 1 400/700 BP, curieusement aucune datation ne figure actuellement sur le tableau chronologique régional pourtant riche de

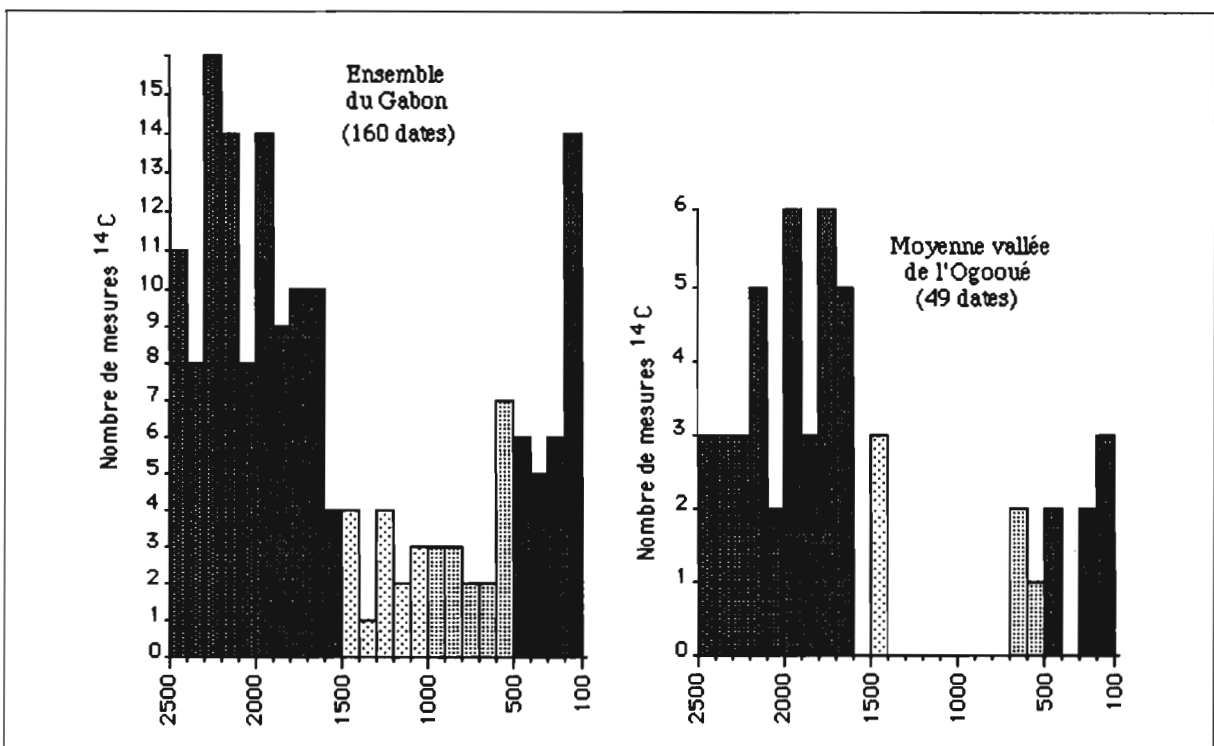
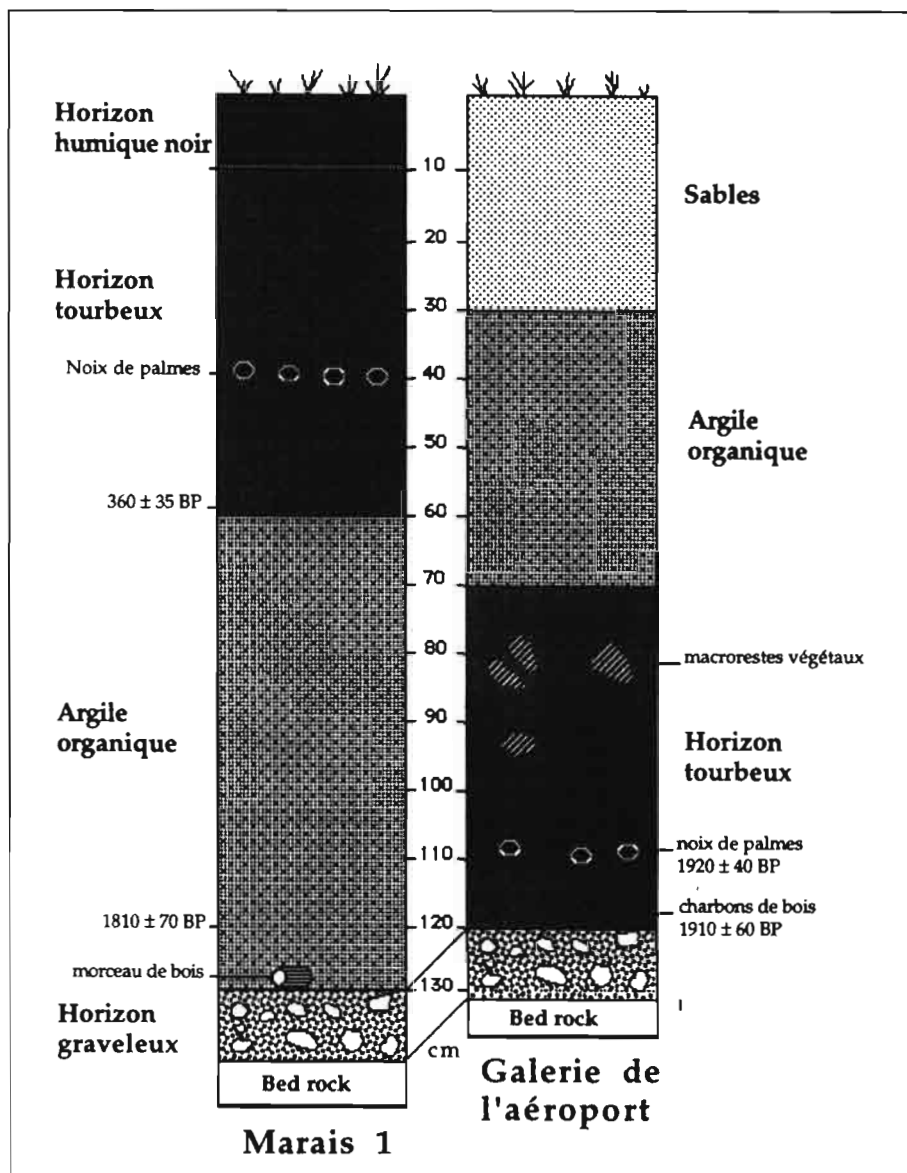


Figure 3 Histogramme des mesures radocarbone non calibrées comprises entre 2500-100 BP du Gabon et de la moyenne vallée de l'Ogooué.

Figure 4
Coupes stratigraphiques
du Marais 1 et de
la Galerie de l'aéroport
dans la réserve de la Lopé



plus de 60 dates. En outre l'absence de groupes humains n'apparaît pas spécifique à cette seule région car en tenant compte des très rares dates obtenues pour cette période (Figure 3), l'ensemble du territoire gabonais a également été affecté par ce hiatus (Oslisly, 1996)

Bien sûr dans l'état actuel des connaissances, les recherches sont encore peu nombreuses mais les deux histogrammes sont très révélateurs, on constate que la grande majorité des dates se situe entre 2 500-1 500 BP et que la période 700-600 BP correspond à l'arrivée des populations de l'âge du fer récent, ancêtres des populations en place actuellement.

Cette longue période de « silence humain » a dû entraîner des changements dans les paysages de la mosaïque forêt-savane régionale. En effet l'homme brûle régulièrement les savanes à la grande saison sèche ce qui a pour effet de maintenir le front de contact entre la forêt et la savane et d'empêcher le développement de la forêt. Les recherches menées actuellement dans la réserve de faune de la Lopé démontrent que les savanes, si elles ne sont pas brûlées par les feux anthropiques, sont peu à peu colonisées par la forêt (White, 1992, 1995). On est donc en droit de penser que la forêt a tiré profit de l'ab-

sence de l'homme pour reprendre son avance en phagocytant les enclaves de savanes.

Cette recolonisation s'est réalisée d'autant plus facilement que des conditions pluviales s'installent à partir de 2 000/1 900 BP. Les deux coupes stratigraphiques du Marais 1 et de la Galerie forestière de l'aéroport (Figure 4), toutes deux situées près de Lopé 2, indiquent *ca.* 1 900 BP le retour de conditions biotasiques calmes permettant la formation de tourbes et la mise en place d'horizons organiques. La coupe du Marais 1 révèle un dépôt d'argile organique épais de 80 cm avec des morceaux de bois reposant sur un horizon graveleux ; une datation effectuée vers la base a donné 1 810 ± 70 BP (Gif 9856). Cette unité compacte et homogène, qui semble s'être formée lentement sur une période de près 1 500 ans, a été recouverte vers 360 ± 35 BP (Gif 9857) par un horizon tourbeux non compact, riche en débris végétaux et noix de palmes. L'analyse palynologique (White *et al.*, en cours) de ce marais indique également à partir de - 80 cm une diminution constante des pollens de graminées et une augmentation des Cyperacées. La coupe de la galerie de l'aéroport est très légèrement différente dans la disposition des unités ; elle montre au-

dessus de l'horizon graveleux un niveau tourbeux épais de 50 cm incluant des macrorestes végétaux, des charbons de bois et des noix d'*Elaeis* datés respectivement de $1\ 910 \pm 60$ BP (Gif 9962) et $1\ 920 \pm 40$ BP (Gif 9961). Ce dernier niveau est surmonté par un niveau compact d'argiles organiques épais de 40 cm et au sommet par un horizon sableux.

Ces deux coupes sont essentielles car elles indiquent la mise en place d'un régime pluvial *ca* 2 000-1 900 BP mettant ainsi fin à la péjoration climatique du Kibangien B.

Profitant de ces conditions climatiques favorables, la colonisation forestière des paysages de savanes a dû reprendre lentement dans un premier temps mais c'est l'absence de l'homme à partir de 1 400 BP, qui a dû accélérer le processus de son développement.

Les relations homme/milieu à l'âge du fer récent

Ce sont près de sept siècles qui vont s'écouler sans aucune interférence humaine sur l'écosystème régional ; la présence de nouveaux groupes humains est attestée vers 700 BP dans la moyenne vallée de l'Ogooué. Ce sont des métallurgistes qui s'installent une nouvelle fois sur les sommets collinaires en savane mais aussi en forêt. L'analyse céramologique distingue deux groupes culturels (Oslisly, sous presse) :

- ▷ le groupe Lopé, le plus important se développe dans les zones de savanes et il est reconnu par un décor unique réalisé à la roulette qui va perdurer jusqu'au xx^e siècle ;
- ▷ le groupe Lélédi se cantonne actuellement à la moyenne vallée de la Lélédi, sur les lignes de crêtes de la forêt mature. Il se caractérise par une céramique spécifique et d'abondants ferriers.

Ces métallurgistes, qui sont les représentants de l'âge du fer récent régional, ont dû affecter le milieu forestier par l'abattage et le brûlis de certaines zones pour développer leur plantations. mais c'est aux xvi^e - $xvii^e$ siècles, grâce aux échanges commerciaux avec le littoral qu'ils vont développer dans leur village une arboriculture fruitière avec l'arrivée des manguiers, citronniers, et surtout la culture du manioc en défrichant la forêt toute proche. Quand on parcourt la moyenne vallée de l'Ogooué, il est fréquent de découvrir de tels sites d'anciens villages représentés toujours par quelques manguiers rabougris et situés sur les collines.

La mosaïque forêt-savane régionale se caractérise par une multitude de galeries forestières dans les thalwegs mais aussi par la présence de bosquets qui se confinent au sommet des collines. Ce sont en général de petits bosquets qui tendent à évoluer lorsqu'une espèce forestière (comme *Lophira*, *Aucoumea*, *Sacoglottis* ou *Xylopia* sp.) s'y développe. Au fur et à mesure que l'espèce croît et que sa cime s'étend, le bosquet s'enrichit de nouvelles espèces. Ces bosquets qui se présentent comme des îlots forestiers dans la savane comportent très souvent deux espèces arborées *Pentaclethra macrophylla* et *Millettia sanagana* dont le mode de dispersion des graines se fait par diaspore explosive sur de courtes distances ne dépassant pas vingt mètres. Sachant que ces deux espèces ne sont pas de bonnes colonisatrices, la question était de

savoir quelle était la genèse de ces bosquets ? La réponse est à rechercher une nouvelle fois dans la présence humaine. En effet *Millettia sanagana* est un matériau traditionnel de construction, apprécié notamment parce qu'un plançon coupé et planté produit rapidement des racines et des feuilles et ne pourrait donc pas et *Pentaclethra macrophylla*, était autrefois une importante source de nourriture car ses graines étaient utilisées à la confection d'une certaine farine. La présence de ces bosquets n'apparaît plus surprenante d'autant plus qu'ils se situent toujours sur un sommet collinaire et à proximité des grands centres de l'âge du fer (White, 1995).

Conclusions

Les différentes catégories d'interrelations entre l'homme et son environnement dans la réserve de la Lopé sont nombreuses et fondamentales pour comprendre, au cours de l'Holocène, les différentes étapes de la dynamique de la limite forêt/savane.

La richesse en restes archéologiques et en témoins paléoclimatiques de cette région ainsi que le phénomène actuel de colonisation de la savane par la forêt font de la Lopé un site idéal pour l'étude des différents processus qui ont façonné le biome de la forêt dense humide africaine.

Remerciements

Les recherches ont été financées par le programme ECO-FAC de l'Union européenne (DG VIII) géré par la société AGRECO-GEIE et la Wildlife Conservation Society. Nos remerciements s'adressent à Jean-Hubert Eyi-Mbeng, Directeur de la faune et de la chasse au Ministère des eaux et forêts, à Alphonse Mackanga-Missandzou, chef de brigade à Lopé, à Caroline Tutin et Kate Abernethy du Centre international de recherches médicales de Franceville et à Michel Fernandez, chef de la composante ECOFAC Gabon.

Références

- Aubreville, A. 1967. Les étranges mosaïques forêt-savane du sommet de la boucle de l'Ogooué au Gabon. *Adansonia*, 2 (7), 13-22.
- De Ploey, J. 1963. *Quelques indices d'évolution morphologique et paléoclimatique des environs du Stanlev-Pool (Congo)*. Leopoldville, Studia Universitatis Lovanium.
- Descoings, B. 1974. *Les savanes du Moyen Ogooué, région de Booué (Gabon)*, Montpellier, CNRS.
- Letouzey, R. 1968. *Étude phytogéographique du Cameroun*. Paris, Lechevallier.
- Maley, J. 1991. The African rainforest vegetation and palaeoenvironments during late Quaternary. *Climatic Change*, 19, 79-98.
- . 1992. Mise en évidence d'une péjoration climatique entre 2 500 et 2 000 ans BP en Afrique tropicale humide. *Bull. Soc. Géol. France*, 163, 363-365.
- Mortelmans, G. ; Monteyne, R. 1962. Le Quaternaire du Congo occidental et sa chronologie. Actes du IV^e Congrès panafricain de préhistoire et de l'étude du Quaternaire. *Annales sciences humaines au Musée Royal de l'Afrique centrale, Tervuren*, 40, 90-132.

- Oslisly, R. 1993. *Préhistoire de la moyenne vallée de l'Ogooué (Gabon)*. TDM 96, Paris, ORSTOM.
- . 1995. The middle Ogooué valley, Gabon, from 3 500 years BP : cultural changes and palaeoclimatic implications. *Azania*, **29-30**, 324-331.
- . sous presse, The history of human settlement in the middle Ogooué valley (Gabon) : implications for the environment. Dans : White et Hart (dir. publ.), *African Rain Forest Ecology and Conservation*, Weber, Vedder, Simons-Morland, Yale University Press.
- Oslisly, R. ; Dechamps, R. 1994. Découverte d'une zone d'incendie dans la forêt ombrophile du Gabon ca. 1 500 BP : essai d'explication anthropique et implications paléoclimatiques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **318**, II, 555-560.
- Oslisly, R. ; Fontugne, M. 1993. La fin du stade néolithique et le début de l'âge du fer dans la moyenne vallée de l'Ogooué. Problèmes chronologiques et changements culturels. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **316**, II, 997-1003.
- Oslisly, R. ; Peyrot, B. 1992a. Un gisement du paléolithique inférieur : la haute terrasse d'Elarmekora (moyenne vallée de l'Ogooué), Gabon : problèmes chronologiques et paléogéographiques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **314**, II, 309-312.
- . 1992b. L'arrivée des premiers métallurgistes sur l'Ogooué (Gabon). *African Archaeological review*, **10**, 129-138.
- Peyrot, B. ; Oslisly, R. 1986. Recherches récentes sur le paléoenvironnement et l'archéologie au Gabon. *L'Anthropologie*, **90**, 2, 201-216.
- Schwartz, D. 1992. Assèchement climatique vers 3 000 BP et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique : quelques réflexions. *Bull. Soc. Géol. France*, **163**, 3, 353-361.
- Tutin, C. ; White, L. J. T. ; Mackanga-Missandzou, A. (sous presse). Rain forest mammal's use of natural forest fragments in an equatorial African savanna : a biogeographical window on the past ? *Journal of Zoology*
- White, L. J. T. 1992. *Vegetation history and logging disturbance : effects on rain forest mammals in the Lopé reserve, Gabon*. PhD Thesis, Université d'Edinburgh.
- . 1995. *Étude de la végétation de la Réserve de la Lopé*. Rapport final du programme ECOFAC Gabon, AGRECO/CTFT.
- . (sous presse) Forest-savanna dynamics and the origins of Marantaceae forest in the Lopé reserve, Gabon. Dans : Weber, Vedder, Simons-Morland, White et Hart (dir. publ.), *African Rain Forest Ecology and Conservation*. Yale University Press.
- White, L. J. T. ; Rogers, M. E. ; Tutin, C. E. G. ; Williamson, E. A. ; Fernandez, M. 1995. Herbaceous vegetation in different forest types in the Lope Reserve, Gabon : implications for keystone food availability. *African Journal of Ecology*, **33**, 124-141.
- White, L. J. T. ; Legg, C. (sous presse). Determinants of vegetation composition in the Lopé Reserve, Gabon. *Journal of vegetation science*.
- White, L. ; Oslisly, R. ; Abernethy, K. ; Maley, J. *L'Okoumé (Aucoumea klaineana) : expansion et déclin d'un arbre pionnier en Afrique centrale atlantique au cours de l'Holocène*. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).

30

Changements de la végétation dans l'État du Rondonia, région amazonienne du sud du Brésil, d'après les isotopes du carbone des sols

LUIS CARLOS PESSENDA, MARIA B. M. GOMES, RAMON ARAVENA, ADAUTO S. RIBEIRO, RENÉ BOULET, SUSY E. M. GOUVEIA

Introduction

La région amazonienne constitue un écosystème-clé étudié dans le cadre du Programme de recherche sur les changements globaux. La grande partie des efforts de recherche a été focalisée sur la compréhension des relations qui existent entre les changements de climat et l'ancienne végétation de la région amazonienne durant le Quaternaire (Liu et Colinvaux, 1985 ; Bush et Colinvaux, 1988 ; Markgraf, 1989 ; Absy *et al.*, 1991). Les reconstructions paléoenvironnementales ont été effectuées à partir de sédiments tourbeux et lacustres et reposent sur l'étude de nombreux indicateurs tels que les pollens, la géochimie et les datations par le radiocarbone. Les études sur les dynamiques de la matière organique des sols utilisant les isotopes du carbone comme indicateurs ont aussi été appliquées avec succès dans différentes parties du monde ; elles ont permis de relier les changements de la végétation au climat durant le Quaternaire récent (Krishnamurthy *et al.*, 1982 ; Schwartz *et al.*, 1986 ; Schwartz, 1988 ; Guillet *et al.*, 1988 ; Ambrose et Sikes, 1991). Cette approche a également été utilisée dans différentes parties du Brésil pour fournir des informations sur les changements de la végétation (Volkoff et Cerri, 1987 ; Desjardins *et al.*, 1991 ; Victoria *et al.*, 1995 ; Pessenda *et al.*, sous presse, *a* et *b* ; Martinelli *et al.*, sous presse). L'application des isotopes du carbone dans le bassin amazonien à des fins de reconstruction paléoenvironnementale est basée sur la différence de composition isotopique du rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de plantes dont le cycle de photosynthèse est en C_3 ou en C_4 (Smith et Epstein, 1971 ; Boutton, 1991). La conservation des caractéristiques isotopiques dans la

matière organique des sols fait que cette application est potentiellement très pertinente pour déterminer l'existence des plantes en C_4 dans la région amazonienne (Martinelli *et al.*, 1991).

Cet article présente des données collectées le long d'un transect qui recoupe quatre différents types de communautés végétales représentatifs de la diversité des écosystèmes dans la région amazonienne : une savane (Cerrado), une savane arborée (Cerradão), une transition Cerradão/forêt et une forêt tropicale. Les méthodologies d'analyses des isotopes du carbone ont été appliquées à l'évaluation des changements des communautés végétales pendant l'Holocène, spécialement pour les écosystèmes Cerrado et Cerradão. Ces communautés végétales seraient plus sensibles aux changements du climat, par conséquent les sols de ces régions devraient préserver des informations sur les changements des végétations passées. De telles informations peuvent être utilisées pour étudier les relations entre les changements climatiques et leurs impacts sur les communautés végétales.

Matériel et méthodes

Le site étudié

La région étudiée est située dans l'État du Rondonia, dans la partie nord-ouest du Brésil (Figure 1). Les sites d'échantillonnage représentatifs de la végétation du Cerrado sont situés à proximité de Vilhena ($12^\circ 42' \text{ S}$; $66^\circ 07' \text{ O}$) (Godland et Polard, 1973) ; la végétation du Cerradão est représentée à Pimenta Bueno (site de transition) ($11^\circ 49' \text{ S}$; $61^\circ 10' \text{ O}$), et celle de la forêt naturelle ($11^\circ 46' \text{ S}$; $61^\circ 15' \text{ O}$) à proximité d'Ariquemes (10°

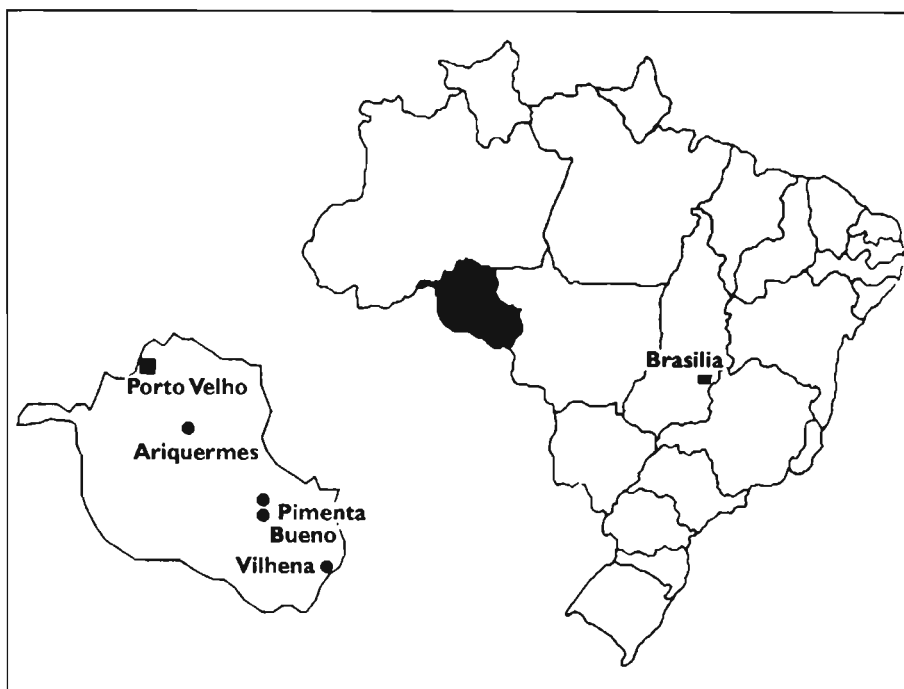


Figure 1 Carte du Brésil montrant les sites étudiés dans l'État de Rondonia et la capitale Porto Velho.

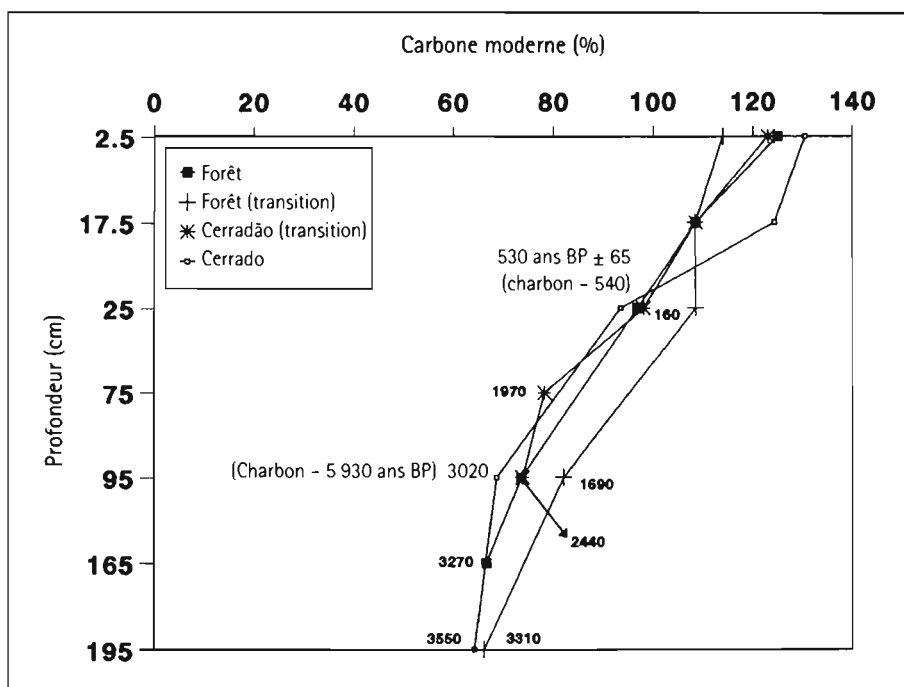


Figure 2 Datations radiocarbones sur SOM total et sur charbons.

10° S ; 62° 49' O) (Figure 1). Les sols sont respectivement, selon la classification brésilienne, des latosols : Vermelho-Amarelo, Vermelho-Escuro et Amarelo ; des oxisols selon la classification taxonomique des sols ; et des podzols : Vermelho-Amarelo et des ultisols.

Échantillonnage et aspects analytiques

Les échantillons de sols ont été prélevés dans des fosses effectuées dans chacun des quatre différents types de communauté végétale. L'échantillonnage des sols implique la collecte de plus de 10 kg de matériel à 10 cm d'intervalle jusqu'à une profondeur maximum de 2 m. Les échantillons sont séchés à 60 °C jusqu'à un poids constant, les racines et les restes de plantes sont triés à

la main. Tous les débris de plantes sont enlevés par flottaison dans HCl 0.01 M, séchés à poids constant et tamisés. La fraction de sol inférieure à 0,105 mm (sol total) est utilisée pour les analyses de ¹³C and ¹⁴C. Les échantillons de charbons ont aussi été collectés pour des analyses d'isotopes du carbone. Une description détaillée du traitement chimique pour les sols et les charbons pourra être consultée dans Pessenda *et al.* (a et b, sous presse).

Les analyses ¹⁴C sur les échantillons de sol total et sur les charbons ont été effectuées au Laboratoire de radiocarbones du Centro de energia nuclear na agricultura (CENA), en suivant la procédure standard pour le comptage en scintillation liquide (Pessenda et Camargo, 1991). Le ¹⁴C sur petits échantillons de charbons a été

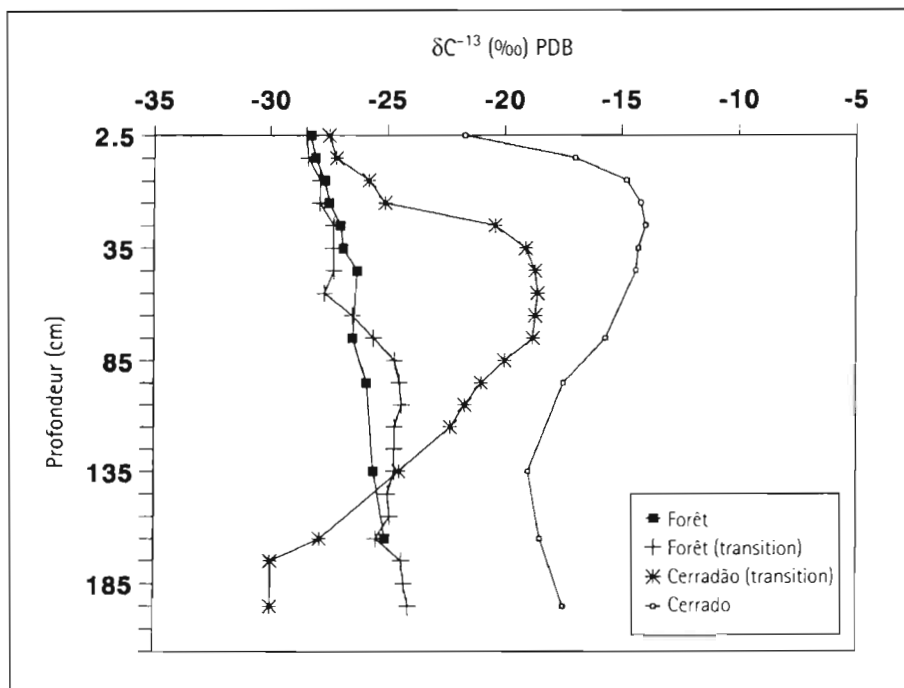


Figure 3
Variation naturelle du $\delta^{13}\text{C}$
en relation avec la profondeur.

analysé au laboratoire d'isotopes de l'Université de Toronto, en utilisant la technique AMS; les analyses ^{13}C sur échantillons de sol et de plante ont été effectuées au laboratoire d'isotopes (Environmental Isotopes Laboratory) de l'Université de Waterloo, Ontario, Canada. Les données radiocarbones sont reportées en pour cent par rapport au carbone moderne (pmc) et les âges radiocarbones en ans BP. Les données ^{13}C sont exprimées en δ pour mille (‰).

Les teneurs en carbone des échantillons de sols ont été mesurées dans la section de chimie des sols du CENA, par combustion dans un auto-analyseur de carbone et par la méthode de digestion humide. Elles sont exprimées en pour cent.

Résultats et discussion

Propriétés des sols

Les analyses granulométriques indiquent que les sols étudiés sont essentiellement constitués d'argile, de silts et de sables. (Gomez, 1995). La quantité d'argile est comprise entre 20 % and 34 % dans les horizons de surface et s'accroît à 57 % dans la zone la plus profonde des sols représentatifs de la forêt, de la transition à la forêt et du Cerrado. Le site représentatif du Cerradão montre une teneur plus élevée en argile allant de 53 % à 78 %, de la partie superficielle à la partie la plus profonde du sol.

La teneur en carbone révèle des profils de sol typiques avec une teneur décroissante avec la profondeur qui se situe entre 1,9 et 5 % dans les horizons de surface et décroît dans les horizons plus profonds jusqu'à atteindre une valeur de 0,30 % (Gomez, 1995). La teneur la plus élevée en carbone (entre 5 % à la surface et 0,8 % dans la zone la plus profonde) est observée dans le Cerrado. Ce fait pourrait être relié à la présence de restes de charbons observés le long de la plupart des profils de sols dans ce site.

Les données sur les isotopes du carbone et le radiocarbone

Les données sur le radiocarbone présentées dans la Figure 2 correspondent principalement au SOM total, aucune tentative n'a été faite pour dater la fraction humique en utilisant les techniques conventionnelles du ^{14}C en raison de la trop faible teneur en carbone des sols étudiés. Les données de ^{14}C avec des valeurs entre 130 and 109 pmc, montrent clairement l'influence du ^{14}C des explosions atomiques aériennes dans les trente premiers centimètres du profil du sol. La pénétration du carbone de la bombe est plus prononcée dans les sites de transition à la forêt. Les dates les plus anciennes dans la partie la plus basse du profil de sol sont de l'ordre de 3 500 ans BP. Alors que SOM est un mélange de carbone récent et ancien, cet âge pourrait correspondre à l'âge minimum du carbone présent dans ces profils. Les données radiocarbones des échantillons de charbons dans le site du Cerrado, qui peuvent être utilisées pour mieux cerner le temps représenté dans les profils de sol, montrent un âge radiocarbones de 530 ans à 20-30 cm et de 5 930 ans à 90-100 cm. La date obtenue sur le charbon situé à faible profondeur se corrèle très bien avec la date obtenue sur le SOM. La date obtenue sur le charbon à plus forte profondeur est d'environ 2 000 ans supérieure à celle obtenue sur le SOM et l'on pourrait penser que la date sur charbon représente l'âge maximum du carbone à 1 m. Cela implique que le ^{13}C dans 2 m du profil du sol présenté dans ce papier pourrait représenter au moins les changements de la végétation pour les derniers 8 000 ans. Les âges en fonction de la profondeur obtenus sur les échantillons de matières humiques et de charbons dans les autres sites étudiés au Brésil (en incluant le bassin de l'Amazonie) ont fourni un âge d'environ 10 000 ans BP pour les horizons de sols de 2 m (Martinelli, *et al.*, sous presse; Pessenda *et al.*, sous presse a et b).

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ pour le SOM dans les régions de forêt et de transition vers la forêt sont comprises entre

- 28,3 ‰ et - 25,1 ‰, et - 29,0 ‰ à - 24,1 ‰, respectivement (Figure 3). Le profil pourrait représenter l'effet de la décomposition de la matière organique dans la partie peu profonde du sol, qui enrichit le carbone restant en ^{13}C (Nadelhoffer et Fry, 1988 ; Heidmann et Scharpenseel, 1992), et un changement léger dans la composition isotopique des communautés de plantes dans la partie la plus profonde du profil du sol. Ce modèle est typique pour la matière organique des sols générée par une végétation de type C_3 (Cerri, 1985 ; Boutton *et al.*, 1991 ; Pessenda *et al.*, sous presse a). Ces résultats indiquent que la végétation de type C_3 a été prédominante dans les régions représentées par le site de transition (Pimenta Bueno, région centrale sud de l'État du Rondonia) et le site de forêt (Ariquemes, région nord de l'État du Rondonia), pendant le temps représenté par cet enregistrement.

Une plus grande variation des valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ entre - 30 ‰ and - 14 ‰ est observée dans les sols des sites représentatifs des communautés végétales du Cerradão et du Cerrado (Figure 3). Le profil du $\delta^{13}\text{C}$ en fonction de la profondeur pour le site du Cerradão montre une tendance du $\delta^{13}\text{C}$ allant de - 27,5 ‰ à - 25,1 ‰ à la surface (0-20 cm), tendant vers des valeurs de - 18,8 ‰ entre 30 et 90 cm, continuent de diminuer au dessous de 90 cm pour atteindre des valeurs de - 30,0 ‰ à 200 cm. Cette tendance suggère une prédominance de la végétation en C_3 dans l'intervalle compris entre la surface et 30 cm, changeant vers une communauté végétale dominée par les plantes en C_4 dans l'intervalle 30 and 120 cm et retournant vers une communauté végétale dominée par les plantes en C_3 dans la partie la plus profonde du sol. Des profils de ^{13}C similaires ont été signalés par Schwartz *et al.*, (1986) en Afrique et par Desjardins *et al.*, (1991) au Brésil, impliquant un changement dans le type de végétation : tout d'abord un type dominé par les plantes en C_4 passant à un type dominé par des plantes en C_3 . Une étude détaillée de la composition de la végétation actuelle du site du Cerradão et les données de $\delta^{13}\text{C}$ montrent qu'environ 96 % de la végétation sont constitués de plantes en C_3 (Gomes, 1995). Les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ de la végétation actuelle se situent entre - 36,7 ‰ et - 28,6 ‰, avec une valeur moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ de - 31,9 ‰. Aucune valeur de $\delta^{13}\text{C}$ typique de plantes en C_4 n'a été obtenue dans le site, mais en revanche on a observé sur un seul type de plante une valeur de $\delta^{13}\text{C}$ d'environ - 19,2 ‰ qui caractériserait des plantes à photosynthèse de type CAM.

Une comparaison des informations suggérée par les données ^{13}C obtenues dans les profils de sols et la composition de la végétation actuelle du site du Cerradão implique qu'il y a eu un changement dans les communautés végétales dans le passé, caractérisé par la présence de plantes en C_4 qui ne sont pas représentées dans les communautés actuelles. On peut postuler que la végétation-type était semblable à la communauté végétale actuelle du Cerrado.

Le ^{13}C du site du Cerrado semble montrer une évolution semblable, mais beaucoup plus enrichie en ^{13}C que le site du Cerradão (Figure 3). Les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ se situent entre - 21,7 ‰ entre 0 et 10 cm, puis tendent

vers des valeurs plus positives (- 14,8 à - 15,7 ‰) de 10 à 80 cm pour revenir à des valeurs plus négatives (entre - 17,5 et - 19,0 ‰) de 90 et 200 cm. Ce site montre clairement l'influence des plantes en C_4 durant une partie du temps représenté par ce site.

Les relevés de la végétation actuelle et les données de $\delta^{13}\text{C}$ indiquent qu'environ 80 % de la végétation du Cerrado sont des plantes en C_3 . Le reste est composé de plantes en C_4 (Gomes, 1995). Les données de ^{13}C montrent des valeurs entre - 26,9 and - 31,7 ‰ pour les plantes en C_3 avec une moyenne de - 29 ± 1,8 ‰. Les plantes en C_4 se situent entre - 11,1 et - 13,0 ‰, avec une valeur moyenne de - 11,7 ± 0,7 ‰. Une comparaison de ces données avec le profil ^{13}C des sols suggère que les plantes en C_4 étaient beaucoup plus abondantes dans le passé que de nos jours dans le Cerrado.

Conclusions

Les données ^{13}C des sols le long du transect Vilhena-Ariquemes dans la région de Rondonia indiquent clairement que les communautés végétales des régions représentées par des sites forestiers et des sites localisés dans les zones de transition n'ont pas changé de manière significative durant l'époque représentée par les profils de sol. Les changements les plus significatifs ont eu lieu dans les écosystèmes du Cerradão et du Cerrado. Les profils de sol dans ces sites montrent chacun une influence marquée des plantes en C_4 pendant la plus grande partie du temps représentée par ces sols. La partie la plus récente montre un influence majeure des plantes en C_3 , ce qui est parfaitement démontré dans le site du Cerradão. Les données ^{13}C sur SOM et sur la végétation actuelle suggèrent que le Cerradão était dans le passé similaire au Cerrado actuel et que les plantes en C_4 étaient dominantes dans le Cerrado (actuellement composé d'environ 20 % seulement de plantes en C_4). Ces changements pourraient être associés à une période plus sèche qu'aujourd'hui dans la région amazonienne. Différentes études ont montré la présence de périodes plus sèches entre 20 000-13 000 et 8 000-4 000 ans BP dans des zones proches et à l'intérieur de la région amazonienne (Servant et Fontes, 1978 ; Wirmann *et al.*, 1988 ; Absy *et al.*, 1991 ; Ybert, 1992). La chronologie de ces changements suggérée par les données ^{13}C sur SOM dans la région du Rondonia sera discutée et présentée dans une future publication.

Remerciements

Nous voudrions remercier C. C. Cerri et M. C. Picollo, de la section de chimie des sols du CENA/USP, pour leur aide pendant les travaux de terrain. Nous remercions également M. V. L. Cruz, G. Pessin et R. Roveratti, du Laboratoire ^{14}C du CENA/USP, pour la préparation des échantillons et les analyses ^{14}C , ainsi que que R. Drimmie, directeur du Laboratoire Environmental Isotopes de l'Université de Waterloo (Canada), pour les analyses ^{13}C . Cette recherche a été financée par le FAPESP # 94/1272-1 et le CNPq # 522179/94-0 de L. C. R. Pessenda. Une bourse CAPES et une contribution de salaire ont été attribuées par l'Université de Rondonia à M. B. M. Gomes.

Références

- Ambrose, S. H. ; Sikes, N. E. 1991. Soil carbon evidence for Holocene habitat change in the Kenya Rift Valley. *Science*, **253**, 1402-1405.
- Absy, M. L. ; Cleef, A. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Servant, M. ; Siffedine, A. ; Silva, M. ; Soubiès, F. ; Suguio, K. ; Turcq, B. ; Van der Hammen, T. 1991. Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-est de l'Amazonie au cours des dernières années. Première comparaison avec d'autres régions tropicales. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **312** II, 673-678.
- Bush, M. B. ; Colinvaux, P. A. 1988. A 7,000-year pollen record from the Amazon lowlands, Ecuador. *Vegetatio*, **76**, 141-154.
- Boutton, T. W. 1991. Stable carbon isotope ratios of natural materials. II. Atmospheric, terrestrial, marine, and freshwater environmental. Dans : D. C. Coleman et B. Fry (dir. publ.), *Carbon Isotope Techniques*. Academic Press, p. 173-185.
- Cerri, C. C. ; Feller, C. ; Balesdent, J. ; Victoria, R. ; Plenecassagne, A. 1985. Application du traçage isotopique naturel en ^{13}C , à l'étude de la dynamique de la matière organique dans les sols. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **300** II, 9, 423-426.
- Desjardins, T. ; Volkoff, B. ; Andreux, F. ; Cerri, C. C. 1991. Distribution du carbone total et de l'isotope ^{13}C dans des sols ferrallitiques du Brésil. *Science du Sol*, **29**, 175-187.
- Goodland, R. ; Pollard, R. 1973. The Brazilian cerrado vegetation a fertility gradient. *Ecology*, **61**, 219-224.
- Gomes, M. B. M. 1995. Estudo paleoambiental no estado de Rondônia utilizando datação por ^{14}C e razão $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ da matéria orgânica do solo. *Master Thesis*, Center for Nuclear Energy in Agriculture CENA, University of Sao Paulo, Piracicaba, Sao Paulo, Brazil. 106 p.
- Guillet, B. ; Faivre, P. ; Mariotti, A. ; Khobzi, J. 1988. The ^{14}C dates and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of soil organic matter as a means of studying the past vegetation in intertropical regions : Examples from Columbia (South America). *Paleoecology, Paleoclimatology, Paleoecology* **65**, 51-58.
- Heidmann, P. B. ; Scharpenseel, H. W. 1992. The use of natural ^{14}C and ^{13}C in soils for studies on global climate change. *Radiocarbon*, **34** (3), 535-540.
- Krishnamurthy, R. V. ; DeNiro, M. J. ; Pant, R. K. 1982. Isotopic evidence for Pleistocene climatic changes in Kashmir, India. *Nature*, **298**, 640-641.
- Ledru, M. P. 1993. Late quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. *Quaternary Research*, **39**, 90-98.
- Ledru, M. P. 1994. Localisation de la forêt d'Araucaria du Brésil au cours de l'Holocène. Implications paléoclimatiques. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **317**, 517-521.
- Liu, K. B. ; Colinvaux, P. 1985. Forest changes in the Amazon basin during the last glacial maximum. *Nature*, **138**, 556-557.
- Markgraf, V. 1989. Paleoclimates in Central and South Africa since 18,000 BP based on pollen and lake-level records. *Quaternary Science Reviews*, **8**, 1-24.
- Martinelli, L. A. ; Pessenda, L. C. R. ; Valencia, E. P. E. ; Camargo, P. B. ; Telles, E. C. C. ; Cerri, C. C. ; Victória, R. ; Aravena, R. ; Richey, J. ; Trumbore, S. (sous presse). Carbon-13 depth variation in soils of Brazil and relations with climate changes during the Quaternary. *Oecologia*.
- Nadelhofer, K. F. ; Fry, B. 1988. Controls on natural nitrogen – 15 and carbon – 13 abundances in forest soil organic matter. *Soil Science Society of America Journal*, **52**, 1633-1640.
- Pessenda, L. C. R. ; Camargo, P. B. 1991. Datação radiocarbônica de amostras de interesse arqueológico e geológico por espectrometria de cintilação líquida de baixo nível de radiação de fundo. *Quimica Nova*, **14** (2), 98-103.
- Pessenda, L. C. R. ; Valencia, E. P. E. ; Camargo, P. B. ; Telles, E. C. C. ; Martinelli, L. A. ; Cerri, C. C. ; Aravena, R. ; Rozanski, K. (sous presse, a). Radiocarbon measurements in Brazilian soils developed on basic rocks. *Radiocarbon*, **38** (2).
- Pessenda, L. C. R. ; Aravena, R. ; Melfi, A. J. ; Telles, E. C. C. ; Boulet, R. ; Valencia, E. P. ; Tomazello, M. (sous presse, b). Carbon isotopes (^{13}C , ^{14}C) in soil to evaluate vegetation change during the Holocene in Central Brazil. *Radiocarbon*, **38** (2).
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. ; Lanfranchi, R. ; Guillet, B. 1986. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of soil organic matter as indicators of vegetation changes in the Congo. *Geoderma*, **39**, 97-103.
- Schwartz, D. 1988. Some podzols on Bateke sands and their origins, People's Republic of Congo. *Geoderma*, **43**, 229-247.
- Servant, M. ; Fontes, J. C. 1978. Les lacs quaternaires des hauts plateaux des Andes boliviennes. Premières interprétations paléoclimatiques. *Cah. ORSTOM, Sér. Géol.*, **10** (1), 9-23.
- Servant, M. ; Maley, J. ; Turcq, B. ; Absy, M. L. ; Brenac, P. ; Fournier, M. ; Ledru, M. P. 1993. Tropical forest changes during the late Quaternary in African and South American lowlands. *Global and Planetary Change*, **7**, 25-40.
- Victória, R. L. ; Fernandes, F. ; Martinelli, L. A. ; Piccolo, M. C. ; Camargo, P. B. ; Trumbore, S. 1995. Past vegetation changes in the Brazilian pantanal arboreal-grassy savanna ecotone by using carbon isotopes in the soil organic matter. *Global Change Biology*, **1**, 165-171.
- Volkoff, B. ; Cerri, C. C. 1987. Carbon isotopic fractionation in subtropical Brazilian grassland soils. Comparison with tropical forest soil. *Plant and Soil*, **102**, 27-31.
- Wirmann, D. ; Mourguiart, P. ; De Oliveira, L. 1988. Holocene sedimentology and ostracods repartition in Lake Titicaca. Paleohydrological interpretation. *Quat. South Am. Antartic. Peninsula*, **6**, 89-127.
- Ybert, J. P. 1992. Ancient lakes environments as deduced from pollen analysis. Dans : C. Dejoux et A. Iltis (dir. publ.), *Lake Titicaca*. Kluwer, Dordrecht, p. 40-42.

31

Apports de la télédétection à l'étude de la reconquête forestière dans quelques savanes de l'Afrique de l'Ouest

HENRI PUIG, KUTSU-ATSU GUELLY

Introduction

Dans le monde tropical, on assiste depuis environ une cinquantaine d'années à une dégradation rapide, voire à la disparition des formations forestières. Les causes essentielles en sont, d'une part l'exploitation excessive des ressources forestières et, d'autre part, les méthodes traditionnelles de l'agriculture (défrichage, abattage des arbres et châblis) mal contrôlées, accélérées par l'explosion démographique (Bertrand, 1983 ; Bonnefous, 1990 ; Repeto, 1990).

Cette situation a donc obligé des organismes internationaux et les pouvoirs publics à mettre en place des programmes de mise en réserve et de protection de la végétation ainsi que des projets de reboisement (FAO/PNUE, 1991 ; Barbier *et al.*, 1990 ; Mercier, 1991). Pourtant, plus récemment, en Afrique de l'Ouest, on observe un phénomène inverse semblant contrebalancer cette disparition de la forêt : la progression de la forêt dans les savanes humides (Adejuwon, 1971 ; Avenard *et al.*, 1973 ; Spichiger et Lassailly, 1981 ; Devineau *et al.*, 1984 ; Gautier, 1989 et 1990 ; Guelly *et al.*, 1993). Les conditions permettant ce processus évolutif sont de trois ordres :

- ▷ la protection de ces savanes contre les feux ;
- ▷ la mise en jachères de ces savanes après culture ;
- ▷ l'effet du surpâturage.

Certains secteurs semblent privilégier cette évolution progressive des savanes en forêt et il convient de la situer géographiquement, puis de déterminer les types de savanes susceptibles d'invasion par la forêt.

L'objectif de cette étude est de localiser les secteurs où la probabilité d'évolution est élevée et d'évaluer la

progression de la forêt sur la savane, à partir des outils de télédétection à différentes échelles (images satellites et photographies aériennes).

Grâce à leur capacité d'observation, à leur fréquence de saisie et à leur précision, les satellites d'observation de la terre sont apparus comme des outils extrêmement utiles pour l'inventaire et la gestion du patrimoine biologique et notamment forestier. Au moment où la télédétection est surtout utilisée, avec un certain succès, pour montrer la dynamique régressive des forêts tropicales (selon la FAO, la superficie des forêts tropicales africaines a régressé de 16 % entre 1980 et 1990), il était tentant d'utiliser l'un ou l'autre des capteurs satellitaires pour essayer de cartographier l'évolution de savanes allant vers la reconstitution des formations forestières. En nous appuyant sur des fonds topographiques, sur la bibliographie et sur l'expérience de terrain, nous avons eu recours à l'interprétation d'images satellitaires obtenues par divers capteurs. Les résultats obtenus dans cette première phase nous ont amenés, dans un deuxième temps, à utiliser les photographies aériennes classiques.

Analyse des images satellites

L'étude de la végétation tropicale peut donc aujourd'hui s'appuyer sur toute une gamme de capteurs, et notamment sur AVHRR/NOAA ; LANDSAT TM ou MSS et HRV/SPOT. Ces capteurs équipant des satellites d'observation de la terre permettent des mesures de réflectance dans les parties du spectre électromagnétique situées notamment dans le rouge (0,6-0,7 μm) et le proche infrarouge (0,7-1,1 μm), ce qui représente un atout considérable pour les spécialistes de la végétation.

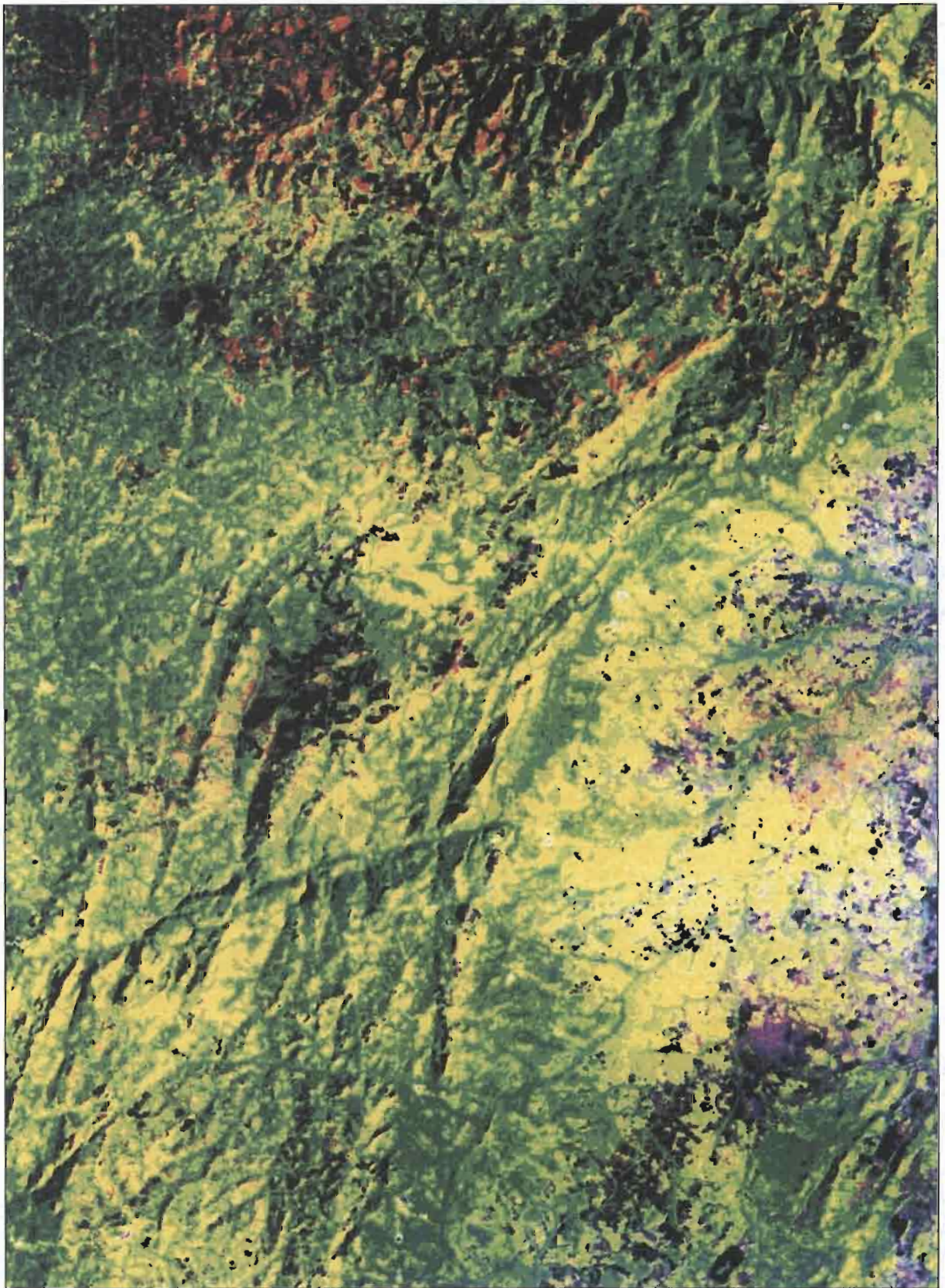


Figure 1 Extrait d'une restitution Landsat au 1/200 000. Zone forestière du Togo.

En écologie, deux dates au moins sont nécessaires pour caractériser convenablement les écosystèmes, en s'appuyant notamment sur les variations phénologiques. En principe, les observations fréquentes (quotidienne pour NOAA, tous les 16 jours pour LANDSAT et tous les 26 jours pour SPOT) devraient permettre les comparaisons diachroniques. En réalité, l'observation de la végé-

tation tropicale par satellite se trouve confrontée à deux inconvénients sérieux :

- ▷ la couverture nuageuse, fréquente dans beaucoup de régions — parfois quasi permanente — empêche d'avoir de bonnes images en nombre suffisant ;
- ▷ surtout, le degré de résolution satellitaire ne permet pas, selon les objectifs de l'étude, d'avoir la précision

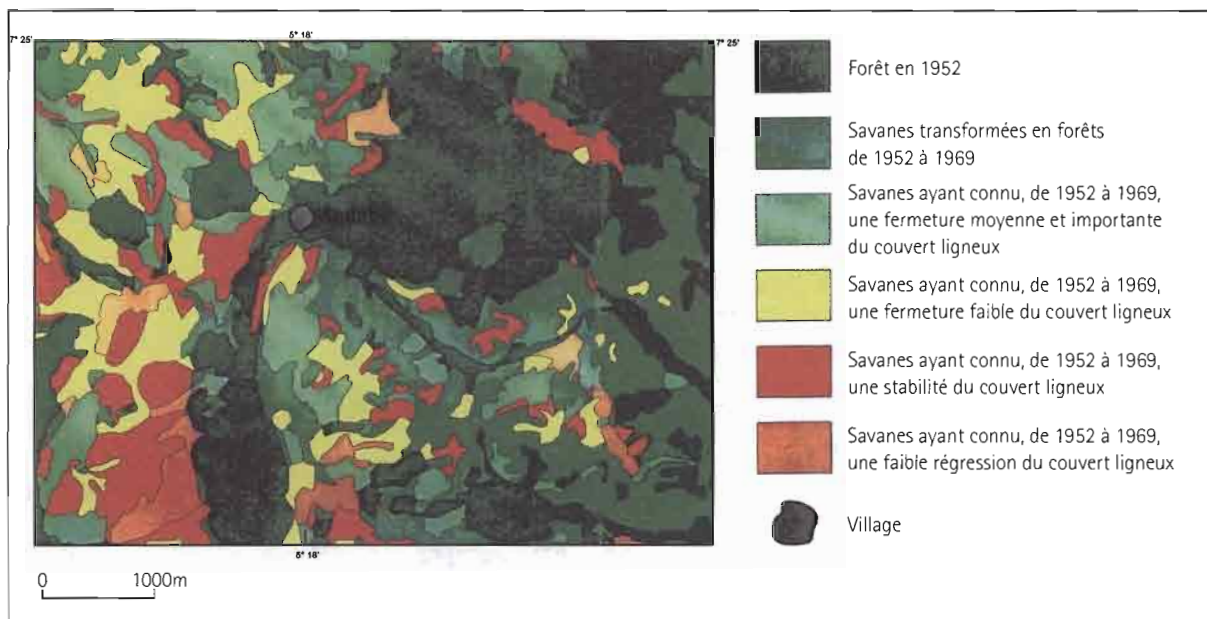


Figure 2 Dynamique des formations végétales du terroir d'Andobo, Côte d'Ivoire (1952, 1969) (d'après Hiernaux, 1975, modifié).

nécessaire. En effet, la résolution n'est que de 1×1 km pour NOAA, 56×79 m pour LANDSAT MSS, 30×30 m pour LANDSAT TM et 20×20 m pour SPOT.

Chacun de ces capteurs répond à des objectifs particuliers étroitement liés à leur pouvoir de résolution spatiale et temporelle. Dans le cadre de cette étude, dont l'objectif est de proposer une analyse fine montrant avec netteté les modifications progressives de la savane vers une couverture forestière on peut s'attendre à percevoir difficilement ces phénomènes. Néanmoins, nous avons tenté d'observer ces modifications à toutes les échelles possibles.

Images NOAA

De façon classique, les données AVHRR/NOAA sont utilisées pour atteindre trois types d'objectifs : (1) le suivi de la déforestation ; (2) la cartographie des grandes formations végétales ; (3) la détection des feux de brousse.

Le suivi global des ressources forestières tropicales permet d'entrevoir les possibilités et les limites des données NOAA. Une première exploitation de ces données consiste à utiliser le NDVI (*Normalised Differential Vegetation Index*), indice fortement corrélé à la densité du couvert végétal. Nelson et Holben (1986) ont critiqué cette utilisation. En effet, ces auteurs estiment que cet indice est peu sensible aux différences entre zones forestières primaires et formations secondaires plus ou moins dégradées, ceci bien que cet indice soit effectivement lié à la densité de la couverture végétale.

Notre analyse des images NOAA/AVHRR pour les régions de Toumodi (Côte d'Ivoire), de Hohoè (Ghana), de Palimé (Togo) et d'Abmey (Bénin) nous mène aux mêmes conclusions que ces auteurs et ne nous a pas permis de discriminer la dynamique des savanes étudiées par rapport aux forêts. Leur résolution est trop grossière.

Dans son étude de la région intertropicale située au sud du Cameroun et dans les pays limitrophes, Janodet (1994) souligne : « il existe un contraste évident entre les

forêts denses humides sempervirentes et semi-décidues au sud et les savanes arbustives très saisonnières au nord. Mais les données satellitaires à faible résolution comme les indices de végétation utilisés classiquement sur quelques dates dans l'année pour réaliser les cartes de végétation ne permettent pas toujours de différencier de manière performante ces couverts végétaux et leurs intermédiaires. »

Pour réaliser certains objectifs, l'apport d'informations temporelles grâce aux séries de données hebdomadaires permet de compenser un manque d'information liée à la faible résolution spatiale. Cela n'a pas été le cas dans notre étude, où les images NOAA n'ont pas permis de cartographier les stades évolutifs de la dynamique progressive des savanes, non perceptibles à cette échelle.

Images LANDSAT/TM

Le suivi de la dynamique des savanes du Togo a été tenté en se fondant sur l'analyse visuelle des images LANDSAT/TM par restitutions photographiques de différents types (bandes 1, 5 et 7 ou bandes 3, 4 et 5 ou encore bandes 2, 3 et 5) à l'échelle du $1/200\,000$. Les restitutions photographiques en couleurs des bandes 3 (rouge), 4 (proche infrarouge) et 5 (moyen infrarouge) telles que celle de la Figure 1 ont été utilisées pour cette étude et ont à peine permis de distinguer les zones forestières (couleur verte) de celles qui ne le sont pas (couleur jaune). Nous pouvons seulement observer que le degré de résolution de cette image n'autorise qu'une distinction dichotomique forêt-non forêt. Cette résolution, bien que supérieure à celle de NOAA, est insuffisante pour nous permettre de cartographier la dynamique de reconstitution de la forêt à partir des savanes (Figure 1).

Images SPOT

Théoriquement la scène SPOT utilisée aurait dû donner de meilleurs résultats que ceux obtenus grâce aux images NOAA et LANDSAT. En effet, le degré de résolution des images SPOT est actuellement le plus élevé (20×20 m)

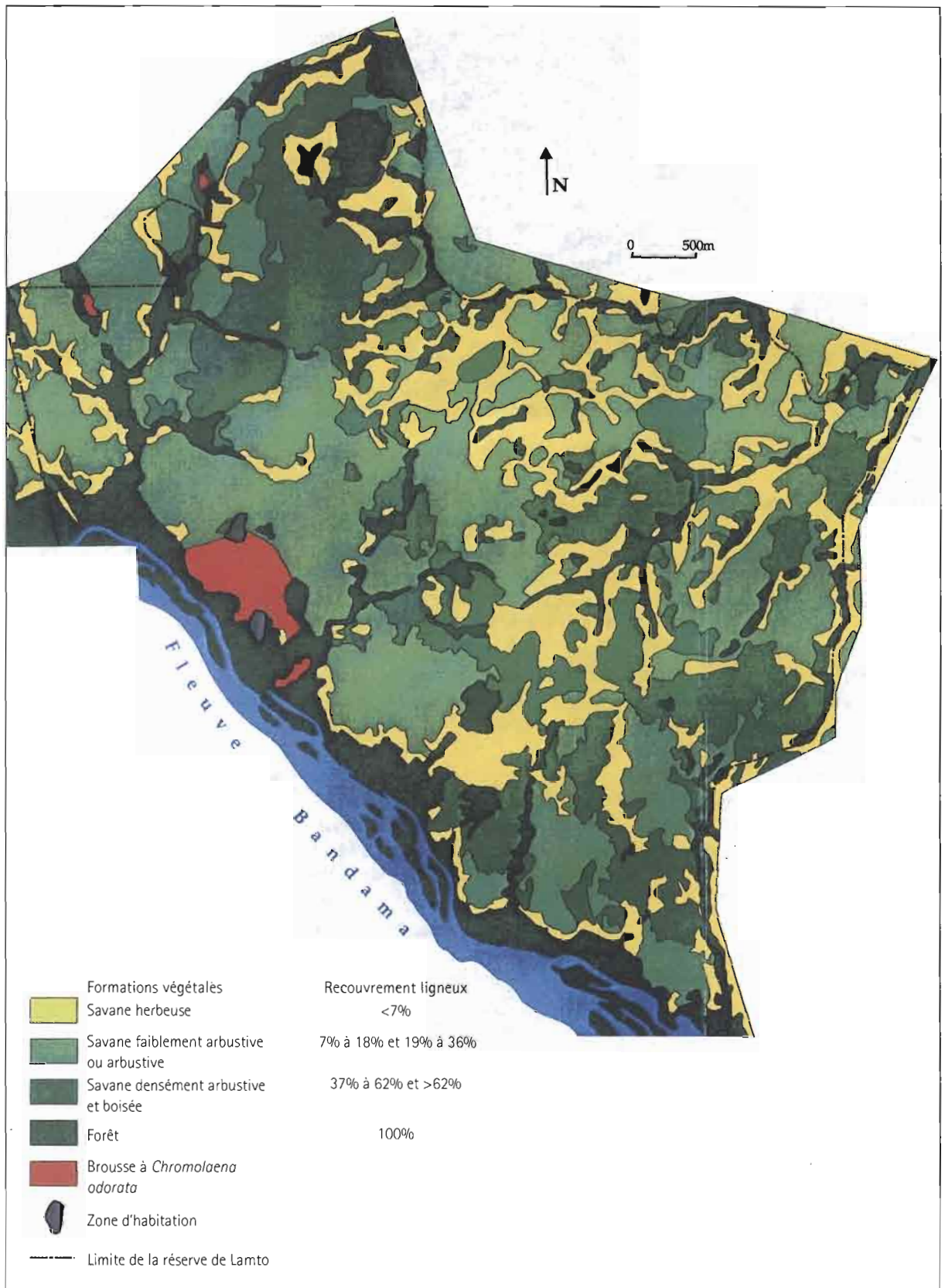


Figure 3 Carte du recouvrement ligneux de la réserve de Lamto (Côte d'Ivoire centrale, 6° 13' N, 5° 02' W) (d'après GAUTIER, 1990, modifié).

des images satellites. Il doit permettre, en se basant sur les différences phénologiques et physiologiques ainsi que sur la physiographie, de distinguer les principaux groupes floristiques. Toutefois, dans le cadre de ce travail, nous nous sommes heurtés à plusieurs difficultés.

La seule image SPOT dont nous avons pu disposer et que nous avons analysée, concerne la région du V-

Baoulé en Côte d'Ivoire et a été prise en août 1986. La première difficulté rencontrée est qu'à cette date, en saison des pluies, l'image indique une végétation homogène : tous les végétaux sont en pleine période de végétation, les savanes arborées ou boisées ne pouvant pas se distinguer des forêts à cette saison. Il aurait fallu pouvoir analyser une image SPOT prise en saison sèche

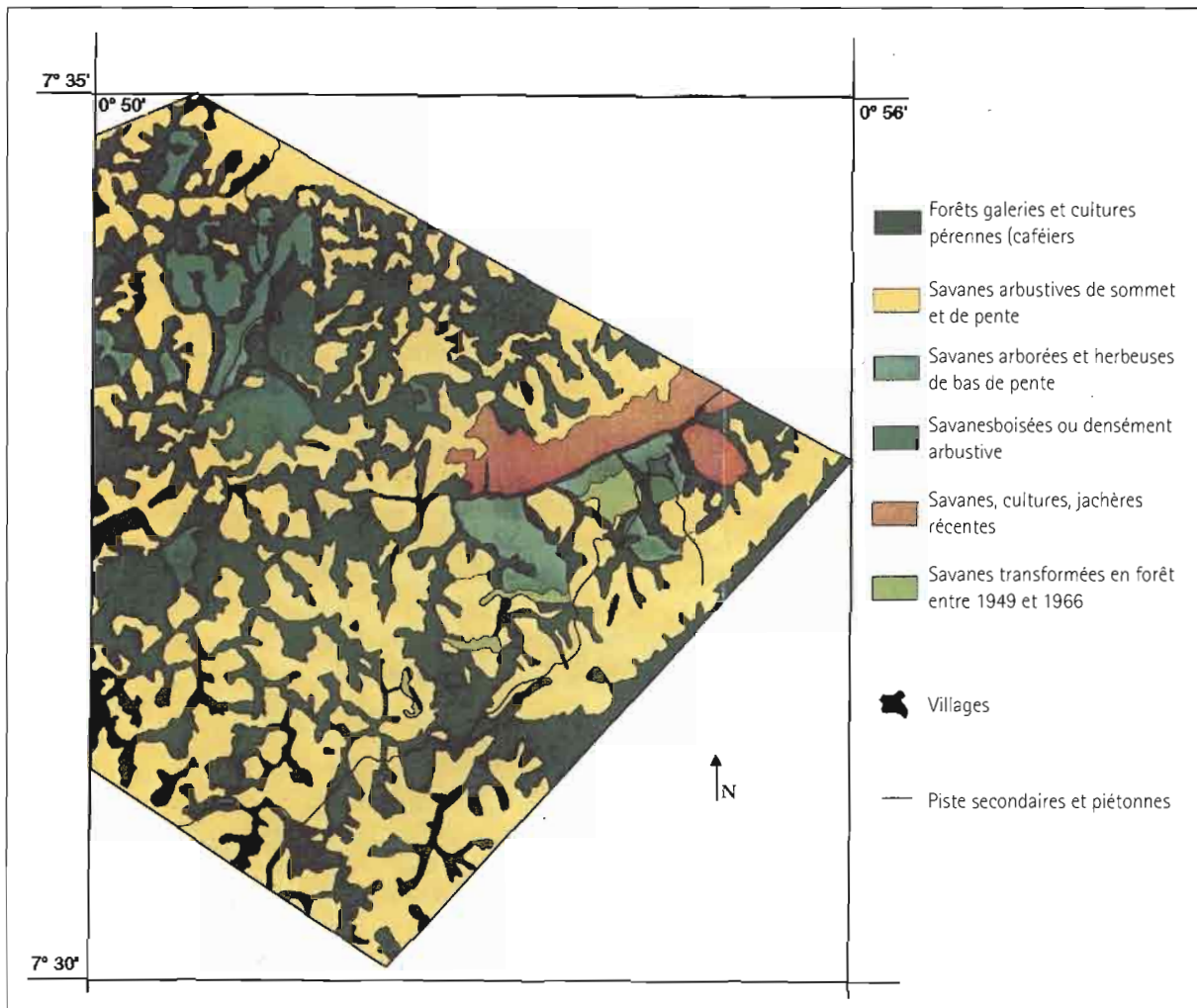


Figure 4 Dynamique des formations végétales d'un secteur est du plateau Akposso.

(décembre, janvier ou février), ce qui n'a pas été le cas. Comme l'on sait, la couverture nuageuse fréquente rend difficile l'obtention de bonnes images SPOT aux dates souhaitées : c'est la deuxième difficulté. La troisième concerne l'échelle. Malgré la résolution relativement bonne de SPOT, la dynamique des savanes observable sur le terrain (de l'ordre de la dizaine de mètres) n'est pas discriminable à l'échelle de l'image satellitaire SPOT sur une seule image. Cependant, la comparaison diachronique de plusieurs images SPOT aurait probablement permis d'obtenir des résultats significatifs.

En conclusion, on peut constater que les données satellitaires actuellement disponibles, même à haute résolution, semblent peu adaptées à notre étude. Dans le cadre de ce travail, les travaux et l'expérience de terrain dans les régions tropicales, et notamment en Afrique de l'Ouest, montrent que la progression de la forêt est très localisée et n'affecte pas toujours à la fois de grandes surfaces — comme c'est le cas de la déforestation —, mais au contraire ne concerne que des superficies trop restreintes pour un suivi par télédétection spatiale. Cela pourrait être en partie compensé par la comparaison diachronique d'une succession d'images en un même lieu et à des saisons différentes. Mais cela n'a pas été réalisé pour cette étude.

Nous avons donc eu recours aux photographies aériennes et aussi aux travaux effectués dans les savanes

guinéennes au contact forêt-savane de Côte d'Ivoire, où la plupart des expériences sur le dynamisme des savanes ont été réalisées.

Étude de cas par photographies aériennes

Nous disposons de photographies aériennes anciennes de Côte d'Ivoire (région du V-Baoulé) et du Togo (région des plateaux), acquises pour la plupart à une seule date (1952 ou 1969) ou à des dates plus ou moins rapprochées : 1952 et 1956 pour la Côte d'Ivoire, 1949 et 1966 pour le Togo.

Nous n'avons pas pu obtenir de photographies aériennes récentes des régions concernées, indispensables pour établir les comparaisons qui auraient pu permettre de quantifier l'évolution et la dynamique actuelle des savanes guinéennes, et notamment leur transformation en forêt. Nous avons tenté de faire une synthèse des cartes réalisées à partir de photographies aériennes et ainsi de mettre en évidence les processus de cette évolution

Ainsi Hiernaux (1975), dans son étude phyto-écologique des savanes du pays Baoulé méridional, a montré par l'analyse de photographies aériennes (1952-1959 et 1952-1969) la progression du recouvrement ligneux de certaines savanes et leur retour à l'état forestier. L'auteur a choisi le terroir d'Andobo-Alluibo, légèrement en retrait du grand axe Abidjan-Bouaké, à

quelques kilomètres de Sakassou. Ce terroir est couvert par les trois missions aériennes, de 1952-53 à 1969. L'étude des photographies de 1952 montre une variété de formations végétales dominées par les savanes. L'étude de la dynamique de ces formations se révèle être une évolution à sens unique, avec passage de la savane à la forêt. L'ampleur et le mode de cette évolution sont très variables d'un terroir à un autre : établissement des forêts-galeries au dépens des savanes limitrophes, c'est la progression de lisière ou bien fermeture du couvert arbustif de la savane, etc. La carte de la dynamique des formations végétales établie (Hiernaux, 1975, Figure 2), définit huit classes. Quant à nous, dans la synthèse simplifiée de cette carte, nous avons jumelé les classes de savanes transformées en forêts — de 1952 à 1959 et de 1952 à 1969 — en une seule classe : savanes transformées en forêts de 1952 à 1969. Dans ce terroir, entre 1952 et 1959, l'avancée de la forêt sur la savane est d'environ 29 %. Ce qui est important localement mais peut varier beaucoup d'une région à l'autre. Nous avons procédé de même pour les deux classes de savane ayant connu une fermeture moyenne et importante du couvert ligneux qui ont été regroupées en une seule classe (Figure 2). Gautier (1990) a fait une étude analogue dans la réserve de Lamto. À partir de photographies aériennes de 1988 et de la carte établie à l'aide de photos plus anciennes, il a montré que le pourcentage de recouvrement ligneux en savane a considérablement augmenté. Le 11 avril 1988, 25 ans plus tard, l'auteur a effectué un nouveau survol photographique de la réserve. L'interprétation de ces dernières photographies a permis de réaliser une nouvelle carte, en fonction des valeurs de recouvrement ligneux. Cette *Carte du recouvrement ligneux de la réserve de Lamto* au 1/10 000 (Gautier, 1990) indique six classes de recouvrement ligneux en fonction des pourcentages de recouvrement définis plus haut. Dans ce travail, afin de mettre en évidence la progression éventuelle de la savane sur la forêt, nous avons réalisé une synthèse simplifiée de cette carte en combinant certaines classes : savane faiblement arbustive et arbustive puis savane densément arbustive et boisée (Figure 3). Ce regroupement montre de façon plus nette la progression des formations ligneuses au détriment des formations où les herbacées dominent.

Au Togo l'étude de la dynamique des formations végétales a été effectuée dans le secteur est du plateau Akposso où ce processus est aujourd'hui très spectaculaire. Ce secteur est couvert par trois missions de photographies aériennes échelonnées dans le temps :

- ▷ en 1949 : I.G.N. Togo 005/400 (clichés n° 146, 147, 148, 186, 187, 188, et 189).
- ▷ en 1966 : I.G.N. NB 31 XIX XX/500, 116, 117, 118, 157, 158, 159.
- ▷ en 1976-77-78-79 : I.G.N Togo 31/300 P-IRC.

Les deux premières missions seulement ont été acquises.

L'interprétation des photos de chacune des missions a permis d'établir des cartes des formations végétales de ce secteur du Togo qui, en 1949, révèlent nettement une mosaïque de savanes et de forêts. Des comparaisons entre les deux missions ont pu être établies. En 1949, les forêts sont des galeries-forestières entrecoupées de

savanes surtout sommitales. En 1966, l'aspect général de ces formations n'a pas beaucoup changé, mais on peut y voir plusieurs traces de cultures, aussi bien en forêt qu'en savane, absentes en 1949. On remarque néanmoins un début de processus de transformation de ces savanes en forêts.

Notre expérience de terrain, et les relevés floristiques réalisés dans ce but, nous ont prouvé que cette progression était favorisée par la suppression des feux à la lisière de certains cours d'eau et aussi, mais plus rarement, par l'effet de l'agriculture. Le recouvrement ligneux de certaines savanes s'est intensifié, et se manifeste par le passage de la savane arbustive à la savane boisée.

Comme nous l'avons déjà signalé (Guelly *et al.*, 1993; Guelly, 1994), l'évolution des savanes en forêt est un phénomène très récent, de l'ordre d'une vingtaine d'années seulement. En effet, ce processus est lié aux problèmes démographiques actuels et à l'expansion qui en découle des espaces forestiers cultivables, entraînant une invasion des savanes longtemps négligées. Les photographies aériennes étudiées sont relativement anciennes pour mettre en évidence cette évolution récente. Les modifications survenues pendant l'intervalle compris entre 1949 et 1966 sont essentiellement dues à l'absence des feux dans certaines de ces localités. Dans cette région du plateau Akposso, la progression de la forêt sur la savane est de faible amplitude (Figure 4) Nous avons néanmoins indiqué sur une carte du Togo les secteurs récemment transformés ou en voie de transformation en forêt pour l'ensemble du pays (Figure 5). Malgré leur surface restreinte et leur dispersion liée aux activités anthropiques, cette évolution n'est pas négligeable.

Discussion et conclusion

Ce travail concernant l'Afrique de l'Ouest montre que l'expansion des forêts dans les savanes n'est qu'un phénomène le plus souvent localisé dans quelques régions à la faveur de la protection de la végétation contre les feux et de certaines formes de défrichement ou de mise en culture (brûlis et cultures protégées sur une même parcelle). On constate que ces conditions ne sont pas toujours réunies dans les pays tropicaux où les paysans, faute d'espaces favorables à la production agricole, sont contraints d'étendre les surfaces cultivées pour subvenir aux besoins de leur famille. Mais leurs techniques culturales qui ont peu évolué restent inappropriées pour l'obtention de meilleurs rendements. Le plus souvent, la forêt se dégrade et la savane se maintient, notamment par les feux. Plus rarement, la savane peut se reconstituer (Mitja et Puig, 1993) par taches, avec retour en forêt après abandon des cultures. Le bilan de ces différentes modifications indique que la superficie dégradée est largement supérieure à celle conquise ou reconquise par la forêt. Dans les cas où cette reconquête est possible, Swaine *et al.* (1992) préconisent que la protection par l'intermédiaire des feux des bosquets de savanes soit associée à un aménagement favorisant le développement d'espèces ligneuses telles que *Milicia excelsa*, espèce à valeur commerciale appréciable.

Cette étude nous a permis d'analyser quelques travaux sur la dynamique des savanes guinéennes. Elle met

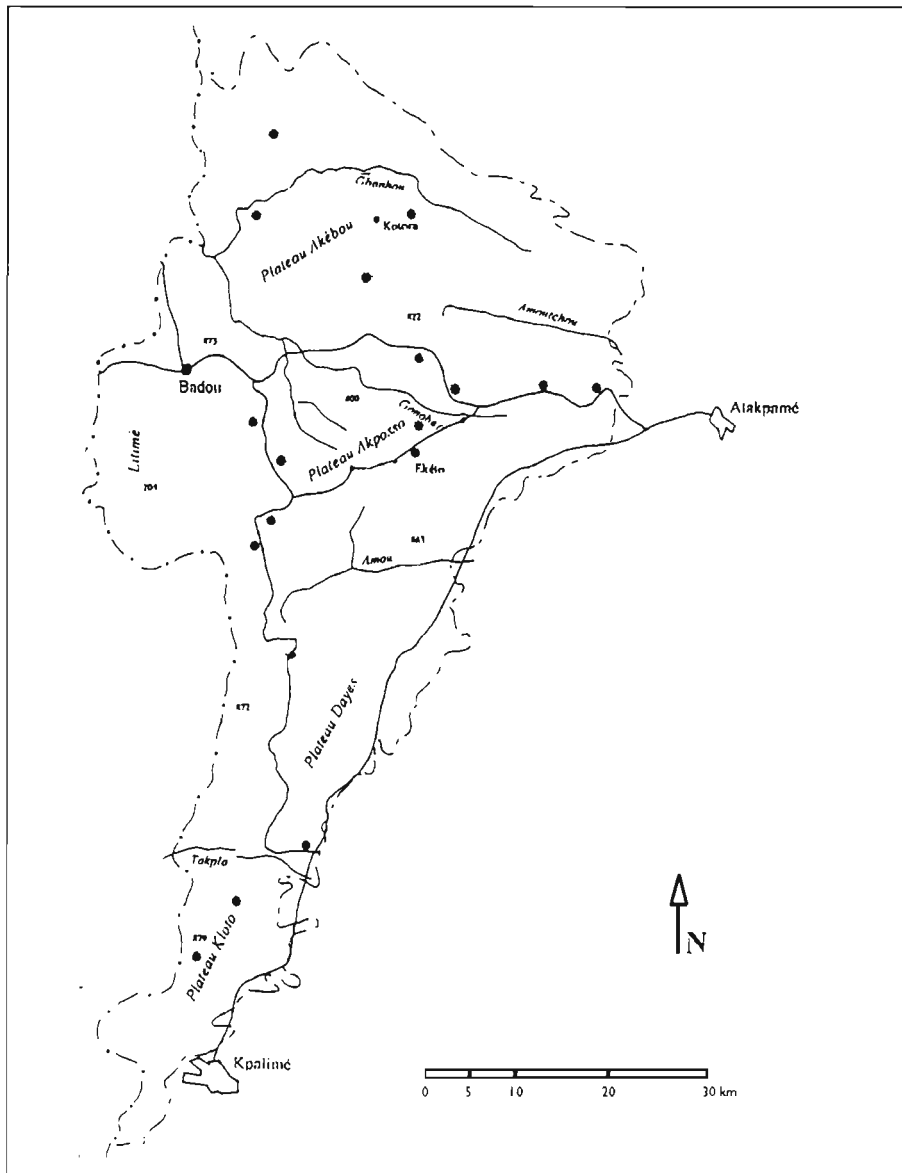


Figure 5 Carte de la zone forestière subhumide du Togo indiquant quelques secteurs en évolution vers la forêt.

l'accent sur les processus de la transformation des formations ouvertes en formations fermées, à un moment où les informations sur la dégradation des forêts sont d'actualité. L'évolution des savanes vers la forêt, notamment dans les savanes préforestières, entre le 6^e et le 8^e degré de latitude nord, plus rarement en zone soudanaise. Les formations végétales les plus dynamiques sont celles à Andropogonées (*Hyparhenia* spp., *Andropogon macrophyllus* etc.), et à *Chasmopodium afzeli*, qui se localisent le plus souvent sur des sols relativement profonds. Par contre, sur sols pauvres, secs et sableux, la transformation des forêts en pâturages à *Panicum maximum* (qui ne sont donc pas des savanes au sens strict) est irréversible. Sur sols plus profonds, les savanes arborées constituent, en une vingtaine d'années, des forêts secondaires proches floristiquement et physiologiquement des forêts environnantes. Comme celui de la dégradation des forêts, ce processus d'évolution progressive est toujours le fait de l'action de l'Homme. Spichiger et Pamard (1973), dans leur étude sur le contact forêt-savane en Côte-d'Ivoire, décrivent ces phénomènes en ces termes : « Là où l'Homme cultive, la forêt progresse. » Boutrais (1980), étudiant les pâtu-

rages de l'Adamaoua au Cameroun écrit : « l'arbre suit le bœuf », c'est-à-dire que l'action du pâturage fait apparaître inévitablement un boisement dense, favorisant l'installation de la forêt. Autrement dit, en savane, par l'entretien des champs supprimant les graminées et par l'absence des feux des surfaces pâturées, les cultures favorisent, d'une part les espèces forestières dont les graines peuvent être disséminées dans les sols, et d'autre part, l'embroussaillage de la savane par les feux. Au contraire, la répétition des pratiques culturales plusieurs années consécutives sur une même parcelle élimine le potentiel de régénération forestière et appauvrit les sols. C'est donc la mise en culture des secteurs forestiers puis l'abandon de ces cultures après un ou deux ans qui favorise la reconstitution des forêts. Ce phénomène a été décrit par plusieurs auteurs (Aubreville, 1947 ; Adjanohoun, 1964 ; Schnell, 1971 ; Swaine et Hall, 1983 ; Alexandre, 1982, 1988 ; Alexandre *et al.*, 1978 ; Stromgaard, 1986). Dans les forêts marginales des savanes prélagunaires guinéennes, comme celle de Néro en Côte d'Ivoire, on a depuis longtemps observé la présence de rôniers, palmiers héliophiles qui ne peuvent se développer en forêt. Leur présence en lisière forestière

sous couvert forestier dense nous incite à admettre que la forêt s'est développée après l'implantation de ce palmier au détriment de la savane. La progression de la forêt en savane se produit de façon continue par les galeries forestières et les lisières, ou de façon discontinue par l'implantation de bosquets qui à terme peuvent faire « tâche d'huile ». En savane guinéenne comme en forêt, la probabilité pour que la forêt s'installe est relativement forte, mais il existe des facteurs limitants, à savoir les diverses formes de pression anthropique sur ces formations. Partout où le climax est forestier, une pression minimale n'entrave pas la régénération forestière.

Dans la plupart des pays tropicaux, notamment en Afrique de l'Ouest, on estime que la population rurale a atteint plus de 80 % de la population totale dont la majorité est paysanne. On peut donc comprendre pourquoi l'agriculture, dont les méthodes n'ont été que peu améliorées, peut être le principal facteur de déforestation. Malgré les grandes superficies cultivées, les rendements agricoles restent faibles, et la dégradation des formations végétales au contraire se poursuit rapidement. Les exploitations forestières, en partie responsables de la déforestation, peuvent être mieux contrôlées puisqu'elles ne présentent pas le même type de contrainte que l'agriculture. Les programmes en vue de la restauration des forêts sont aujourd'hui très nombreux. La plupart sont axés sur le reboisement appuyé sur des raisonnements concernant la valeur économique des bois. Les forestiers tropicaux ne voient que les essences de valeur et leurs actions tiennent compte de ces choix. C'est la raison pour laquelle, semble-t-il, les formations secondaires évoluant actuellement en forêt ne préoccupent pas beaucoup les responsables des programmes de reboisement, ces essences ne pouvant pas fournir du bois d'œuvre. Les premiers stades de l'évolution des jachères ou des pâturages en forêt sont toujours constitués d'espèces pionnières favorisant par la suite l'installation de véritables espèces forestières. Cette évolution est souvent freinée par la courte durée de la jachère. Il est donc nécessaire d'envisager leur protection. Mais pour y arriver, une solution aux problèmes actuels des méthodes traditionnelles de l'agriculture doit être trouvée. La plupart des espèces pionnières ont fait l'objet de reboisements en Afrique centrale et Afrique-Occidentale : au Zaïre (Liegeois, 1953), avec *Harungana*, *Trema* etc. ; au Congo (Groulez, 1956), avec *Harungana*, *Sapium cornutum*, *Millettia laurentii* dans les savanes de la ceinture brazzavilloise. Notons que cette action a d'abord été tentée sans succès avec des espèces exotiques (*Cassia siamea*) ; au Togo, *Erythrophleum suaveolens* a donné des résultats satisfaisants.

La question de la progression de la forêt en Afrique de l'Ouest est étroitement corrélée à l'agriculture. Il est donc indispensable d'améliorer celle-ci pour favoriser celle-là. Les méthodes d'agriculture traditionnelles telles que l'essartage ont été longtemps utilisées sans problème, il est vrai sous une pression démographique moins forte que l'actuelle. Sans le remettre en cause de façon systématique, l'essartage, dont la pratique a peu évolué, recèle un potentiel d'amélioration important. Il faudrait donc chercher à optimiser sa productivité dans un double but :

1. permettre une augmentation des ressources agricoles sans augmenter les surfaces cultivées ;
2. ce qui pourrait faciliter parallèlement la progression de la forêt sur la savane.

Nous avons voulu étudier en détail les zones en modifications ainsi que les caractéristiques biologiques et écologiques des espèces participant à ce processus. Dans le cadre de cette étude, nous avons été limités en temps et en moyens. Pour l'avenir, nous pensons que des images SPOT diachroniques et prises à des périodes favorables où la phénologie est contrastée, appuyées par des photographies aériennes anciennes et très récentes, permettraient de mieux définir et de mieux localiser les nouvelles superficies gagnées par la forêt. Une telle étude ne pourrait pas non plus s'effectuer sans des travaux de terrains nécessaires, d'une part à la reconnaissance des espèces secondaires responsables de ce processus eux-mêmes, et d'autre part, à la vérification des interprétations manuelles ou automatiques des documents de télédétection.

Remerciements

Nous remercions toutes celles et ceux qui nous ont aidés au cours de la réalisation de ce travail et en particulier : Mme Aing, Marie Aizpuru, Marie-France Bellan, François Blasco, M. Brabant, Jean-Luc Carayon, Régine Chaume, M. Din Ndongo, Eve Janodet, Laurent Gautier, Valéry Gond, M. Kokou Kouami, M. Kpalma, Jean Maley, M. Simonneaux, Christiane Tertre.

Références

- Adejuwon, J. O. 1971. Savanna patches within forest areas in Western Nigeria : a study of dynamics of forest savanna boundary. *Bull. IFAN*, XXXIII, A, 2, 327-343.
- Adjanooun, E. 1964. Végétation des savanes et rochers découverts en Côte d'Ivoire. *Mem. ORSTOM*, 7, 178 p.
- Alexandre, D. Y. 1982. Aspect de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Candollea*, 37, 379-588.
- , Guillaumet, J. L. ; Kahn, F. ; Namur, C. de. 1978. Caractéristiques des premiers stades de reconstitution. *Cah. ORSTOM, ser. Biol.* XIII, 3, 267-270.
- Aubreville, A. 1947. Les brousses secondaires en Afrique Équatoriale : Côte d'Ivoire-Cameroun-AEF. *Bois et forêts des tropiques*, 2, 24-49.
- Avenard, J. M. ; Bonvallot, J. ; Latham, M. ; Renard-Dugerdil, J. ; Richard, J. 1973. Le contact forêt-savane en moyenne Côte d'Ivoire. *Ann. Géogr.*, 453, 523-543.
- Barbier, C. ; Gbadoe, E. ; Taponot, M. 1990. Les plantations du projet AFRI (Aménagement forestier et reboisement industriel dans le Sud-Togo). *Bois et forêts des tropiques*, 224, 5-20.
- Bertrand, A. 1983. La déforestation en zone de forêt de Côte d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques*, 202, 3-18
- Bonnefous, E. 1990. *Réconcilier l'Homme avec la nature*. PUF, Paris, 225 p.

- Boutrais, J. 1980. L'arbre et le bœuf en zone soudano-guinéenne. *Cah. ORSTOM, ser. Sci. Hum.*, XVII, 3-4, 235-246.
- Devineau, J. L. ; Lecordier, C. ; Vuattoux, R. 1984. Évolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d'une savane protégée des feux (Lamto, Côte d'Ivoire). *Candollea*, 39, 103-134.
- FAO/PNUE, 1981. *Les ressources forestières de l'Afrique tropicale*. 2^e partie, résumés par pays. FAO, Rome. 586 p.
- Gautier, L. 1989. Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire centrale : évolution de la surface forestière de la réserve de Lamto (sud du V-Baoulé). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 136, *Actual Bot.*, (3/4), 85-92.
- Gautier, L. 1990. Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire : évolution du recouvrement ligneux des savanes de la réserve de Lamto (sud du V-Baoulé) *Candollea*, 45, 627-641.
- Groulez, J. 1956. Le reboisement des savanes pauvres de la ceinture brazzavilloise. *Bois et Forêts des Tropiques*, 50, 87-121.
- Guelly, K. A. 1994. Les savanes des plateaux de la zone forestière sub-humide du Togo. Thèse de doctorat, UPMC, Paris VI. 163 p.
- Guelly, K. A. ; Roussel, B. ; Guyot, M. 1993. Installation d'un couvert forestier dans les jachères de savane au Sud-Ouest du Togo. *Bois et Forêts des Tropiques*, 235, 37-48.
- Hiernaux, P. 1975. Étude phyto-écologique des savanes du pays baoulé meridional (C.I. centrale). Thèse de doct-ingénieur, CNRS, USTL, Montpellier. 276 p.
- Janodete, E. 1994. Cartographie fonctionnelle d'écosystèmes tropicaux africains à partir de l'évolution temporelle de leurs réponses radiométriques. Thèse de doctorat, Université Paris Sud Orsay. 149 p.
- Liegeois, P. 1953. Reforestation sur grande échelle au Kivu. *Bull Afr. Congo Belge*, 44 : 703-739.
- Mercier, J.-R. 1991. *La déforestation en Afrique. Situation et perspectives*. EDISUD, Paris. 178 p.
- Mitja, D. ; Puig, H. 1993. Essartage, culture et reconstitution de la végétation dans les jachères en savanes humides de la Côte-d'Ivoire (Booro-Borotou, Touha). *La jachère en Afrique de l'Ouest*. Éd. ORSTOM, p. 377-392.
- Nelson, R. ; Holben, B. 1986. Identifying deforestation in Brazil using multiresolution satellite data. *Int. J. Remote Sensing*, 7, 3, 429-448
- Repetto, R. 1990. La déforestation des pays tropicaux. *Pour la Science*, 152, 36-42.
- Schnell, R. 1971. *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*. 2 t. Gauthier-Villars, Paris. 951 p.
- Spichiger, R. ; Pamard, C. 1973. Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire. Étude du recru forestier sur des parcelles cultivées en lisières d'un îlot forestier dans le sud du pays baoulé. *Candollea*, 28, 21-37.
- Spichiger, R. ; Lassailly, V. 1981. Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire : notes sur l'évolution de la végétation dans la région de Béoumi, (Côte d'Ivoire Centrale). *Candollea*, 36, 145-153.
- Stromgaard, P. 1986. Early secondary succession on abandoned shifting cultivator's plots in the Miombo of South Central Africa. *Biotropica*, 18 (2), 97-106.
- Swaine, M. D. ; Hall, J. B. 1983. Early succession on cleared forest land in Ghana. *Journal of Ecology*, 71, 601-627.
- Swaine, M. D. ; Hawthorne, W. D. ; Orgle, T. K. 1992. The effects of fire exclusion on savanna vegetation at Kpong, Ghana. *Biotropica*, 24 (2a), 166-172.

32

Observation et simulation de la variabilité interannuelle des précipitations en Afrique et en Amérique tropicales

PASCAL ROUCOU, SYLVAIN BIGOT, PIERRE CAMBERLIN,
BERNARD FONTAINE, VINCENT MORON, YVES RICHARD,
JOSYANE RONCHAIL, ARMELLE SANTIAGO-JEGADEN, SYLVIA TRZASKA

Introduction

Le domaine tropical peut être défini, du point de vue climatique, par l'absence d'hiver thermique (aucun mois dont la température moyenne est inférieure à 18°C). Les précipitations constituent donc le principal élément discriminant de l'espace tropical. Outre l'importance indéniable de la pluie du point de vue de la production agricole et des ressources alimentaires, son rôle climatique est également fondamental puisque la condensation de la vapeur d'eau est associée à une libération de chaleur latente en haute et moyenne troposphère qui participe à l'entretien de la « machine » atmosphérique globale (Hastenrath, 1985).

La variabilité pluviométrique interannuelle s'organise selon des structures spatiales cohérentes appelées modes. L'échelle de ces modes spatiaux est directement reliée à celle des principaux facteurs climatiques impliqués. Ces structures spatiales cohérentes sont en général moins vastes dans les domaines forestiers équatoriaux que sur certaines zones tropicales comme le Sahel africain (Nicholson, 1979; Moron *et al.*, 1995). Les facteurs locaux semblent ainsi garder une grande importance dans les milieux forestiers alors que des facteurs régionaux, voire globaux, semblent être significativement associés aux anomalies pluviométriques du Sahel africain ou du Nordeste brésilien. Certaines anomalies climatiques de grande ampleur (par exemple El Niño, de 1982 à 1983) peuvent cependant avoir un retentissement global, même sur des zones où priment généralement les facteurs locaux. Rappelons que le mode couplé océan-atmosphère entre des températures de l'océan Pacifique plus chaudes (événement El Niño) et l'atmosphère porte

le nom d'*El Niño Southern Oscillation* (ENSO). Dans le cas d'un événement froid sur le Pacifique, on parle alors de *La Niña Southern Oscillation* (LNSO).

Une fois les modes spatiaux décrits, il faut tenter de les expliquer. Deux voies complémentaires sont possibles : l'observation puis la modélisation. Dans les mécanismes climatiques tropicaux, les surfaces continentales jouent également un rôle très important mais leurs relations avec l'atmosphère est plus difficile à cerner en raison des différents paramètres impliqués (albédo, rugosité, etc.) et aussi du fait que l'équilibre végétation-climat ne se fait pas sur la même échelle temporelle d'un type de végétation à l'autre. Ceci implique des relations non linéaires encore mal connues. Pour cette raison, il apparaît nécessaire d'évaluer à une échelle fine l'influence de la végétation sur quelques paramètres climatiques. La Figure 1 montre l'évolution de la température et des occurrences de nuages à sommet froid (nuages pluvio-gènes ou convectifs) le long d'une coupe traversant une couverture savanicole et forestière, d'après l'imagerie Météosat, au Cameroun. On constate que la courbe des températures baisse très nettement au passage des savanes aux forêts. Au contraire, la courbe des nuages pluvio-gènes suit une évolution inverse. Il apparaît donc clairement que, d'un type de végétation à une autre, la répartition des nuages pluvio-gènes peut évoluer différemment et jouer un rôle prépondérant sur la répartition des pluies. Ces travaux permettent de montrer l'importance des facteurs locaux dans les domaines équatoriaux.

Le paramètre d'étude privilégié reste la température de surface océanique (TSO) car l'atmosphère tropicale

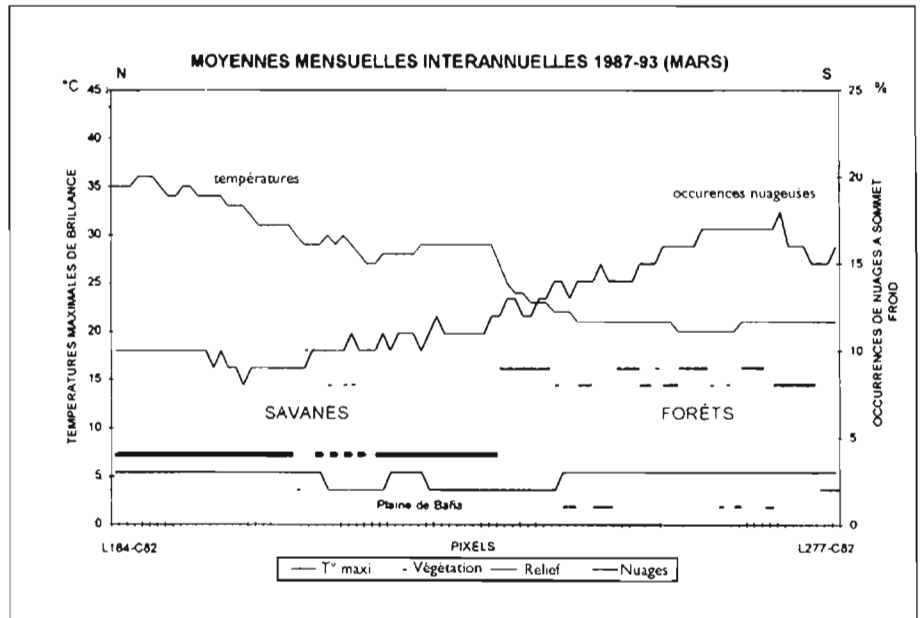


Figure 1 Courbe des températures (en trait fin) et des occurrences nuageuses (en trait gras) le long d'un transect nord-sud sur le Cameroun en mars. La coupe traverse des zones de savanes, puis de forêts.

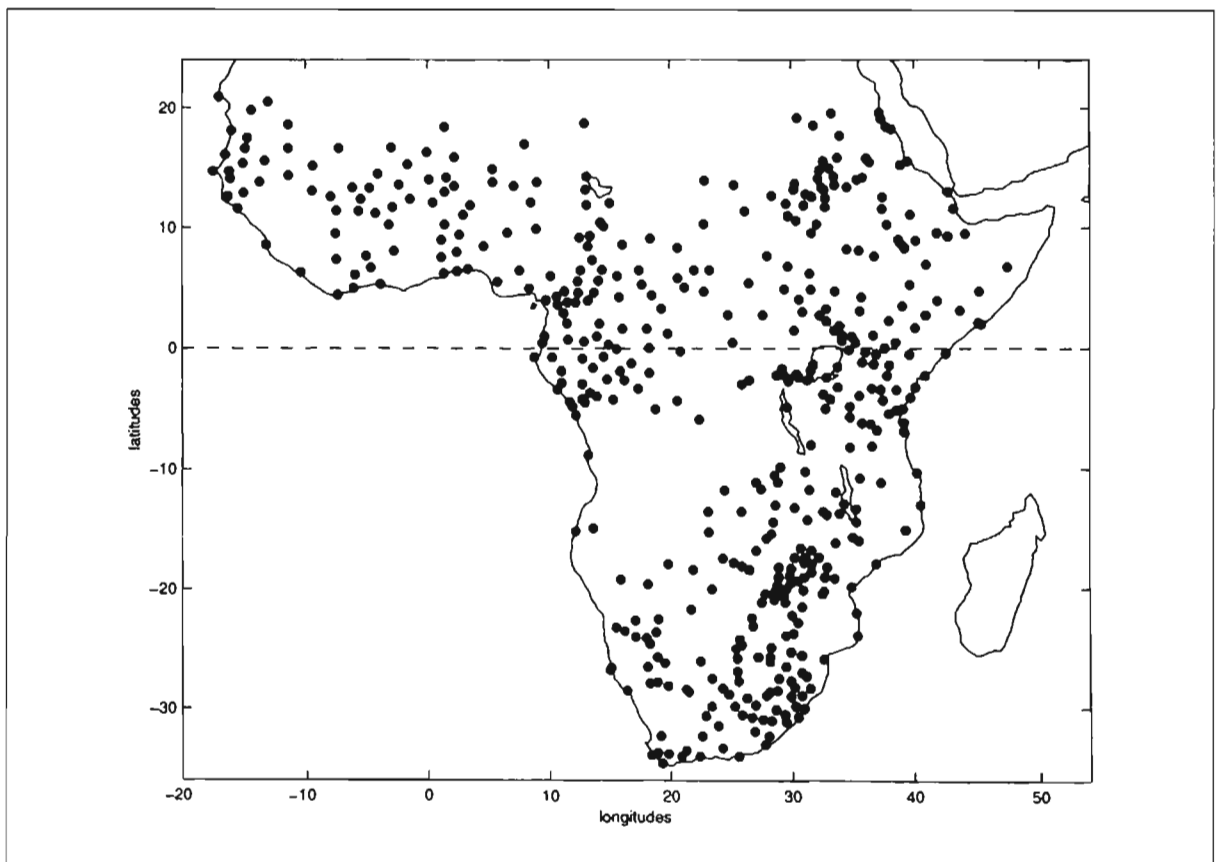


Figure 2 Le réseau pluviométrique de 466 stations, disponible sur la période 1951-1988.

(et donc les pluies) est très sensible aux conditions de surface, principalement en raison de la faiblesse des gradients thermiques horizontaux. Une fois établies les téléconnexions entre un certain type de structures spatiales d'anomalies pluviométriques et un champ de TSO, il est possible de forcer un modèle de circulation générale atmosphérique (MCGA) afin de valider la relation statistique. Il faut ensuite analyser les processus physiques impliqués. La pluie demeure cependant un paramètre très difficile à modéliser car dépendant de processus physiques multi-échelles très complexes sensibles à un certain nombre de paramétrisations.

L'analyse diagnostique grâce aux observations

L'exemple africain

La régionalisation et les tendances pluviométriques interannuelles

Le fichier de données pluviométriques africaines utilisé dans ce travail a été constitué à partir de plusieurs fichiers régionaux élaborés dans le cadre de travaux sur la variabilité pluviométrique (Richard, 1993 ; Moron, 1994 ; Camberlin, 1994 ; Bigot *et al.*, 1995). Une part

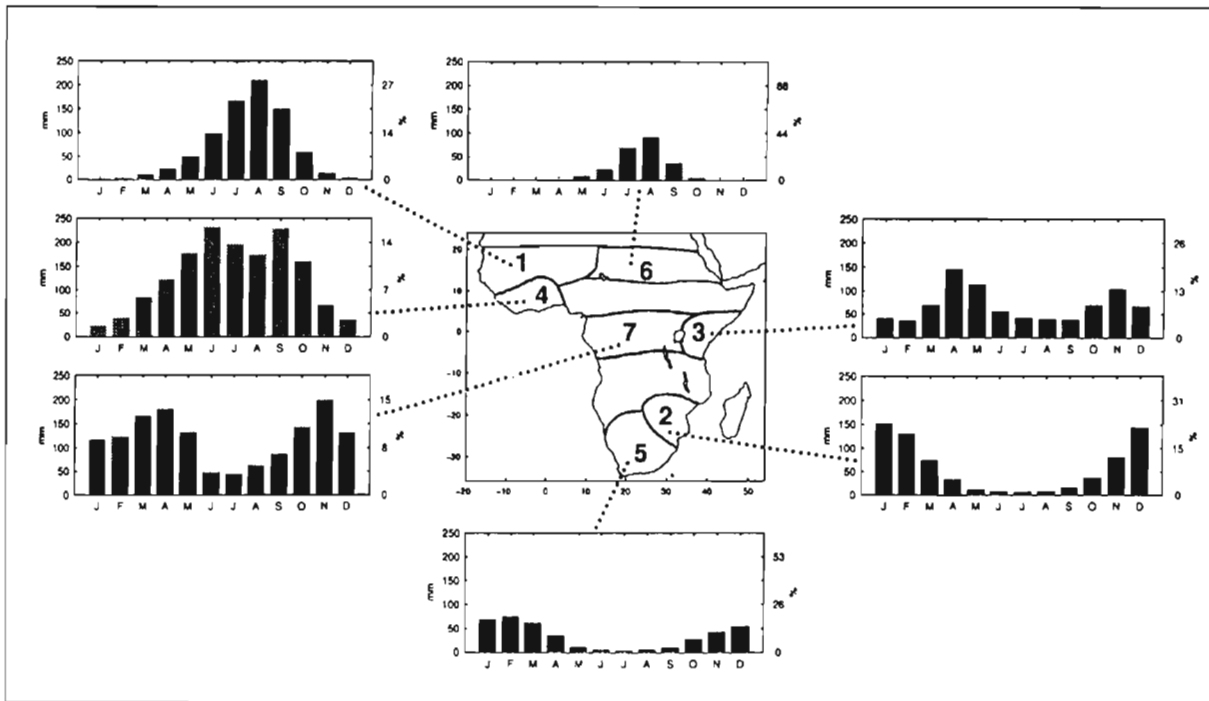


Figure 3 Les sept principales régions cohérentes obtenues à partir de l'ACP avec rotation Varimax des totaux pluviométriques annuels (1951-88) et leur régime annuel moyen (en millimètres et en pourcentages) : (1) le Sahel occidental ; (2) le bassin du Zambèze ; (3) l'Afrique orientale ; (4) la zone guinéenne ; (5) l'Afrique australe ; (6) le Sahel oriental ; (7) l'Afrique centrale.

	51	53	55	57	59	61	63	65	67	69	71	73	75	77	79	81	83	85	87	
Sahel ouest	[Dark]										[Light]									
Sahel est	[Dark]										[Light]									
Guinée	[Dark]										[Light]									
Afrique de l'est	[Dark]										[Light]									
Afrique centrale	[Dark]										[Light]									
Bassin du Zambèze	[Dark]										[Light]									
Afrique australe	[Dark]										[Light]									

Tableau 1 Résumé des principaux changements de tendances des sept premiers modes cohérents de la variabilité pluviométrique interannuelle en Afrique, entre 1951 et 1988 (les résultats sont obtenus à partir d'une SMWDA avec une fenêtre de 5 à 21 ans ; les zones foncées (claires) signifient une hausse (une baisse) des précipitations par rapport à la période antérieure).

importante des relevés est originale, particulièrement sur le domaine équatorial (Congo, Gabon, Zaïre, Rwanda, Éthiopie, Somalie). Après vérification des données, 466 stations ont pu être retenues (Figure 2).

Une analyse en composantes principales (ACP-Varimax) réalisée sur le fichier pluviométrique a permis de dégager des aires pluviométriques homogènes sur le continent. Sept régions cohérentes ont ainsi été définies (Figure 3) : (1) le Sahel occidental entre 10° N et 20° N, à l'ouest de 10° E ; (2) le bassin du Zambèze ; (3) l'Afrique orientale, du nord de la Tanzanie jusqu'au sud de l'Éthiopie ; (4) le golfe de Guinée, au sud de 10° N et à l'ouest du fleuve Niger ; (5) l'Afrique australe avec principalement la Namibie, le Bostwana et l'Afrique du Sud ; (6) le Sahel oriental et (7) l'Afrique Centrale. Sur deux espaces, on ne constate aucune cohérence spatiale interannuelle. La première correspond à une région qui s'étend du

Nigéria jusqu'au nord de la Somalie et la seconde à une région allant de l'Angola jusqu'au nord du Mozambique, en passant par le Shaba, le nord de la Zambie et le sud de la Tanzanie. Elles équivalent aux régions où la couverture stationnelle est extrêmement faible.

Les cycles pluviométriques moyens annuels des sept régions montrent deux types de régimes distincts. Le premier est tropical unimodal, avec une opposition entre la saison des pluies d'été hémisphérique (Sahel, d'ouest en est, Bassin du Zambèze et Afrique australe) et la saison sèche d'hiver hémisphérique. Le second possède un régime équatorial bimodal, avec deux saisons des pluies et deux saisons sèches plus ou moins prononcées (Guinée, Afrique centrale et Afrique de l'est) (Figure 3).

Les différentes ruptures des séries pluviométriques stationnelles ont été repérées et datées par une *Split Moving Window Dissimilarity Analysis* (SMWDA). Les

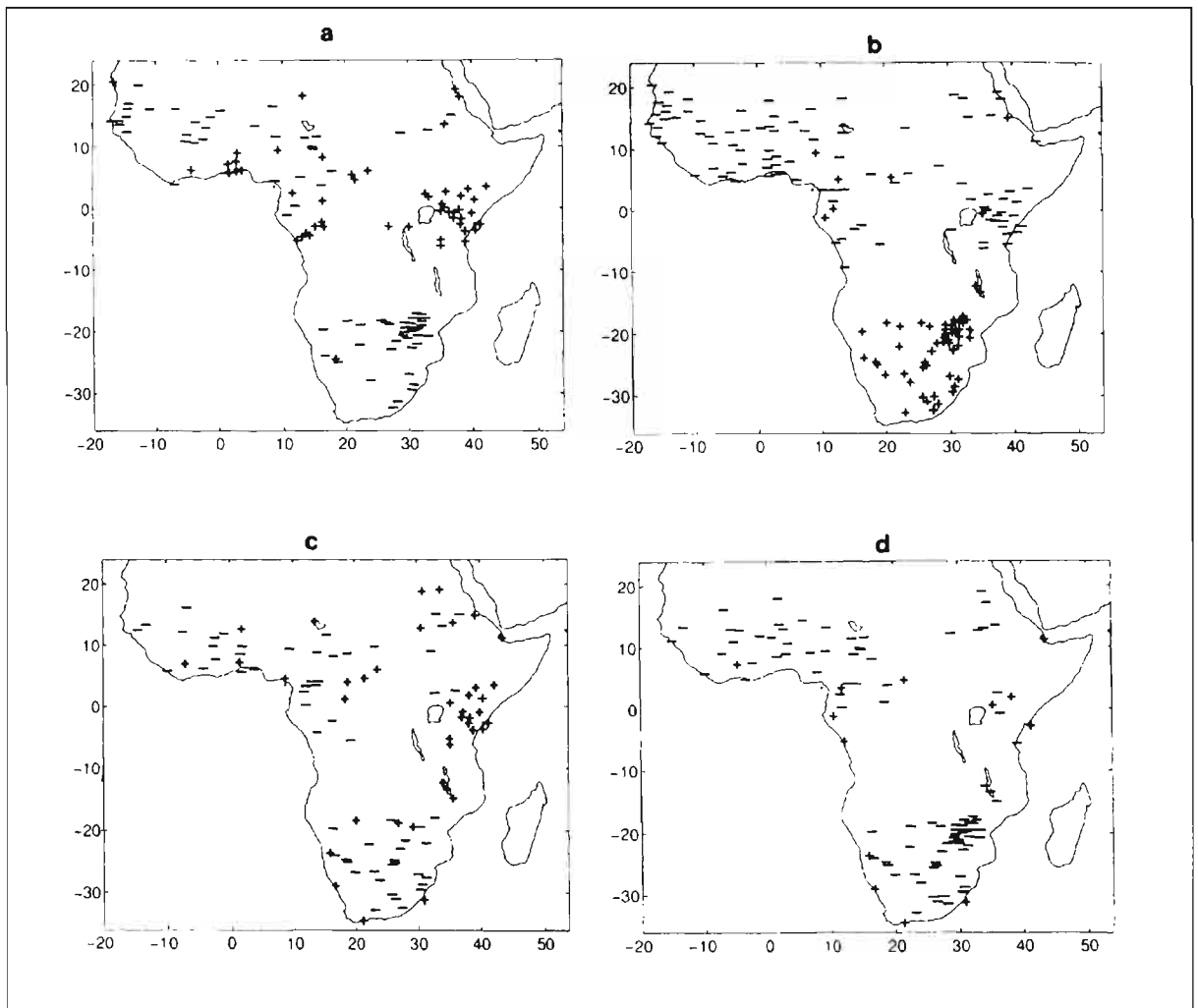


Figure 4 Les quatre principaux changements de tendance pluviométrique en Afrique obtenus par SMWDA : (a) 1959-1961 ; (b) 1969-1971 ; (c) 1976-1978 ; (d) 1980-1981. Un signe +/- indique une hausse/une baisse après le changement indiqué, significative au seuil de 0,10 selon un test de Monte Carlo basé sur la génération de 1 000 séries pseudo-aléatoires ayant la même autocorrélation et la même variance que les séries testées.

principales ruptures de la tendance pluviométrique à court et moyen terme enregistrées par les sept régions (de 5 à 20 ans) sont présentées dans le Tableau 1. Quatre changements importants apparaissent. Le premier se produit vers 1959-1961. Il se caractérise par une hausse générale des précipitations en Afrique équatoriale, du golfe de Guinée jusqu'à l'Afrique orientale (Figure 4a). Parallèlement, les régions tropicales observent une baisse des précipitations. Le second changement intervient vers 1967-1971 et touche la ceinture sahélienne orientale (1964-1966) puis occidentale (1969-1971) (Figure 4b). Plus généralement, une baisse des précipitations se produit vers 1970 sur toute l'Afrique nord-hémisphérique et équatoriale alors que les pluies augmentent en Afrique australe et sur le bassin du Zambèze. Le changement de 1976-1978 n'est pas observé sur l'ensemble des sept régions (Figure 4c). Il correspond à un renforcement du caractère sec observé en zone guinéenne et au début d'une période sèche en Afrique australe. Parallèlement, l'Afrique de l'est et dans une moindre mesure, le Sahel oriental, enregistrent une hausse des précipitations. La dernière rupture dans les tendances pluviométriques s'accompagne, vers 1980-1981, d'une baisse générale des pluies sur toute l'Afrique (Figure 4d), sauf peut-être en Afrique centrale.

De manière générale, il semble que les précipitations de l'Afrique tropicale soient très sensibles à un type de variabilité décennale qui affecte plus ou moins l'ensemble du continent.

Les connexions avec les températures de surface océanique globales

Les quatre modes principaux de la variabilité de l'océan mondial (Figure 5) ont été extraits par ACP d'après un fichier en points de grille disponible sur la période 1945-1994 (Bottomley *et al.*, 1990). (i) Le premier mode (*Global Tropical mode - Gtm*) est localisé principalement sur l'Océan Pacifique central et oriental, (ii) le deuxième (*North Atlantic mode - Nam*) représente la variabilité de l'océan Atlantique nord, (iii) le troisième mode (*Extra Tropical mode - ETm*) montre une opposition entre les TSO extratropicales de l'hémisphère nord et de l'hémisphère sud, et (iv) le quatrième mode (*Equatorial and South Atlantic mode - ESAM*) caractérise le comportement de l'Atlantique sud et équatorial.

Une SMWDA effectuée sur ces différents modes interannuels permet de repérer quatre discontinuités importantes : 1957-1959, 1970, 1977 et 1981 (Tableau 2). Le changement enregistré sur la période 1957-1959 est perceptible sur les quatre modes des TSO et se caracté-

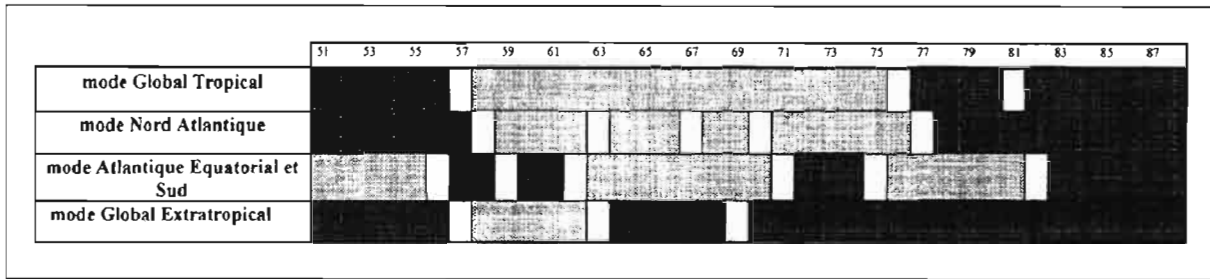


Tableau 2 Résumé des principaux changements de tendances des quatre premiers modes cohérents des TSO globales entre 1951 et 1988 : Gtm, Nam, ESAm, Etm. Les résultats sont obtenus à partir d'une SMWDA avec une fenêtre de 5 à 21 ans ; les zones forcées (claires) signifient une hausse (une baisse) des températures de surface par rapport à la période antérieure.

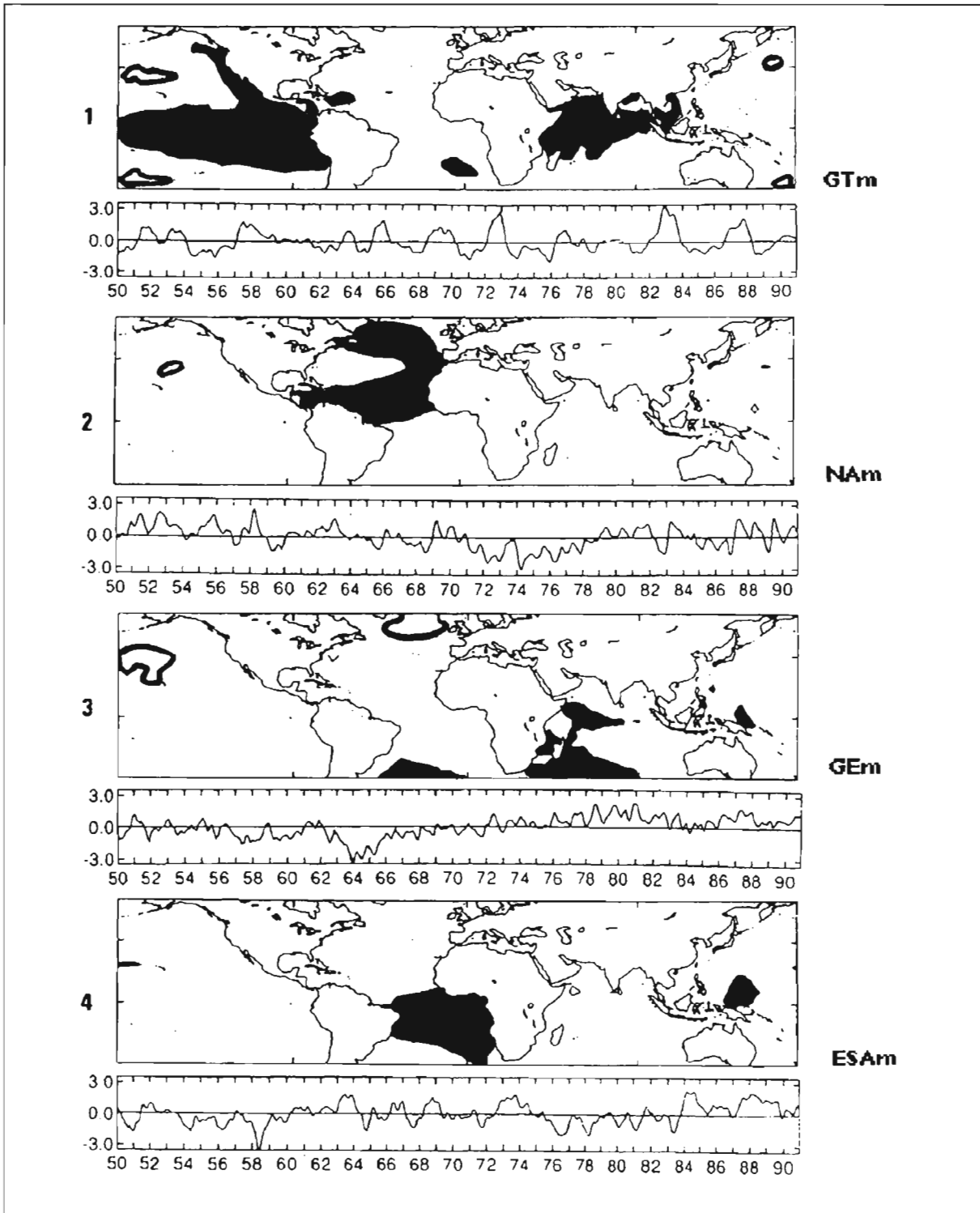


Figure 5 Les quatre premiers modes spatiaux des TSO globales obtenus à partir d'une ACP avec rotation Varimax sur la période 1945-1994 : (1) le mode tropical global ; (2) le mode nord atlantique ; (3) le mode extratropical global ; (4) le mode atlantique sud et équatorial.

rise par un fort changement dans l'Atlantique sud. La rupture de tendance enregistrée vers 1970, si elle est globale, s'observe avant tout sur le bassin atlantique (refroidissement de l'Atlantique nord et réchauffement de l'Atlantique sud et équatorial). Le troisième changement de tendance intervient vers 1977. Il est caractérisé par un fort réchauffement sur le Pacifique central et oriental. Cette date correspond également à une modification des caractéristiques moyennes des événements ENSO-LNSO par rapport à celles observées auparavant (intensification des phases chaudes – 1982-1983, 1986-1987, 1991-1992 – de l'Oscillation Australe et affaiblissement des phases froides, sauf 1988-1989). De manière synchrone se développe un réchauffement général des océans, à l'exception de l'Atlantique sud. Le changement intervenant vers 1981 traduit un réchauffement global des TSO de plus grande ampleur, et pourrait être mis en relation avec le renforcement concomitant de la sécheresse observée en Afrique.

Ainsi, les principales ruptures de la pluviométrie interannuelle africaine semblent synchrones de celles observées à l'échelle globale sur les TSO.

L'exemple de l'espace péri-atlantique

L'exemple précédent a mis l'accent sur les liens entre les changements de TSO à long terme et les tendances pluviométriques. Cependant, ces relations, sous les latitudes tropicales, se trouvent considérablement modulées à l'échelle saisonnière. Cette section illustre les connexions au niveau des continents africain et sud-américain.

Traitement des données et régionalisation pluviométrique

Le fichier utilisé s'étend sur l'Amérique du Sud et l'Afrique entre 80° W-30° E et 15° S-15° N. Trois cent quarante-six stations ont été sélectionnées sur cet espace après vérifications et élimination des valeurs erronées sur la période 1951-1990. Une partie des données africaines présentées dans la section 1 ont été utilisées. Les données pluviométriques sud-américaines proviennent pour la plupart d'organismes météorologiques nationaux. C'est sur l'espace amazonien que les données sont le moins homogènes dans le temps et dans l'espace puisque la majorité des postes pluviométriques a été installée à partir des années 70. Les données ont ensuite été agglomérées en point de grille de 3,75° de longitude par 2,5° de latitude pour faciliter le traitement.

Une régionalisation des aires pluviométriques cohérentes a été effectuée par ACP. Elle permet de mettre en évidence treize régions homogènes (Moron *et al.*, 1995). La Figure 6 détaille ces treize régions ainsi que leur cycle pluviométrique moyen annuel. On remarque deux principaux types de cycles pluviométriques à mettre en relation avec les migrations de la ZCIT (zone de convergence intertropicale) : d'abord un régime tropical unimodal avec une saison des pluies d'été hémisphérique et une période sèche d'hiver (est de l'Amazonie, Nordeste, sud de l'Amazonie, Soudan, Afrique centrale, sud du Zaïre), ensuite un régime équatorial bimodal avec une saison sèche plus ou moins prononcée et une saison des pluies apparaissant quand la ZCIT est posi-

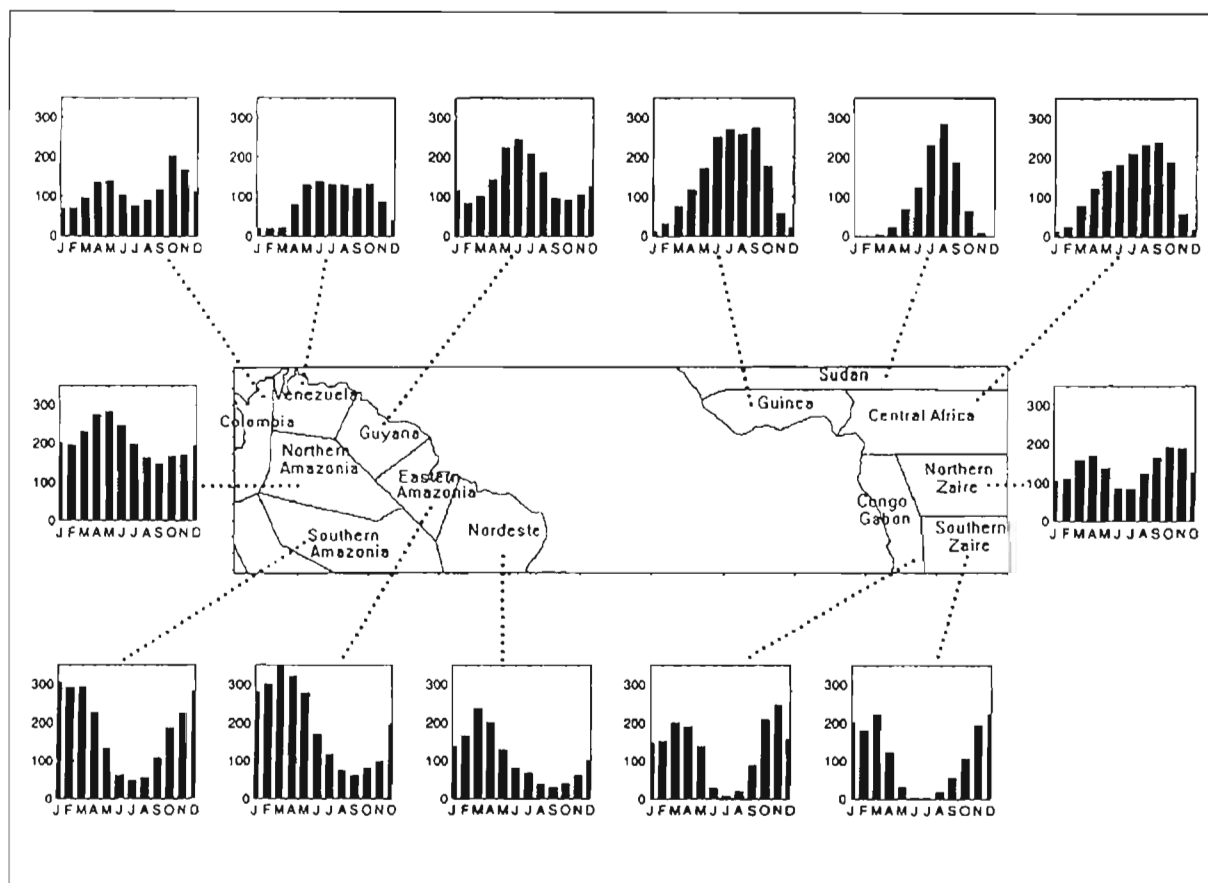


Figure 6 Carte de situation des treize aires pluviométriques déterminées sur l'espace péri-atlantique pour la période 1951-1990 et les régimes pluviométriques annuels correspondants.

tionnée au dessus de ces régions (Guyane, Colombie, Venezuela, nord de l'Amazonie, Guinée, Congo-Gabon, nord du Zaïre).

Connexions avec les TSO du Pacifique et de l'Atlantique

Une méthode de classification ascendante hiérarchique a été utilisée pour classer les quarante ans d'observation pour chaque bimestre de l'année civile de janvier-février à novembre-décembre. L'exemple des configurations spatiales des anomalies pluviométriques pour le bimestre novembre-décembre en fonction de certaines configurations spatiales des anomalies de TSO sont représentées sur la carte de la Figure 7. Seules les régions recevant plus de 10 % du total pluviométrique annuel pendant ce bimestre sont analysées. Les Figures 7a et 7b montrent que lors d'anomalies chaudes sur le Pacifique, les déficits pluviométriques dominent en Amérique du Sud alors qu'en Afrique, sur la Guinée et l'Angola, les anomalies sont de même signe que celles des TSO de l'Atlantique. Ces deux cartes indiquent qu'en phase ENSO on observe un déficit pluviométrique nettement plus marqué sur l'Amérique du Sud que sur l'Afrique. Elles posent aussi la question de l'influence de l'océan Atlantique sur la pluviométrie lors d'une phase ENSO. À l'inverse, des anomalies froides sur le Pacifique s'accompagnent d'excédents pluviométriques significatifs sur le continent sud-américain (Figure 7c). Si on considère l'ensemble des bimestres (non montré), on constate

que c'est en Amérique du Sud que l'influence des deux océans Pacifique et Atlantique semble la plus forte (Moron *et al.*, 1995) avec toutefois quelques exceptions comme sur la plaine bolivienne où l'influence de l'ENSO semble se faire sentir beaucoup plus faiblement que sur les autres régions d'Amérique du Sud (voir Figure 7). Un indice représentant la variabilité interannuelle des précipitations sur la plaine bolivienne montre une forte tendance à long terme des précipitations (Figure 8). La sécheresse relative observée durant les années 50 et 60 est suivie d'excédents durant les décennies 70 et 80. Cette évolution est l'inverse de celle notée au Sahel. Elle correspond aussi à un changement majeur observé dans les TSO au début des années 70 dans l'Atlantique et les zones extratropicales nord et sud (voir section les connexions avec les température de surface...).

Analyse de simulations issues d'un modèle de circulation générale : l'exemple du Nordeste (nord-est du Brésil)

Les connexions entre les pluies tropicales et les TSO s'observent donc à un niveau global voire régional et mettent en jeu des mécanismes atmosphériques qui sont difficiles à décrire d'après les seules données observées car, contrairement aux sorties des MCGA, elles ne possèdent pas la cohérence d'ensemble nécessaire. Il est alors quelquefois souhaitable d'utiliser les résultats des modèles pour pallier le manque d'observations. Le labo-

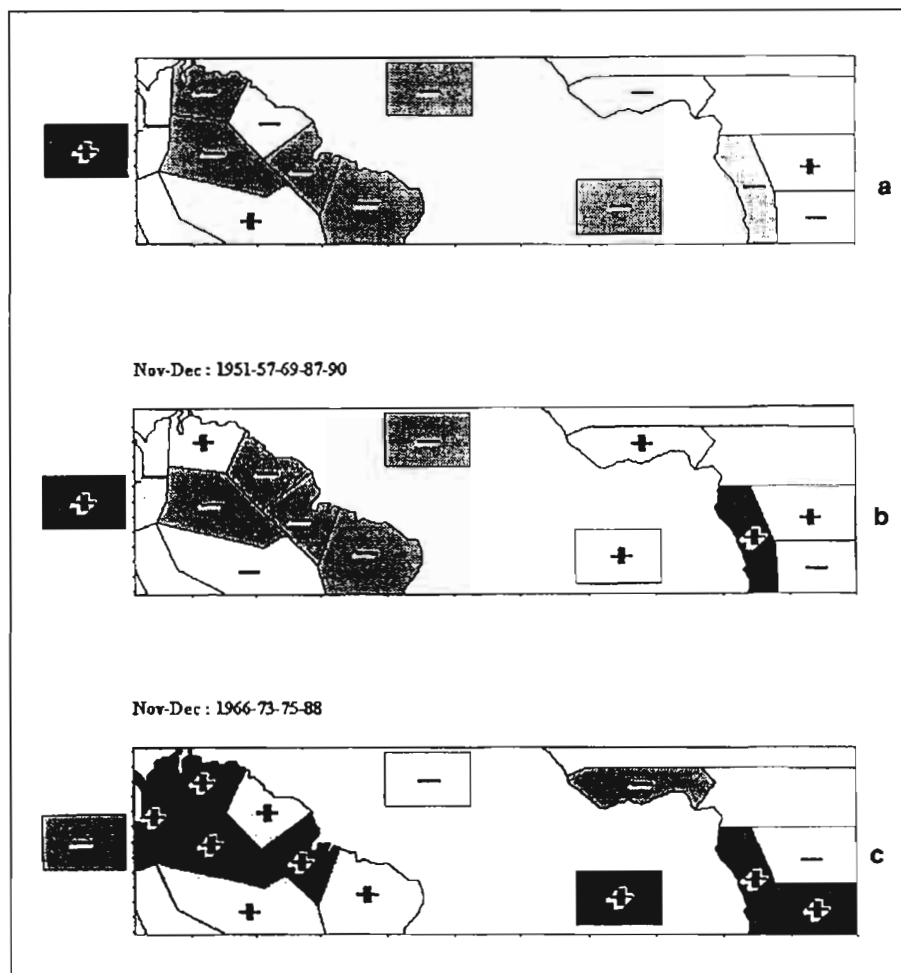


Figure 7 (a) Anomalies pluviométriques de novembre-décembre associées à des anomalies de températures de surface océanique (TSO) chaudes sur le Pacifique est et froides sur l'Atlantique, pour les régions recevant plus de 10 % du total pluviométrique annuel durant ces deux mois (1956, 1964, 1965, 1971, 1974, 1976, 1981, 1982, 1983 et 1986). Les zones grisées indiquent le seuil de signification statistique à 10 %. (b) Idem, sauf pour l'Atlantique sud chaud et l'Atlantique nord froid : 1951, 1969, 1987 et 1990. (c) Idem, pour le Pacifique est froid, l'Atlantique sud chaud et l'Atlantique nord froid : 1966, 1973, 1975 et 1988.

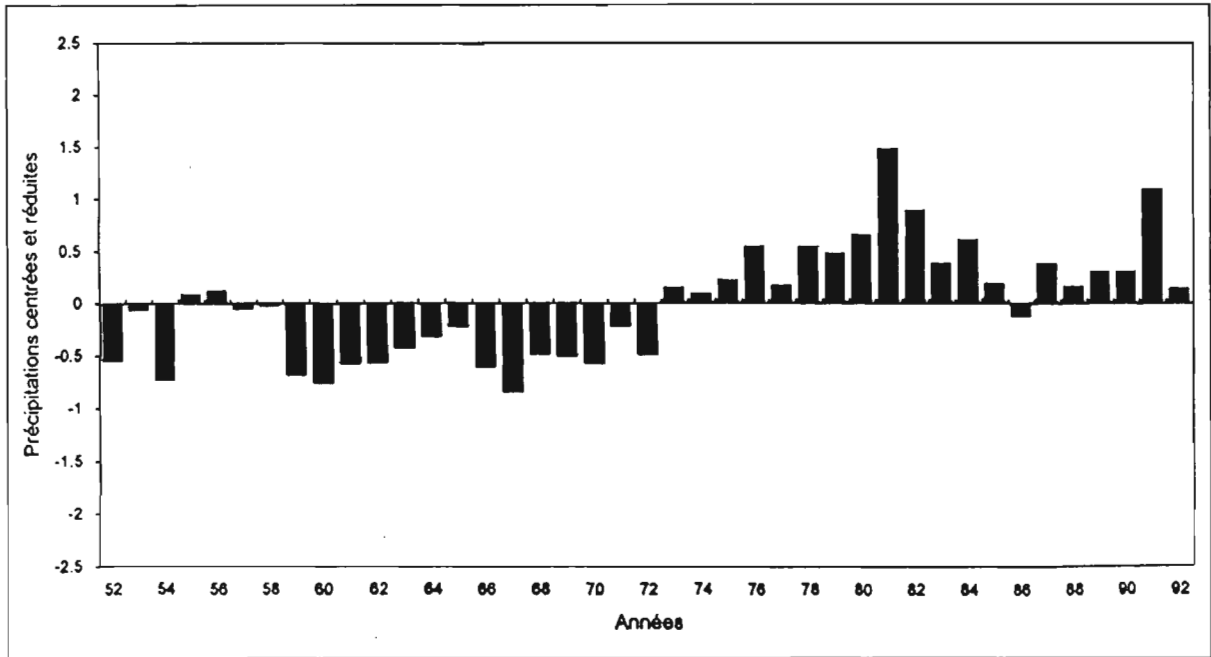


Figure 8 Indice de la variabilité interannuelle sur la plaine andine.

ratoire de météorologie dynamique (LMD) a réalisé dans le cadre d'une expérience de comparaison entre différents modèles atmosphériques nommée AMIP (*Atmospheric Model Intercomparison Project*) un run long de 19 ans. Le modèle est constitué sur une maille de 64 points de grille en longitude, 50 en latitude et 11 niveaux d'altitude (Sadourny et Laval, 1984). Il a été forcé par les TSO observées de la période 1970-1988. Des moyennes ont ensuite été calculées afin de ne disposer que des valeurs mensuelles sur différents paramètres informant sur les mouvements zonaux et verticaux de l'atmosphère.

La variabilité pluviométrique du Nordeste (Figure 9) est fortement liée aux TSO du Pacifique et au dipôle Atlantique, c'est-à-dire au gradient thermique pouvant exister entre l'Atlantique nord et l'Atlantique sud. C'est ce gradient qui affecte les migrations de la ZCIT qui conditionnent les saisons des pluies sous les tropiques. En mars-avril, coeur de la saison des pluies sur la région, quand l'Atlantique sud est plus chaud et l'Atlantique nord plus froid que la normale, la ZCIT migre vers le nord et est accompagnée d'un excédent pluviométrique. Dans le cas contraire, quand le dipôle est inversé, on remarque que la ZCIT reste plus au sud ce qui se traduit par un déficit pluviométrique. De même, dans le cas d'un événement ENSO, une période de sécheresse catastrophique peut survenir comme ce fut le cas en 1983.

La similitude entre les pluies observées et les pluies modélisées s'avérant particulièrement bonne ($r^2 = 0,84$) on peut essayer d'analyser les cellules de circulations zonales atmosphériques est-ouest liées aux anomalies de TSO sur le Pacifique et l'Atlantique (Roucou *et al.*, 1996). Les branches ascendantes de ces cellules marquent des zones de convection plus fortes et donc des régions où la pluviométrie sera en hausse. A l'inverse les branches subsidentes indiquent des régions de moindre convection pouvant afficher des déficits pluviométriques.

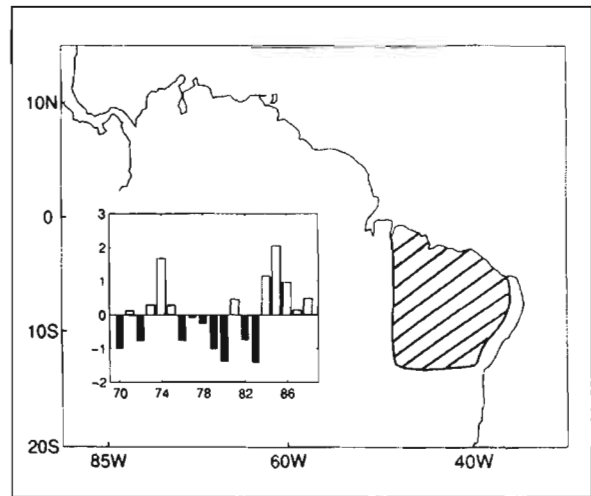


Figure 9 Carte de situation et variabilité pluviométrique du Nordeste, en mars-avril (1970-1988).

La Figure 10a représente la composante moyenne divergente du transport de masse entre 5° N et 20° S en mars-avril. Le flux tourne dans le sens des aiguilles d'une montre (en sens inverse) autour des valeurs positives (négatives). La branche ascendante de la cellule de Walker est localisée près de 150° E et sa branche descendante au dessus du Pacifique est. Les valeurs positives à l'ouest de l'Amérique du Sud correspondent à la branche ascendante d'une cellule atlantique est-ouest, la branche subsidente étant située autour de 20° E au dessus de l'Afrique.

La Figure 10b montre les mouvements de la circulation est-ouest dans le cas d'une saison des pluies excédentaire. Une circulation de Walker moins active ainsi que des mouvements ascendants au dessus du Nordeste et de l'Atlantique ouest sont associés à un excédent pluviométrique sur le Nordeste en mars-avril. Les anomalies de la circulation zonale sont similaires quand l'Atlantique sud (nord) est plus chaud (froid) (Figure 10c). On note d'ailleurs un renforcement de la

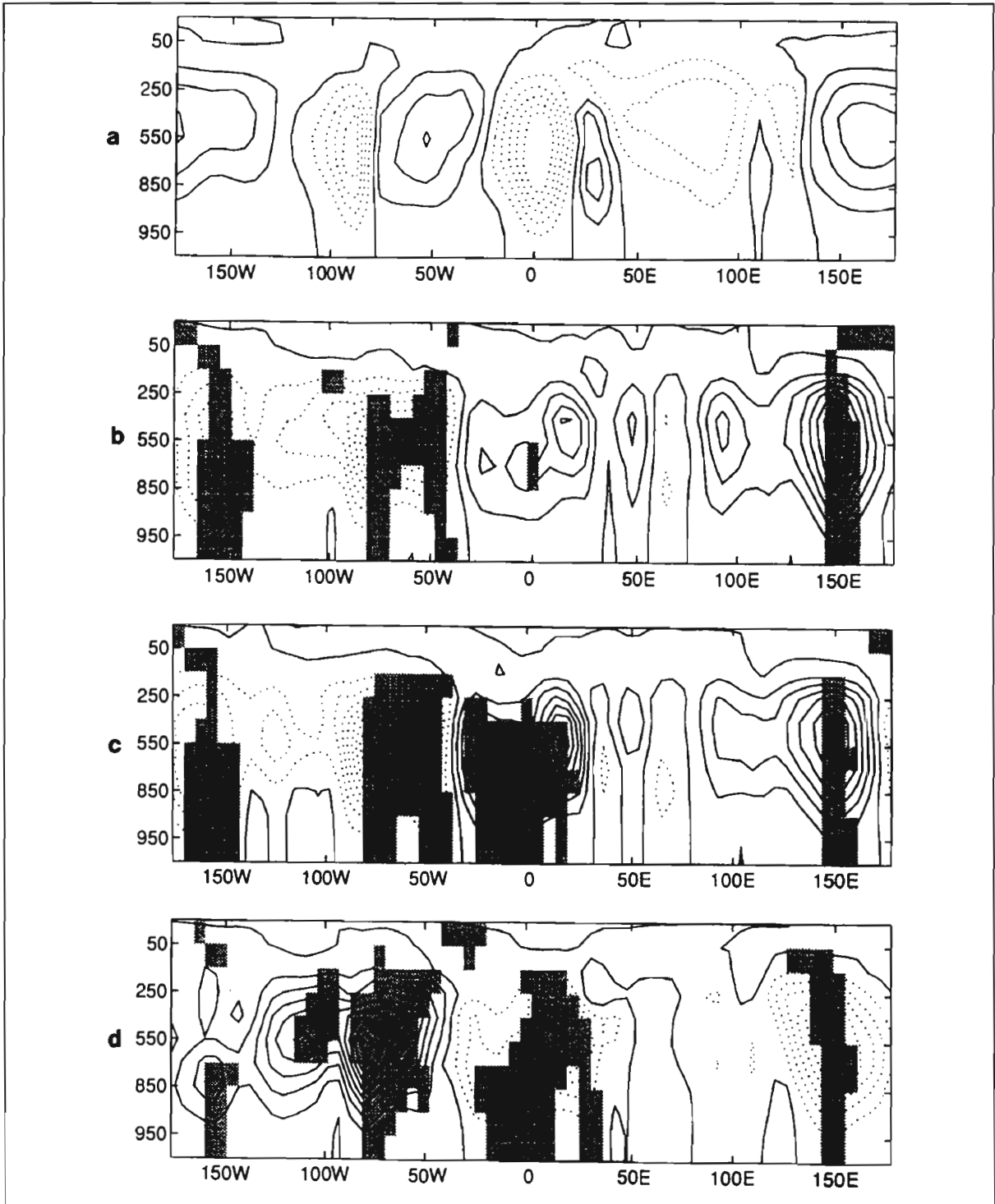


Figure 10 (a) Moyenne de la composante divergente du transfert de masse entre 5° N et 20° S en mars-avril de la surface jusqu'en haute troposphère (11 niveaux, de 950 à 50 hPa). Ce paramètre indique les cellules de circulation est-ouest. Le flux tourne dans le sens des aiguilles d'une montre (en sens inverse) autour des valeurs positives (négatives).
 (b) Analyse composite de la composante divergente du transfert de masse entre 5° N et 20° S dans le cas d'une saison des pluies excédentaires sur le Nordeste. Les valeurs significatives à 5 % selon le test de Student sont représentées en gris.
 (c) Analyse composite de la composante divergente du transfert de masse entre 5° N et 20° S dans le cas d'un réchauffement de l'Atlantique sud et d'un refroidissement de l'Atlantique nord, soit un dipôle atlantique favorable à une saison des pluies excédentaires sur le Nordeste.
 (d) Analyse composite de la composante divergente du transfert de masse entre 5° N et 20° S dans le cas d'un réchauffement du Pacifique est et central, c'est-à-dire une situation El Niño accompagnée d'une sécheresse sur le Nordeste.

cellule Atlantique. La Figure 10d représente les mêmes anomalies est-ouest de circulation dans le cas où l'océan Pacifique Est est plus chaud. La cellule de Walker est beaucoup plus développée que sur la situation moyenne (Figure 10a). Elle fait apparaître une branche subsidente sur le Nordeste qui bloque la convection et une branche ascendante autour de 180° W.

Les résultats montrent que les pluies sur cette région sont associées aux mouvements verticaux de l'atmosphère et à l'organisation des anomalies des TSO. Ils soulignent aussi la complexité des relations entre l'océan et l'atmosphère mais aussi entre les bassins océaniques eux-mêmes.

Validation d'hypothèses par simulations numériques : l'exemple de l'Afrique

Les TSO apparaissent comme le forçage majeur de l'atmosphère sous les tropiques. Les investigations diagnostiques précédentes montrent que l'on ne peut étudier les relations entre les précipitations et les TSO sans tenir compte de l'évolution des téléconnexions entre les bassins, c'est-à-dire que l'on ne peut pas essayer d'expliquer la variabilité des précipitations à grande échelle par une seule composante de la variabilité des TSO (cf. les modes propres de variabilité des TSO, section 1), les modulations apportées par les autres modes ne se superposant pas. Par exemple la phase ENSO tend à provoquer un déficit pluviométrique sur le Sahel mais cette relation n'est pas stable dans le temps (Rowell *et al.*, 1995; Janicot *et al.*, 1996). D'autres études ont démontré que les pluies sahéliennes sont essentiellement corrélées avec des anomalies des TSO dans l'Atlantique, anomalies chaudes/froides dans l'Atlantique nord/sud créant des conditions plus favorables au développement de la mousson ouest-africaine. Le renforcement de ce gradient thermique méridien permet une migration plus au nord de la ZCIT sur cet espace et par conséquent, une meilleure pénétration de la mousson. La configuration inverse (Atlantique plus froid que la moyenne au nord de l'équateur et plus chaud au sud) provoque une inhibition de l'activité de mousson en réduisant le gradient thermique et la migration de la ZCIT.

Les modèles de circulation générale atmosphérique offrent une possibilité intéressante d'étude de l'influence des différents modes de variabilité des TSO sur la circulation atmosphérique. Outre une cohérence spatiale des résultats (cf. section 2), ils permettent de tester des hypothèses formulées à partir des études diagnostiques. Ainsi une série de simulations a pu être effectuée dans le but d'estimer l'impact de différentes configurations de TSO sur la circulation de mousson boréale aux marges de l'Océan Atlantique.

Base diagnostique

Les quatre principaux modes de variabilité des TSO pendant la période 1951-1990 présentent une évolution temporelle différente : le mode GTm est caractérisé par une oscillation quasi régulière avec une périodicité principale aux alentours de quatre à cinq ans alors que les trois autres modes montrent des fluctuations de périodes plus longues, décennales. Ces changements décennaux des anomalies des TSO dans d'autres régions de l'Océan Global peuvent modifier de manière significative l'impact de l'ENSO, en particulier sur les marges des océans Atlantique et Indien. Une manière de reproduire ces oscillations basse fréquence consiste à combiner linéairement Gtm avec les trois autres modes. On reconstitue ainsi des champs d'anomalies idéalisées que l'on peut superposer aux champs moyens de TSO pour forcer un modèle atmosphérique. Une première série d'expériences numériques a pu ainsi tester l'impact du renversement des gradients méridiens d'anomalies à l'échelle globale (reflété par ETm) et à l'échelle régionale (renversement du dipôle atlantique d'anomalies)

sur les anomalies du cycle de l'eau et de la dynamique atmosphérique en phase ENSO (GTm) pendant la mousson boréale et plus particulièrement sur l'espace ouest-africain.

Les expériences

Huit expériences ont été définies avec différentes combinaisons de modes.

Deux d'entre elles concernent uniquement les modes atlantiques afin de tester l'impact du renversement du dipôle atlantique :

ATL +/- = NAM - ESAm (Figure 11a)

ATL -/+ = -NAM + ESAm (Figure 11b)

Deux autres documentent les modes globaux uniquement pour déterminer l'influence mutuelle des modes GTm et ETm :

T - E = 2xGTm - ETm (Figure 11c)

T + E = 2xGTm + ETm (Figure 11d)

Quatre autres enfin combinent toutes ces influences
T - E & ATL +/- = 2xGTm - ETm + NAM - ESAm
(Figure 11 e)

T + E & ATL +/- = 2xGTm + ETm + NAM - ESAm
(Figure 11 f)

T - E & ATL -/+ = 2xGTm - ETm - NAM + ESAm
(Figure 11 g)

T + E & ATL -/+ = 2xGTm + ETm - NAM + ESAm
(Figure 11 h).

Une constante dimensionnée permet de convertir les champs d'écart-type en champs d'anomalies de températures, réalistes (de l'ordre de 2 °C dans l'Atlantique et 3,5 °C dans le Pacifique).

Ces champs d'anomalies de TSO sont ensuite ajoutés aux champs de température de surface utilisés par le modèle comme conditions aux limites. Le MCGA utilisé est ARPEGE-Climat développé par le CNRM (Météo-France, Toulouse) dans sa version 1,1. C'est un modèle spectral avec une résolution verticale de trente couches, possédant de nombreuses paramétrisations physiques et un schéma de végétation réaliste (Déqué *et al.*, 1994). La résolution horizontale T42 correspondant à 64 latitudes par 128 longitudes, soit environ 2,8° × 2,8°, a été retenue. Afin de tenir compte de la variabilité interne du modèle et de sa sensibilité à l'état initial de l'atmosphère chaque expérience a été constituée de trois intégrations démarant à des dates différentes. Elles comprennent cinquante jours chacune dont seuls les trente-et-un derniers, correspondant au mois d'août, sont pris en compte dans les résultats. La vérification de la signification statistique est effectuée par rapport aux résultats correspondant aux mois d'août des dix années de l'expérience AMIP avec le même modèle (Gates, 1992).

Deux champs moyens mensuels permettent d'illustrer brièvement les résultats des simulations : la composante zonale du vent à 200 hPa (Figure 12) et les anomalies de précipitations (Figure 13). Le niveau 200 hPa est caractérisé par la présence du Jet Tropical d'Est (JTE), signal planétaire de la mousson boréale. Son extension et sa vitesse reflètent la dynamique à grande échelle de la mousson, par exemple son ralentissement signe une diminution de l'activité de la mousson. On constate que les anomalies ATL +/- (Figure 12a) ren-

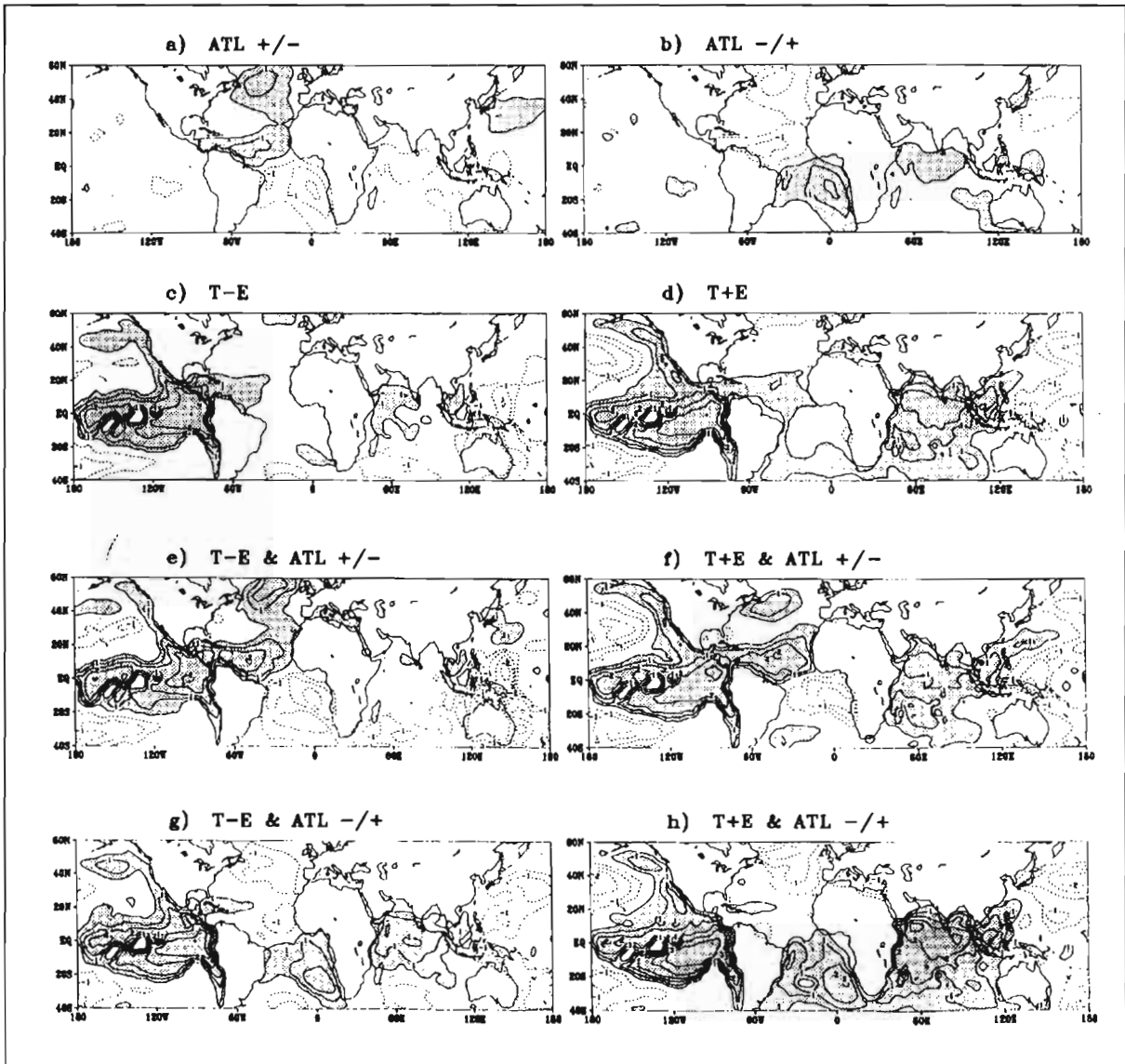


Figure 11 Les huit champs d'anomalies de TSO obtenus par combinaison linéaire des modes propres de TSO. Anomalies $> 1^{\circ}\text{C}$ (respectivement $> 1^{\circ}\text{C}$) en traits pleins et grisés (respectivement en pointillés et blanc).

forcent le JTE alors que ATL $-/+$ (Figure 12b) le ralentit. Un ralentissement plus significatif est observé dans les expériences T - E et T + E (Figures 12c et d). Toutefois l'addition des anomalies de TSO dans l'Atlantique module considérablement l'influence des modes globaux, ATL $+/-$ accélérant le jet (Figure 12d), ATL $-/+$ le ralentissant davantage (Figure 12e). Les précipitations, un paramètre difficile à modéliser, reflètent les anomalies de la circulation de mousson à une échelle beaucoup plus fine. Les anomalies atlantiques ATL $+/-$ et ATL $-/+$ (Figures 13a et b) produisent peu d'anomalies de précipitations et l'on ne peut parler que de tendances qui sont conformes aux observations. La configuration T-E de modes globaux que le dipôle atlantique joue un rôle déterminant sur les précipitations sahéniennes (des anomalies plutôt positives pour T - E et ATL $+/-$, Figure 13e et un dipôle d'anomalies pour T - E et ATL $-/+$, Figure 13g). T + E (Figure 13d) présente un fort dipôle d'anomalies de précipitations conduisant à une sécheresse dans le Sahel et une augmentation de précipitations sur la côte guinéenne pendant la petite saison sèche. Cette configuration est atténuée par l'addition de

ATL $+/-$, plus favorable à la mousson (Figure 13f). ATL $+/-$ (Figure 13h), défavorable à la mousson, ne renforce pas de manière significative les anomalies dues à T + E seul.

On constate que l'addition du mode extra-tropical peut influencer considérablement les anomalies de la dynamique de la mousson sur l'Afrique de l'ouest : la réponse à l'ENSO est moins significative pour l'expérience T - E qui correspond à une configuration qui a prévalu avant 1970 alors que le ralentissement de l'activité de la mousson devient significatif dans l'expérience T + E, ce qui est cohérent avec les observations après 1970. Les anomalies atlantiques seules ne provoquent pas d'anomalies significatives au dessus de l'espace ouest africain, par contre peuvent moduler de façon notable l'impact climatique en phase ENSO : ATL $+/-$, favorable à la mousson, réduit les anomalies dues à l'ENSO. ATL $-/+$ dont l'influence inhibe la mousson renforce l'impact de l'ENSO. Ces résultats numériques pourraient expliquer la non stabilité des relations entre l'ENSO et la variabilité des précipitations sahéniennes.

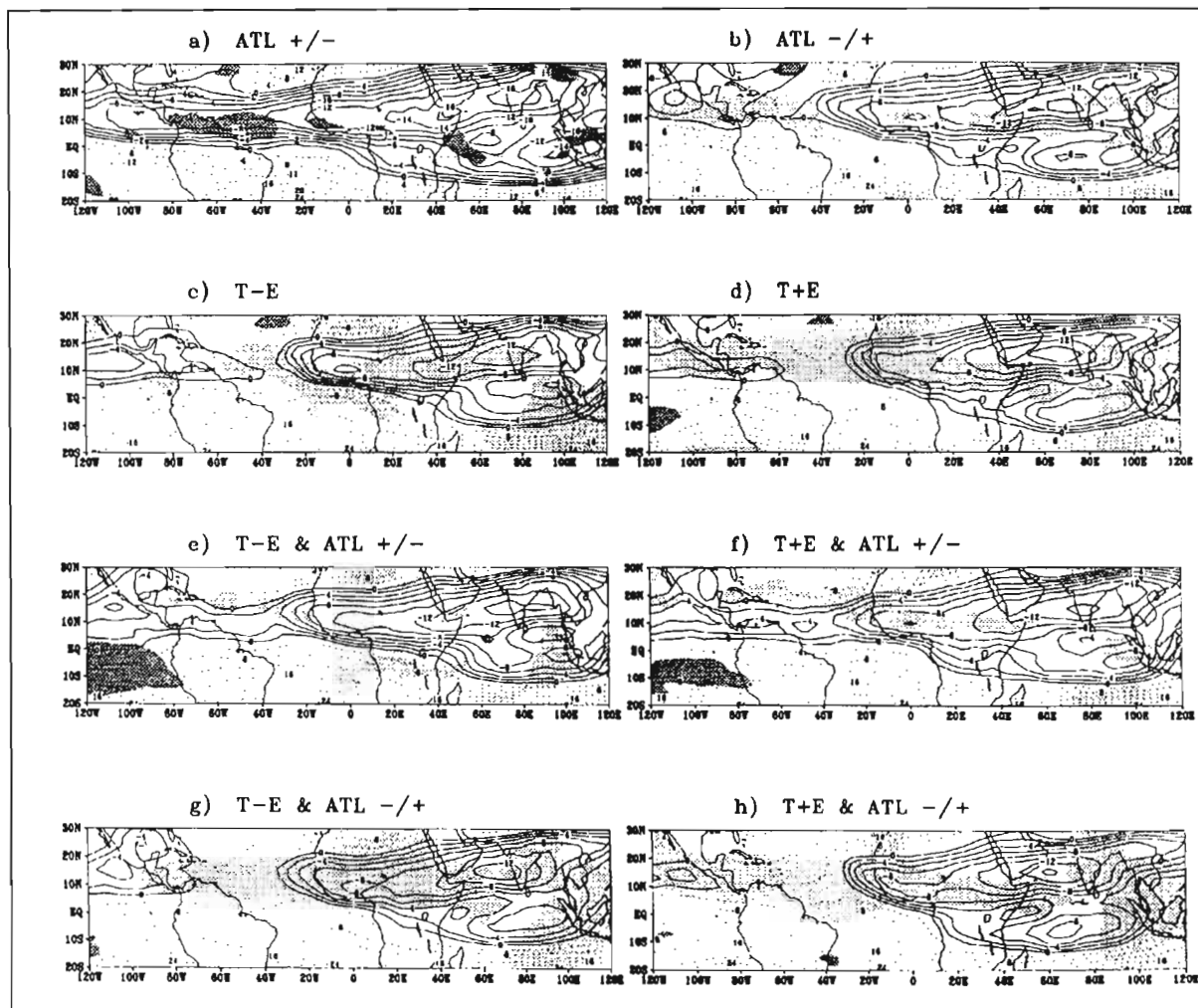


Figure 12 Le vent zonal à 200 hPa en m/s en août, obtenu à partir de huit expériences effectuées avec le MCG ARPEGE-Climat. Valeurs négatives (anomalies d'est)/positives (anomalies d'ouest) en traits pleins/ en pointillés. En superposition sont indiquées les régions d'anomalies significatives ($p=0,05$) négatives/positives en gris clair/ en foncé.

Conclusion

Les exemples présentés dans ce travail montrent la démarche scientifique adoptée en climatologie diagnostique. Après avoir analysé les données d'observations (pluie, TSO, etc.), on recherche les téléconnexions du champ de précipitations avec différents paramètres climatiques (TSO, mouvements verticaux de l'atmosphère, mais aussi flux de vents en altitude, albédo, etc.). L'étape suivante consiste à proposer des scénarii de forçage d'un modèle de circulation générale atmosphérique (MCGA) avec des conditions aux limites prédéfinies. Cette démarche n'est pas la seule, mais c'est celle qui est actuellement la plus fréquemment mise en œuvre dans l'approche diagnostique. Elle est appelée à déboucher sur la prévision des précipitations sur les régions tropicales où la relation TSO-précipitations est la plus marquée et la compréhension des modifications des états de surface, notamment en milieu forestier.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier les divers organismes météorologiques nationaux qui leur ont fourni gracieusement les données pluviométriques en Afrique et en Amérique du Sud. Nous tenons à remercier particulièrement Jean-Loup Guyot de l'ORSTOM qui nous a aidé

à obtenir les relevés pluviométriques sur le bassin amazonien et Marie-Joseph Samba-Kimbata de l'Université Marien N'Gouabi de Brazzaville pour les données sur le Congo et le Zaïre. Nous remercions également Météo-France pour nous avoir permis d'utiliser le MCG ARPEGE-Climat.

Références

- Bigot, S. ; Camberlin, P. ; Moron, V. ; Richard, Y. ; Roucou, P. 1995. Modes of rainfall variability in tropical Africa and their stability through time. *21st Conference on Hurricanes and Tropical Meteorology*, Miami, Floride, 448-449.
- Bottomley, M. ; Folland, C. K. ; Hsiung, J. ; Newell, R. E. ; Parker, D. E. 1990. GOSTA, Bracknell, Meteorological Office. 13 p.
- Camberlin, P. 1994. Les précipitations dans la Corne orientale de l'Afrique : climatologie variabilité et connexions avec quelques indicateurs océano-atmosphériques. Thèse de doctorat, Université de Bourgogne, Dijon, 379 p.
- Déqué M. ; Drevet, C. ; Braun A. ; Cariolle, D. 1992. The ARPEGE/IFS atmosphere model : a contribution to the French community climate modelling. *Clim. Dyn.*, **10**, 249-266.

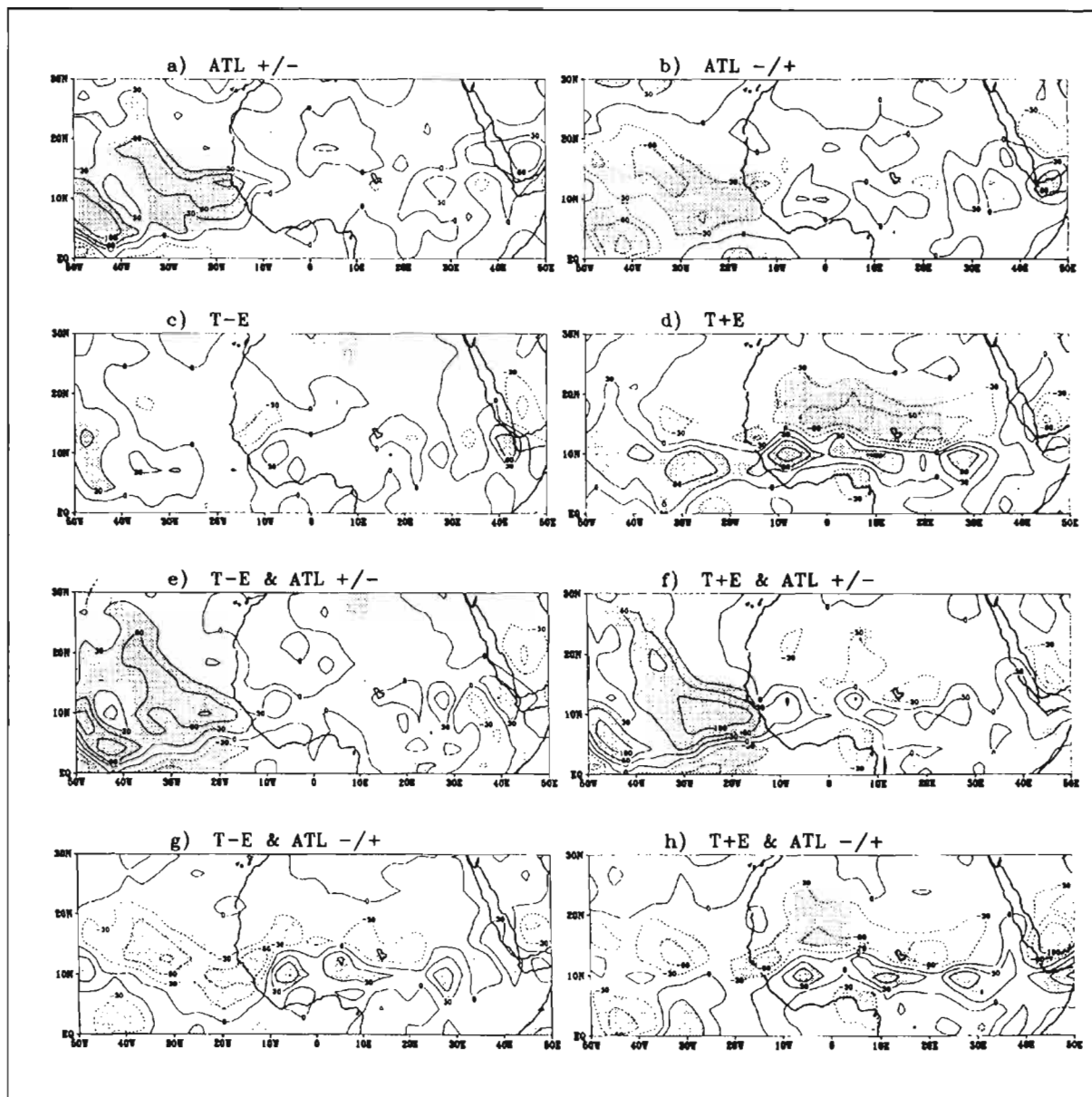


Figure 13 Les anomalies de précipitations en août, obtenues à partir de huit expériences effectuées avec le MCG ARPEGE-Climat. Les isolignes en trait plein indiquent les niveaux 0, 30, 60 et 100 mm/mois, et ceux en pointillés les niveaux -30, -60 et -100 mm/mois. Les anomalies significatives à $p = 0,05$ sont indiquées en gris.

- Gates, W. L. 1992. The atmospheric model intercomparison project. *Bull. Am. Meteo. Sc.*, 73, 1962-1970.
- Hastenrath, S. 1985. *Climate and circulations in the tropics*. D. Reidel publishing company, Atmospheric sciences library. 455 p.
- Janicot, S. ; Moron, V. ; Fontaine, B. 1996. Sahel droughts and ENSO dynamics. *Geophys. Res. Letters*, 23, sous presse.
- Moron, V. 1994. Variabilité des précipitations en Afrique tropicale au nord de l'équateur (1933-1990) et relations avec les températures de surface océanique et la dynamique de l'atmosphère. Thèse de doctorat. Université de Bourgogne, Dijon, 218 p.
- Moron, V. ; Bigot, S. ; Roucou, P. 1995. Rainfall variability in subequatorial. America and Africa and relationships with the main Sea-Surface Temperature modes (1951-1990). *Int. J. Climatol.*, 15, 1297-1322
- Nicholson, S. 1979. Revised rainfall series for the West-African subtropics. *Mon. Wea. Rev.*, 620-623.
- Richard, Y. 1993. Relations entre la variabilité pluviométrique en Afrique australe tropicale et la circulation océano-atmosphérique. Thèse de doctorat. Aix-en-Provence, 246 p.
- Roucou, P. ; Aragao, J. O. B. ; Harzallah, A. ; Fontaine, B. ; Janicot, S. 1996. Vertical motion changes related to Northeast Brazil rainfall: AGCM simulation. *Int. J. Clim.*, sous presse.
- Rowell, D. P. ; Folland, C. K. ; Maskell, K. ; Ward, N. 1995. Variability of summer rainfall over tropical North Africa (1906-1992): observations and modelling. *Quart. J. Roy. Met. Soc.*, 113, 669-74.
- Sadourny, R. ; Laval, K. 1984. January and July performance of the LMD general circulation model. Dans : A. Berger (dir. publ.), *New perspectives in climate modelling*. Elsevier, 173-198.

33

Analyses factorielles des correspondances (AFC) sur la végétation dans quelques stations forestières (exemple du Mayombe congolais et des forêts littorales)

MAURICEROUX, CHRISTIANDE NAMUR

Introduction

Cette étude de la végétation forestière concerne plus exactement le peuplement ligneux érigé d'au moins 5 cm de diamètre. À partir de relevés botaniques quantitatifs (nombre et diamètre des individus pour chaque taxon) sur des parcelles élémentaires de même grandeur (20 m × 20 m), nous pouvons décrire précisément la composition floristique des stations étudiées, de son changement éventuel le long d'une toposéquence et comparer les différentes stations entre elles. Cette approche, très longue et fastidieuse sur le terrain, est cependant nécessaire pour une analyse statistique des relevés et plus particulièrement l'analyse factorielle des correspondances (AFC). En effet, s'il est relativement facile de dégager par des calculs simples de fréquence ou d'abondance les grandes dominantes floristiques au niveau d'une station comportant un nombre réduit de parcelles et de taxons, il en est tout autrement lorsqu'il s'agit de comparer une quinzaine de stations regroupant près de 110 parcelles et 430 taxons et l'utilisation de l'analyse factorielle des correspondances apparaît alors tout indiquée comme outil d'analyse.

Le cadre naturel

La végétation étudiée du sud Congo comprend les forêts du Mayombe et celles du littoral au sens large incluant les plaines côtières. Le Mayombe est une chaîne de moyenne montagne côtière de type appalachien, large de 30 à 60 km, et allongée parallèlement à la côte. Cette chaîne barre toute la façade maritime du Congo, et se prolonge au nord-ouest vers le Gabon, au sud-est vers le Cabinda, puis au Zaïre. Elle est essentiellement formée de roches schisteuses et gréseuses.

Le Mayombe occidental forme un paysage de crêtes et de collines qui s'abaissent lentement vers la plaine côtière. On passe ici progressivement de la forêt mayombienne aux savanes côtières par l'intermédiaire d'une mosaïque de savanes et de forêts plus ou moins dégradées par les cultures.

À l'opposé, le Mayombe oriental, zone où de hautes crêtes de grès quartziques et de vallées creusées dans les schistes alternent régulièrement, plonge brutalement vers les vallées de la Nyanga et du Niari.

Le climat est de type équatorial de transition, appelé par Aubréville « Climat bas-congolais ». Il est caractérisé par une longue saison sèche, plus fraîche, de quatre mois environ (juin à septembre). La saison des pluies peut être scindée en deux par une seconde saison sèche de courte durée, marquée par un ralentissement des précipitations, mais qui bien souvent passe inaperçue. La pluviométrie est largement variable d'un poste à l'autre entre 1 250 et 1 900 mm, en liaison avec l'altitude et les microclimats. Les variations d'une année sur l'autre sont importantes, les écarts à la moyenne pouvant dépasser 500 mm. L'humidité relative est élevée toute l'année. Les amplitudes moyennes sont faibles : 7 % entre les mois les moins humides (août-septembre : 88 %) et ceux où l'hygrométrie est la plus élevée (mars-avril : 95 %).

La forêt du Mayombe est une forêt dense humide sempervirente de transition vers un type semi-caducifolié (White, 1986). L'élément sempervirent domine, mais des espèces caducifoliées apparaissent dans la végétation. Environ 2 400 taxons ont été répertoriés pour l'ensemble du Mayombe, mais seulement 1 700 pour la partie congolaise. Il faut néanmoins remarquer que la

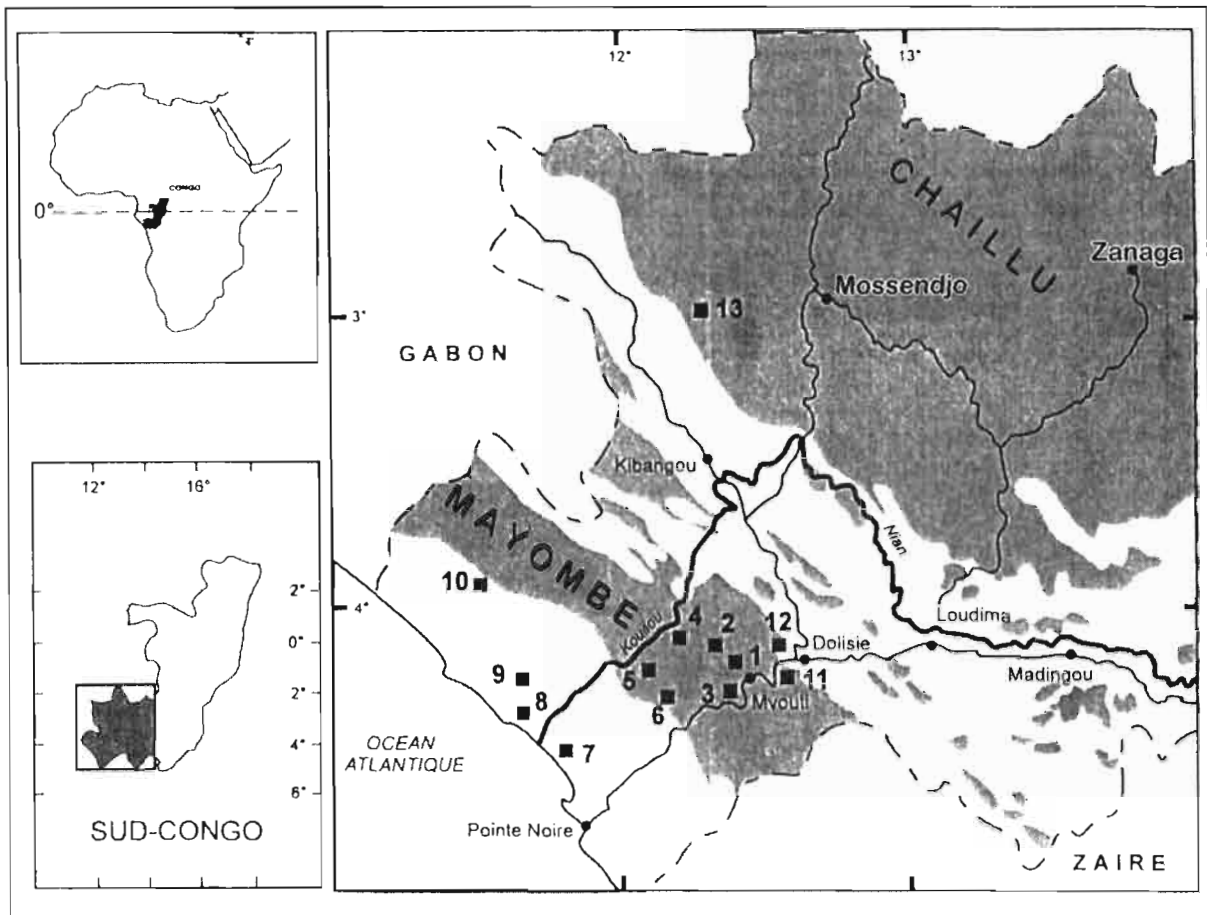


Figure 1 Localisation des parcelles botaniques et des échantillons palynologiques actuels.
 Sites étudiés : 1. Dimonika, 2. La tour, 3. Les Saras ; 4. Mandzi ; 5. Mindou ; 6. Kitina ; 7. Tchissanga ; 8. La Ntombo ; 9. Koubotchi (3 stations) ; 10. Konkouati ; 11. Les Bandas ; 12. Mpassi Mpassi ; 13. Ngouha.

connaissance floristique de cette région est encore très fragmentaire et que des grandes zones d'accès difficile n'ont pas encore été bien prospectées. Les familles les mieux représentées par ordre décroissant de leur nombre d'espèces sont : les Rubiacées, les Euphorbiacées, les Caesalpiniacées, les Apocynacées, les Annonacées.

Méthode d'échantillonnage

Une parcelle élémentaire d'étude est représentée par un carré de 20 × 20 m. Pour chaque station plusieurs parcelles sont étudiées :

- > Pour le Mayombe central : Dimonika (17 parcelles), La Tour (15), Mindou (18), Mandzi-1 (6), Mandzi-2 (3), les Saras (12), Lac Kitina (6).
- > Pour le Mayombe oriental : Les Bandas (4), Mpassi-Mpassi (3).
- > Forêt sub-littorale : Koubotchi1 (5), Koubotchi2 (6), Koubotchi (friche) (2).
- > Forêt littorale : Ntombo (4), Tchissanga (9).

Soit un total de 110 parcelles.

Dans ces parcelles, tous les individus arbustifs ou arborescents sont recensés au dessus d'un diamètre supérieur ou égal à 5 cm mesuré conventionnellement à hauteur de poitrine (1,3 m) appelé DBH (*Diameter-Breast-Height*), ou au-dessus des contreforts et des racines-échasses.

Analyse de la végétation

Méthodologie

Nous avons tout d'abord déterminé les principales caractéristiques de chaque parcelle et de chaque station, en calculant le nombre d'espèces, le nombre d'individus par espèce, la surface terrière (somme des surfaces des sections de tronc à 1,3 m de hauteur) par espèce et totale, l'indice de diversité de Shannon-Wiener et l'indice d'équipartition, la répartition des espèces en classes de diamètre.

Nous avons effectué ensuite plusieurs analyses factorielles. Ces méthodes, maintenant classiques, consistent à extraire par ordre d'importance décroissante les gradients successifs, non corrélés entre eux, qui sous-tendent la dispersion des vecteurs lignes et des vecteurs colonnes du tableau analysé. Les deux principales méthodes de ce type sont l'analyse en composantes principales (ACP) et l'analyse factorielle des correspondances (AFC), deux applications voisines d'un même principe mathématique.

Les options spécifiques de chacune de ces méthodes font que l'ACP est mieux adaptée au traitement des variables continues (taille, poids, pH, etc.), tandis que l'AFC permet d'analyser soit des tableaux d'effectifs (tableaux de contingence) soit des tableaux dont les colonnes représentent des variables qualitatives.

Les données botaniques se présentent généralement sous forme de comptages d'arbres ou bien sous forme de

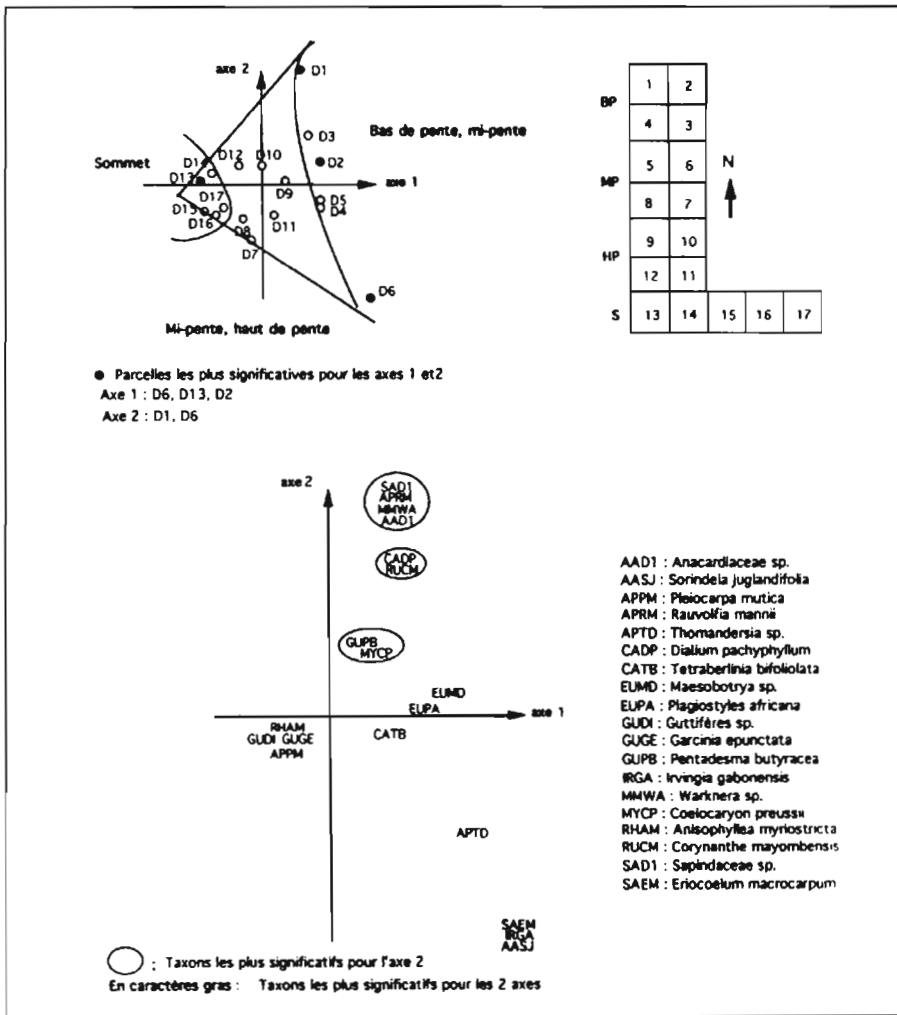


Figure 2 Analyse factorielle des correspondances sur la station de Dimonika. Parcelles en haut et taxons en bas.

présence ou d'absence de ces arbres. Dans ces deux cas elles relèvent donc de l'AFC.

Chacune des stations a été analysée séparément (dans la mesure où le nombre de parcelles était suffisant) puis dans l'ensemble des stations du Mayombe Central. Une autre AFC porte sur les parcelles regroupées suivant leur position topographique et enfin une dernière analyse concerne l'ensemble des stations. Ces analyses prennent en compte le nombre d'individus par taxon pour chaque parcelle.

Nous avons également analysé les tableaux de corrélation entre taxons en considérant les taxons les plus fréquents.

Résultats des analyses factorielles

AFC d'une station, exemple de Dimonika

Cette analyse porte sur les dix-sept parcelles réparties le long d'une toposéquence à très forte pente (Figure 2). On observe sur le premier axe factoriel un regroupement des parcelles suivant leur position le long de la toposéquence, les parcelles du sommet étant à l'extrémité de la partie négative de l'axe, les parcelles du haut et de mi-pente près de l'origine et enfin les stations du bas et de mi-pente dans la partie la plus positive. Cet axe met donc en évidence un changement progressif dans la composition floristique le long de la toposéquence.

L'axe 2 met en évidence une forte dispersion des par-

celles les plus basses (n_1 à n_6) qui traduit une grande hétérogénéité dans leur composition floristique. Cette dispersion diminue le long de la pente vers le sommet (D_{13} à D_{17}). Les relevés du sommet apparaissent donc plus homogènes que ceux du bas de pente. Ces deux résultats ont été vérifiés pour chaque station.

AFC Mayombe Central

L'examen des deux premiers axes factoriels (Figure 3) montre une très nette individualisation des différentes stations. Toutes les parcelles d'une même station sont bien regroupées.

L'axe 1 met en évidence une forte opposition entre les stations de Dimonika et de Mindu, situées respectivement sur des sols ferrallitiques fortement désaturés, remaniés et des sols ferrallitiques appauvris, jaunes sur matériau sableux, présentant des compositions floristiques bien différenciées.

L'axe 2 dissocie très fortement Mandzi-2 et, plus faiblement, Mandzi-1 — mais d'une façon tout aussi significative —, de l'ensemble des autres stations. La station Mandzi-2 correspond à un type de forêt assez particulier, couramment appelé « forêt à Marantacées » dans laquelle le sous-bois très clairsemé est envahi par des Marantacées, ces dernières pouvant être érigées (*Megaphrynium*, *Thaumatococcus*) ou adopter un comportement lianescent plus ou moins accusé (*Marantochloa*, *Sarchophrynium*, *Hypselodelphys*,...).

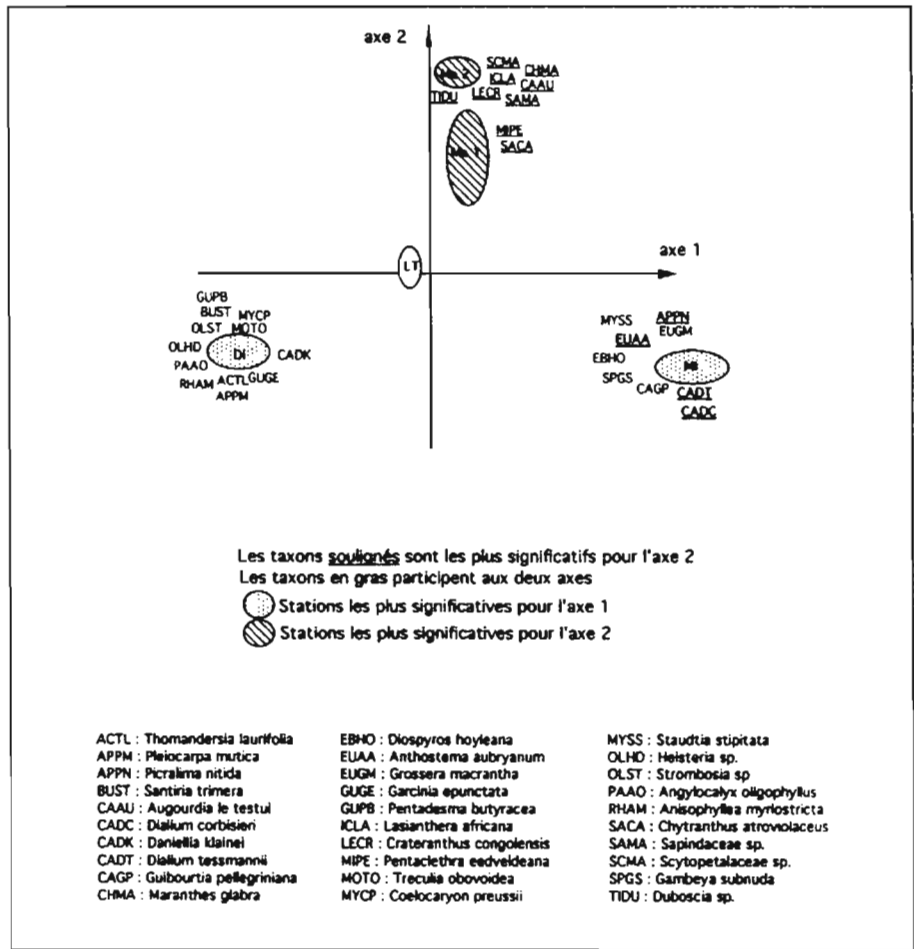


Figure 3 Analyse factorielle des correspondances sur le Mayombe central. Parcelles et taxons.

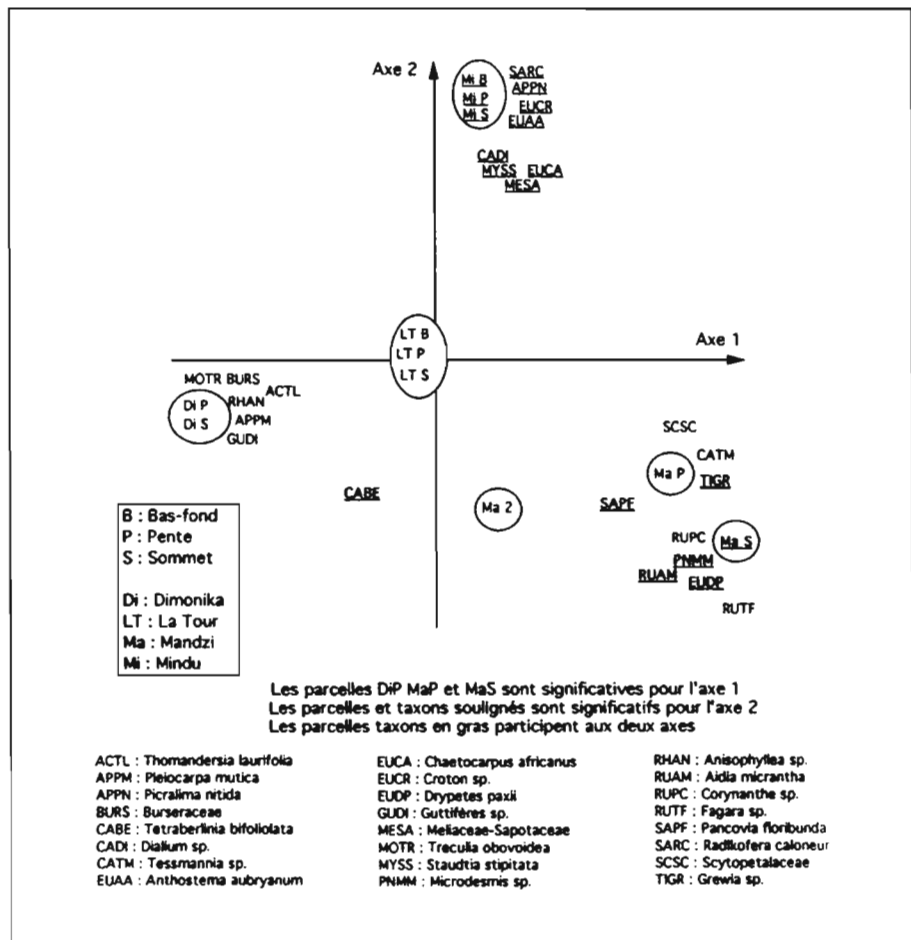


Figure 4 Analyse factorielle des correspondances par parcelles, regroupées par sites topographiques. (B : Bas-fond ; P : pente ; S : sommet).

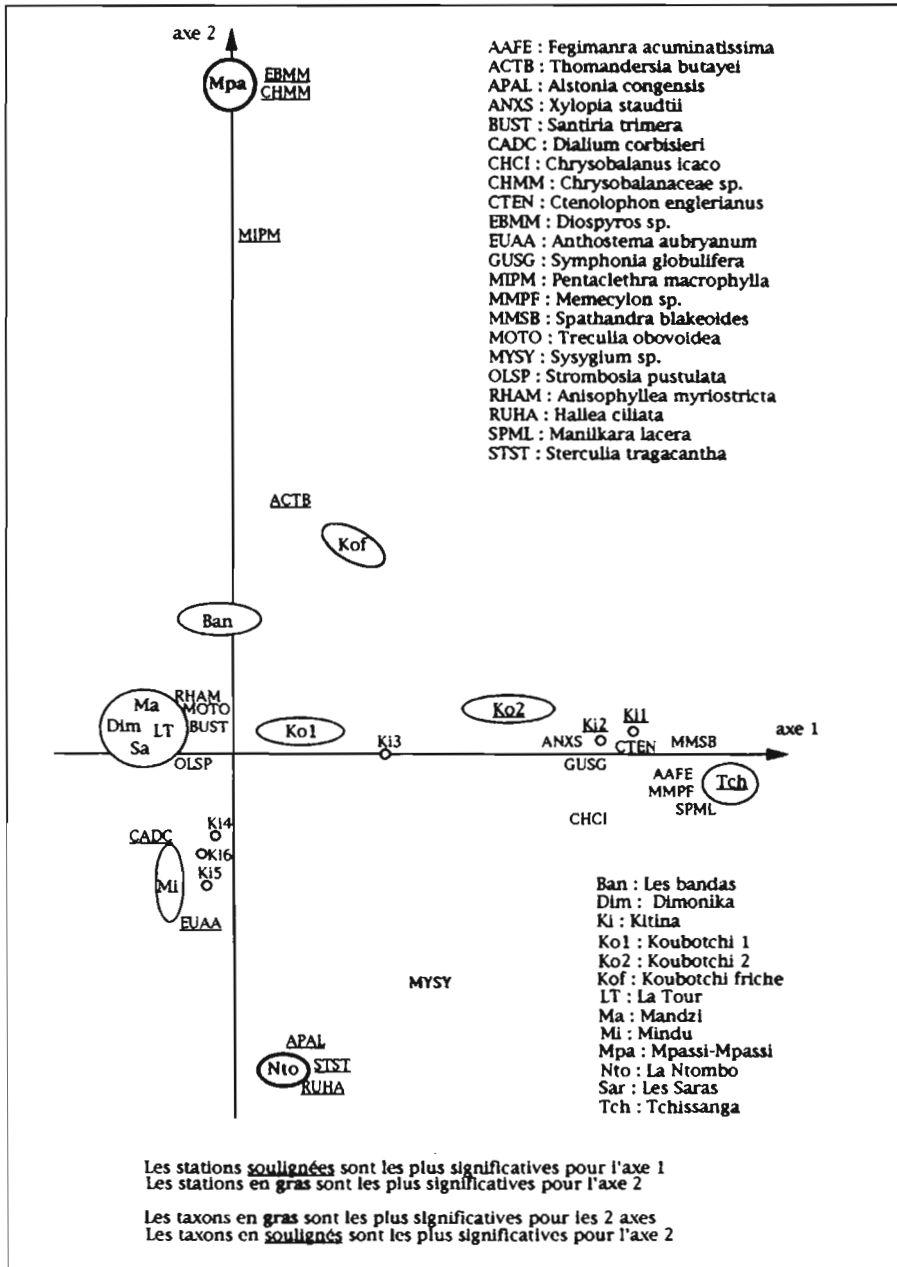


Figure 5 Analyse factorielle des correspondances (Mayombe et forêts littorales).

Mais bien que ces herbes pérennes n'aient pas été prises en considération dans nos relevés, la composition floristique s'avère suffisamment bien individualisée, par rapport aux autres stations, mais assez voisine de celle de Mandzi-1, très proche géographiquement et présentant une structure forestière plus équilibrée.

Ce site de Mandzi se situe sur des sols ferrallitiques fortement désaturés, remaniés, jaunes, sur roches sédimentaires de la série schisto-calcaire.

AFC des parcelles regroupées par site topographique

Dans cette dernière analyse (Figure 4) les stations sont encore bien individualisées, et on n'observe aucun regroupement en fonction de la topographie. Tout au plus nous pouvons remarquer qu'au sein de chaque station, les sites topographiques s'agencent toujours de haut en bas, des parcelles les plus basses (R) vers les plus hautes (S).

Le site topographique ne se révèle donc discriminant qu'au niveau de chaque station et non pour l'ensemble

des stations. L'originalité des stations se révèle plus forte que celle des sites.

AFC sur l'ensemble des stations

Cette analyse (Figure 5) porte sur toutes les stations du Mayombe et du littoral, soit un total de cent six parcelles.

L'axe 1 met en évidence l'originalité de la forêt littorale de Tchissanga, de la forêt de Koubotchi 2 et des parcelles inondables de Kitina (K_{17} , K_2), caractérisées par la présence entre autre de *Ctenolophon englerianus*, *Xylopia syaudtii*, *Symphonia globulifera*. En fait, nous retrouvons dans la partie positive de cet axe toutes les stations littorales bien individualisées, et dans la partie négative toutes les stations du Mayombe central (Dim., Ma, IT, Sa, Mi) et oriental (Mpa, Ba) et les parcelles de terre ferme de Kitina.

L'axe 2 montre la forte opposition entre les stations les plus sèches (Mpa, Ban), et la station la plus marécageuse (Nto, marais de la Ntombo) caractérisée surtout

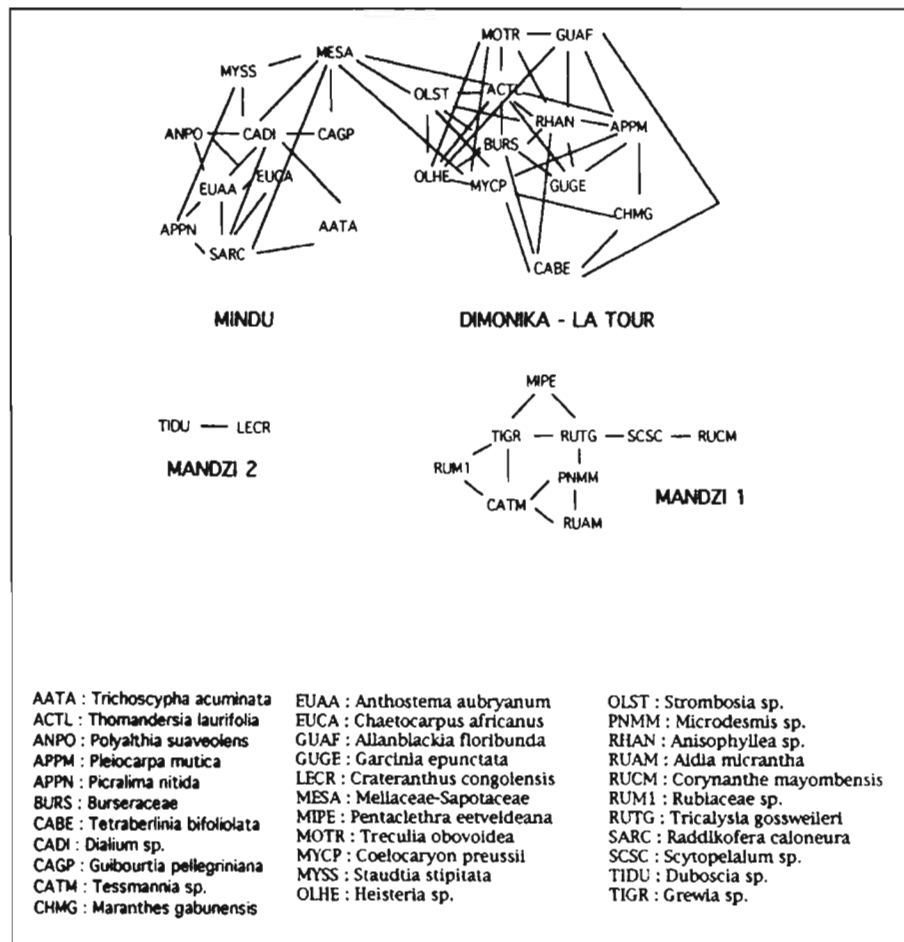


Figure 6 Interprétation simplifiée des corrélations entre taxons du Mayombe central.

par *Alstonia congensis* et *Hallea ciliata*, Il est à remarquer que le recrû forestier Kof se range vers les stations les plus sèches.

Tableau de corrélation

Le tableau de corrélation espèce par espèce a été établi en éliminant les taxons de fréquence inférieure à 3 (représentés par moins de trois individus). Seules les corrélations significatives mettant en évidence l'existence de taxons fortement liés entre eux seront retenues. On individualise ainsi différents groupes plus ou moins fortement liés entre eux, comme le montre la Figure 6 et caractéristiques des différentes stations. Étant donné le nombre considérable de corrélations établies, et pour ne pas surcharger la représentation, nous n'avons présenté qu'une forme simplifiée des regroupements. Certaines espèces, fortement corrélées toutes entre elles, forment de grosses « pelotes ». C'est le cas pour de nombreux taxons présents dans les stations de Dimonika et La Tour. Nous trouvons ensuite ce grand groupe relié par quelques espèces à un autre groupe dont la majorité des taxons ne présentent aucune corrélation avec le premier, exemple de Mindu. Enfin d'autres groupes ou même des couples de taxons s'individualisent comme nous le voyons pour Mandzi-1 et Mandzi-2.

Conclusion

L'utilisation des analyses factorielles des correspondances dans l'étude de la végétation se révèle très fructueuse. Au niveau stationnel, elles mettent en évidence un changement dans la composition floristique le long

de la toposéquence et l'hétérogénéité de certaines parcelles. Elles montrent ensuite l'originalité et les affinités de certaines stations dans un secteur donné. Enfin, étendues à une zone géographique plus importante, mais néanmoins réduite dans notre étude, comprenant des milieux plus variés, elles permettent une bonne discrimination des différents types de végétation.

Leur utilisation mériterait donc d'être étendue à une échelle plus régionale multipliant encore les différents types de milieux.

Caractérisation sommaires des stations

(Les caractérisations pédologiques (Figure 1) ont été faites par D. Schwartz)

1. *Dimonika*. Forêt ombrophile. Parcelles sur crête bien marquée, avec sols sur ranker et sols ferrallitiques humifères et sur très forte pente à sol ferrallitique fortement appauvri typique en haut de pente, et sols ferrallitiques fortement désaturés, rajeunis à stone line en bas de pente.
2. *La Tour*. Forêt ombrophile. Parcelles sur plateau, pente assez forte à sols ferrallitiques fortement désaturés et en bas-fond sur sols hydromorphes.
3. *Les Saras*. Forêt ombrophile. Parcelles sur pente. Sols ferrallitiques moyennement et fortement désaturés, rajeunis.
4. *Mandzi-1*. Deux types de forêt ombrophile dont une à Marantaceae (Mandzi-2). Parcelles sur pente. Sols ferrallitiques moyennement désaturés.

5. *Mindu*. Forêt ombrophile. Parcelles sur faible, puis forte pente, sols sableux, ferrallitiques psammitiques et en bas-fonds sur sols hydromorphes sableux.
6. *Lac Kitina*. Forêt ombrophile. Parcelles sur sol temporairement inondé, sableux et sur berges. sableuses Prospections botaniques de la végétation sur le pourtour du lac et des herbacées flottantes.
7. *Tchissanga*. Forêt mésophile littorale (à « *Symphonia gluhulifera* » (G. Cusset) se développant en fonds de cirques d'érosion. Parcelles sur terrain plat avec zones temporairement inondables. Sols peu évolués d'érosion, sableux.
8. *La Ntombo*. Forêt marécageuse. Parcelles sur terrain plat. Sols peu évolués humifères alluviaux sableux, et podzols.
- 9⁽¹⁾. *Koubotchi-1*. Forêt mésophile en lisière de savane littorale. Parcelles sur terrain plat temporairement inondable. Sols ferrallitiques sableux.
- 9^(F). *Koubotchi (friche)*. Recrû forestier d'une quarantaine d'année voisin de Koubotchi-1
- 9⁽²⁾. *Koubotchi-2*. Forêt mésophile en lisière de savane littorale située à quelques kilomètres de Koubotchi-1. Mêmes caractéristiques.
11. *Les Bandas*. Lambeau forestier au sommet d'une colline des premiers contreforts orientaux du Mayombe. Forêt à légumineuses (G. Cusset). Parcelles sur transect perpendiculaire à la plus forte pente. Sol prélevé non analysé.
12. *Mpassi-Mpassi*. Station située à quelques kilomètres de la précédente. Lambeau forestier au sommet d'une colline. Mêmes caractéristiques.

34

Relations statistiques pluie pollinique-végétation en forêt tropicale africaine

MAURICE ROUX, GASTON ACHOUNDONG, HILAIRE ELENGA,
CHRISTIAN DE NAMUR, ISABELLE REYNAUD-FARRERA, ANNIE VINCENS

Introduction

L'analyse palynologique des sédiments, dont l'objectif est la reconstitution des écosystèmes végétaux passés, implique que l'ensemble des pollens et des spores déposés en un même site représente le plus fidèlement possible la végétation ou, du moins, qu'il existe une relation étroite entre la pluie pollinique et la végétation. La connaissance de cette relation est la base même de toute interprétation des spectres polliniques anciens ; mais il est certain que celle-ci est complexe car elle est sous la dépendance de nombreux facteurs — écologiques, climatiques —, mais est également liée à la production pollinique des végétaux, au mode de dispersion des pollens. En Afrique, afin d'essayer de comprendre une telle relation, de nombreux travaux concernant l'étude du contenu pollinique d'échantillons actuels de sol ont été effectués. Cependant, et à une exception près (Gabon), les résultats obtenus n'ont jamais pu être comparés directement à des données botaniques précises et quantifiées au site d'échantillonnage. De ce fait, les interprétations fournies sur la relation pollen-végétation restent largement intuitives et empiriques.

Dans le cadre du programme ECOFIT, un atelier « calibration pollen-végétation » a été créé, qui a permis d'établir pour la première fois une collaboration étroite entre palynologues, botanistes et mathématiciens. Les travaux menés dans le cadre de cet atelier concernent deux régions forestières africaines, le Cameroun et le Sud-Congo, pour lesquelles, sur les mêmes sites (respectivement 53 et 64), des données botaniques et des données palynologiques quantifiées ont été recueillies. Ainsi, à chaque échantillon pollinique est associé un

relevé phytosociologique du couvert végétal de la parcelle (20 × 20 m) sur laquelle il a été prélevé.

Au Cameroun, mises à part les forêts montagnardes et les observations de lisières forêt-savane, les données de moyennes et basses altitudes se sont révélées très homogènes, tant du point de vue pollinique que du point de vue botanique. De plus, les gradients qui sous-tendent les deux types de données sont différents. Une analyse conjointe des deux tableaux n'a pas fourni de résultats cohérents, mais une approche analytique examinant l'ensemble des corrélations entre taxons botaniques et taxons polliniques a révélé l'existence de plusieurs groupes d'espèces associées. (Reynaud, 1995).

Au Congo, il semble que les types de forêts soient beaucoup plus marqués qu'au Cameroun (dans l'état actuel de l'échantillonnage). Nous en avons profité pour pousser plus avant les calculs statistiques, en allant jusqu'à tenter de prédire le type de végétation à partir des enregistrements polliniques. C'est sur ces travaux qu'est focalisé le présent exposé.

Au paragraphe suivant nous détaillons les méthodes statistiques utilisées. Ensuite nous présentons les résultats obtenus au Congo. Nous terminons par une conclusion résumant les acquis obtenus au cours de cette étude.

Pour l'échantillonnage et les problèmes liés à chaque type de données nous renvoyons à l'article de H. Elenga dans ce même volume.

Méthodes statistiques

Analyses factorielles

Les données de végétation sont constituées par des comptages d'arbres des différentes espèces rencontrées, tandis que les pollens se présentent sous forme de pourcentages de grains de chaque taxon identifiable, par rapport au nombre total de grains examinés. L'analyse factorielle de correspondances (AFC) s'applique bien aux données de végétation. En ce qui concerne les données polliniques, outre certaines méthodes spécifiques à ce type de tableau (Aitchison, 1986), on est tenté d'appliquer l'analyse en composantes principales qui pondère chaque taxon par l'écart-type de ses pourcentages. Nous avons toutefois utilisé de nouveau l'AFC pour les raisons suivantes : dans le cas des pourcentages, la double pondération par les poids des lignes et des colonnes se réduit à une simple pondération par les poids des colonnes (taxons) puisque les poids des lignes (relevés) sont tous égaux à cent. Par ailleurs, on sait que, en général, plus les pourcentages sont élevés, plus leur écart-type est grand, de sorte que pondérer par la somme des pourcentages donne des résultats très semblables. Nous avons préféré l'AFC pour le centrage simultané des deux nuages de points, taxons et prélèvements, qui facilite l'interprétation des résultats. L'AFC a également été utilisée pour l'étude directe des relations entre pollens et végétation (voir plus bas Premier essai de détermination de la forêt associée à un spectre pollinique).

Tests de corrélation

On a utilisé le coefficient de corrélation usuel (Bravais-Pearson) pour tenter de déterminer les pollens les plus révélateurs de la végétation ambiante (taxons marqueurs). On sait qu'il est possible de tester la nullité de ce coefficient, mais le test employé habituellement repose sur l'hypothèse que les deux variables étudiées doivent être distribuées selon une loi de Gauss bidimensionnelle... ce qui est loin d'être notre cas (d'autre part, les tests non-paramétriques de Spearman ou de Kendall sont difficilement applicables à cause des nombreuses valeurs nulles représentant l'absence du taxon dans les parcelles correspondantes). C'est pourquoi nous avons préféré tester ce coefficient par permutations aléatoires (Edgington, 1987 ; Manly, 1991).

Le principe de cette méthode consiste à permuter arbitrairement les valeurs de l'une des variables par rapport à l'autre variable étudiée ; ici un taxon pollinique par rapport à une espèce arborée. De sorte que le pourcentage de pollens attribués à un site n'a plus rien à voir avec l'abondance des arbres correspondants sur ce même site. On simule ainsi une situation de corrélation nulle, ou de non-corrélation, mais en conservant la distribution des valeurs de chaque variable. On compare alors le coefficient réellement observé avec les valeurs de ce coefficient sur quelques centaines (deux cents dans le cas présent) de permutations aléatoires. Si le coefficient observé est du même ordre de grandeur que les valeurs obtenues par simulation on retient l'hypothèse de nullité de la corrélation. En revanche, si moins de 5 % des valeurs simulées sont supérieures ou inférieures à la

vraie valeur, on considère celle-ci comme significative (au risque 0,05) d'une liaison entre les deux variables considérées.

Une variante de cette méthode, le test de Mantel, a également été utilisée pour tester globalement la liaison entre deux tableaux portant sur les mêmes observations ; ici le tableau des données polliniques et le tableau contenant les effectifs des arbres. Ce test consiste à calculer deux matrices de distances entre les observations, l'une à partir des données de végétation, l'autre à partir des données polliniques. En conformité avec le choix de l'AFC, la formule utilisée pour ces deux matrices de distance est la métrique du Chi², qui utilise les mêmes pondérations que l'AFC. On permute alors aléatoirement les observations de l'une des matrices par rapport à l'autre, ce qui nécessite un déplacement simultané des lignes et des colonnes. Puis l'on compare le coefficient de corrélation entre ces deux matrices non permutees, avec les coefficients de corrélations obtenus après permutations. La conclusion du test se réalise comme précédemment.

Détermination des espèces caractéristiques d'un site : rapport de corrélation

Il est possible de déterminer facilement les espèces caractéristiques d'un, ou de quelques-uns des sites étudiés grâce au « rapport de corrélation », calculé pour chaque espèce. Si l'on appelle

- ▷ x_{ik} l'abondance d'une espèce x dans le relevé i du site k ,
- ▷ \bar{x}_k l'abondance moyenne de cette espèce dans le site k ,
- ▷ \bar{x} l'abondance moyenne de cette espèce sur l'ensemble des sites,
- ▷ n_k le nombre de relevés du site k ,

alors on peut écrire l'équation classique d'Analyse de la variance :

$$\sum_k \sum_i (x_{ik} - \bar{x})^2 = \sum_k n_k (x_k - \bar{x})^2 + \sum_k \sum_i (x_{ik} - x_k)^2$$

En utilisant l'abréviation SCE pour « somme des carrés des écarts à la moyenne », cette équation s'écrit encore :

$$SCE_{totale} = SCE_{inter} + \text{Somme des } SCE_{intra}$$

(Les mots inter et intra sont mis pour inter-site et intra-site).

Dans le cas où l'on prend en compte plusieurs espèces à la fois, l'équation reste valable en remplaçant l'expression SCE par le mot « inertie ». Le rapport de corrélation est le rapport :

$$r_x^2 = SCE_{inter} / SCE_{totale}$$

Par sa définition même, il est toujours compris entre 0 et 1. Il est proche de 1 lorsque l'espèce est abondante dans certains sites et rare ou absente dans d'autres.

Il est voisin de zéro lorsque ses fluctuations d'abondance n'ont rien à voir avec les sites. Ici aussi, il est possible d'appliquer une procédure de permutations pour obtenir un seuil de significativité du rapport de corrélation, mais le programme de calcul n'est pas encore au point. On s'est contenté d'une approche simplement exploratoire dans laquelle on calcule la contribution de chaque site au rapport de corrélation, ce qui permet de trouver rapidement quelles sont les espèces typiques de chaque site.

Analyse factorielle discriminante

En vue de déduire le type de végétation à partir de la composition pollinique d'un échantillon de sol, nous avons utilisé l'analyse factorielle discriminante. Les données à fournir pour cette méthode sont, d'une part les compositions polliniques d'un ensemble d'observations, et d'autre part le type de végétation ou groupe associé à chaque observation. Le principe de la méthode se décompose en quatre étapes : on calcule d'abord la composition pollinique moyenne correspondant à chaque type de végétation ; on effectue ensuite une analyse factorielle particulière sur ces compositions moyennes ou centres de gravité des groupes ; on projette alors les points moyens et l'ensemble des observations sur les axes factoriels obtenus ; la dernière étape consiste à calculer les distances entre chaque observation et l'ensemble des centres de gravité, et d'adopter pour règle de déduction que le type de végétation associé à une composition pollinique donnée est vraisemblablement celui dont le centre de gravité est le plus proche de cette composition.

L'analyse factorielle utilisée est particulière car, non seulement elle donne une dispersion maximum au nuage des centres de gravité, mais elle fait en sorte que les nuages de points associés aux différents groupes d'observations se chevauchent aussi peu que possible, d'où le nom d'analyse discriminante.

Il faut remarquer que la règle de déduction du type de végétation s'applique aussi bien aux observations actuelles ayant servi à établir les axes factoriels, qu'à des observations fossiles pour lesquelles le type de végétation est inconnu. L'application de la règle aux données actuelles révèle cependant un certain nombre d'erreurs de détermination ; le pourcentage d'erreurs par rapport au nombre d'observations actuelles est un indice de la qualité de la discrimination. On préfère toutefois exprimer cette qualité par « le pourcentage de bien classées » qui varie en sens contraire du pourcentage d'erreurs.

Ce pourcentage de bien classées (PBC) doit être utilisé avec circonspection. En effet, si l'on modifie l'échantillon des sols actuels il est probable que les axes factoriels discriminants vont être modifiés ainsi que la position des centres de gravité sur ces axes. La règle de détermination des types de végétation sera donc changée... sans grand changement, en général, dans le PBC. Cela suggère que le pourcentage d'erreurs sur les données fossiles doit être plus élevé que la valeur indiquée par le PBC.

Pour se rapprocher des conditions réelles d'application de la règle de détermination on recommande de n'utiliser celle-ci que sur des observations actuelles n'ayant pas servi à déterminer les axes factoriels. Ceci implique de mettre de côté un certain nombre d'observations, qu'on peut appeler « observations d'épreuve », avant d'appliquer l'analyse factorielle discriminante sur les autres observations, appelées « observations de base ». Lorsque l'échantillon des données actuelles est suffisamment grand on peut en prendre une partie (le quart ou le cinquième) comme « observations d'épreuve » et calculer le PBC sur ces observations qui doivent être tirées au hasard (Romeder, 1973). Dans le cas contraire on peut utiliser la méthode de « l'observation écartée » (méthode

« *leave-one-out* », ter Braak). Cette procédure consiste à enlever une observation et à utiliser, la règle de détermination obtenue à l'aide des autres observations, qui constituent temporairement, les « observations de base ». On réitère donc les calculs d'analyse discriminante pour chacune des observations, mise tour à tour de côté, puis réaffectée à un type de végétation. C'est sur ces réaffectations qu'est alors calculé le PBC, qui donne une estimation réaliste du taux de succès de l'analyse

Résultats obtenus au Congo

Relation globales entre pollens et végétation

Dans ce paragraphe nous examinons les analyses factorielles des correspondances des données botaniques et des données polliniques séparées. Puis nous examinons les liaisons entre ces deux types de données à l'aide du test global de Mantel, et aussi par l'étude des corrélations entre les axes factoriels d'une analyse et les axes factoriels de l'autre analyse.

Au cours de l'étude le nombre de parcelles traitées a varié selon la progression du dépouillement des données de terrain. De plus on a essayé des AFC avec toutes les espèces ou bien seulement avec les espèces les plus fréquentes, etc. Dans tous les cas, les relevés botaniques du Cameroun, comme les relevés polliniques, se sont rassemblés de façon très nette selon leur station de provenance, comme le montrent les Figures 1 et 2, pour la botanique, et 3 pour les pollens.

La principale caractéristique de la Figure 1 est de montrer l'originalité des forêts de Tchissanga, Koubotchi et Kitina, situées dans la partie négative de l'axe 1 et s'opposant à toutes les autres (sauf pour le relevé Ki 4 qui se rapproche des relevés de Mindu). Il s'agit en effet d'une végétation littorale très particulière liée aux terrains marécageux. Nous désignerons ces forêts par le sigle FLM (forêts littorales marécageuses). Sur le plan de ses axes 2 et 3 (Figure 2) ce même nuage a la forme d'une étoile à 3 branches. Si l'on fait abstraction du groupe FLM, isolé par l'axe 1, chaque pointe de l'étoile est occupée par un groupe de relevés provenant d'une seule station : Mindu (Axe 2 ≥ 0 , Axe 3 ≤ 0), Di Monika (Axe 2 ≤ 0 , Axe 3 ≥ 0), Mandzi (Axe 2 ≥ 0 , Axe 3 ≥ 0). Au centre de l'étoile se trouvent les relevés de La Tour. Cette disposition admet cependant une exception : les deux relevés provenant de la station des Bandas qui se mêlent à ceux de Mandzi. De plus les relevés 7, 8 et 9 de Mandzi, correspondant à un deuxième site au sein de la station de Mandzi, se séparent nettement de ceux du premier site (relevés 1 à 6) à l'extrémité positive de l'axe 2.

Les relevés polliniques (Figure 3) présentent également une disposition en étoile à trois branches, mais ce ne sont plus les mêmes stations qui occupent les extrémités et le centre de l'étoile : Mindu est toujours à une extrémité (Axe 1 ≥ 0 , Axe 2 ≤ 0) mais La Tour en occupe une autre (Axe 1 ≤ 0 , Axe 2 ≤ 0), tandis que la troisième pointe (Axe 2 ≥ 0) est formée par le groupe FLM. Les stations de Di Monika et Mandzi se confondent vers le centre du graphique.

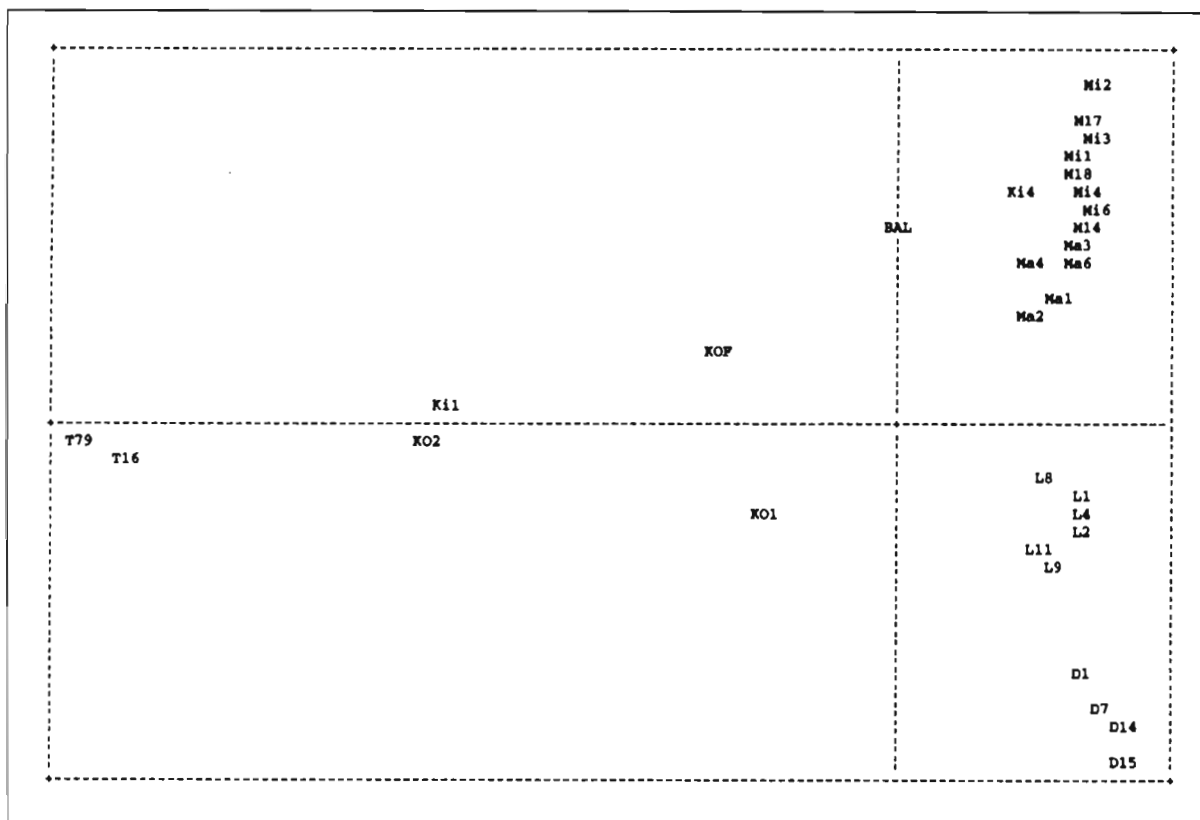


Figure 1 Analyse factorielle des correspondances des relevés botaniques. Plan des axes 1 (horizontalement) et 2 (verticalement) : D = Di Monika ; L = La Tour ; Ma = Mandzi ; Mi = Mindu ; BAF = les Bandas-Forêt ; BAL = les Bandas-Lisière ; T = Tchissanga ; Ki = Kitina ; KO = Koubotchi ; KOF = Koubotchi (Friche). Les relevés provenant des forêts littorales marécageuses se détachent du côté négatif de l'axe 1.

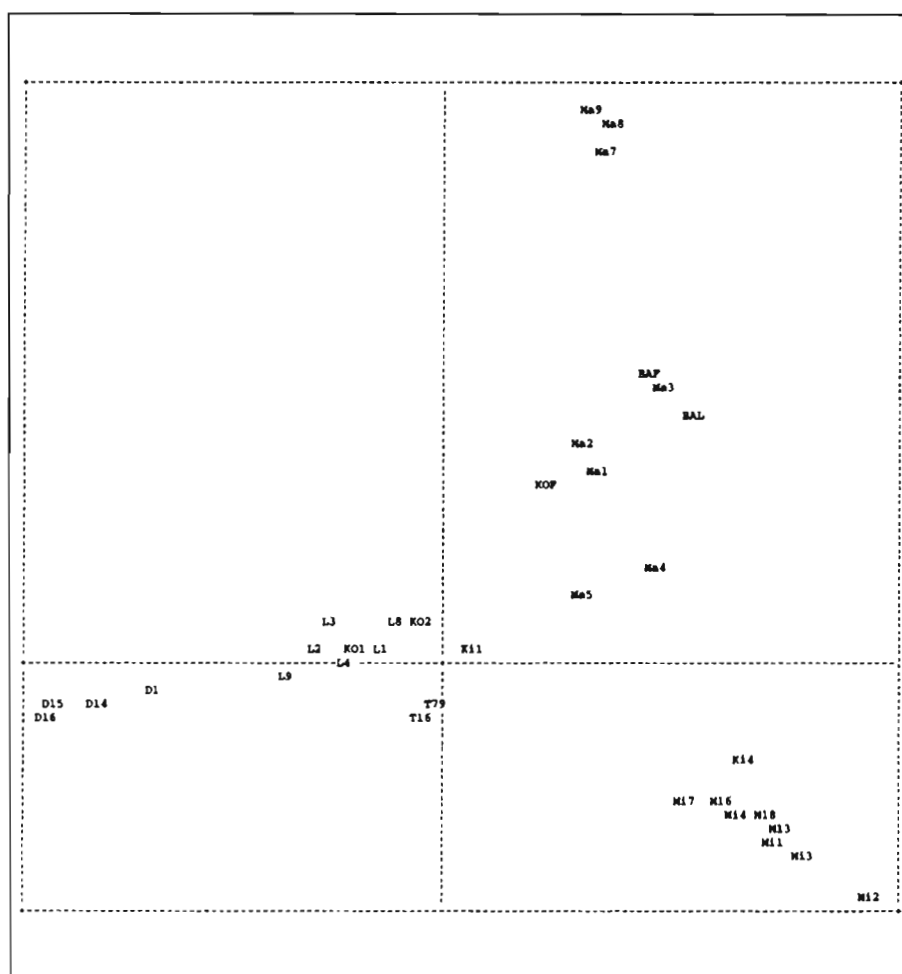


Figure 2 Analyse factorielle des correspondances des relevés botaniques. Plan des axes 2 (horizontalement) et 3 (verticalement) : D = Di Monika ; L = La Tour ; Ma = Mandzi ; Mi = Mindu ; BAF = les Bandas-Forêt ; BAL = les Bandas-Lisière ; T = Tchissanga ; Ki = Kitina ; KO = Koubotchi ; KOF = Koubotchi (Friche). Les relevés provenant d'une même station sont bien groupés.

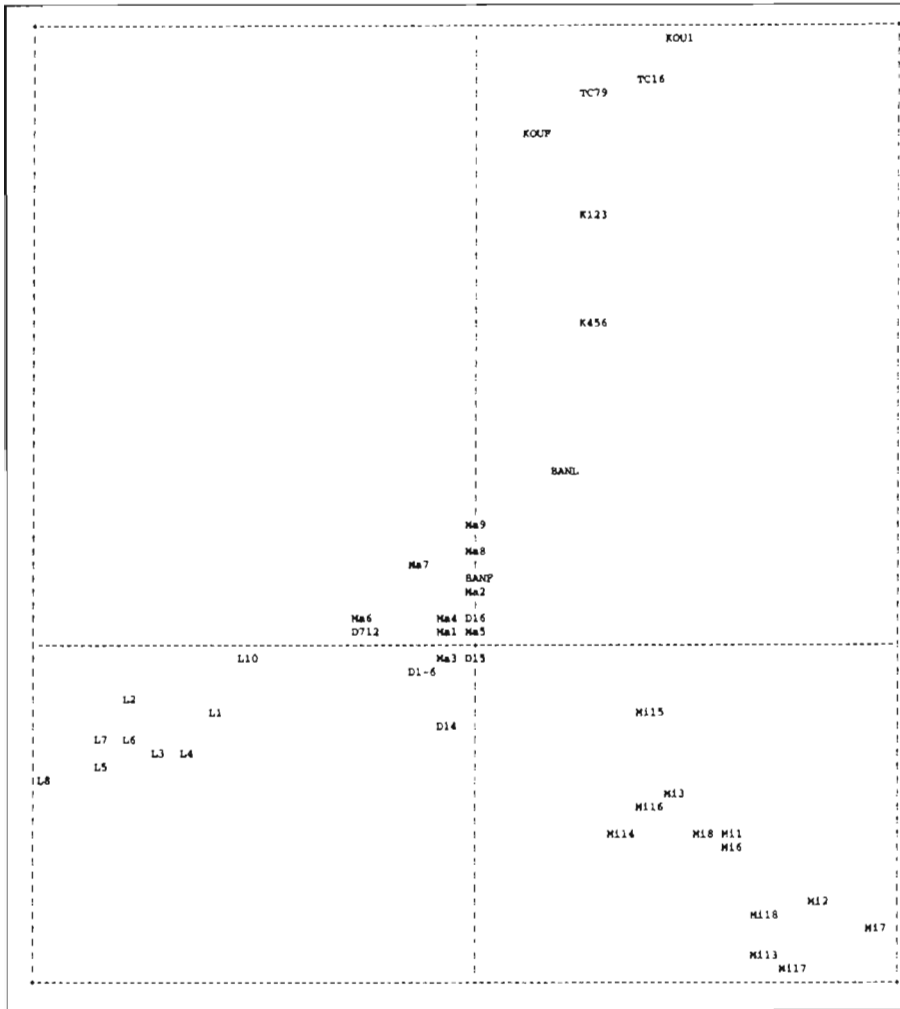


Figure 3 Analyse factorielle des correspondances des relevés polliniques, en pourcentages. Plan des axes 1 (horizontalement) et 2 (verticalement) : D = Di Monika ; L = La Tour ; Ma = Mandzi ; Mi = Mindu ; BANF = les Bandas-Forêt ; BANL = les Bandas-Lisière ; TC = Tchissanga ; K = Kirima ; KOU = Koubotchi ; KOUF = Koubotchi (Friche). Les relevés provenant d'une même station sont bien groupés.

Ainsi chaque station est bien individualisée, tant du point de vue pollinique que du point de vue des arbres ; malheureusement les axes factoriels qui les sous-tendent ne peuvent pas être identifiés les uns aux autres.

Seule la corrélation entre l'axe 2 des pollens et l'axe 1 de la botanique est assez élevée (0,8 Tableau 1), mais cela n'est guère satisfaisant car cette corrélation est imputable à la position excentrée des relevés FLM.

On a, par ailleurs, calculé les distances du Chi² entre les relevés botaniques d'une part, et entre les relevés polliniques d'autre part. Et l'on a appliqué le test de Mantel sur ces deux tableaux de distances : la corrélation entre les deux tableaux est $r = 0,1757$ avec une probabilité $p = 0,09$ d'être dépassée, ce qui n'est pas significatif (au risque 5 %). Curieusement, la même procédure basée sur les seules présences ou absences des espèces botaniques ou des taxons polliniques a donné un coefficient $r = 0,4174$ avec une probabilité $p = 0,002$ révélatrice d'une corrélation très significative (risque $\leq 1\%$).

Recherche des taxons-marqueurs

À l'inverse de l'approche précédente nous avons essayé une démarche analytique, étudiant les données taxon par taxon, en cherchant à déterminer les taxons caractéristiques de chaque type de forêt ; ces taxons caractéristiques sont appelés taxons-marqueurs. Dans cette démarche nous avons privilégié les taxons polliniques, ceux-ci devant être à la base des reconstitutions paléo-environnementales.

L'analyse des correspondances du tableau pollinique permet de faire une première sélection des taxons les plus typiques, en retenant ceux qui ont de fortes contributions sur les premiers axes factoriels (Tableau 2). On dégage ainsi une liste de vingt-deux taxons susceptibles de révéler l'appartenance des relevés à telle ou telle station.

Une autre approche du problème a été de calculer les corrélations entre taxons polliniques et taxons botaniques, en ne retenant que les paires de taxons hétérogènes, c'est à dire un taxon pollinique différent du taxon botanique.

	P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	P ₅	P ₆
B ₁	-0,1709	-0,8034	0,2996	0,0033	0,1082	-0,1476
B ₂	0,6294	-0,2501	0,2139	-0,1372	0,0439	-0,0980
B ₃	-0,3488	0,3479	0,6054	0,2963	0,0844	-0,1311
B ₄	0,0053	-0,1682	0,3179	0,2192	0,1941	0,3460
B ₅	0,0417	-0,0440	-0,2703	0,1511	-0,3137	-0,3484
B ₆	0,2435	0,0256	-0,1877	-0,2441	-0,0731	-0,1385

Tableau 1 Corrélations usuelles entre axes factoriels botaniques (B₁ à B₆) et axes factoriels polliniques (P₁ à P₆).

Sigles	Taxons	F ₁	F ₂	F ₃
AREL	<i>Elaeis guinaeensis</i>	–	46	–
ARPO	<i>Podococcus</i>	–	50	–
ARSC	<i>Sclerosperma</i>	–	28	–
BABW	<i>Balanites wilsoniana</i>	55	70	–
BURS	<i>Burseraceae</i>	25	–	–
CADI	<i>Dialium</i> sp.	33	–	–
DITE	<i>Tetracera</i> sp.	–	82	–
EUAA	<i>Anthostema aubryanum</i>	52	22	–
EUAL	<i>Alchornea</i> sp.	–	65	–
EUMA	<i>Macaranga</i>	–	–	27
EUUA	<i>Uapaca</i> sp.	–	–	–
GUSG	<i>Symphonia globulifera</i>	–	225	59
MINE	<i>Newtonia duparquetiana</i>	–	–	23
MOTR	<i>Treculia</i> sp.	432	44	120
MYP A	<i>Pycnantus angolensis</i>	30	–	–
MYSY	<i>Sysygium</i> sp.	184	79	197
RUAM	<i>Aidia micrantha</i>	–	–	51
RUTF	<i>Fagara</i> sp.	–	–	177
SAGG	<i>Ganophyllum giganteum</i>	24	–	–
SAPF	<i>Pancovia floribunda</i>	–	–	39
SPTR	<i>Tridemostemon</i>	–	–	26
TIGR	<i>Grewia</i> sp.	–	–	30

Tableau 2 Liste des taxons à fortes contributions sur les trois premiers axes de l'AFC des pollens. Les axes sont numérotés F₁, F₂ et F₃. Les valeurs inscrites en regard des taxons sont leurs contributions lorsque celles-ci dépassent 2% de l'inertie de l'axe.

Sigle	Taxons	Corrélation	Fréquence du taxon
AATA	<i>Trichoscypha acuminata</i>	0,3250	21
ACTB	<i>Thomandersia</i> sp.	0,9960	1
APPM	<i>Pleiocarpa mutica</i>	0,5938	6
GUAF	<i>Allanblackia.floribunda</i>	0,4591	14
GUMA	<i>Mammea africana</i>	0,6514	1
GUSG	<i>Symphonia globulifera</i>	0,8152	11
HYHU	<i>Hymenocardia ulmoides</i>	0,7713	10
LEPM	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	0,2549	2
MIPE	<i>Pentaclethra eetveldeana</i>	0,7555	8
MIPM	<i>Pentaclethra macrophylla</i>	0,5225	25
MYSY	<i>Sysygium</i> sp.	0,8629	29
RHAM	<i>Anisophyllea</i> sp.	0,3695	3
RUAM	<i>Aidia micrantha</i>	0,4389	31
SAAL	<i>Allophylus</i>	0,6654	6

Tableau 3 Liste des taxons pour lesquelles la corrélation entre l'arbre et le pollen est significative (à 5% de risque).

Si l'on se limite aux paires homogènes on obtient une liste très restreinte de quatorze taxons dont certains ont des fréquences très faibles dans les relevés polliniques (Tableau 3).

Dans cette liste seuls trois taxons (GUSG, MYSY et RUAM) ont déjà été signalés comme ayant de fortes contributions aux axes factoriels de l'AFC (Tableau 2).

Premier essai de détermination de la forêt associée à un spectre pollinique

Les résultats du paragraphe précédent nous ont paru trop parcellaires pour être utilisés de façon fiable. D'autre part il est clair que la production de pollens est très variable suivant les taxons, et que la dissémination de ces pollens est soumise à de nombreux aléas. C'est pourquoi il nous a paru plus raisonnable de ne prendre en compte que la présence ou l'absence des taxons dans les prélèvements de pollens, comme pour la végétation. Des AFC basées sur cette information restreinte nous ont confirmé que les stations restent distinguables les unes des autres, aussi bien sur le plan botanique que d'après les données polliniques.

Et pour mettre en relief les relations pollen-végétation nous avons construit un tableau de contingence « croisant » les taxons polliniques avec les espèces botaniques : à l'intersection de la ligne *i* et de la colonne *j* de ce tableau nous avons placé le nombre de parcelles contenant à la fois l'espèce botanique *i* et le taxon pollinique *j*. Dans ce contexte il n'est plus nécessaire d'harmoniser espèces botaniques et taxons polliniques. Le tableau analysé comporte, dans notre cas, 352 lignes (espèces botaniques) et 112 colonnes (taxons polliniques). L'AFC de ce tableau permet de dégager les principaux groupes de taxons les plus révélateurs des principaux types de forêts. Cependant elle ne permet pas d'apprécier l'homogénéité des parcelles provenant d'une même station, ni sur le plan botanique ni sur le plan pollinique. Fort heureusement il existe une solution à ce problème qui consiste à accoler au tableau de contingence ci-dessus les deux tableaux, botanique et pollinique, qui en sont à l'origine comme indiqué sur la Figure 4. Ces deux tableaux, mis en éléments supplémentaires (passifs) n'interfèrent donc pas avec l'AFC du tableau de contingence mais fournissent un moyen de contrôler la validité d'une telle analyse.

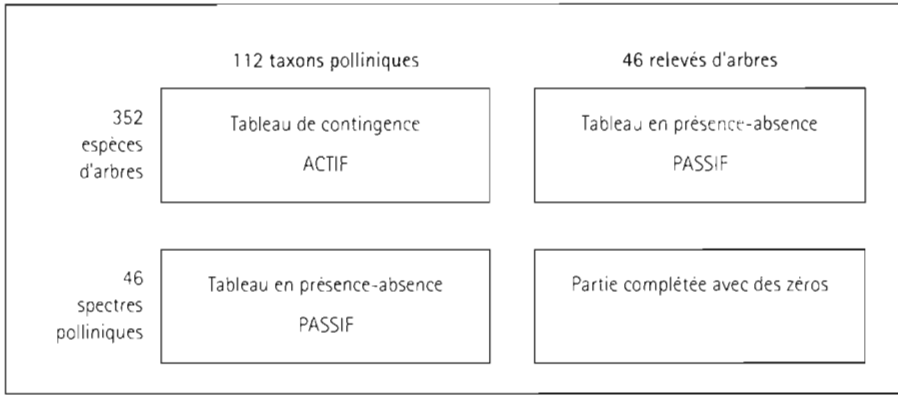


Figure 4 Organisation du tableau soumis à l'analyse factorielle des correspondances. Les relevés botaniques et les spectres polliniques sont projetés sur les axes factoriels qui sont construits d'après le seul tableau de contingence croisant les taxons polliniques et les espèces d'arbres.

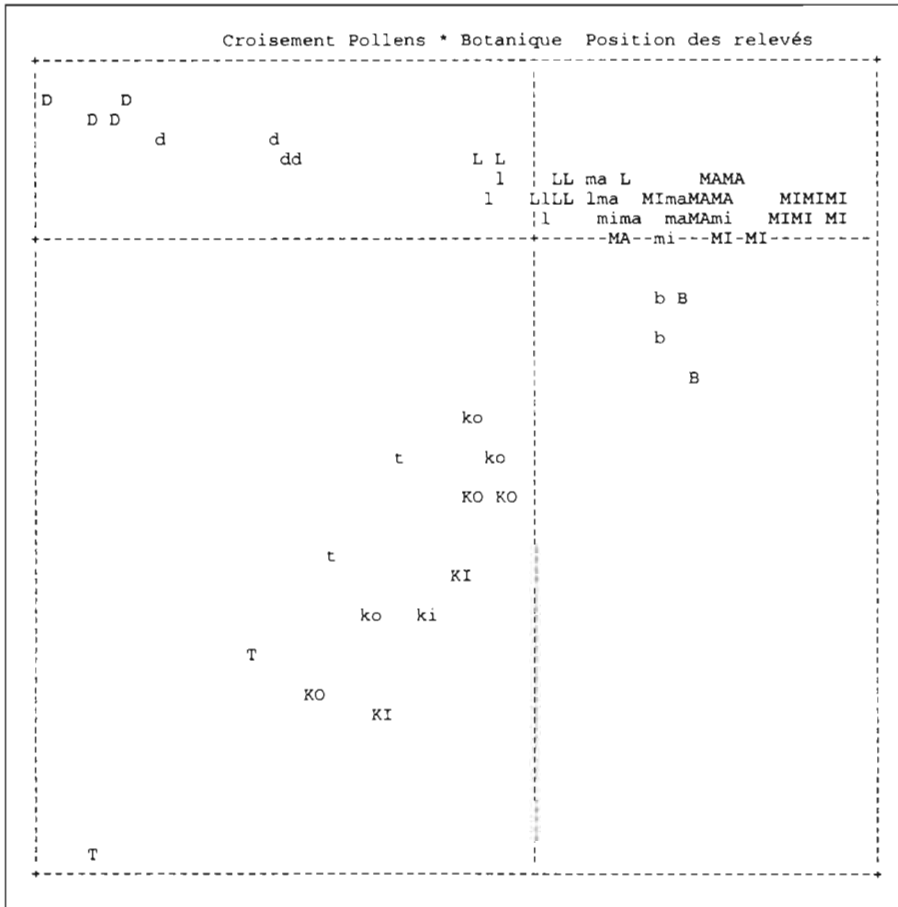


Figure 5 Analyse factorielle des correspondances, plan des axes 1 (verticalement) et 2 (horizontalement) : D = Di Monika ; L = La Tour ; MA = Mandzi ; MI = Mindu ; B = Les Bandas ; T = Tchissanga ; KI = Kitina ; KO = Koubotchi. Les relevés botaniques sont en majuscules, leurs homologues polliniques sont en minuscules. Par suite de la taille des caractères, tous les points ne sont pas figurés.

La Figure 5 issue de cette AFC confirme le bien fondé de cette approche : pour chaque station les deux sous-nuages des relevés botaniques et des spectres polliniques sont bien regroupés, et voisins l'un de l'autre quand ils ne se chevauchent pas. On note toutefois que les sous-nuages des spectres polliniques sont généralement plus proches de l'origine des axes que les sous-nuages botaniques, révélant par là une moins grande variabilité.

Un autre avantage de cette approche est que l'ensemble des spectres polliniques mis en éléments supplémentaires peut inclure d'autres observations que celles qui servent de base à la présente étude. En particulier on peut y ajouter des spectres polliniques fossiles qui viendront ainsi se placer, sur les plans factoriels, à proximité des sous-nuages des forêts actuelles qui ressemblent vraisemblablement aux forêts passées dont ces spectres sont issus. On peut même parfaire cette détermination

à l'aide de l'analyse factorielle discriminante comme nous allons le voir au paragraphe suivant.

Détermination précise du type de forêt associé à un spectre pollinique

On a vu que la plupart des stations s'individualisaient nettement dans l'analyse factorielle aussi bien pour les données botaniques que pour les données polliniques, avec une exception toutefois pour les forêts littorales marécageuses de Kitina, Koubotchi et Tchissanga. C'est pourquoi nous pouvons décider d'associer un type de forêt à chaque station, sauf pour les forêts littorales marécageuses que nous regroupons en un seul type. On obtient ainsi six groupes de relevés : groupe 1 pour Di Monika, groupe 2 pour La Tour, groupe 3 pour Mandzi, groupe 4 pour Mindu, groupe 5 pour les forêts marécageuses et groupe 6 pour les Bandas.

L'objectif que nous poursuivons maintenant est de trouver pour un spectre pollinique quelconque le type de forêt dont il peut provenir. Pour cela nous appliquons l'analyse factorielle discriminante en prenant pour variables explicatives les trois premiers facteurs de l'analyse précédente (paragraphe précédent). C'est-à-dire que l'on entre dans ce programme, d'une part, les types de forêts (numéros arbitraires entre 1 et 6) et, d'autre part, les coordonnées des spectres polliniques correspondants sur les trois premiers axes factoriels. Ces coordonnées sont en effet disponibles puisque les relevés polliniques ont été mis en éléments supplémentaires dans l'AFC.

Les résultats obtenus sont très satisfaisants puisque, en appliquant la règle d'affectation des spectres au centre de gravité du groupe le plus proche (dans l'espace factoriel), on obtient 45 spectres « bien classés » (c'est-à-dire classés dans le groupe auquel ils appartiennent) sur 46 spectres au total, soit 97,8 % de bien classés.

Naturellement un tel résultat ne reflète pas forcément le taux de succès qu'on pourrait avoir avec des spectres fossiles puisque les spectres actuels ont eux-mêmes contribué à élaborer la règle d'affectation. C'est pourquoi nous avons utilisé la méthode de l'observation écartée : la règle d'affectation d'un spectre s particulier est basée sur l'ensemble des spectres sauf s . Avec cette méthode et toujours à partir des trois premiers facteurs de l'AFC le taux de succès reste inchangé : 97,8 % de bien classés. Cet excellent résultat est probablement dû à la grande stabilité des axes de l'AFC et à la forte individualité des groupes de relevés.

Conclusion

Les principaux enseignements de la présente étude peuvent se résumer comme suit. L'analyse des seules données botaniques, ou l'analyse des seules données polliniques, montre que la forêt du Mayombe au Congo est très diversifiée, et que chaque station fait preuve d'une forte spécificité. Cependant l'étude des corrélations entre taxons polliniques et espèces botaniques, même si elle fait apparaître des groupes de taxons et d'espèces caractéristiques des stations échantillonnées, ne semble pas permettre à elle seule d'asseoir sur des bases solides la reconstitution du faciès forestier à partir des pourcentages de pollens.

En revanche la prise en compte simultanée de l'ensemble de tous les taxons polliniques et de toutes les espèces botaniques dans un tableau de co-occurrences, ne faisant pas intervenir les abondances, s'avère être une méthode prometteuse. L'apparente perte d'information qu'on pourrait craindre en ignorant les abondances est compensée par l'élimination des fluctuations aléatoires liées aux productions et aux dispersions très hétérogènes des pollens.

Par ailleurs une astuce technique dans le traitement statistique, la mise en éléments supplémentaires passifs des prélèvements polliniques, permet d'obtenir des coordonnées factorielles stables pour ces prélèvements, coordonnées à partir desquelles on peut alors facilement déterminer le faciès forestier correspondant.

Ces excellents résultats ne sont qu'une première étape dans la reconstitution des paléo-végétations car il

reste quelques problèmes en suspens. En effet, ces résultats sont liés à la forte individualité des stations retenues initialement pour faire les relevés botaniques. Que deviendraient-ils avec un choix différent de stations, en maintenant constant le nombre de relevés ? ou bien que se passerait-il avec un effort d'échantillonnage plus important, en doublant ou triplant le nombre de relevés, par exemple ?

Par ailleurs les prélèvements polliniques ont été dans notre étude des échantillons de sols ; lorsque qu'on voudra reconstituer les forêts passées, il nous faudra utiliser des tranches de sédiments déposés dans des lacs ou dans des tourbières pour lesquels l'accumulation des pollens est sans doute différente de celle des sols.

Quoi qu'il en soit de ces problèmes, la qualité des résultats obtenus, par des méthodes relativement frustes, nous permet d'être optimistes pour la reconstitution des paléo-végétations tropicales humides.

Références

- Aitchison, 1986. *The analysis of compositionnal data*. Chapman & Hall, London.
- Edgington, E. S. 1987. *Randomization tests*, 2nd ed., Marcel Dekker, New-York.
- Manly, B. 1991. *Randomization and Monte-Carlo methods in Biology*. Chapman & Hall, London. 281 p.
- Mantel, L. 1967. The detection of disease clustering and a general regression approach. *Cancer Research*, 27, 209-220.
- Reynaud, I. 1995. Histoire des paléoclimats forestiers du Sud-Cameroun à partir d'analyses palynologiques et statistiques de dépôts holocènes et actuels. Thèse. Université Montpellier. 98 p.
- Romeder, J.-M. 1973. *Méthodes et programmes d'analyse discriminante*. Dunod, Paris.

35

Les phytolithes dans les plantes, les sols et les tourbières. Exemple du Zaïre oriental

FREYA RUNGE

Introduction

De nombreuses espèces de plantes accumulent de la silice solide (acide silicique amorphe) à l'intérieur et dans les murs de leurs cellules. Ces dépôts, appelés *phytolithaires d'opale*, présentent des formes et des tailles variées qui peuvent avoir une signification taxonomique. Après décomposition et humification de la matière organique la silice solide reste dans les sols et peut s'accumuler dans les horizons superficiels. Les phytolithes sont constitués de plus de 95 % de SiO₂. Parmi les autres éléments, l'eau et le carbone sont présents en quantité variable. Ces substances déterminent la couleur (transparente, brune ou opaque) et l'indice de réfraction (1,5 à 2,3). Les corps compacts se conservent bien dans les sols et les sédiments, les squelettes siliceux (tissus silicifiés) ont une chance d'être préservés s'ils ne sont pas transportés par le vent ou l'eau. Les phytolithes fossiles peuvent alors être utilisés dans la reconstruction des paléovégétations et des paléoclimats comme les pollens et les spores. Durant les années 1950, l'étude des phytolithes fut appliquée aux recherches paléocéologiques en Amérique du Nord, Angleterre, Australie et Japon. Une vingtaine d'années plus tard on découvrit que les phytolithes pouvaient également être utilisés en archéologie (Dunn, 1983 ; Pearsall, 1989 ; 1982). Les silicifications des herbacées (Poaceae, Cyperaceae) sont très stables et se conservent bien. Leur présence dans les prairies fossiles a abouti à des résultats intéressants concernant les paléovégétations (Bartolome *et al.*, 1986 ; Bonnett, 1972 ; Carbone, 1977 ; Kurman, 1985 ; Lanning et Eleuterius, 1989 ; Wilding et Drees, 1968, 1971). La méthodologie n'est pas encore bien établie pour les recherches paléocéologiques en Afrique

(Rung, 1995). McLean (1994) a recherché avec succès des phytolithes dans des échantillons sans pollen provenant du Pretoria Salt Pan Drilling (Partridge *et al.*, 1993). Palmer (1976) et son équipe (1981-1988) ont présenté un excellent document (images SEM) sur les épidermes avec inclusions de phytolithes et provenant de prairies de l'Afrique de l'Est. Tieszen *et al.*, (1979) ont suggéré que les phytolithes trouvés dans les sols du Kenya pouvaient provenir de plantes en C₃ ou C₄. Consulter Twiss (1979) pour avoir une vue complète de la distribution mondiale des phytolithes des plantes en C₃ ou C₄. Les analyses des phytolithes dans les tropiques du Nouveau Monde (Panama) ont été réalisées par Piperno (1988). Une synthèse sur l'histoire, l'état des recherches et les méthodologies concernant les phytolithes peut être trouvée dans Piperno (1988). Runge a découvert, en 1992, que des dépôts alluviaux et des pédiments épais couvraient de larges zones du Zaïre oriental (Runge et Runge, 1995). Il pense que des conditions passées plus sèches qu'actuellement ont provoqué une mobilité des sédiments. La forêt tropicale était certainement remplacée par une savane.

Le but de cette étude est de mettre en évidence des changements de la végétation, avec l'aide des phytolithes. Les résultats récemment obtenus sont présentés ci-dessous.

Techniques de laboratoire

Il existe un nombre important de méthodes pour extraire les phytolithes des plantes et des sols. Pour le détail de ces différentes méthodes, on peut consulter Bowdery (1989), Pearsall (1989) et Piperno (1988). Nous avons utilisé les procédures suivantes qui ont donné de bons résultats :

Extraction des phytolithes des plantes (séchage brûlage)

1. Lavage à l'eau distillée, les échantillons plus sales sont lavés avec un liquide spécial, séchage à 50 °C.
2. Une feuille entière ou une partie représentative (base, bordure, tige) d'un poids de 0,2 à 0,8 g est placée dans un petit bol en porcelaine et brûlée à 500 °C pendant 6 heures.
3. Des morceaux sélectionnés de cette feuille brûlée sont montés entre lame et lamelles avec du Baume du Canada.
4. Après addition d'oxalate de calcium et d'HCl, cristaux et raphides disparaissent, les échantillons sont centrifugés avec de l'eau distillée (trois fois, 3500 tpm), séchés (80 °C) et montés entre lames et lamelles avec du Baume du Canada (quelquefois avec de l'acétone).

Extraction des phytolithes des sols

1. Déflocculation d'environ 10-50 g de matériel sec dans $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ pendant toute la nuit, lavage à l'eau distillée dans une centrifugeuse, séchage.
2. Séparation des sables ($> 63 \mu\text{m}$) par tamisage, extraction de l'argile ($< 2 \mu\text{m}$) et séparation des limons (2-20 μm) et de la fraction silteuse grossière (20-63 μm) par sédimentation par gravité (voir Piperno, 1988), séchage.
3. Attaque du matériel organique par H_2O_2 (solution à 30 % pour chaque échantillon), chauffage dans un

bain de sable sous hotte, lavage à l'eau distillée, et séchage.

4. Extraction des phytolithes dans un liquide lourd (470 g cadmium, 500 g potassium dilué dans 400 ml d'eau = densité 2,1), ca 10 ml sont ajoutés à 1,5 g d'échantillon, agiter et centrifuger pendant cinq minutes à 1 000 tpm ; les phytolithes flottants sont enlevés avec un pipette (répéter deux à trois fois) ; le liquide lourd et les phytolithes sont mélangés à de l'eau distillée dans un rapport de 2,5 : 1 (densité $\leq 1,5$) et centrifugés (3 000 tpm pendant 10 minutes) ; le liquide surnageant est décanté (répéter deux fois) et séché (80 °C).
5. Monter entre lame et lamelles avec du Baume du Canada.

L'étude des échantillons de sols doit se faire sans carbonates. Ceux-ci peuvent être enlevés en ajoutant HCl. Une alternative à l'utilisation du liquide lourd, qui est très cher, est le bromure de zinc (préparé dans un bain d'eau froide) : 20 ml de HCl concentré dans 215 g de ZnBr_2 ; ajouter doucement 40 ml d'eau distillée, densité 2,3 (Mulholland et Rau, 1985 dans Pearsall, 1989). Les échantillons de tourbière qui contiennent beaucoup de matière organique sont chauffés à 500 °C pendant six heures comme pour du matériel frais. Ils sont ensuite pesés et déflocculés. Le pourcentage de la fraction sableuse est très bas. Le tamisage n'est pas nécessaire. L'argile est enlevée mais les silts ne sont pas très bien séparés. Les phytolithes et les squelettes siliceux sont extraits avec le liquide lourd (voir plus haut).

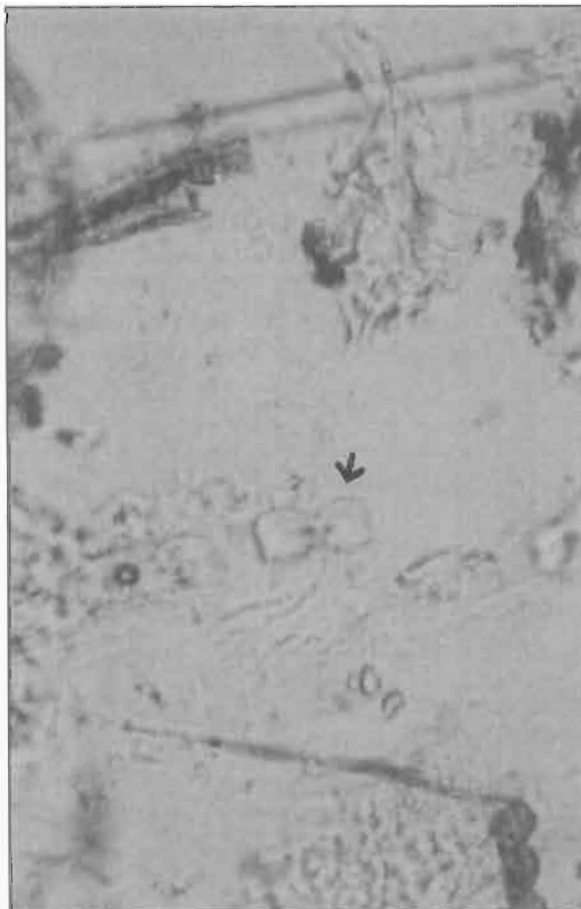


Figure 1 *Panicum* sp. Poaceae [400x] : Phytolithes à cellules courtes, formes en haltères (20 μm de long)



Figure 2 *Panicum* sp. Poaceae [400x] : Phytolithes à cellules courtes, polylobées

Les phytolithes et les squelettes siliceux dans les plantes du Zaïre oriental

Herbes et plantes aquatiques

Les Poaceae produisent différents phytolithes qui généralement ont une grande valeur taxonomique. La silice est déposée dans et sur les murs des cellules des tissus. Les phytolithes courts et les bordures des phytolithes longs sont souvent spécifiques. Les particules compactes préservées ont une forme de bulle ou de bulle allongée. L'interprétation paléoécologique basée sur les phytolithes courts peut être très fiable. Une classification standardisée est en cours d'élaboration (Mulholland et Rapp, 1992 ; Pearsall et Dinan, 1992). Dans le cadre de

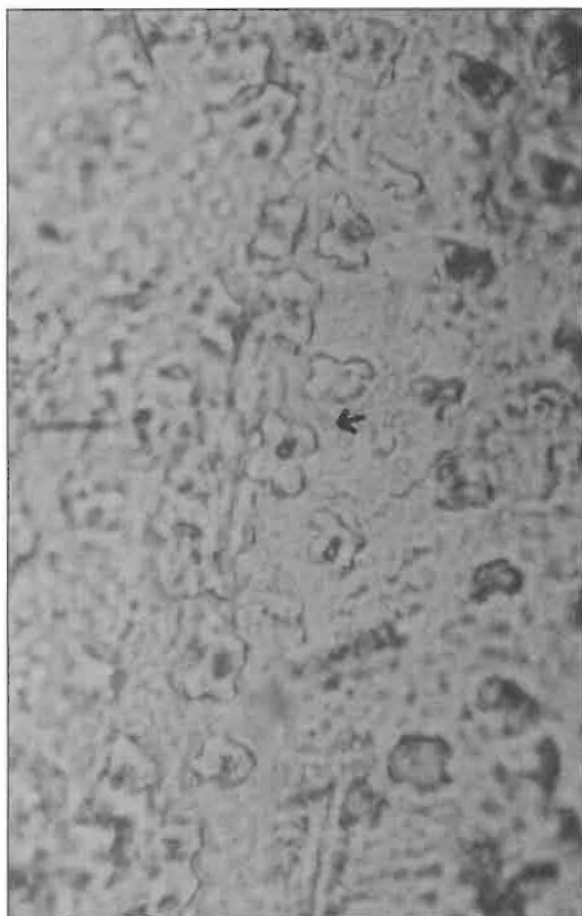


Figure 3 *Panicum* sp. Poaceae (400x) : Phytolithes à cellules courtes, en forme de croix



Figure 4 *Panicum* sp. Poaceae (400x) : Cellules longues à bords sinueux

cette étude, deux espèces de Poaceae et deux de Cyperaceae seulement ont fait l'objet d'une étude des phytolithes dans le but de comprendre les assemblages fossiles rencontrés dans des échantillons de tourbière. Le bambou *Arundinaria alpina* K. Schum., haut de 25 m et plus avec des tiges de 12 cm de diamètre (Fisher et Hinkel, 1993) caractérise la zone à bambou autour de 2 500 m a.s.l. au Zaïre oriental. *Panicum* sp. se rencontre dans la forêt primaire à bambou. Les deux espèces de Cyperaceae, *Cyperus denudatus* L.f. (40-90 cm haut) et *C. latifolius* sont des plantes typiques de tourbières peu profondes à environ 2 200 m a.s.l. Les formes rencontrées sont représentées dans les figures 1 à 14.

Les phytolithes courts de *Panicum* sont essentiellement en forme d'haltère (Figure 1). Ils paraissent souvent avoir poussé ensemble et forment une chaîne d'haltères (polylobée) (Figure 2) (Brown, 1984). Des transitions vers le type crénelé sont également observées, de même que des formes en croix (Figure 3). Ces types sont caractéristiques de *Panicum* (Pearsall, 1989 ; Twiss, 1992) et sont rassemblés sous le terme de formes « panicoides ». Les phytolithes des cellules courtes de *Arundinaria alpina* K. Schum. ont pour la plupart une forme de selle (Figure 7) ; certains sont tordus. Ils appartiennent au groupe des « Chloridoid ». Afin de mieux connaître les problèmes qui se posent sur les formes des phytolithes des herbes et sur leurs sous-familles, se référer au travail de Twiss (1992). Les bords des cellules longues de *Panicum* (supérieures à 140 µm de long) sont souvent sinueux (Figure 4), parfois légèrement irréguliers ou à bords lisses (Figure 5). Les cellules longues de *Arundinaria alpina* K. Schum. sont finement dentelées (Figure 8). Elles font autour de 36 µm de long. On peut aussi parfois trouver des pièces finement silicifiées de tissu composé de cellules longues avec des bordures émoussées (Figure 9). Les tissus silicifiés de la Figure 10 proviennent des inflorescences de *Arundinaria*. Les Poaceae étudiés ne présentent pas de formes en boule, mais des cellules silicifiées compactes (Figure 6). Les phytolithes des deux espèces de Cyperaceae (mais spécialement *C. denudatus*), sont des chapelets courts ou longs (> 600 µm) composés de corps petits et transparents ou marron foncé et coniques avec des apex pointus et une surface lisse (Figures 11 et 12). Il sont typiques des Cyperaceae (Ollendorf, 1922 ; Piperno, 1988). Les cellules silicifiées rectangulaires et compactes de *Cyperus denudatus* L.F. (environ 56 µm de long) sont fréquem-

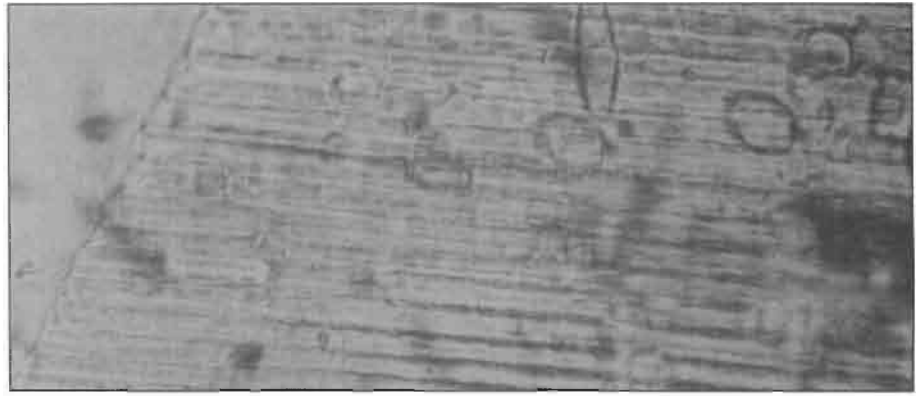


Figure 5 *Panicum* sp. Poaceae (400x) : Cellules longues à bords lisses

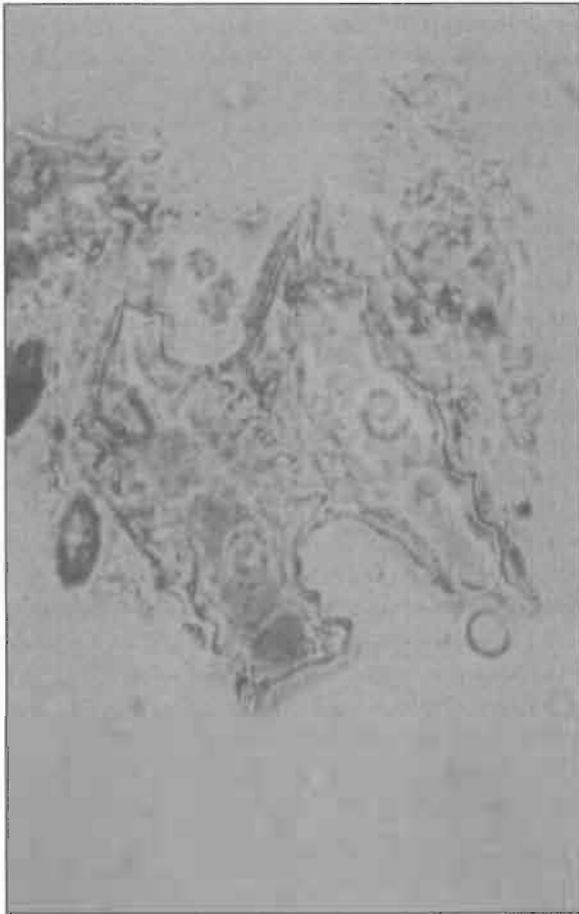


Figure 6 *Panicum* sp. Poaceae (400x) : Cellules compactes sillonnées

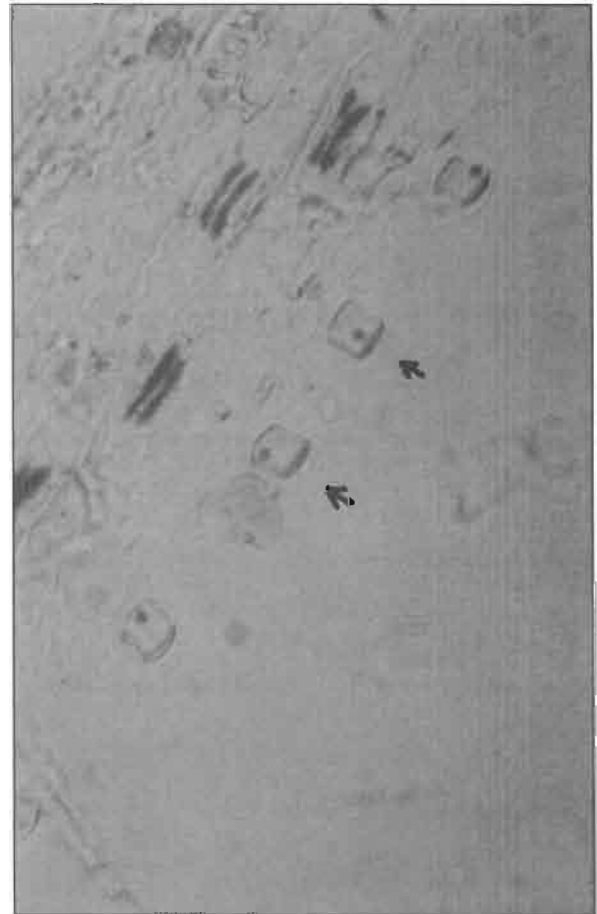


Figure 7 *Arundinaria alpina* K. Schum., Poaceae (400x) : Phytolithes à cellules courtes, en forme de selle



Figure 8 *Arundinaria alpina* K. Schum., Poaceae (400x) : Phytolithes à cellules longues avec de bords dentelés.

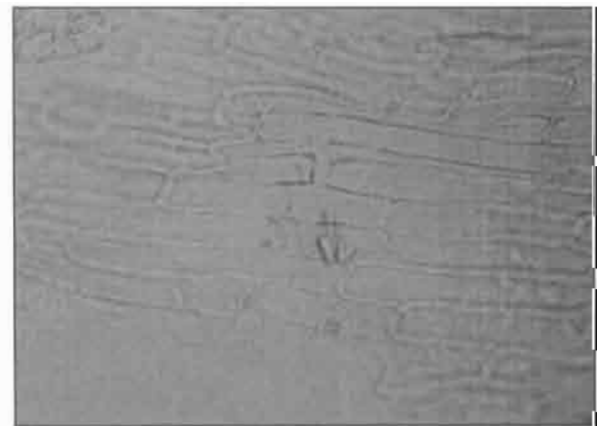


Figure 9 *Arundinaria alpina* K. Schum., Poaceae (400x) : Phytolithes à cellules longues avec des bords lisses

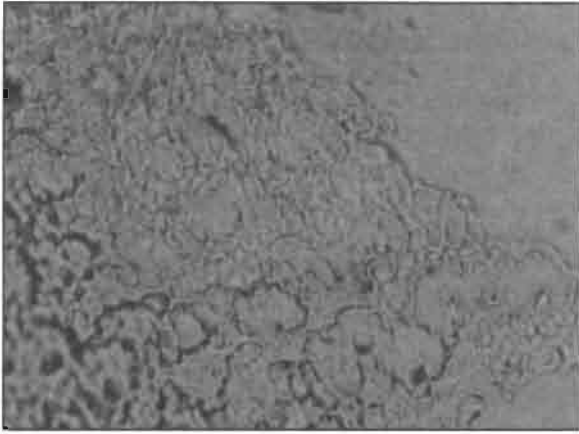


Figure 10 *Arundinaria alpina* K. Schum., Poaceae (400x) : Tissu silicifié provenant d'inflorescence.

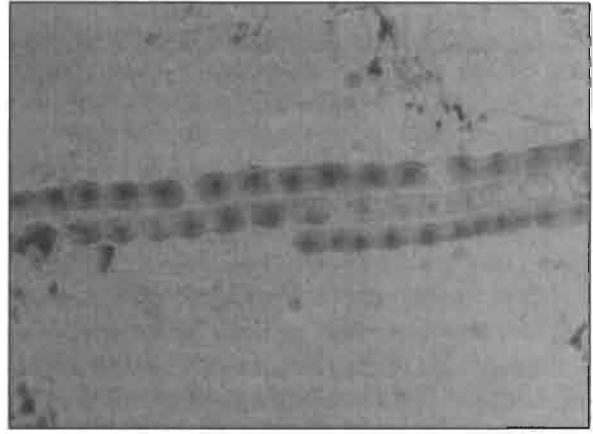


Figure 11 *Cyperus latifolius* Poir., Cyperaceae (400x), chapelets de phytolithes à forme conique.

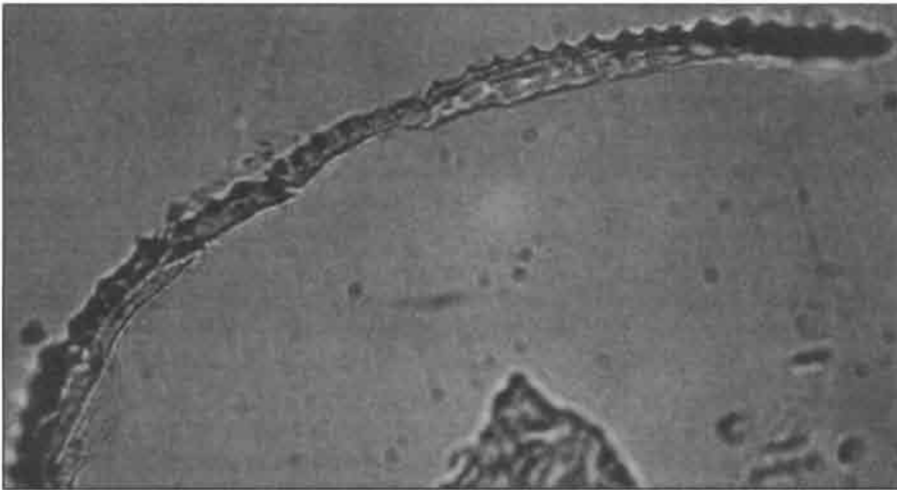


Figure 12 *Cyperus denudatus* L.F. Cyperaceae (400x) : Chapelets de phytolithes à forme conique (vue latérale, 276 μ m).



Figure 13 *Cyperus denudatus* L.F. Cyperaceae (400x) : Phytolithes rectangulaires compacts avec des bords lisses formant un mur (ca 56 μ m de long).

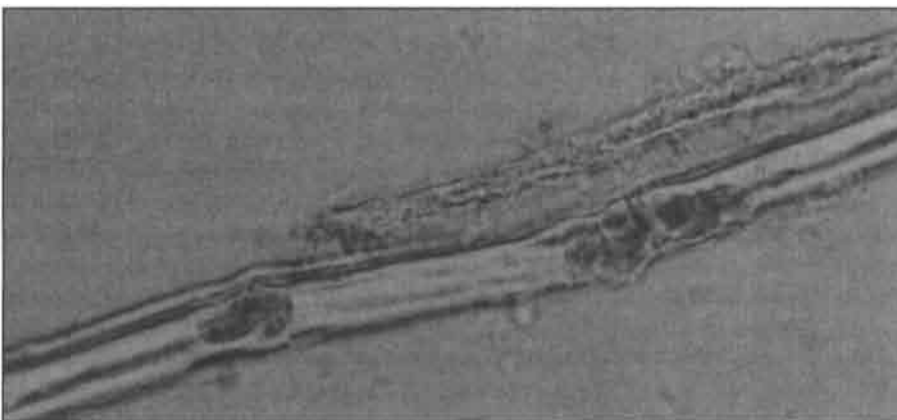


Figure 14 *Cyperus denudatus* L.F. Cyperaceae (400x) : Phytolithes très longs (1000 μ m) et fins (10 μ m), compacts, avec une surface lisse et des trous le long du corps.

ment lisses et forment une sorte de mur (Figure 13). Des bords sinueux et irrégulièrement dentelés se rencontrent aussi et ressemblent aux formes caractéristiques des Poaceae. Les phytolithes très longs (> 100 µm) et fins (ca 10 µm) se cassent facilement en morceaux très courts. Ils sont lisses en surface, mais quelques-uns ont des trous le long du corps (Figure 14). Les bords des cellules longues de *Cyperus latifolius* sont dentelés avec des pointes en forme de dents. Cette description des phytolithes des herbacées montre que les phytolithes des cellules courtes des Poaceae et les phytolithes coniques des Cyperaceae sont taxonomiquement utilisables. Les phytolithes longs sont moins spécifiques, parce que les bords et la surface varient d'une espèce à l'autre. Des ressemblances entre différentes espèces sont possibles, mais l'observation n'a été effectuée que sur quatre espèces seulement. Une interprétation basée sur les phytolithes des herbes fossiles doit donc être faite avec précaution.

Plantes arborées et herbes

Les phytolithes et les silicifications des plantes non-herbacées et des dicotylédones de l'Afrique de l'Est n'ont pas encore été étudiés. Les feuilles de 73 espèces collectées dans la forêt tropicale (environ 800 a.s.l.) et dans la forêt de montagne (environ 2 200 m a.s.l.) du Zaïre oriental et du Rwanda ont été étudiées pour référence. Les échantillons ont été collectés par R. Losch (Geobotany Dusseldorf) pendant une mission sur le terrain de l'équipe de J. Runge (Geography Paderborn). Les plantes ont été pour la plupart déterminées par E. Fisher (Botany of the University of Bonn). Quelques échantillons proviennent des collections des Jardins botaniques de München-Numphenburg et de Berlin-Dahlem. Les silicifications trouvées dans les feuilles sont résumées dans le Tableau 1. Kondo (1976), qui a également étudié les phytolithes des feuilles d'arbres, a obtenu des résultats similaires. On peut les classer de la façon suivante :

Tissus silicifiés

Épidermes : Les épidermes sont souvent formés par des cellules en forme de polyèdres (avec 4 ou 8 côtés) ou des cellules en forme de puzzle « *jigsaw puzzle* » (Bozarth, 1992). les stomates sont parfois silicifiés.

Parenchyme palissadique : le parenchyme palissadique consiste en cellules allongées qui apparaissent comme une palissade en vue latérale (nid d'abeille allongé) ; dans de nombreux cas les extrémités de la « palissade » près des épidermes sont silicifiées mais, en vue supérieure, le tissu est formé de cellules petites et circulaires (Bozarth, 1992).

Poils et base des poils

Poils : on les rencontre fréquemment dans les Compositae et les Moraceae, formés de un, deux segments ou plus ; ils sont droits ou courbés, de longueur et de largeur variables ; la surface est lisse ou piquetée, la pointe est souvent fortement silicifiée.

Bases des poils : elles sont souvent multicellulaires et d'apparence variable, et se rencontrent soit en association avec les poils silicifiés, soit seuls.

Veines

Tracheïdes : l'accumulation de silice dans les tracheïdes est courante. Les phytolithes sont fréquemment compacts ; la surface possède une structure en forme d'anneau ou de spirale, parfois ramifiée ; une transition vers des particules plus petites sans surface en relief est possible.

Terminaisons silicifiées des tracheïdes : aux extrémités des tracheïdes, des dépôts forment des particules allongées et compactes avec des facettes, mesurant de 70 à 150 µm de long (Figure 15) (Postek, 1981).

Autres : il est fréquent de rencontrer des phytolithes de longueur variable, de 4 à 15 µm de large, transparents, lisses, souvent ramifiés ou ondulés ; les bords ne sont pas parallèles (largeur variable, Figure 16). Les phytolithes longs (150 µm) et larges (24 µm) sont droits (Figure 17) ; ils se trouvent dans les dicotylédones mais aussi dans les herbes. Des corps compacts et larges (plus de 300 µm de long et de forme variable, mais fréquemment allongée) se rencontrent isolés ; ils ont une surface rugueuse ou parfois trouée (fausse corrosion, Figure 18) ; de petites saillies à la surface sont expliquées par Postek (1981) comme des remplissages des trous à partir du mur des éléments veineux fortement silicifiés du xylem. Les phytolithes des veines se rencontrent dans les plantes arborées (arbres, arbustes, herbes lignifiées), et sont habituellement non utilisables au niveau spécifique mais indiquent la participation de plantes non-herbacées.

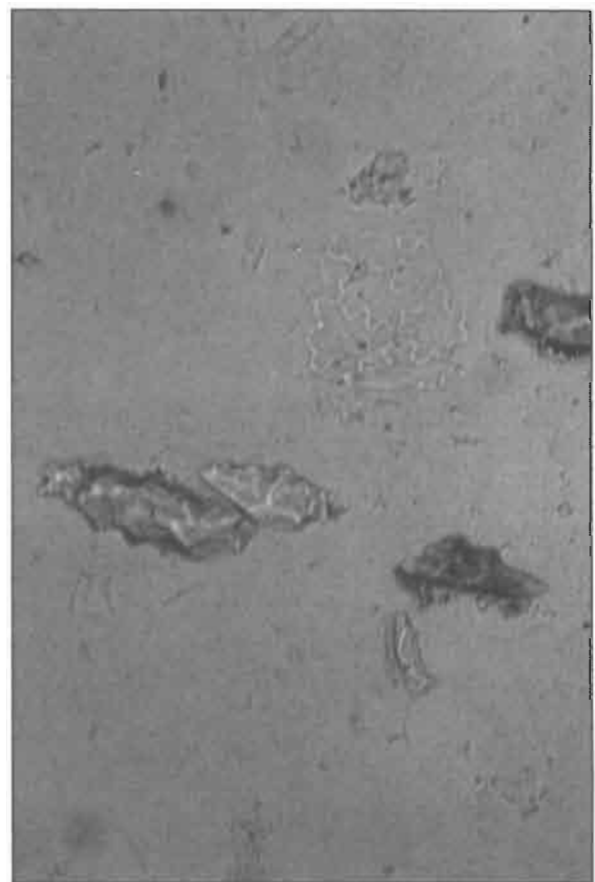


Figure 15 *Magnolia* sp. Magnoliaceae [100x], tracheïdes terminaux silicifiés, avec des facettes allongées (7-150 µm de long).

Phytolithes et Silicification		Tissu silicifié				Poils			Veines					
Familles/Espèces	origine	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	C/R
Plantes du Zaïre et du Rwanda														
Annonaceae														
<i>Annonidium manni</i>	GL	X			X				X	X?	X		X!	
<i>Monodora tenuifolia</i>	BG				X								X	
<i>Uvaria chamae</i>	BG	X			X						X			
Balsaminaceae														
<i>Impatiens congolensis</i>	GL				X				X					R
<i>Impatiens erecticornis</i>	GL		X		X				X					R
<i>Impatiens irangiensis</i>	GL				X				X					R
<i>Impatiens keilii</i>	GL				X				X					R
<i>Impatiens manni</i>	GL	X			X				X					R
<i>Impatiens stuhlmannii</i>	GL		X		X				X					R
Bombacaceae														
<i>Ceiba pentandra</i>	BG				X									C
Chrysobalanaceae														
<i>Chrysobalanus icaco</i>	BG	X		X					X					
Compositae														
<i>Crassocephalum vitellinum</i>	GL	X									X			
<i>Microglossa angolensis</i>	GL	X					X	X						C
<i>Vernonia amygdalina</i>	GL	X												R
<i>Vernonia spec.</i>	GL	X									X			
Ericaceae														
<i>Vaccinium stanleyi</i>	GL	X			X				X	X			X	
Euphorbiaceae														
<i>Alchornea hirtella</i>	GL				X				X		X		X	
<i>Macaranga neo-mildbraediana</i>	GL				X						X		X	C
Gesneriaceae														
<i>Streptocarpus glandulosissimus</i>	GL						X							C
Leguminosae-Caesalpinioideae														
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	GL				X							X		C
Leguminosae-Papilionoideae														
<i>Leptoderris harmsiana</i>	GL		X	X	X						X		X	C
Monimiaceae														
<i>Xymalos monospora</i>	GL	X						X?	X				X	
Moraceae														
<i>Antiaris toxicaria</i>	BG		X			X		X?						C
<i>Musanga cecropioides</i>	GL	X				X		X						
<i>Myrianthus holstii</i>	GL					X								C
Musaceae														
<i>Musa spec.</i>	GL				X								X	
Myrtaceae														
<i>Syzygium rowlandii</i>	GL				X				X		X		X	
Proteaceae														
<i>Protea mahdiensis</i>	GL	X							X	X				
Rhamnaceae														
<i>Rhamnus prinoides</i>	GL			X					X				X	
Rosaceae														
<i>Hagenia abyssinica</i>	GL			X	X	X		X						
Verbenaceae														
<i>Clerodendrum buchholtzii</i>	GL										X			
<i>Clerodendrum myricoides</i>	GL	X												

Tableau 1 Phytolithes dans les feuilles des plantes de l'E-Zaïre. Origine des échantillons : GL : terrain ; BG : Jardin botanique ; *Tissu silicifié* : 1. cellules polyédriques d'épidermes ; 2. épiderme en forme de « puzzle » ; 3. parenchyme palissadique ; 4. autres tissus ou fragments. *Poils* : 5. Poils non segmentés ; 6. Poils segmentés ; 7. Bases des poils (isolés ou non des poils). *Veines* : 8. Trachéïdes avec une structure de surface en forme d'anneau ; 9. Trachéïdes terminaux, avec des facettes (d'après Postek, 1981) ; 10. Autres formes provenant des veines ; 11. Platelets avec perforations ; 12. Formes spéciales (corps isolé ou partie de tissu qui n'a pas pu être classifiée, forme spécifique) ; C. Oxalate de calcium truses ; R. paquet de raphids



Figure 16 *Acacia mellifera* Vahl Benth., Mimosaceae (400x), phytoliths dans les veines de feuilles.

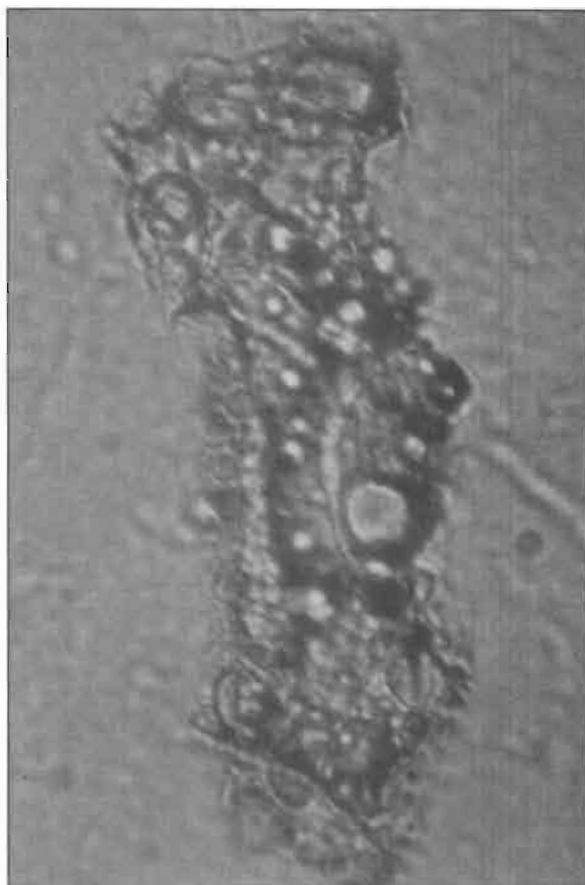


Figure 18 *Magnolia* sp. Magnoliaceae, (400x) phytoliths de feuille avec une surface grêlée (fausse corrosion).

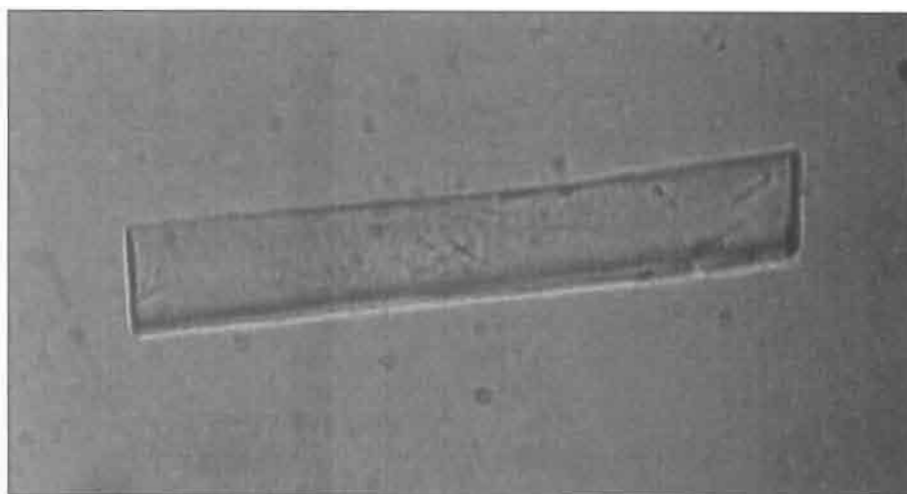


Figure 17 *Salvadora persica* L., Salvadoraceae (400x) ; droit, phytolithe lisse provenant de veines de feuilles (150 µm de long).

Platelets

Les platelets sont fréquemment opaques et perforés (perforation régulière ou non, Figure 19) ; mais si la perforation n'existe pas, ils peuvent facilement être confondus avec des charbons.

Formes spéciales

L'étude des plantes actuelles a été effectuée dans le but de rechercher des formes spécifiques pouvant se conserver ; les formes compactes spécifiques des feuilles des Dicotylédones sont rares. On pense qu'environ 47 % des espèces accumulent de la silice dans leurs feuilles. Le tissu silicifié (mur des cellules silicifié) est très courant

(épiderme, mésophylle, bases des poils et autres, Tableau 1). Les Composées et les Moracées ont souvent été trouvées avec poils et bases de poils silicifiés. Les poils sont très spécifiques mais malheureusement très fragiles et se conservent mal. La seule espèce à posséder des particules compactes spécifiques dans ses feuilles est *Annonidium mannii* Oliv. Engl. et Diels (Annonaceae). Une feuille (152 cm²) produit environ 30 000 particules (ca 200/cm²) sphériques le plus souvent, mais aussi quelquefois ovales ou allongées avec des facettes (Figure 20). Elles paraissent transparentes ou de couleur marron, avec un diamètre d'environ 55-80 µm. Des particules similaires ont été décrites dans *Cucurbita* (Bozarth,

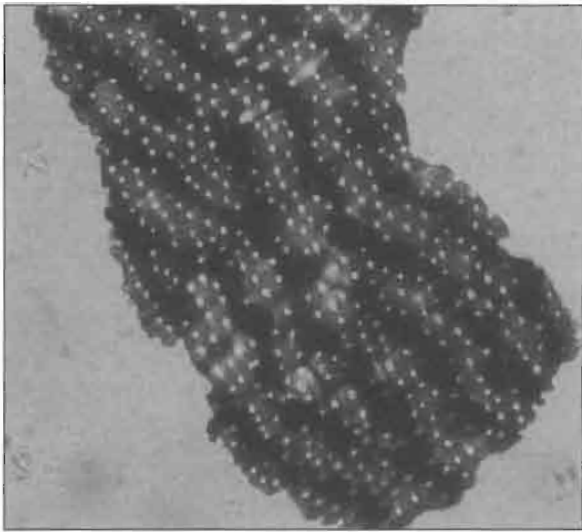


Figure 19 Platelet perforé extrait d'un échantillon de sol dans un endroit humide (E-Zaire).

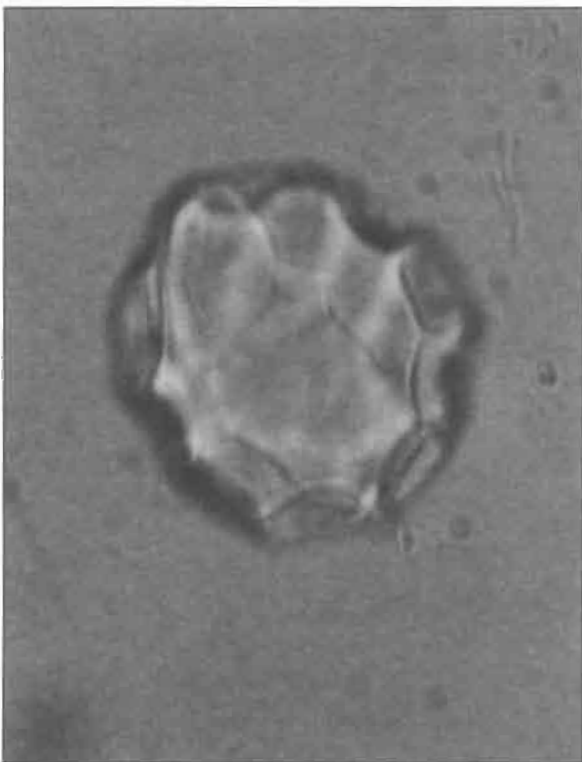


Figure 20 *Annonidium mannii* Oliv. Engl. and Diels. Annonaceae (400x). Phytolithes sphériques de feuilles avec des facettes (diamètre 62 μm , env. 2 200 particules/ cm^2).

1987), d'autres espèces d'Annonaceae et une espèce de Burseraceae (Piperno, 1988). Les arbres d'*Annonidium mannii* Oliv. Engl. et Diels se rencontrent dans la forêt dense du Kivu, au-dessus de 1 100 m a.s.l. (Dieterlen, 1978). Des formes sphériques avec des facettes ont été occasionnellement rencontrées dans des échantillons de sols de cette région. On pense qu'ils proviennent des *Annonidium*.

Les squelettes siliceux des feuilles ont parfois des traits caractéristiques. Des caractéristiques spécifiques possibles se rencontrent dans environ 10 % des espèces étudiées. Nous en avons choisi quelques-unes : *Ceiba pentandra* L. Gaertn. (Bombaceae, tropiques

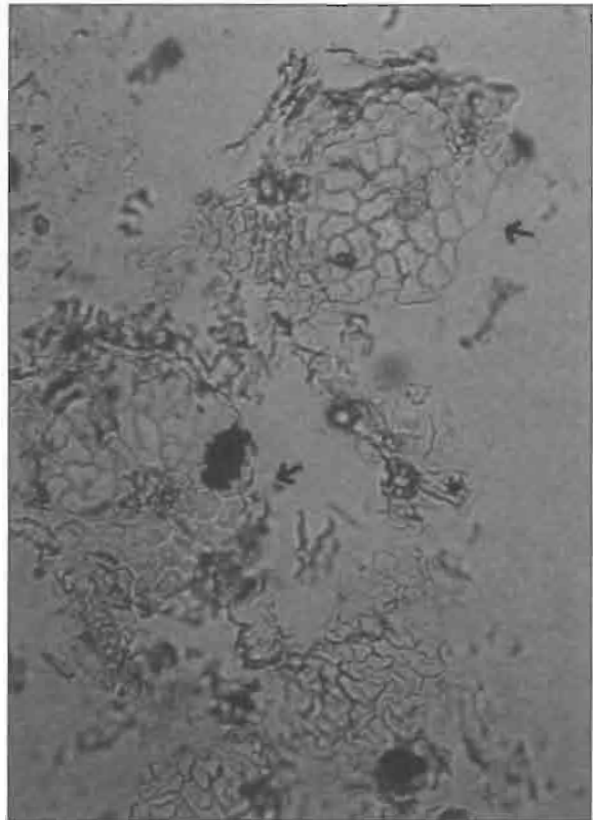


Figure 21 *Hagenia africana* Bruce J. F. Gmel, Rosaceae (100x), tissu silicifié de feuilles.

humides) : l'épiderme silicifié possède des murs en partie épaissis et une surface dénudée spécifique.

Chrysobalanus icaco L. (Chrysonalanaceae) : l'épiderme silicifié composé de cellules polyèdres présente des épaississements sphériques ou semi-sphériques.

Crassocephalum vitellinum Benth. S. Moore (Compositae) : les cellules larges de l'épiderme adaxial sont parfois complètement silicifiées, quelques cellules poussent ensemble et forment de larges phytolithes avec une séparation interne, ils se séparent facilement en différents morceaux à bords aigus.

Vaccinium stanleyi Schweinf (Ericaceae, zone afro-alpine) : le tissu silicifié, composé de cellules oblongues, forme des pièces sphériques à l'aspect tridimensionnel ; une deuxième sorte comprend des pièces de tissus fortement silicifiées et de couleur marron, composées de cellules en forme de polyèdres.

Hagenia abyssinica Bruce J. Gmel (Rosaceae), l'arbre Kosso, espèce caractéristique des forêts tropicales de nuages : les murs des cellules de l'épiderme et le parenchyme palissadique sont silicifiés ; l'épiderme comprend en partie des cellules fortement silicifiées polyédriques ; ce tissu semble être voûté, les cellules sont parfois groupées autour d'une cellule isolée de 8 à 10 μm de diamètre, ce qui correspond exactement au diamètre des poils silicifiés isolés (Figure 21).

Kigelia africana Lam. Benth. (Bignoniaceae) (le saucissonnier) : les feuilles ont été collectées dans une forêt riveraine semi-décidue du Kenya oriental ; la variété

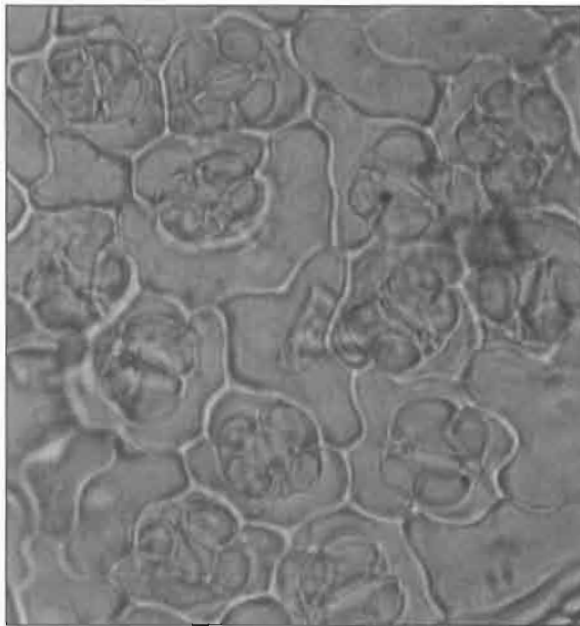


Figure 22 *Kigelia africana* Lam. Benth. Bignoniaceae (400x) : épiderme abaxial avec un stomate dans chaque cellule

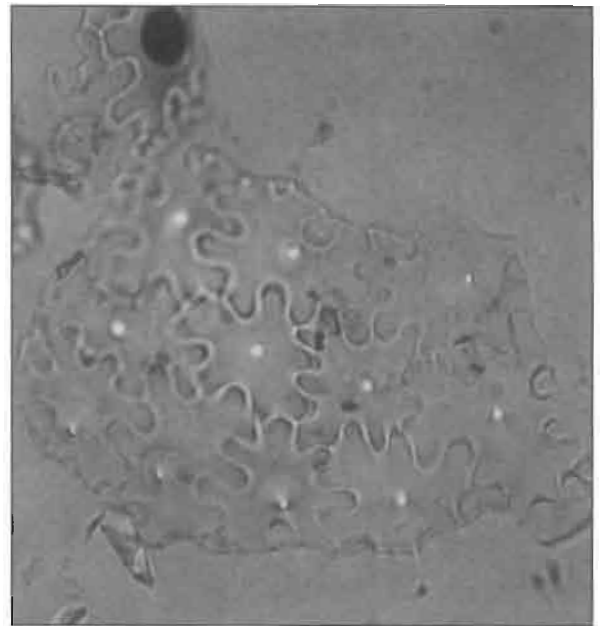


Figure 23 *Kigelia africana* Lam. Benth. Bignoniaceae (400x) : tissu composé de cellules en forme de « puzzle » avec une projection centrale en forme de point.

aethiopica Dcne. Aubrév. ex Sillans a été décrite par Fisher et Hinkel (1992) comme provenant de Nyungwe, une forêt de nuages du Rwanda. L'épiderme est presque complètement silicifié ; il y a deux types de tissus très caractéristiques (Figure 22 et 23) : a) l'épiderme abaxial, qui montre des stomates dans chaque cellule ; b) le tissu silicifié, qui consiste en une cellule « puzzle » caractérisée par une structure centrale.

On pense que les squelettes siliceux se conservent mal. Pourtant, ils ont été trouvés par l'auteur dans des sols avec des cendres et dans les tourbières (Robinson et Straker, 1991). Ils ont une chance de se conserver tant qu'ils n'ont pas été emportés par le vent et l'eau.

Les platelets de forme irrégulière de *Gilbertiodendron dewevrei* De Wild. J. Leonard (Caesalpiaceae), espèce caractéristique des forêts denses africaines, sont opaques à marron clair et structurés. La perforation consiste en un trou vide, souvent de forme ovale de taille variable. On ne sait pas s'ils se conservent dans les sols. Les poils silicifiés ont été observés dans trois espèces de Moraceae : *Antiaris toxicaria* Lesch., *Musanga cecropioides* R. Br. (un arbre pionnier qui pousse rapidement, Figure 24) et *Myrianthus holstii* Engl. Ils sont aussi typiques des Compositae et se rencontrent occasionnellement dans d'autres familles (Tableau 1). Les poils sont très caractéristiques et spécifiques mais se conservent mal.

Sols et sédiments (800 m a.s.l.)	Tourbières (~2 200 m a.s.l.)
1. Nombre élevé de phytolithes dans les horizons de sols, décroît en fonction de la profondeur, pas de phytolithes dans les zones marbrées, enfouissement d'horizons de sols facilement déterminé par le nombre de phytolithes	1. Nombre élevé de phytolithes dans tout le profil, décroît faiblement en fonction de la profondeur
2. La majorité de phytolithes sont des particules compactes, les squelettes siliceux se rencontrent spécialement dans les sols brûlés (cendre)	2. Fort pourcentage de squelettes siliceux, de particules compactes provenant essentiellement d'herbacées
3. Grande variabilité de formes compactes	3. Variabilité de taille modérée
4. Les phytolithes de taille > 63 µm (fraction sableuse) sont communs. La séparation du sable et des silt fins et grossiers est utile.	4. Phytolithes de taille supérieure à 63µm sont peu nombreux, séparation des différentes fractions nécessaire, extraction de l'argile inutile
5. Nombre élevé de phytolithes provenant de dicotylédones arbores, phytolithes en forme de bulle communs, cellules courtes et longues provenant d'herbacées en nombre réduit, grande quantité de phytolithes sphériques de taille variable et surfaces caractéristiques e.g. <i>Annonidium monnii</i> ou <i>Cucurbita</i> , Palmæ, bois, phytolithes provenant de veines de feuilles, formes spéciales (probablement spécifique)	5. Phytolithes de plantes (spécialement des tiges) en relation avec les phytolithes de dicotylédones abondants, cellules courtes fréquentes, cellules sphériques très rares.
6. D'autres restes biogéniques siliceux se rencontrent mais sont rares	6. Autres restes siliceux abondants, diatomées, spicules d'éponge, etc.

Tableau 2 Caractéristiques générales de phytolithes de sols et de marécages de l'E-Zaire.

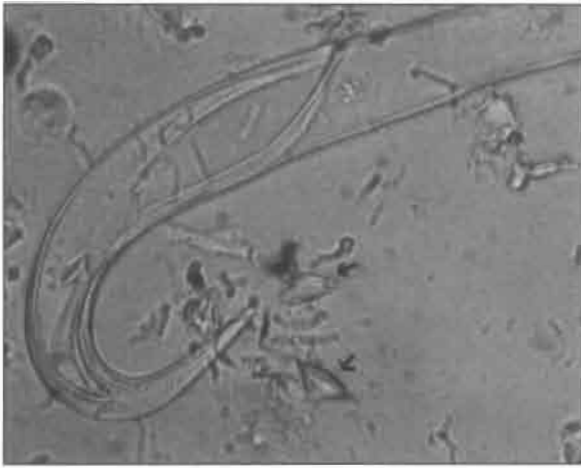


Figure 24 *Musanga cecropioides* R. Br., Moraceae (400x), poil courbé (150-200 μm de long), non segmenté, extrémité compacte silicifiée et corps coniques avec une projection en forme de point (diamètre maximum à la base 24 μm).

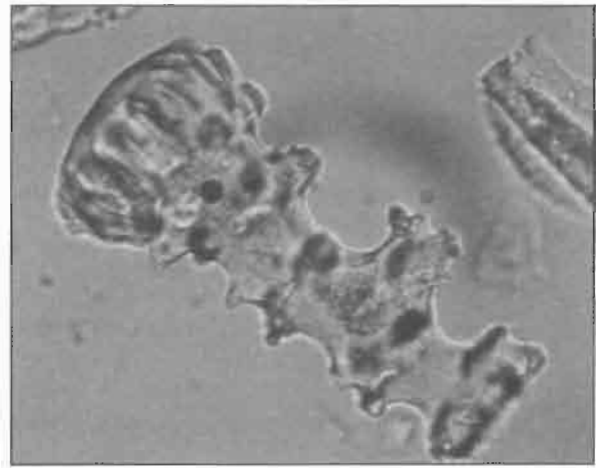


Figure 25 Phytolithes de sols et marécages de l'E-Zaire. Phytolithes spécifiques, d'origine inconnue



Figure 26 Phytolithes de sols et marécages de l'E-Zaire. Phytolithes spécifiques, d'origine inconnue



Figure 27 Phytolithes de sols et marécages de l'E-Zaire. Phytolithes spécifiques, d'origine inconnue

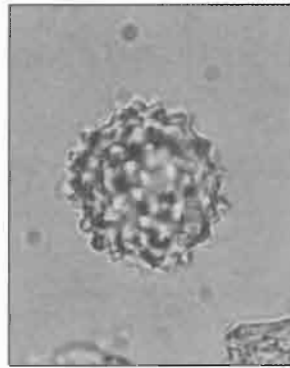


Figure 29 Phytolithes sphériques avec une surface épineuse (Palmae?, diamètre 42 μm)

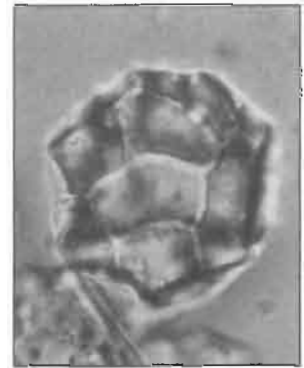


Figure 30 Phytolithes sphériques avec des facettes provenant de *Annonidium mannii* (voir fig. 20), *Cucurbita* ou autre Annonaceae (diamètre 60 μm)

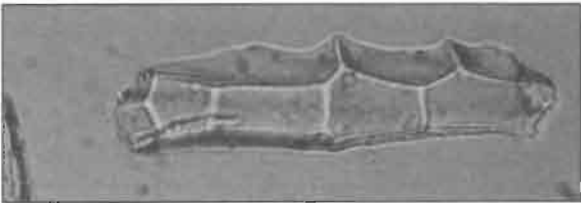


Figure 28 Phytolithes de sols, ovales avec facettes, provenant d'arbres (sclereids?, 130 μm long)



Figure 31 Phytolithe en forme de bulle en éventail corrodé.

Les phytolithes fossiles des sols et des tourbières du Zaïre oriental

Les phytolithes et les assemblages extraits des échantillons de sols et des tourbières sont significativement différents. Les différences sont décrites dans le Tableau 2.

Les échantillons superficiels d'un vertisol, collectés dans une plaine alluviale de la partie est semi-aride du Kenya par F. Runge en 1992, ont été étudiés pour comparaison. La région est recouverte de savane et entourée d'une forêt sèche ou semi-décidue. Les phytolithes appartiennent pour la plupart aux Poaceae. Les phytolithes en boule, de même que les phytolithes en forme d'haltère ou de baguette, sont très fréquents. Les formes en boule et en éventail peuvent être considérées comme un bon marqueur de la présence de Poaceae parce que spécifiques de cette famille ; ils se conservent bien. Les

phytolithes des Dicotyledones ont également été trouvés. Une séparation des différentes fractions est recommandée parce que des corps petits et grands se rencontrent en grand nombre. Les assemblages des échantillons de sols sous savane ont une position intermédiaire entre les assemblages de la forêt dense et ceux des tourbières.

Les formes en boule sont très rares dans les tourbières, probablement en raison de la dominance de *Cyperus*. Pour les échantillons de la forêt dense, les formes en boule ont été trouvées en quantité variable (Runge et Runge, 1995). On ne sait pas encore de quels Poaceae ils sont originaires, mais on doit tenir compte du maïs cultivé. Le nombre des phytolithes à cellule courte est faible en général mais plus élevé dans les sols sous savane, comme on pouvait le penser.

Dans les échantillons de tourbières, on trouve des corps en forme d'haltère (*Panicum*) et des corps en forme de selle (*Arundinaria*). Ils proviennent de la végétation avoisinante. L'influence de cette végétation est d'autant plus grande que le marécage est plus petit. En général, les phytolithes donnent une meilleure représentation de la végétation locale que les pollens et les spores.

Les phytolithes et les assemblages diffèrent significativement selon la végétation (forêt dense, marécage, savane). La quantité d'échantillons analysés à ce jour n'est pas suffisante pour permettre des conclusions fiables sur les changements de la végétation. La très grande variabilité de formes inconnues trouvées dans les sols de la forêt dense n'a pas été étudiée de manière détaillée. Cependant cette variabilité ne semble pas être le résultat de la seule diversité spécifique de la forêt dense, comme le pensaient déjà Runge et Runge (1995). Les phytolithes compacts qui se développent dans les veines des feuilles et dans les éléments des trachéïdes ont des formes très variées et souvent très larges. Nous ne connaissons pas les phytolithes qui proviennent du bois des arbres, des arbustes et des racines. Amos (1952) a décrit des formes sphériques avec une surface rugueuse provenant de cellules rayonnantes d'un madrier tropical. Cela pourrait expliquer les forts pourcentages de formes sphériques dans les échantillons de sols. Kondo et Iwasa (1981) ont trouvé de grandes quantités de formes sphériques dans les latosols de l'Amazonie et ils ont expliqué ce fait comme étant des phytolithes altérés de *Palmae*. Des phytolithes intéressants et probablement spécifiques, trouvés dans la forêt dense, sont représentés dans les Figure 25 à 30. La plupart ne sont pas encore identifiés.

Le problème de la corrosion des phytolithes

Les conditions nécessaires à la conservation des phytolithes ne sont pas encore bien connues. Piperno (1988) a résumé de la façon suivante les facteurs qui influencent la vitesse de dissolution de la silice solide :

1. le pH du sol (les valeurs proches de 9 et au-dessus de 9 accélèrent la dissolution) ;
2. le fer et l'aluminium absorbés sur la surface semblent protéger les phytolithes des processus d'érosion ;
3. la surface des phytolithes (plus la surface est grande, plus rapide est la dissolution) ;
4. la présence de carbone inclus (qui retarde considérablement la dissolution).

On a pu observer au microscope que certains phytolithes de plantes montraient en surface des caractéristiques similaires à celles qui apparaissent sur des phytolithes corrodés. Cette fausse corrosion (Figure 18) complique la classification des différents états de corrosion (forte : formes non identifiables ; modérée : corrosion claire, mais la forme est reconnaissable ; faible : pas de corrosion ou corrosion faible). Les phytolithes véritablement ou faussement corrodés ont des surfaces grêlées (Kondo et Isawa, 1981). Mais la corrosion peut également dissoudre une grande partie des phytolithes sans que les surfaces grêlées soient apparentes (Figure 31). Les corps semblent avoir été coupés.

Les particules compactes sont mieux préservées que les squelettes, parce qu'ils ont une surface plus petite (les particules compactes proviennent de plantes non-herbacées alors que les formes en boule et les formes en éventail proviennent des herbacées) ; on les trouve donc fréquemment. Les phytolithes à cellules courtes et les chapelets (*Cyperus*) n'ont pas été trouvés dans les quantités qui pourraient correspondre aux quantités fournies par les Poaceae resp. Cyperaceae. Ils sont peut être facilement solubles dans les conditions qui existent dans les sols tropicaux et dans les marécages. Les squelettes siliceux sont essentiellement trouvés dans la fraction sableuse. Quelquefois ils peuvent provenir de petites pièces et de fines racines conservées dans l'échantillon. On les trouve en abondance après les feux et dans les échantillons de tourbières.

Le nombre de corps décroît avec la profondeur dans certains des sols sous forêts humides étudiés (pas de phytolithes dans les zones marbrées). Les phytolithes s'accumulent dans l'horizon superficiel des sols, et des particules récentes non corrodées se trouvent avec des phytolithes anciens corrodés. Le pourcentage des corps corrodés semble s'accroître en fonction de la profondeur et de l'âge (Kondo et Isawa, 1981). Au Zaïre oriental, les phytolithes ont permis de mettre en évidence que l'horizon superficiel d'un sol avait été enfoui à 160-170 cm de profondeur (Runge, 1995). En effet, le pourcentage des particules corrodées n'était pas beaucoup plus élevé que dans le sol actuel situé au-dessus. Cela est en accord avec un âge radiocarbone récent.

Il reste une grande quantité de questions en suspens. La préservation différenciée des taxa de plantes constitue un facteur significatif affectant l'interprétation des assemblages de phytolithes (Piperno, 1988). Les processus naturels dans le développement d'un sol (déplacement vers le bas de l'argile, illuviation), phytolithes apportés par le vent, et le rôle des termites dans le mélange doivent encore être étudiés dans les zones tropicales africaines. De même, le rôle de conditions climatiques différentes (chaudes et humides ou chaudes et sèches) sur les processus de préservation des phytolithes n'a pas été encore examiné de manière satisfaisante.

Les potentialités d'utilisation des phytolithes pour les recherches paleoécologiques

L'avantage principal des phytolithes est qu'ils se conservent dans les sols dans des conditions d'aérobie, là où les pollens et les spores ne se conservent pas longtemps. Leur principal désavantage est dû au fait que les formes et les caractéristiques des squelettes appartiennent à différentes plantes. Il est alors nécessaire, pour des recherches futures, d'analyser le plus grand nombre d'espèces possible, ce qui permettra de trouver un plus grand nombre de formes spécifiques et facilitera l'interprétation des assemblages fossiles. Un autre travail important portera sur la classification des assemblages récents dans les horizons superficiels humiques avec différents types de végétation (e.g. dans les zones tropicales d'Afrique : les forêts denses, les forêts de montagne, dif-

férents types de savanes, les forêts sèches comme les forêts à *Acacia-Commiphora*, les forêts à larges feuilles comme Mopane ou Miombo, des communautés de plantes succulentes ou sclérophylles, des communautés d'aires humides, etc.). En suivant le principe de l'actualisme on comprendra mieux les assemblages fossiles. Il reste cependant que les assemblages produits par les herbacées (savane) et les assemblages de forêts peuvent dès à présent être différenciés grâce aux résultats récemment obtenus sur les phytolithes.

Remerciements

L'auteur tient à remercier le Professeur Dr Losch, Düsseldorf, le Dr E. Fisher, Bonn, le Dr J. Runge, Padeborn, le Jardin botanique de München-Numphenburg et celui de Berlin-Dahlen pour leur aide et pour le matériel de plantes et de sols qu'ils ont bien voulu lui confier.

References

- Amos, G. L. 1952. Silica in timbers. *Austr. Commonw. Scientific and Industrial Research Org.*, **267**, 1-55.
- Bartolome, J. W. ; Klukkert, S. E. ; Arry, W. J. 1986. Opal phytoliths as evidence for displacement of native californian grassland. *Madrono*, **33**, 3, 217-222.
- Bonnett, O. T. 1972. Silicified cells of grasses : a major source of plant opal in Illinois soils. *Agr. Experiment Stat.*, **742**, Univ. of Illinois, Urbana-Champaign.
- Bowdery, D. 1989. Phytolith analysis : introduction and applications. Dans : W. Beck, A. Clark et L. Head (dir. publ.), *Plants in Australian Archaeology*, Tempus I, Anthropology Museum, Univ. of Queensland, 161-196.
- Bozarth, S. R. 1992. Classification of opal phytoliths formed in selected dicotyledons native to the Great Plains. Dans : G. Rapp et S. C. Mulholland (dir. publ.), *Phytolith systematics, advances in archaeological and museum science*, **1**, 193-214.
- Bozarth, S. R. 1987. Diagnostic opal phytoliths from rinds of selected *Cucurbita* species. *American Antiquity*, **52**, 607-615.
- Brown, D. A. 1984. Prospects and limits of a phytolith key for grasses in the Central United States. *Journal of Archaeology Science*, **11**, 345-368.
- Carbone, V. 1977. Phytoliths as paleoecological indicators. *Ann. New York Acad. Sci.* **288**, 194-205.
- Dieterlen, F. 1978. Zur Phanologie des Äquatorialen Regenwaldes in Ost-Zaire (Kivu). *Dissertationes Botanicae*, **47**, Cramer, Vaduz.
- Dunn, M. E. 1983. Phytolith analysis in Archaeology. *Midcontinental J. Archaeol.* **8**, 287-297.
- Fischer, E. ; Hinkel, H. 1993. *Natur Ruandas - Einführung in die Flora und Fauna Ruandas*. Materialien zur Partnerschaft Rheinland-Pfalz/Ruanda, 1992/1, Hrsg. vom Ministerium des Innern, Rheinland-Pfalz.
- Kondo, R. 1976. On the opal phytoliths of tree origin. *Pedorojisuto* (pedologist) **20**, 176-190.
- Kondo, R. ; Iwasa, Y. 1981. Biogenic opals of humic yellow Latosol and yellow Latosol in the Amazon Region. *Res. Bull. Obihiro Univ.*, **12**, 231-239.
- Kurman, M. H. 1985. An opal phytolith and palynomorph study of extant and fossil soils in Kansas Usa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **49**, 217-235.
- Lanning, F. C. ; Eleuterius, L. N. 1989. Silica deposition in some C₃ and C₄ species of grasses, sedges and composites in the Usa. *Ann. Bot.*, **63**, 395-410.
- McLean, B. 1995. *Phytolith analysis of the Pretoria saltpan : an attempt to determine palaeoenvironmental fluctuations within a 200,000 year lacustrine sequence*. Unpubl. manuscript, Fac. of Sc., Univ. of Witwatersrand, Johannesburg.
- Mulholland, S. C. ; Rapp, G. Jr. 1992. A morphological classification scheme of grass silica-bodies. Dans : Phytolith Systematics, *Adv. in Archaeol. and Museum Science*, **1**, 65-90.
- Mulholland, S. C. ; Rau, D. 1985. *Extraction of opal phytoliths from sediment samples : VII. Laboratory procedure*. Archaeometry Laboratory, University of Minnesota, Duluth.
- Ollendorf, A. L. 1992. Toward a classification scheme of sedge (Cyperaceae) phytoliths. Dans : G. Jr. Rapp et S. C. Mulholland (dir. publ.), *Phytolith systematics, Adv. in archaeological and Museum Science*, **1**, 91-106.
- Palmer, P. G. 1976. Grass cuticles : a new paleoecological tool for East African lake sediments. *Canadian J. Bot.*, **54**, 15, 1725-1734.
- Palmer, P. G. ; Gerbeth-Jones. 1988, 1986. *A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses : V.*, IV. Smithsonian Contr. to Botany 67, 62, Washington D.C., Smithsonian Institution press.
- Palmer, P. G. ; Tucker, A. E. 1983, 1981. *A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses : II.*, I. Smithsonian Contr. to Botany **53**, **49**, Washington D.C., Smithsonian Institution press.
- Partridge, F. C. ; Kerr, S. J. ; Metcalfe, S. E. ; Scott, L. ; Talma, A. S. 1993. The Pretoria Saltpan : a 200 000 year Southern African lacustrine sequence. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **101**, 317-337.
- Pearsall, D. M. 1989. *Paleoethnobotany. A handbook of procedures*, Acad. press.
- . 1982. Phytolith analysis : applications of a new paleoethnobotanical technique in archaeology. *American Anthropologist*, **84**, 862-871.
- Pearsall, D. M. ; Dinan, E. H. 1992. Developing a phytolith classification system. Dans : G. Jr. Rapp et S. C. Mulholland (dir. publ.), *Phytolith systematics adv. in archaeological and museum Science*, **1**, 37-64.
- Piperno, D. R. 1988. *Phytolith analysis. An archaeological and geological perspective*. Acad. press, London.
- Postek, M. T. 1981. The occurrence of silica in the leaves of *Magnolia grandiflora* L. *Botanical Gazette*, **142**, **1**, 124-134.

- Robinson, M. ; Straker, V. 1991. Silica skeletons of macroscopic plant remains from ash. Dans : J. M. Renfrew (dir. publ.), *New light on early farming, symp. of the intern. work group for palaeoethnobotany*, 7, 3-13.
- Runge, F. (manuscrit soumis). Opal Phytoliths in Pflanzen aus dem humiden und semiariden Osten Afrikas und ihre Bedeutung für die Klima- und Vegetationsgeschichte. *Bot. Jahrb. Syst.*
- . 1995. Potential of opal phytoliths for use in paleoecological reconstruction in the humid tropics of Africa. *Z. Geomorph.*, N.F., Suppl.-Bd., **99**, 53-64.
- . 1992. Landschaftsveränderungen durch Landnutzung und Bodenerosion im Tiefland von Kitui. Dans : F. Runge et J. Sponemann (dir. publ.), *Landnutzung und Landschaftsdegradation im Tiefland von Kitui und in den Taita Hills (Kenia)*. Paderborner Geographische Studien, **4**, 9-66.
- . 1995. New results on Late Quaternary landscape and vegetation dynamics in Eastern Zaire. *Z. Geomorph.*, N.F., suppl.-bd., **99**, 65-75.
- Runge, J. ; Runge, F. 1995. *Late Quaternary palaeoenvironmental conditions in Eastern Zaire (Kivu) deduced from remote sensing, morphopedological and sedimentological studies (phytoliths, pollen, C₁₄)*. CIFEG, Occ. Publ. 31, Orléans.
- Tieszen, L. L. ; Senyimba, M. M. ; Imbamba, S. K. ; Troughton, J. H. 1979. The distribution of C₃ and C₄ grasses and carbon isotope discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya. *Oecologia*, **37**, 3, 337-350.
- Twiss, P. C. 1992. Predicted world distribution of C₃ and C₄ grass phytoliths. Dans : G. Jr. Rapp et S. C. Mulholland (dir. publ.), *Phytolith systematics adv. in archaeological and museum Science*, **1**, 113-128.
- Wilding, L. P. ; Drees, L. R. 1971. Biogenic opal in ohio soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **35**, 1004-1010.
- ; ———. 1968. Biogenic opal in soils as an index of vegetation history in the prairie peninsula. Dans : R. E. Bergstrom (dir. publ.) : *The Quaternary of Illinois*, special publ. **14**, 99-103, Univ. of Illinois, College of agric., Urbana.

36

Dynamique du paysage entre 1955 et 1990 à la limite forêt/savane dans le nord du Zaïre, par l'étude de photographies aériennes et de données LANDSAT-TM.

JÜRGEN RUNGE, MARION NEUMER

Introduction

La dynamique de la forêt dense et de la savane a été expliquée par De Heinzelin (1952) comme résultant d'une « désertification ancienne » de la partie nord-est du bassin du Congo, et par Aubreville (1962) comme l'expression d'une « savanisation tropicale » liant les modifications écologiques aux changements du climat durant le Quaternaire. Ce papier est centré sur l'évolution d'une limite entre la forêt humide et la savane aux plus courtes échelles de temps de la période sub-actuelle, dans le contexte des études sur le changement global. La question posée est la suivante : quelles ont été et quelles seront les conséquences du réchauffement global de 0,5 °C (Farmer, 1992), qui a été observé et qui se poursuit encore (1880-1990), sur les précipitations et donc sur la couverture végétale et la dynamique des écosystèmes en Afrique au sud du Sahara ? De manière générale, les discussions actuelles sur les changements climatiques de ces régions sont caractérisées par l'idée qu'il existe une interconnection entre une augmentation progressive de la sécheresse et les processus de sahélisation et de désertification. Par exemple, une publication des Nations Unies (1977) fait état de l'observation selon laquelle des conditions d'apparence désertique ont avancé de 90-100 km vers le sud en seulement 17 ans au Soudan. Si l'on tient compte de ces données, le désert rejoindrait la forêt dense à une date très proche. Les données militent en faveur d'un tel scénario dans la mesure où les diagrammes de précipitations des quatre-vingt-dix dernières années, montrent un renforcement marqué des anomalies climatiques, donnant lieu à une forte diminution des précipitations moyennes annuelles au

Sahel (Figure 1) (Nicholson, 1978 ; Farmer et Wigley, 1985 ; Mensching, 1990 ; Farmer, 1992).

Cependant, nous ne savons pas de manière claire si cette tendance vers une aridification croissante du Sahel, qui a commencé de manière significative depuis 1960, se poursuivra en direction des régions équatoriales. Des hypothèses suggèrent que les changements dans la hauteur et la distribution des pluies sur le Sahel affecteront les zones de végétation avoisinantes comme la savane, la savane arborée et la forêt tropicale humide. La comparaison de données cartographiques à des dates différentes peut fournir des observations empiriques sur la question, si l'on suppose que l'aridification aura des conséquences distinctes sur la distribution de la savane et de la forêt dense. Pour tester cette hypothèse, nous avons entrepris une étude sur la limite forêt/savane dans le nord du Zaïre, afin de voir si la limite s'est déplacée vers le sud pendant les dernières décennies, en relation avec une tendance environnementale légèrement plus sèche. De telles observations contribueront à une meilleure connaissance de la dynamique récente des écosystèmes et du climat planétaire, en dégagant de nouvelles données sur les tendances naturelles ou même semi-naturelles des écosystèmes terrestres.

État des connaissances et objectifs

Dans le cadre du projet Paléoclimat de l'Afrique, initié par le Conseil allemand de la recherche (Deutsche Forschungsgemeinschaft, DFG, Bonn), nous avons étudié les changements récents des environnements et du climat sur la bordure nord de la forêt tropicale humide

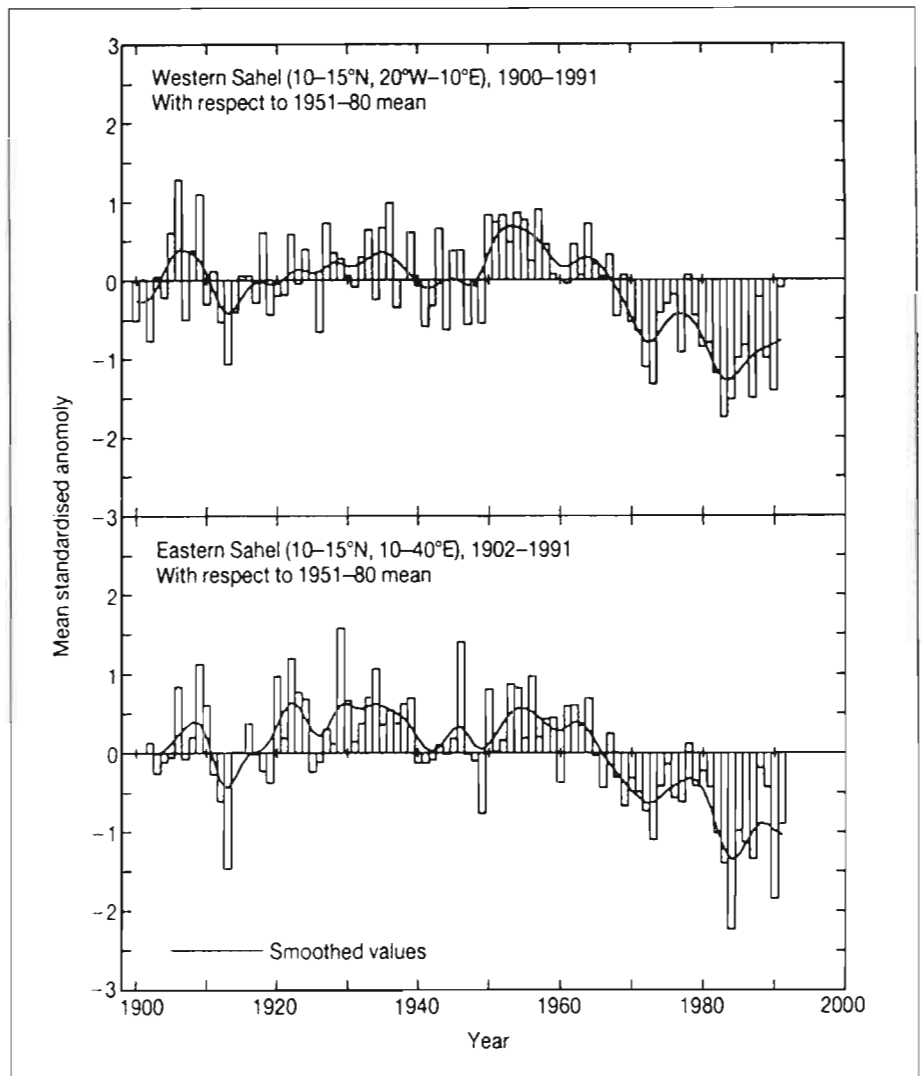


Figure 1 Changements des précipitations dans la zone sahélienne depuis 1900 (d'après Wigley, 1992)

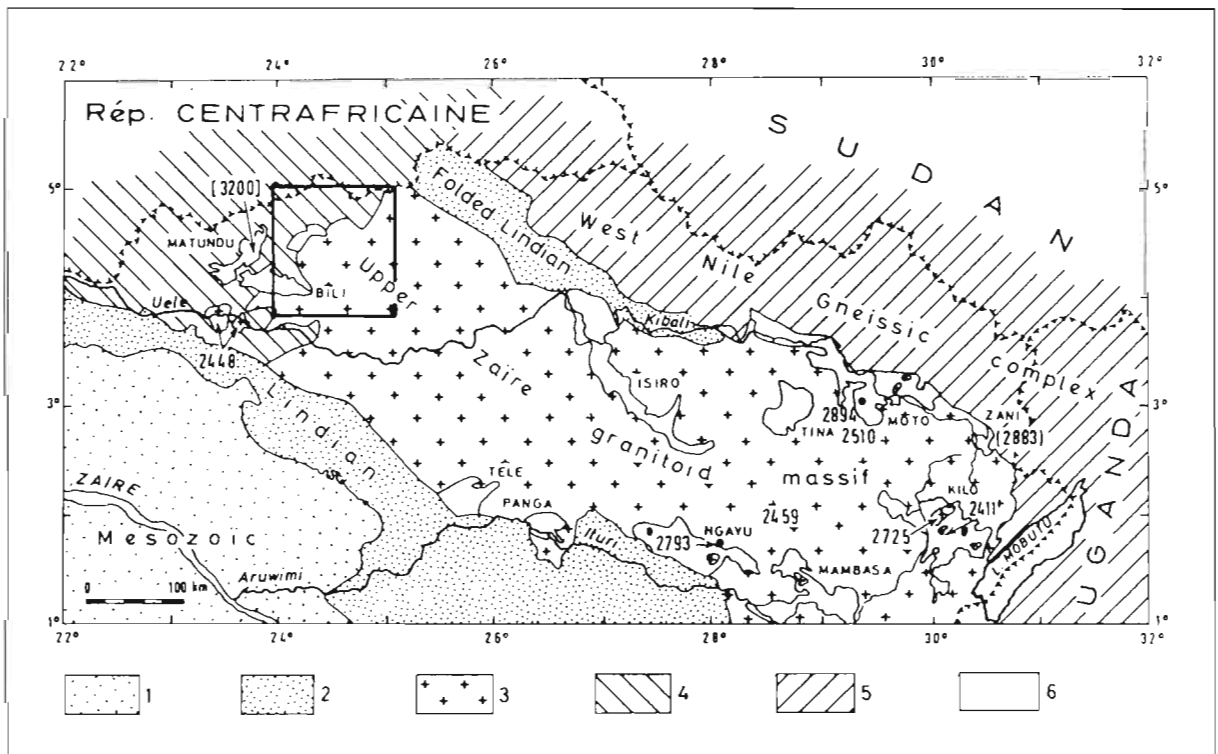


Figure 2 Carte géologique et localisation des aires étudiées dans le Nord-Zaire (d'après Cahen et Sireling, 1984 ; adaptée par Lavreau, 1982).
1. Couverture mésozoïque ; 2. Super-groupe Lindien ; 3. Massif granitique du « Zaire supérieur » ; 4. Complexe gneissique Mbaroué ; 5. Complexe gneissique du Nil ; de l'Ouest ; 6. Ceintures de roches vertes ; Boîte = aire étudiée.

Description/signature	dynamique absolue ha	dynamique relative %
surfaces exploitées 1990	17 730	1,54
surfaces brûlées 1990	7 490	0,65
(a) accroissement des savanes depuis 1955 sur des surfaces non-brûlées	2 690	0,23
(b) accroissement des savanes depuis 1955 sur surfaces antérieurement brûlées	36 870	3,20
(a + b) accroissement total des savanes	39 560	3,43
accroissement des forêts depuis 1955	41 960	3,60

Tableau 1 Statistiques sur l'analyse diachronique (cartographie comparée) entre la situation en 1955 (photographies aériennes) et en 1990 (données LANDSAT-TM).

Description/signature	ha	%
Aires récemment brûlées 1990	20 116	1,94
Forêts et forêts galeries	299 998	28,89
Forêts et surfaces exploitées	278 559	26,82
Savane (type 1)	254 420	24,50
Savane (type 2)	147 348	14,19
Savane (type 1 + 2)	401 768	38,69
Savane (érosion superficielle, croûte latéritique)	38 046	3,66

Tableau 2 Statistiques sur le fichier GIS généré par les images LANDSAT-TM

du Zaïre. Une superficie d'environ 10 000 km² a été cartographiée en utilisant des données historiques et des données de télédétection et en appliquant les classifications analogiques et numériques et les techniques de traitement d'images. Un suivi des modifications de la couverture végétale sur une période de trente-cinq ans a été réalisé (1955-1990). Les résultats de cette étude comparative débouchent sur une vision nouvelle de la dynamique actuelle de la limite forêt/savane et de ses causes possibles.

Le site étudié

La région est située au sud de la frontière entre la République Centrafricaine et le Zaïre entre 4-5° N et 24-25° E. La topographie plate ou légèrement ondulée avec quelques témoins d'anciennes surfaces d'aplanissement à 500-600 m a.s.l. (Jongen *et al.*, 1960) s'est mise en place sur des massifs granitiques et le complexe gneissique du Mbomou (Lavreau, 1982 ; Cahen et Snelling, 1984). Le contexte géologique qui intervient sur la formation des sols peut être considéré comme plus ou moins uniforme (Figure 2). On peut alors dès le départ exclure toute différenciation édaphique primaire dans la distribution de la forêt par rapport à la savane. Les sols ferrallitiques qui diffèrent par leur épaisseur et leur degré de dureté et d'encroûtement sont prédominants. La densité de la population est supposée basse (2 habitants au km²), de même que la densité du bétail avec 0,5 animal/km² (Bell, 1982). Les précipitations en moyennes annuelles sont du sud vers le nord de 1 800 à 1 600 mm (Bultot, 1971, 1977 ; Boulvert, 1983). La couverture végétale en 1990 montre de grands et de petits îlots de forêt dense humide, des paysages arborés pouvant évoluer vers des forêts galeries et des taches de savane ouverte (Figure 3).

Méthodes

Une orthophoto-mosaïque de photographies aériennes panchromatiques belges (échelle 1/100 000) datant de 1955 a été comparée aux données numériques de télédétection de la même région, obtenues par le dispositif

LANDSAT-TM. En premier lieu, nous avons établi, d'après les photographies aériennes, une carte d'occupation du paysage (échelle 1/100 000), en utilisant l'interprétation par analogie conventionnelle. Ont été ainsi recensées la forêt dense humide, la forêt-galerie, les paysages herbacés et la savane ouverte. De plus, tous les sites ayant été affectés par les feux en 1955 ont été cartographiés comme un indicateur de l'influence de l'être humain (de même que les aires cultivées, mais elles étaient très peu fréquentes en 1955).

Les données numériques d'une sous-scène LANDSAT-TM (Orbit 177/57, 100 × 100 km de large) pendant la saison sèche de février 1990, et recouvrant presque 90 % de la mosaïque de photographies aériennes de 1955, ont été consultées pour comparaison. Les images LANDSAT-TM ont été traitées par le logiciel ERDAS. Les données non rectifiées ont été traitées pour les bandes 4, 5 et 7 respectivement en rouge, vert et bleu clair représentant la portion infra-rouge proche de la moyenne du spectre électromagnétique. En utilisant cette combinaison spectrale de bandes, les végétations hautes — comme les forêts — apparaissent entre le rouge et le marron (chlorophylle), les savanes ouvertes et les espaces dégradés entre le gris et le bleu, et l'eau apparaît en noir. Dans une deuxième étape, l'image est géocodée et rectifiée dans un système de grille UTM. Elle a été manuellement appliquée sur la carte d'utilisation des sols de 1955. La cartographie des modifications (dynamique de chaque classe) qui ont eu lieu pendant trente-cinq ans entre les deux dates envisagées a donné naissance à une nouvelle carte comparative (Figure 5, Tableau 1).

Outre la cartographie conventionnelle par analogie, une classification numérique des données LANDSAT-TM a été effectuée, qui aide à vérifier l'interprétation par analogie et permet de mettre en évidence les avantages et les désavantages des différentes méthodes. Les données en pixel de l'image satellite (3 748 × 3 748 avec une résolution spatiale de 29 m pour chacun) ont été d'abord traitées par la commande ERDAS « ISODATA » qui pro-

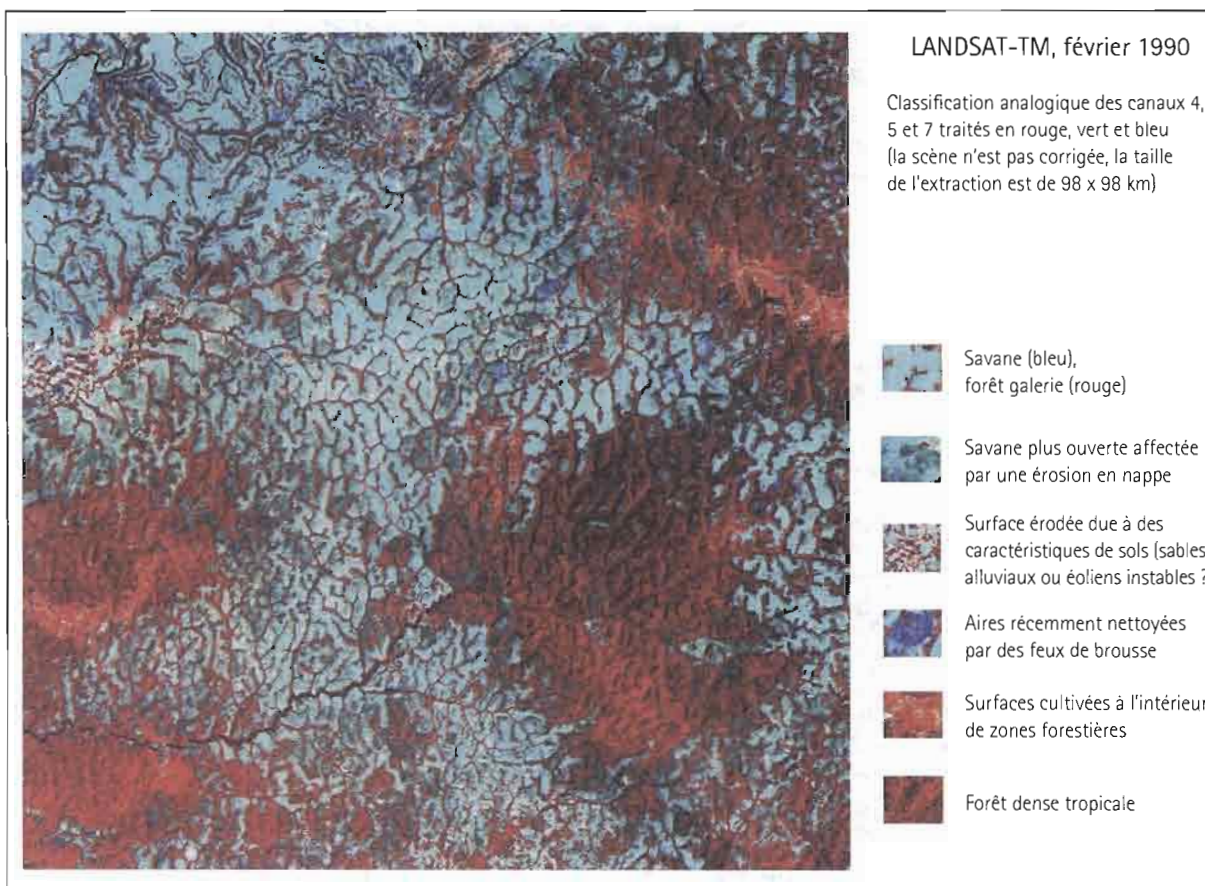


Figure 3 Landsat-TM du nord-Zaïre, février 1990 (4°-5° N, 24°-25° E), classification analogique.

duit des classes de réflectance de pixel identique. Commencée avec douze signatures d'objets, la classification finale a été effectuée en utilisant l'algorithme « *maximum likelihood*, MAXCLAS ». Pour finir, six signatures ont été différenciées, qui représentent une information spécifique du sol par pixel (forêt ou savane, etc.). Comme les histogrammes des trois bandes 4, 5 et 7 utilisées ont montré des distributions normales des valeurs, l'algorithme de classification a été certainement bien choisi pour donner des résultats fiables par la classification numérique (Figure 4, Tableau 2)

Observations sur la végétation et la dynamique du paysage de 1955 à 1990

Interprétation par analogie (conventionnelle) (Figures 3 et 5)

Les tendances environnementales et les changements des paysages dans la zone de transition entre la forêt dense et la savane (et inversement) sont les suivantes :

- ▷ Progression claire de la végétation de savane (e.g. régression de la forêt dense),
 - aux marges de la forêt-galerie, où la forêt s'est retirée vers les dépressions, probablement par suite de l'abaissement de la nappe phréatique liée à la sécheresse ;
 - dans des sites où les systèmes continus de forêt-galerie ont été séparés en îlots de forêt riveraine ;
 - dans les aires ayant été affectées par les feux en 1955 (dont les traces restent visibles en 1990) et

qui sont maintenant manifestement occupées par la savane. Ceci illustre l'influence à long terme du feu sur la végétation.

- ▷ Un retrait caractéristique de la savane au profit de la forêt a été mis en évidence au cours des trente-cinq dernières années, dans :
 - les petites aires de savane à l'intérieur des forêts : celles-ci tendent à être reconquises par la forêt (succession naturelle de la végétation).
 - les « îles » plus grandes de forêt dense (20 à 30 km de diamètre), dont les limites progressent au détriment des secteurs encore occupés par la savane en 1955 ;
 - les systèmes de forêt-galerie encore séparés en 1955 s'étendant vers la savane qui donnent lieu à l'apparition de nouvelles aires occupées en 1990 par la forêt dense humide (cela pourrait éventuellement être expliqué par une élévation de la nappe phréatique — indicateur d'une augmentation des pluies ? — favorable à la croissance d'une végétation arborée plus haute sur les interfluves auparavant plus secs.
- ▷ Concernant les surfaces brûlées en 1955 et en 1990, la cartographie révèle :
 - un abaissement significatif du nombre et de l'extension des feux (les savanes brûlées en 1990 semblent moins importantes qu'en 1955) ;
 - un changement dans la localisation des feux de brousse qui n'est pas nécessairement relié aux occupations humaines (la plupart des feux dispersés sont dus aux pratiques de la chasse) ;

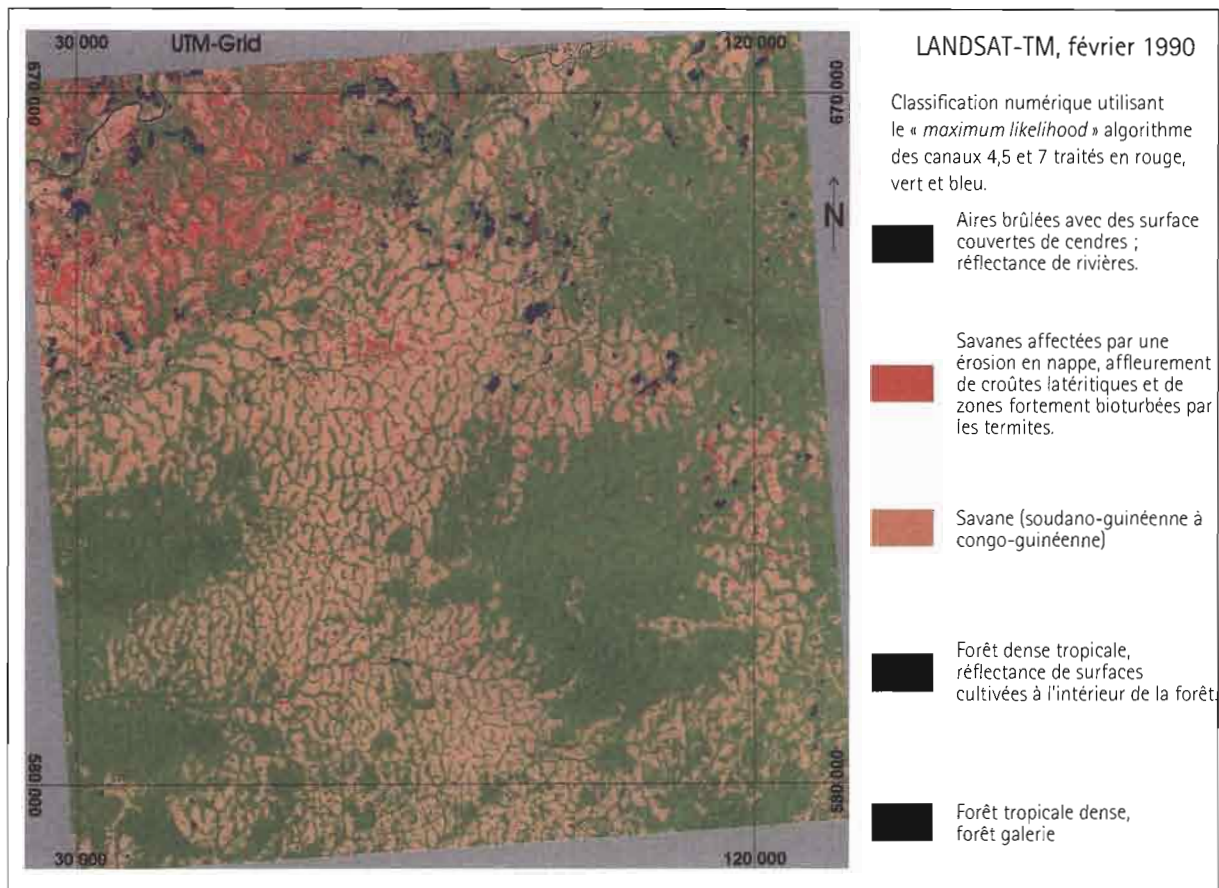


Figure 4 Landsat-TM du nord-Zaire, février 1990 (4°-5° N, 24°-25° E), classification digitale.

- une réduction des feux de brousse à certaines aires dans la savane en 1955 et en 1990 ;
- les zones d'utilisation des terres et d'occupation humaine en 1955 étaient rares et se sont accrues jusqu'en 1990 comme en attestent les données TM. La distribution géographique des sites d'occupation en forêt est principalement circonscrite à deux petits secteurs avec des terres cultivées de part et d'autre d'une route. La forêt ouverte et la savane ne montrent pratiquement pas de sites d'occupation ou d'utilisation des terres.

L'interprétation numérique

La classification numérique de données LANDSAT-TM de 1990 a permis de distinguer six genres d'états de surface :

- ▷ aires brûlées avec surfaces couvertes de cendres (identiques à la réflectance des rivières et des lacs) ;
- ▷ savanes fortement affectées par une érosion en nappe et clairement caractérisées par de fréquents affleurements de croûtes latéritiques et des traces de bioturbations (termites) ;
- ▷ deux classes apparaissent avec des signaux plus ou moins similaires, simplifiés et interprétés comme savane et savane arborée (moins influencée par l'érosion superficielle, les croûtes latéritiques et les termites) ;
- ▷ aires d'utilisation des terres et certains signaux de forêt humide aussi bien que de forêts-galeries (la majorité des espaces cultivés se situant dans les aires densément forestières, la classification n'est pas à

- même de distinguer les signaux de réflectance provenant de la forêt dense et des espaces cultivés à l'intérieur de la forêt) ;
- ▷ signaux homogènes de réflectance provenant de la forêt tropicale et de la forêt-galerie manifestement non perturbés par d'autres caractéristiques des sols.

Comparaison entre les techniques d'interprétation, classification par analogie et classification numérique

L'avantage le plus évident de l'utilisation des procédés numériques et de la classification par GIS (*Geographical Information System*) comparée aux classifications par analogie et à la cartographie comparative est certainement un gain de temps. On doit cependant mettre l'accent sur le fait que des distinctions entre classes et signatures (par exemple forêts et espaces cultivés dans les forêts) n'ont pas été reconnues par le procédé numérique. Les aires exploitées cachées par la canopée n'ont pu être identifiées et cartographiées que par la technique très longue d'interprétation par analogie. D'un autre côté, le traitement numérique a permis d'identifier plus précisément que la cartographie conventionnelle l'occurrence des phénomènes d'érosion en nappe et les affleurements des croûtes latéritiques (souvent en connection avec une forte bioturbation liée aux termites). Comme le montre la Figure 4, la partie nord-ouest de la région étudiée montre une concentration très marquée de phénomènes de dénudation et d'affleurement de croûtes latéritiques. Le modèle de distribution correspond à la transition entre les gneiss de Mbomou

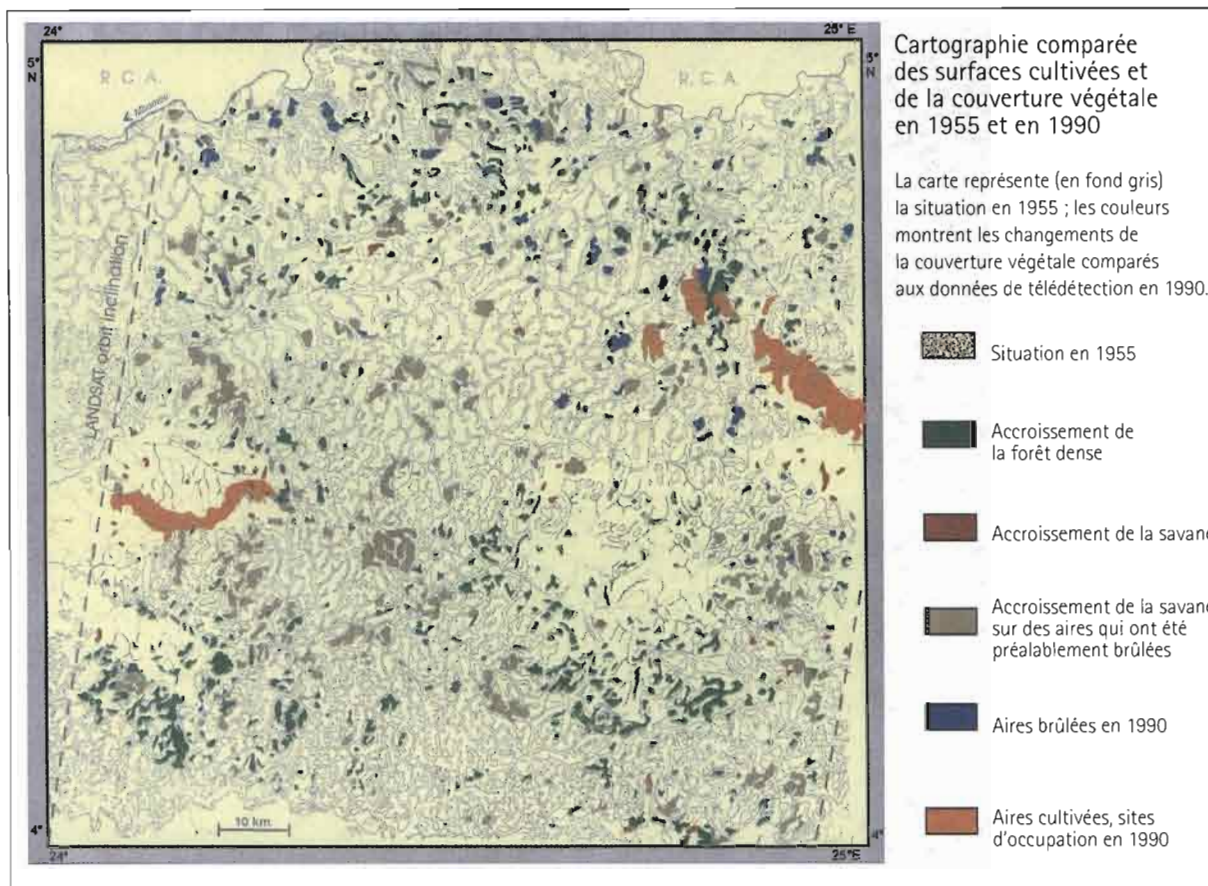


Figure 5 Cartographie comparée des surfaces cultivées et de la couverture végétale en 1955 et en 1990.

et les granites du « Zaïre supérieur » (Figure 2). Comme la formation des croûtes latéritiques est très dépendante de la composition de la roche mère (Runge, 1993), on peut penser que les gneiss de Mbomou offrent des conditions plus favorables aux sols ferrallitiques que le complexe granitique avoisinant. Cette classe couvre une superficie de 38 046 ha, soit 3,66 % de la zone totale (Tableau 2).

Voici quelques exemples démontrant qu'il est absolument nécessaire de combiner les deux méthodes. Utiliser uniquement les modèles d'interprétation numérique en abandonnant la cartographie par analogie aurait des conséquences pires sur la connaissance que le bénéficiaire que l'on tirerait de la télédétection. Une approche intégrée des deux techniques (analogique et numérique) incluant les indispensables vérifications sur le terrain sera la seule garantie d'obtention de meilleurs résultats.

Résultats

Une cartographie comparée de la couverture végétale en 1955 et en 1990 a montré que les changements du paysage au niveau de la limite forêt/savane dans le Nord-Zaïre étaient caractérisés à première vue par un équilibre plus ou moins stable de la végétation (Figure 5, Tableau 1). Environ 6-8 % seulement de la surface étudiée a été soumise à des modifications de la couverture végétale durant 35 ans. En conséquence, on peut dire qu'il n'y a aucun signe indiquant une tendance claire vers une aridification ou une désertification de cette région. On a observé que les forêts aussi bien que les

savanes ont régressé ou progressé, modifiant ainsi environ 80 000 ha au total.

Des comparaisons sur les données de télédétection ont révélé que 95 % de la surface montrant un accroissement de la savane sont directement liés à la présence de feux en 1955 et à d'autres sols ayant été soumis à des feux avant cette date. Ainsi, le processus de savanisation ou la persistance de savanes dans la forêt dense pourraient être expliqués plus par une augmentation de l'action de l'être humain dans la savane (feux dispersés liés à la chasse) que par une tendance naturelle vers la sécheresse. Si l'on regarde les aires de savanes qui se sont développées depuis 1955 sur des terrains non brûlés, on peut dire que seulement 0,3 % appartiennent à cette classe.

Cela veut dire que sous les conditions climatiques et environnementales actuelles (environ 1 600-1 800 mm de pluie en moyenne annuelle), la succession naturelle de la végétation ne permet pas l'établissement d'un environnement stable de savane.

Depuis trente-cinq ans, le développement et la dynamique de la forêt sont positifs, comparés aux écosystèmes de savane. Entre 1955 et 1990, il y a eu, en valeur absolue, un accroissement faible de la forêt (environ 2 400 ha, Figure 5, Tableau 1), mais comme la majorité des savanes semble dépendante de l'influence des feux, on peut théoriquement penser que le développement des forêts aurait été dans l'absolu beaucoup plus grand, si les sols n'avaient pas été régulièrement brûlés durant plusieurs décades et même très récemment. Si l'on suppose que les savanes liées aux feux auraient disparu pour être remplacées par la forêt, en 35 ans l'accroissement

de la forêt aurait été de plus de 39 000 ha, soit 3,6 % de la surface étudiée.

En contradiction avec ce que l'on pensait auparavant, les environnements sahélo-soudaniens de climat semi-aride à semi-humide ne s'étendent pas au sud de la zone guinéo-congolaise ; il n'existe aucun signe prouvant qu'il existe une tendance significative d'aridification ou de savanisation par un processus d'assèchement lié aux changements globaux. L'état d'équilibre stable observé est essentiellement le résultat de fréquents feux de brousse, qui empêchent la forêt de s'étendre sur la savane. La succession naturelle, dans les conditions actuelles de précipitation, est la présence d'une forêt tropicale dense et, exceptionnellement, une savane, en fonction de caractères édaphiques ou biotiques localisés. « La clef pour savoir pourquoi la savane se transforme en savane herbacée ou en forêt dense ou si elle reste une savane est le régime des feux. » (Braithwaite, 1996.)

Références

- Aubreville, A. 1962. Savanisations tropicales et glaciations quaternaires. *Adansonia*, n.s. **2**, 16-34.
- Bell, R. H. V. 1982. The effect of soil nutrient availability on community structure in African ecosystems. *Ecological Studies*, **42**, 193-216.
- Boulvert, 1983. Carte pédologique de la République Centrafricaine au 1/1 000 000. *ORSTOM, notice explicative*, **100**, 1-126.
- Braithwaite, R. W. 1996. Biodiversity and fire in the savanna landscape. *Ecological studies* **121**, 121-140.
- Bultot, F. 1971-1977. *Atlas climatique du bassin congolais*. INFAC, 1-4, Bruxelles.
- Cahen, L. ; Snelling, N. J. 1984. *The geochronology and evolution of Africa*. Claredon Press, Oxford, 512 p.
- De Heinzelin, J. 1952. Sols, paléosols et désertification anciennes dans le secteur nord-oriental du bassin du Congo. *INEAC*, Bruxelles, 168 p.
- Farmer, G. ; Wigley, T. M. L. 1985. *Climatic trends for tropical Africa*. A research report for the overseas development administration. Norwich, 136 p.
- Jongen, P. ; Van Osten, M. ; Evard, C. ; Berce, J.-M. 1960. *Carte des sols et de la végétation du Congo belge et du Ruanda-Urundi: 11. Ubangi, notice explicative de la carte des sols et de la végétation*. INEAC, Bruxelles, 82 p.
- Lavreau, J. 1982. Étude géologique du Haut-Zaire. Genèse et évolution d'un segment lithosphérique Archéen. *Musée Royal de l'Afrique Centrale, Annales, série in-8°, Sciences géologiques*, **88**, 1 - 116.
- Mensching, H. G. 1990. *Desertifikation. Ein weltweites Problem der ökologischen Verwüstung in den Trockengebieten der Erde*, Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt, 170 p.
- Nicholson. 1978. Climatic variations in the Sahel and other African regions during the past five centuries. *Journal of Arid Environment*, **1**, 3-24.
- Runge, J. 1993. Lateritic crusts as climate-morphological indicators for the development of planation surfaces. Possibilities and limits. *Z. Geomorph., NF, Suppl.-Bd.*, **92**, 201-216.
- United Nations. 1977. *Desertification its causes and consequences*. Secretariat of the UN conference on desertification Nairobi, Kenya, 29 August to 9 September 1977. Pergamon Press, Oxford, 448 p.
- Wigley, T. M. L. 1992. Future climate of the Mediterranean basin with particular emphasis on changes in precipitation. Dans : L. Jelfic, J. D. Milliman et G. Sestini (dir. publ.), *Climatic Change and the Mediterranean*, Arnold, London, 15-44.

37

L'influence des formations végétales sur la convection au Cameroun. Traitement et analyse d'images

ARMELLE SANTIAGO-JEGADEN, LAURENT SANTIAGO,
JEAN BERNARD SUCHEL

Introduction

Dans le cadre du programme EPSAT (Estimation des pluies par satellites), (Cadet et Guillot, 1991) et de la réalisation de l'Atlas de veille climatique (Lahuec, 1994), étudier les influences du milieu naturel à l'échelle d'un pays africain est un test préliminaire à une possible extension à toute l'Afrique tropicale. Les résultats montrant l'impact climatique des formations végétales répondent pour une petite part aux objectifs du programme ECOFIT (Écosystèmes et paléoécosystèmes des forêts intertropicales).

Nous comparons les synthèses thermiques Météosat de 1990 à 1993, archivées à Lannion au Centre de météorologie spatiale, avec des documents cartographiques décrivant les caractéristiques de la végétation du Cameroun. Notre démarche s'appuie en grande partie sur la réalisation et l'utilisation d'un logiciel de traitement d'images « Xvision ».

Une présentation méthodologique précède l'exposé des résultats obtenus.

Données et méthode

Les synthèses thermiques Météosat (Guillot, 1988) sont archivées en deux fichiers par pentade ou décade :

▷ le premier comptabilise le nombre de fois où chaque pixel a enregistré une température inférieure ou égale à $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$, seuil considéré comme caractéristique des nuages à sommet froid de type cumuloforme, supposés pluviogènes. Ce sont des fréquences qui, rapportées au nombre de réceptions utilisables (des pannes diverses peuvent enrayer la réception ou les calculs) pendant la période considérée, devien-

nent des « occurrences de nuages à sommet froid » ;

▷ le deuxième conserve la température radiative maximale (T_{max}) enregistrée pour chaque pixel au cours de la période.

Les années 1990 (tendance sèche), 1991 (humide), 1992 (tendance ENSO dans les premiers mois), 1993 (année ENSO) constituent un bon échantillon pour une telle étude. Nous avons retenu les mois de janvier à avril (phase de progression du F11 vers le nord), juillet (période de mousson *sensu stricto*) et septembre/octobre (convection généralisée et retour de la sécheresse) (Suchel, 1987). Hormis les pentades, décades et mois des quatre années étudiées, nous disposons également de moyennes mensuelles et de moyennes mensuelles inter-annuelles 1987-1993. Cela permet de considérer les événements ponctuellement tout en ayant une vue temporelle plus globale si nécessaire.

Le fichier des formations végétales résulte de la digitalisation des travaux de R. Letouzey (1985) à la même échelle et la même déformation que les fichiers de données satellitaires (Figure 1). De ce fait, ces deux sortes de données sont comparables, au pixel près.

Le faciès dominant en superficie a été retenu pour chacun des pixels et nous avons dû introduire des classes intermédiaires de répartition équivalente entre deux faciès, notamment dans la zone de contact forêt-savane.

Pour mettre en corrélation ces données de sources et de nature différentes, nous avons réalisé et mis au point le logiciel Xvision. Il fonctionne à l'aide de quatre éléments principaux :

▷ les bases de données, fichiers avec entête et codés sur un octet par pixel ;

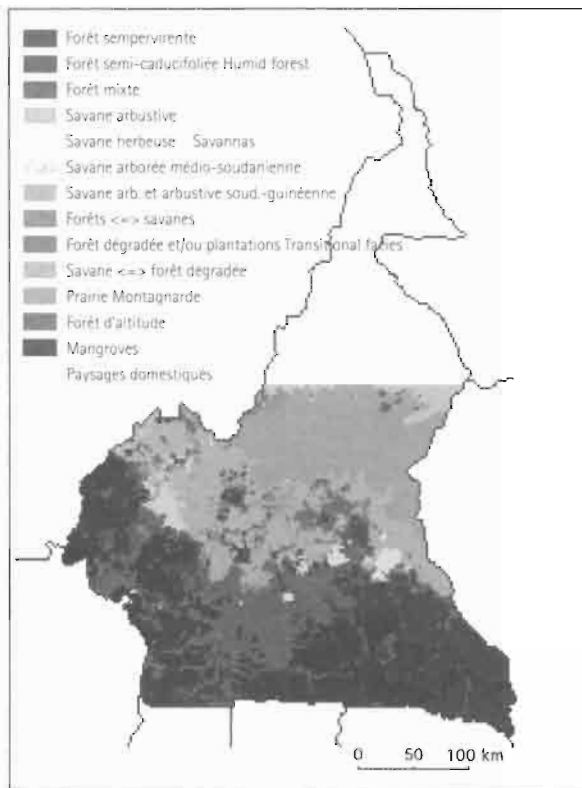


Figure 1 Formations végétales du Cameroun du Sud.

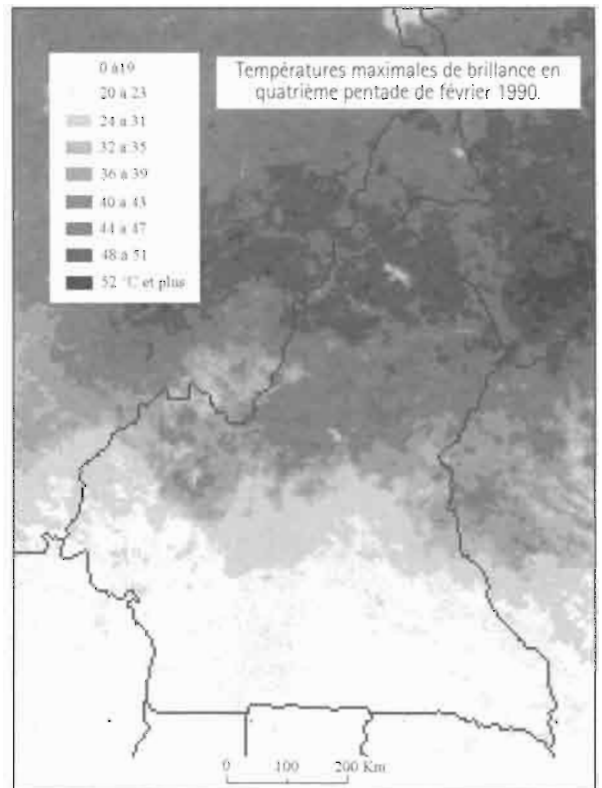


Figure 2 Températures maximales de brillance en quatrième pentade de février 1990 (TX90024P).

- ▷ les palettes, qui définissent des couleurs par leurs composantes en rouge, vert et bleu ;
- ▷ les LUT (*Look up table*), qui définissent l'attribution d'une couleur de la palette à chaque classe et en recense le nombre de pixels. Une courbe de répartition des pixels par classe apparaît à l'écran ;
- ▷ les images résultant d'un calcul ou plutôt de l'attribution à chacun des pixels de la couleur correspondant à la classe à laquelle il appartient.

Réalisé en langage C++ orienté objet (licence CNRS, programme ECOFIT), ce logiciel permet de travailler sur micro-ordinateur compatible PC et sous l'environnement graphique Windows de Microsoft. Il peut relire des fichiers accordant un compte numérique à chaque pixel et visualiser l'image résultante.

Grâce au concept d'objet et à la mémoire virtuelle de Windows, l'utilisateur peut ouvrir autant de bases, palettes, LUT et images que la recherche en cours le nécessite et utiliser au minimum 256 couleurs. Il a donc autant de souplesse de travail que sur une station de travail et dispose d'un outil performant fonctionnant sur un matériel plus accessible.

La Figure 2 est une image de températures maximales de brillance en quatrième pentade de février 1990 (TX90024P) obtenue avec ces éléments simples.

D'autres produits de ce genre existent déjà, mais la spécificité de XVision réside dans les fonctions ajoutées. L'une d'elles permet de « superposer » des images entre elles, afin de les comparer à l'échelle du pixel et s'appuie sur la logique informatique de base, à savoir qu'un point de l'écran est caractérisé par son allumage ou son non-allumage. La première étape consiste en effet à créer un « masque » où la partie de l'image qui nous intéresse est en blanc à l'écran (pixel allumé) et le reste en noir (pixel

éteint). Ce document sera ensuite superposé à l'image étudiée à l'aide d'un simple opérateur booléen.

Par exemple, l'image « TX90024P » (Figure 2) retient notre attention car, en la comparant visuellement à l'image de la végétation (Figure 1), le passage des forêts aux savanes semble coïncider avec une limite thermique de 25 à 27 °C, ce qui rejoint les constatations effectuées par Tsalefac (1991).

Considérons cette « fenêtre » du sud-forestier camerounais. Nous créons le masque correspondant, puis nous le superposons à TX90024P en ne conservant que les pixels communs aux deux images. Nous obtenons la répartition des températures maximales en cette période pour les pixels forestiers (Figure 3).

En poussant le raisonnement plus loin, nous avons voulu vérifier si cette limite est bien réelle ou si le secteur de savane occulté par le masque est lui aussi concerné par des températures de 25 à 27 °C. Nous avons alors calculé une image où seuls les pixels appartenant à ce seuil étaient affichés. En le superposant au masque des forêts et en ne conservant que les pixels communs aux deux, nous avons pu vérifier que ce seuil correspond bien à la limite nord du secteur forestier (Figure 4).

L'infinité des combinaisons possibles permet de progresser rapidement dans l'analyse d'une importante base de données.

Présentation des principaux résultats

L'influence des formations végétales est apparue nettement et fréquemment au cours de l'analyse systématique de toutes les images Météosat et de leur confrontation à l'image de la végétation. Le contraste est assez flou dans

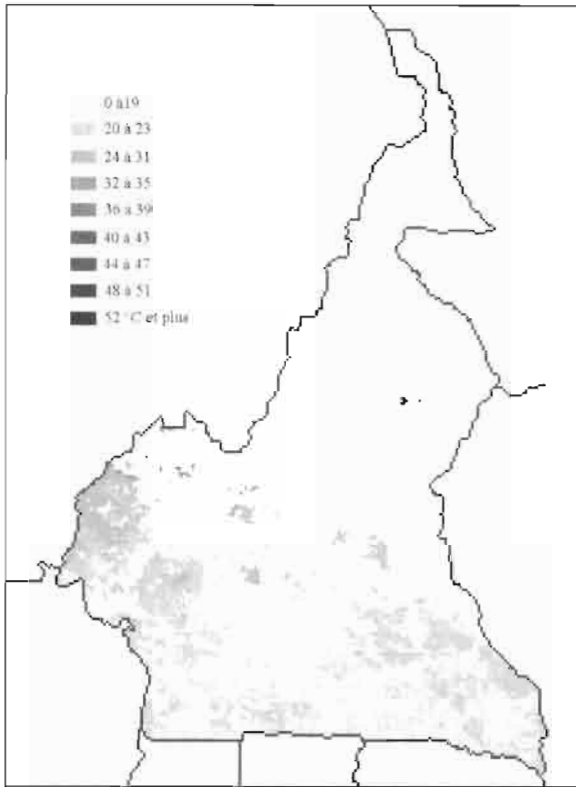


Figure 3 TX90024P pour la forêt.

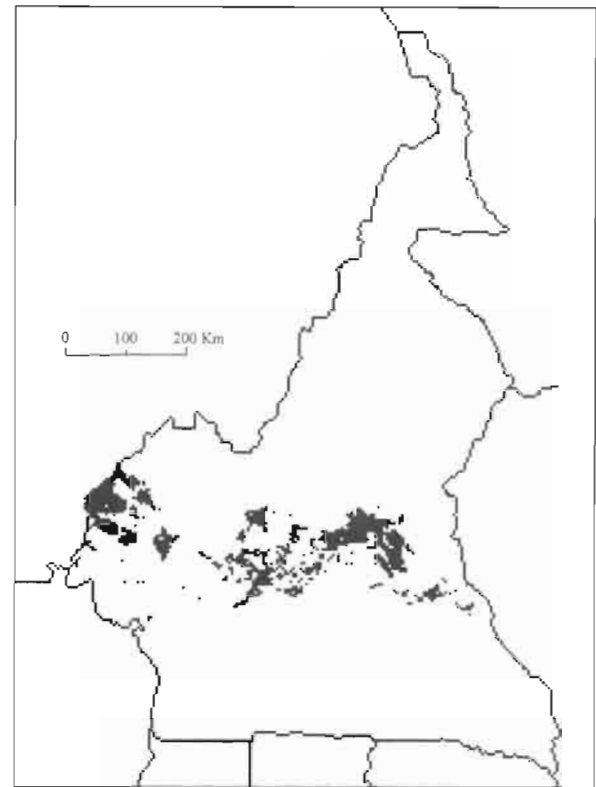


Figure 4 Seuil (25 °C à 27 °C) pour la forêt (TX90024P).

la partie centrale du contact forêt-savane, mais nous avons mis en évidence des seuils saisonniers dans l'ouest et l'est du pays. Les quatre premiers mois de l'année sont les plus propices à l'apparition de ce contraste. En janvier et février, le FFT entame sa progression vers le nord, mais l'humidité atmosphérique est encore relativement faible. Les nuages bas sont moins fréquents qu'en d'autres saisons et il est possible de les « éliminer » en retenant la température maximale de brillance pour chaque pixel. Sur des données, on remarque une baisse systématique de T_{max} , coïncidant avec les premiers pixels forestiers. L'écart peut varier de 4 à 13 °C suivant les mois et les années. On relève par exemple des températures de 21 à 24 °C sur les forêts, 25 à 34 °C sur les savanes en février 1990 (23 à 24 °C contre 27 à 30 °C en 1991, 28 à 30 °C contre 30 à 37 °C en 1992, 25 à 27 °C contre 27 à 37 °C en 1993).

Monteny (1987) a estimé que 65 à 75 % des pluies de mousson sont liées au transfert d'humidité de la biomasse forestière à l'atmosphère. La pluviométrie de 1990 s'est avérée déficitaire. De forts écarts thermiques entre les savanes et les forêts sont le signe du prolongement de la saison sèche. On pourrait supposer qu'un moins bon recyclage de l'eau par les forêts coïncide avec une déficience des pluies pour l'année. Il faudrait étudier plusieurs années déficientes pour vérifier cette hypothèse. Néanmoins, on notera que les écarts sont bien plus faibles en 1991 qui a été particulièrement humide.

Sur des données moyennées, ces différences de températures apparaissent également. Les graphiques de la Figure 5 en sont une bonne illustration. Cette influence est donc suffisamment marquée pour que les variations annuelles ne l'occultent pas.

La formation des nuages à sommet froid est directement liée à la convection. L'étude des fichiers d'occurrence de ces nuages nous a permis de mettre en évidence un lien entre leur développement et la répartition des formations végétales.

Cette liaison est beaucoup moins régulière que la précédente, et on pourrait presque déterminer autant de cas d'évolutions que l'on a d'images Météosat. Cependant, il est clair que les nuages convectifs se développent plus facilement sur les forêts que sur les savanes en fin de saison sèche. Ceci n'explique pas la variation des T_{max} relevée plus haut, car l'écart est ici moins intense et les températures maximales éliminent systématiquement ces nuages froids non omniprésents comme pourraient l'être les nuages stratiformes (moins froids pour le radiomètre).

La Figure 5 présente l'évolution comparative des T_{max} et des occurrences en mars et en septembre sur un axe nord-sud dans la région centrale du contact, moins perturbée par le relief. Ces moyennes interannuelles synthétisent assez bien la multitude de cas rencontrés.

En mars, le contraste entre les deux formations végétales est bien marqué (c'est également le cas en janvier, mais plus faiblement). En cette saison, l'humidité océanique ne pénètre pas encore bien sur le sol camerounais. Sur les secteurs de savanes, les bilans hydriques sont déficitaires (Santiago-Jegaden, 1992) et les nuages pluvio-gènes se développent plus difficilement qu'en milieu forestier qui entretient la convection (Leroux, 1984).

Nous n'avons pas joint la situation de juillet où les occurrences sont moindres sur les forêts que sur les savanes. La situation est inversée par rapport à mars. Ceci est dû à la présence de hautes pressions et à l'avè-

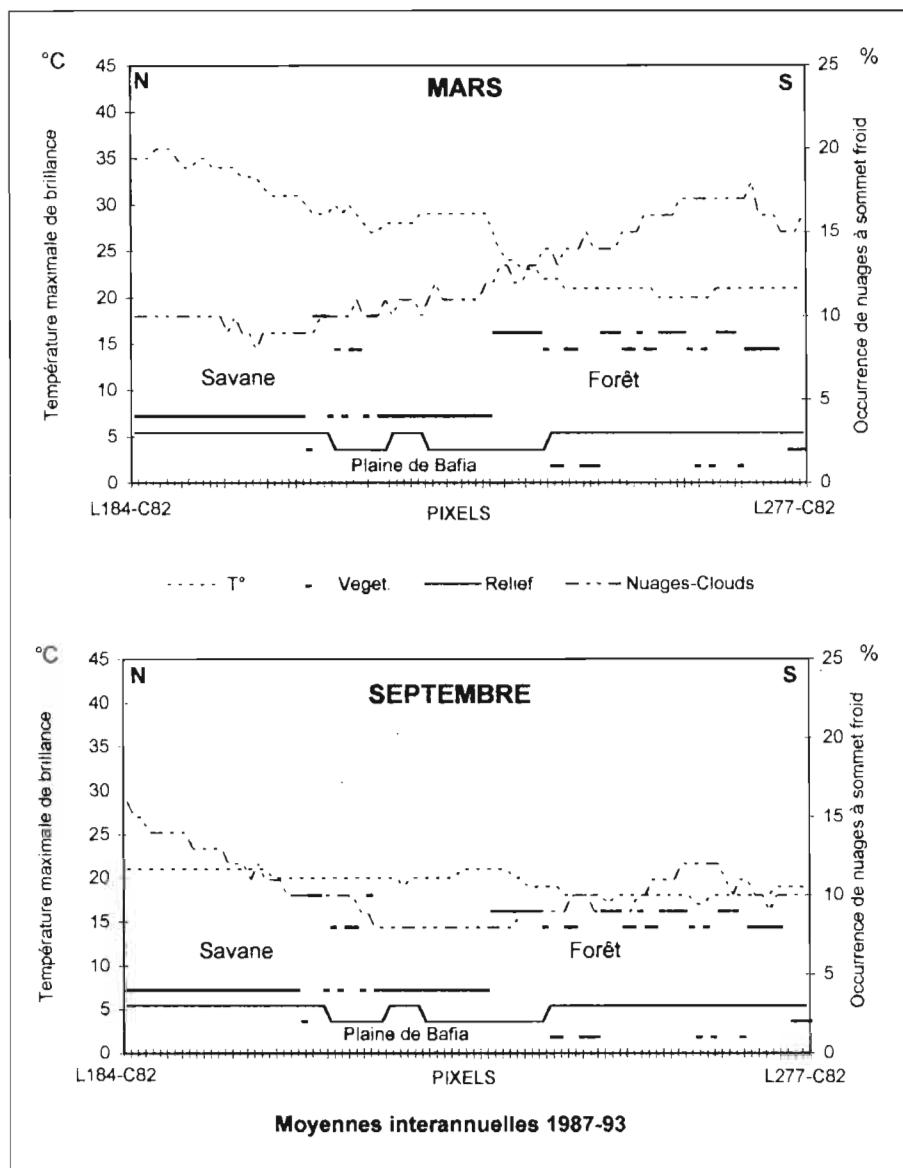


Figure 5 Occurrences et températures maximales sur un axe nord-sud dans le centre de la zone de contact forêt-savane.

nement de la « petite saison sèche » dans le sud-ouest camerounais en cette saison (Suchel, 1987).

Le graphique de septembre se rapproche sensiblement de celui de mars ; les occurrences sont plus élevées sur le secteur forestier. Mais les savanes périforestières sont très humides et leur bilan hydrique est positif. L'atmosphère trouve donc une humidité suffisante pour alimenter les phénomènes convectifs. La mousson est très évoluée et sensible aux phénomènes de frottement, ce qui explique cette prépondérance des nuages convectifs sur la forêt. La courbe des T_{max} est quasiment plane, car les nuages (stratiformes ou cumuliformes) sont permanents sur les deux secteurs.

Les autres mois de l'année présentent une multitude d'évolutions différentes, aussi bien en intensité qu'en direction. Il n'a pas été possible d'évaluer une tendance d'une année à l'autre et encore moins à une échelle interannuelle. Les pas de temps de cinq et dix jours sont en revanche très intéressants pour la mise en évidence des phénomènes convectifs isolés, souvent liés au relief. L'influence de la végétation, si elle existe, est alors masquée par celle prépondérante de l'altitude ou des orientations des pentes.

Conclusion

Nous concluons avec les résultats d'une analyse statistique multivariée (analyse fréquentielle de correspondance) croisant les données Météosat avec les bases de données relatives aux états de surface continentaux : relief, végétation, hydrologie (d'après les travaux d'Olivry, 1986), orientation des pentes, intensité des commandements, implantation humaine. Cette démarche permet de déterminer statistiquement la part d'influence d'un état de surface par rapport aux autres (Lebart, 1982).

Le but est de vérifier les résultats et de valider la méthode utilisée. Un traitement préalable nous a permis d'évaluer des seuils saisonniers significatifs dans la répartition des occurrences. Ce deuxième calcul porte sur un fichier relatif aux occurrences dépassant ces seuils (Figure 6).

La saison « S_1 » (janvier-février) est une information dominante sur le premier axe qui explique 93 % de l'information. Les caractères I, H, O, P, J, T, et m dominent ce même axe 1. Ces deux informations sont complémentaires et signifient que sur ce premier axe, les caractères suivants sont associés à la première saison : H : forêt

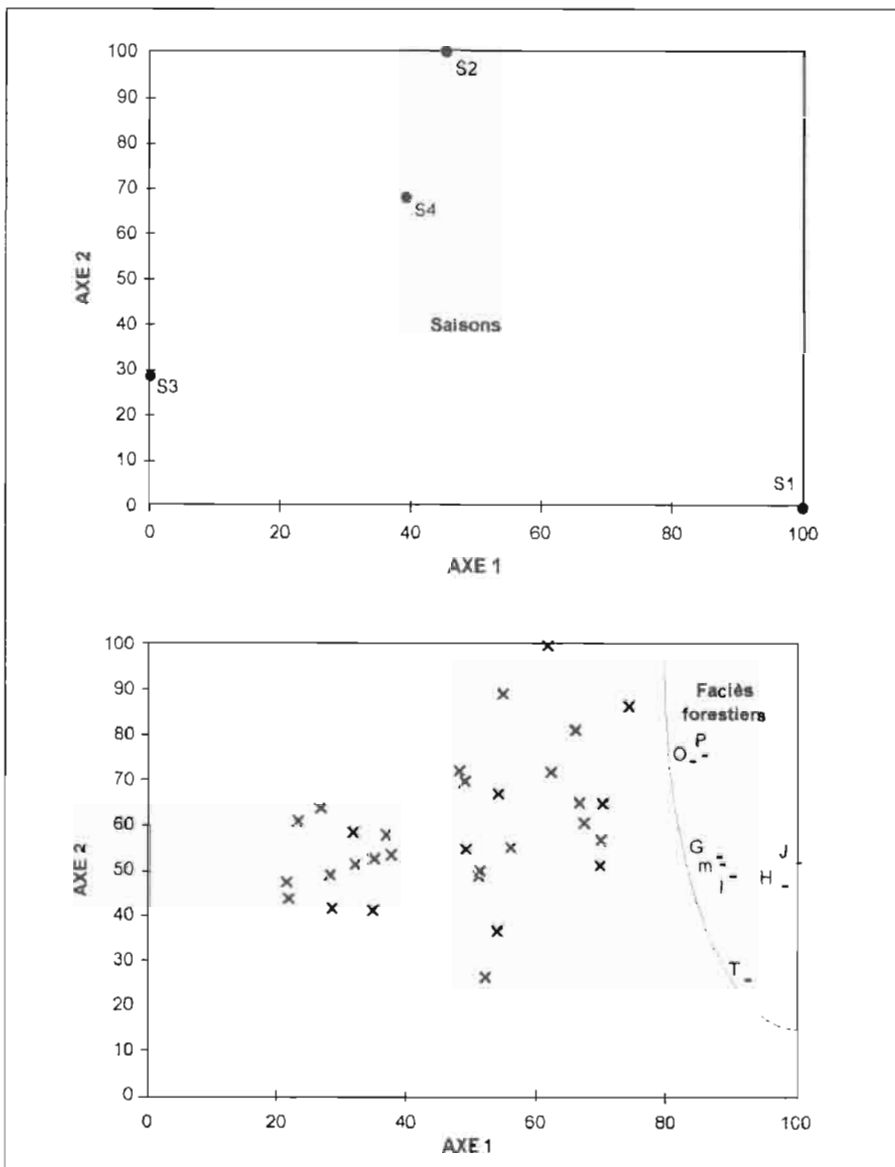


Figure 6 Analyse fréquentielle de correspondances des occurrences de nuages à sommet froid (indices).

sempervirente ; I : forêt semi-caducifoliée ; J : forêt mixte ; O : répartition équivalente forêts/savanes ; P : forêt dégradée ; T : mangroves, et m : plantations.

En première saison, tous les faciès de végétations forestières ou semi-forestières sont donc associés à des occurrences supérieures à un seuil significatif. Ajoutons que la saison « S₂ » (mars-avril) est associée à ces faciès dans une moindre mesure.

Les résultats obtenus par ce traitement statistique sont identiques à ceux obtenus par notre démarche précédente. Les phénomènes relevés en mars sont atténués par le mois d'avril, appartenant à la même saison, pendant lequel le contraste entre les milieux savaniques et forestiers est beaucoup moins régulier. Nous pouvons retenir que l'ensemble des forêts du Sud-Cameroun entretient, voire favorise le développement de nuages convectifs en phase de progression et de recul du FIT et, par conséquent, a un rôle déterminant dans la répartition des pluies.

La méthode de superposition d'images et la préparation des données pour la réalisation de coupes comparatives sont très utiles pour mener à bien rapidement une étude utilisant des sources très vastes et variées. Leur

utilisation dans l'analyse de problématiques complexes peut donc être envisagée et le logiciel Xvision s'avère fiable dans cette perspective.

Références

- Cadet, D. ; Guillot B. 1991. Estimation des pluies par satellite. N° spécial *Veille Climatique Satellitaire*. ORSTOM-Météofrance, 56-60.
- Guillot, B. 1988. Les synthèses thermiques effectuées au Centre de Météorologie Spatiale de Lannion. *Veille Climatique Satellitaire*, ORSTOM-Météofrance, 25, 48.
- Santiago-Jegaden, A. 1992. Estimation des bilans hydriques au Cameroun et essai de cartographie. *Veille Climatique Satellitaire*, ORSTOM-Météofrance, 42, 68
- Lahucq, J.-P. 1994. *Satellite et surveillance du climat, atlas de veille climatique. 1986-1994*. Ministère de la coopération, ORSTOM, Météofrance, 30-50.
- Lebart, L. ; Morineau, A. ; Fenelon, J. P. 1982. *Traitement des données statistiques. Méthodes et programmes*. Dunod, Paris.

- Leroux, M. 1984. L'influence du comportement thermique d'une masse forestière compacte sur l'établissement du champ de pression et sur la circulation de basses couches : l'exemple de la forêt guinéo-congolaise. *V^e Colloque international de l'Association française de géophysique, biogéographie, environnement, aménagement*. CNRS. Paris. 9-10 juin 1984.
- Letouzey, R. 1985. *Carte phytogéographique du Cameroun*. Institut de la recherche agronomique, Herbier national, Yaoundé. Institut de la carte internationale de la végétation, Toulouse, 1/500 000, six feuilles 66 × 94 cm en couleurs, deux feuilles de légende et cinq fascicules
- Monteny, B. A. 1987. Contribution à l'étude des interactions végétation-atmosphère en milieu tropical humide. Thèse de doctorat d'État en sciences naturelles. Université d'Orsay. Paris, 129-155.
- Olivry, J. C. 1986. *Fleuves et rivières du Cameroun*. Monographie ORSTOM, MESRES-ORSTOM. Paris, 9, 733 p.
- Suchel, J. B. 1987. Les climats du Cameroun. Thèse de doctorat d'État. 4 tomes. Bordeaux, 85-118.
- Tsalefac, M. 1991. Convection et formations végétales au Cameroun. *Veille Climatique Satellitaire*, ORSTOM-Météofrance, 39, 26-31.

38

Origine et évolution des savanes des marges forestières en Afrique centrale Atlantique (Cameroun, Gabon, Congo): approche aux échelles millénaires et séculaires

DOMINIQUE SCHWARTZ, HILAIRE ELENGA, ANNIE VINCENS,
JACQUES BERTAUX, ANDRÉ MARIOTTI, GASTON ACHOUDONG,
ANNE ALEXANDRE, CHRISTELLE BELINGARD, CYRIL GIRARDIN,
BERNARD GUILLET, JEAN MALEY, CHRISTIAN DE NAMUR,
ISABELLE REYNAUD-FARRERA, JOSEPH YOUTA HAPPY

Introduction

L'Afrique centrale Atlantique est définie ici par la zone comprise entre les parallèles 5° N et S, et en longitude, entre l'océan Atlantique et la bordure est de la Cuvette congolaise. Ainsi délimitée, elle comprend le sud du Cameroun, le Gabon, le Congo, la Guinée Équatoriale et la partie occidentale du Zaïre, et s'inscrit dans le centre d'endémisme guinéo-congolais de White (1983). Cette région phytogéographique est occupée par différents types de forêts ombrophiles, qui coexistent cependant avec d'autres formations, dont les plus étendues sont des savanes périforestières et intraforestières.

Le terme de savane, souvent utilisé pour désigner l'ensemble des formations ouvertes, qualifie ici les formations terrestres dominées par les graminées (Trochain, 1957 ; Riou, 1995). Les forêts claires, dans lesquelles le recouvrement ligneux atteint 80 %, sont exclues de cette définition. Nous nous intéresserons plus particulièrement aux savanes du Cameroun et du Congo, pays où le programme ECOFIT a directement travaillé. Certaines des conclusions pourront toutefois être étendues aux zones limitrophes du Gabon et du Zaïre. Les savanes étudiées se répartissent en trois grands ensembles.

Les savanes de la bordure sud du massif forestier équatorial

Ces formations occupent au Congo des espaces régionaux ; il s'agit des savanes du littoral (Makany, 1964 ; Vennetier, 1968 ; Dowsett-Lemaire, 1991), de la vallée du Niari (Koechlin, 1961), du pays Bateke et de la Cuvette congolaise (Descoings, 1960) ; Makany, 1976,

Schwartz, 1988). Elles se prolongent au nord vers le Gabon (Koechlin, 1962) et vers le sud, au Zaïre et en Angola (Duvigneaud, 1949). Elles sont dominées par une ou deux (plus rarement trois) espèces de graminées qui représentent plus de 80 % de la biomasse herbacée. Le couvert ligneux est faible, parfois inexistant. Les essences ligneuses appartiennent à des espèces banales d'arbustes : *Annona arenaria*, *Hymenocardia acida*, *Sporospermum febrifugum*, *Bridelia ferruginea*, *Strychnos* spp. Pour reprendre une terminologie classique (Trochain, 1957 ; Riou, 1995), il n'y a pas de savanes arborées ou de forêts claires, mais uniquement des « steppes », des savanes herbeuses et des savanes arbustives, dont la répartition est liée aux conditions de milieu. Elles sont en effet préférentiellement établies sur sols sableux à drainage excessif (littoral, pays Bateke et Cuvette), ainsi que, sur sols argileux, dans la région la plus sèche du pays (Niari).

Les savanes de la bordure nord du massif forestier équatorial

Au Cameroun, la répartition des formations végétales obéit à une zonalité bioclimatique latitudinale nette. Ces savanes forment avec la forêt une mosaïque, zone de transition entre les forêts semi-caducifoliées au sud, et les savanes soudano-guinéennes de l'Adamaoua au nord (Letouzey, 1968, 1985 ; Youta Happi, à paraître). Elles se distinguent des précédentes par un couvert ligneux, arbustif pour l'essentiel, plus dense et par les conditions climatiques auxquelles elles sont soumises : au Congo, la saison sèche est fraîche et nuageuse, tandis qu'au Cameroun, elle est chaude et ensoleillée. Les modes

d'exploitation du milieu sont également différents. Au Congo, l'élevage y est quasiment inexistant et l'agriculture peu développée, en dehors de quelques zones très localisées ; au Cameroun, les savanes servent de parcours occasionnels ou réguliers aux troupeaux, et sont soumises à une pression agricole plus forte.

Les savanes incluses des massifs forestiers

Aussi bien au Cameroun qu'au Congo, ces formations sont le plus souvent situées dans les zones périphériques des massifs forestiers, à proximité des savanes d'extension régionale, dont elles sont très proches sur le plan de la composition floristique et de la physionomie. Certaines d'entre elles sont cependant isolées bien à l'intérieur des forêts : savanes de la Lopé au Gabon (Aubréville, 1967 ; White *et al.*, 1996), savanes du nord d'Impfondo, dans la Cuvette congolaise. Elles sont individuellement de taille modeste, entre quelques hectares et quelques kilomètres carrés ; mais la somme de leur surface spécifique peut être importante. Il en est ainsi du Mayombe oriental, dont elles couvrent environ 8 % de la surface (Rat Patron et Schwartz, à paraître).

Plusieurs caractéristiques sont communes à ces trois ensembles :

- ▷ Elles brûlent régulièrement en saison sèche. Les brûlis sont annuels, plus rarement pluriannuels. L'origine du feu est multiple (Riou, 1995). Les feux courants, allumés par les passants et les chasseurs, sont la règle générale au Congo. Au Cameroun s'y ajoutent les brûlis agricoles, et parfois les feux allumés par les pasteurs, pour fournir à leurs troupeaux une herbe de repousse tendre.
- ▷ Conséquence des feux, le contact avec la forêt est presque toujours brutal. La lisière forestière occupe une frange de quelques mètres, constituée d'essences pionnières, et parfois ceinturée par une zone herbacée constituée de différentes espèces (fougères, *Aframomum*, *Chromolaena*...).
- ▷ Dans toutes ces régions, les savanes coexistent avec des forêts soumises aux mêmes conditions d'édapisme et de climat général. Les conditions de milieux actuelles sont donc insuffisantes pour expliquer leur répétition, ce qui suggère qu'elles ont une origine complexe.

Cette dernière observation a généré de nombreuses discussions entre partisans d'une origine paléoclimatique et tenants d'une origine anthropique des savanes (Vanderyst, 1923 ; Aubréville, 1948, 1949, 1962 ; Koechlin, 1961 ; Vennetier, 1968 ; Schnell, 1976 ; Cusset, 1989 ; Foresta, 1990). Notre synthèse est l'occasion de faire le point sur cette question, en s'appuyant sur les nouvelles données du programme CNRS-ORSTOM ECOFIT.

Méthodes d'étude

Les méthodes d'étude des limites forêt-savane et de leurs fluctuations sont diverses. En premier lieu, on citera l'étude du signal isotopique ^{13}C des matières organiques des sols et des sédiments et les analyses palynologiques.

Le principe de la méthode du ^{13}C réside dans les différences de composition isotopique entre les plantes à

cycle de photosynthèse de type C_4 (graminées et cypé-racées de milieux tropicaux ouverts) et C_3 (presque toutes les autres plantes). Il en résulte que les forêts denses sont des écosystèmes C_3 purs, tandis que les savanes sont des écosystèmes C_4 , à proportion variable de plantes C_3 ligneuses et herbacées. Cette information se transfère sans grande modification aux matières organiques des sols (MOS), dont la signature ^{13}C enregistre ainsi l'histoire de la végétation. On trouvera dans Mariotti (1991) et Schwartz (1991) des explications et des exemples détaillés. Cependant, les sols sont des milieux ouverts, dans lesquels les intrants et les sortants modifient sans cesse la composition du stock organique. Le signal ^{13}C est celui d'un mélange de MOS d'âges différents, susceptibles d'enregistrer par le biais de leurs compositions isotopiques respectives, les successions de végétation. Par ailleurs, l'âge moyen des MOS augmente avec la profondeur ; il est de quelques décennies en surface du sol, et de plusieurs millénaires à des profondeurs de l'ordre de 2 m. Il s'ensuit que les épisodes courts, séculaires ou décennaux, ne seront enregistrés que s'ils sont récents, et uniquement dans les horizons de surface ; les horizons profonds n'enregistreront que les tendances générales à l'échelle des millénaires. Une autre caractéristique de cette méthode est que le signal pédologique est très ponctuel (quelques mètres carrés), mais aisément généralisable par la spatialisation de l'échantillonnage.

À l'inverse, dans les strates sédimentaires, la palynologie permet d'enregistrer des réponses brèves de la végétation à un forçage, même si les épisodes sont anciens. Toutefois, l'enregistrement est ici quelque peu moyenné par le fait que les pollens n'ont pas tous une provenance locale. Le signal isotopique ^{13}C des sédiments varie grossièrement dans le même sens que les pollens, mais avec des nuances qui pourraient refléter les différences d'échelles spatiales des deux types d'enregistrement, ainsi que l'influence variable de la production primaire lacustre (Fabing, 1996).

Les enregistrements pédologiques et palynologiques se complètent donc. Parmi les autres méthodes, la détermination de macrorestes végétaux, fossilisés dans les sols ou sous forme de charbons de bois, l'étude des phytolites et l'étude sédimentologique quantitative par spectrométrie infrarouge permettent de compléter la reconstitution des paléoenvironnements locaux.

Localisation des observations

Palynologie

Six lacs et tourbières ont livré des séquences palynologiques continues au Congo (Figure 1). Il s'agit, sur le littoral, des tourbes de la CORAF (Elenga, 1992 ; Elenga *et al.*, 1992) et de la Songolo (Elenga *et al.*, en préparation) ; du lac Kitina en bordure ouest du Mayombe (Elenga *et al.*, 1996) ; du lac Sinnda dans le Niari (Vincens *et al.*, 1994) ; des dépressions tourbeuses de Bilanko et de Ngamakala dans le pays Bateke (Elenga, 1992 ; Elenga *et al.*, 1991, 1994). Au Cameroun, les principaux sites sont le lac Barombi Mbo (Giresse *et al.*, 1994), le lac Ossa (Reynaud-Farrera, 1995 ; Reynaud-Farrera *et al.*, 1996),

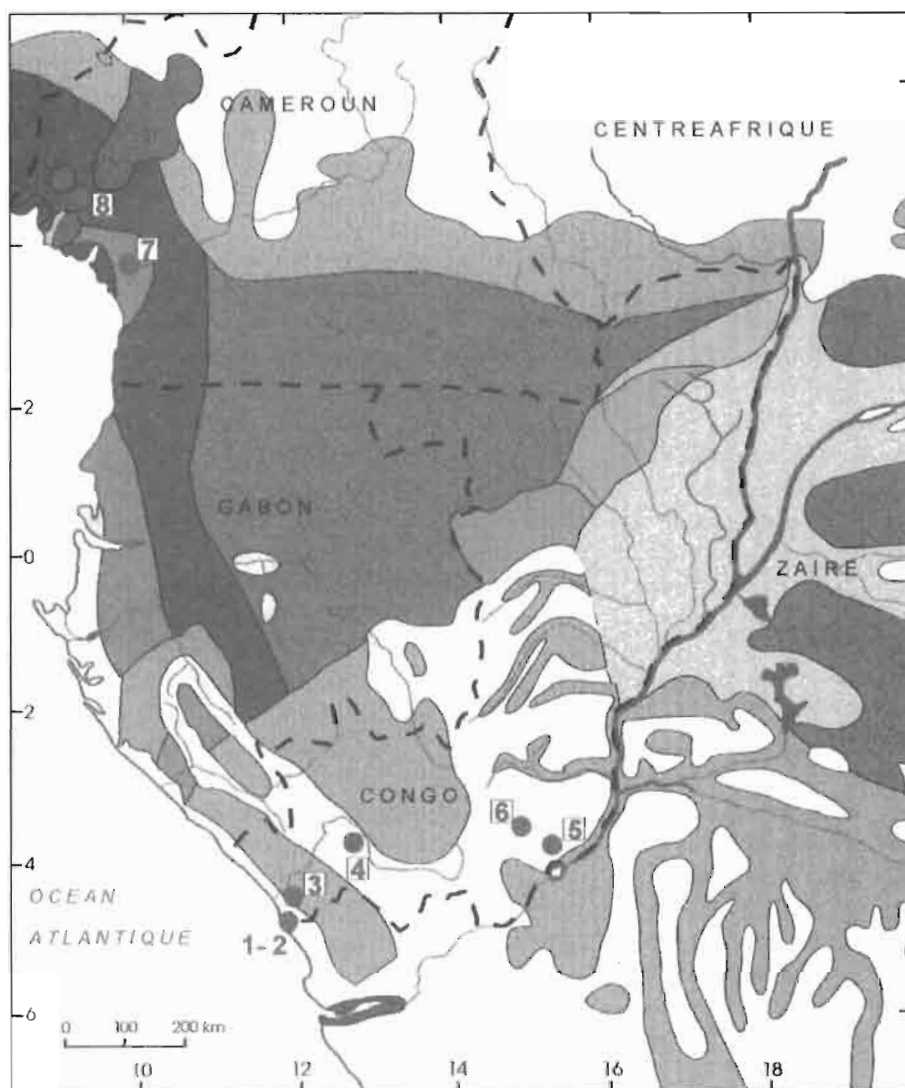


Figure 1 Carte de localisation des principales observations :
 1. Coraf ; 2. Songolo ; 3. Kitina ;
 4. Sinnda ; 5. Ngamakala ;
 6. Bilanko ; 7. Ossa ;
 8. Barombi Mbo.

complétés par des données de Richards (1986) sur le lac Mboandong, au nord du Mont Cameroun, et de Kadomura et Kiyonaga (1994) sur les Grassfields. Cette dernière étude est cependant difficilement exploitable, les niveaux analysés étant peu nombreux. Dans cet ensemble, seuls Bilanko, Ngamakala, Barombi Mbo et les Grassfields dépassent le cadre chronologique de l'Holocène.

Macrorestes végétaux

Les restes végétaux ont tous été collectés au Congo. Il s'agit pour partie d'ensembles floristiques homogènes du Pléistocène supérieur et de l'Holocène, conservés dans des alios de podzols du littoral et du pays Bateke (Dechamps *et al.*, 1988a et b; Schwartz, 1938; Schwartz *et al.*, 1985, 1989, 1990b), et pour les autres, des restes très hétérogènes par leur nature (charbons, graines, feuilles, bois, racines), leurs conditions de conservation (alios de podzols, sols ferrallitiques remaniés, sédiments alluviaux) et leurs âges (4 500 à > 35 000 BP) (Delibrias *et al.*, 1983; Dechamps *et al.*, 1988b), collectés à Brazzaville, et dans la Cuvette congolaise.

Analyse isotopique du ^{13}C dans les matières organiques du sol

Au Congo, des profils ^{13}C ont été établis dans différents types de sols de savanes et de forêts, dans tout le sud du pays (littoral, Mayombe, Chaillu, Niari, pays Bateke), selon une maille de prélèvement décimétrique, parfois sur plus de 4 m d'épaisseur (Schwartz *et al.*, 1986, 1990b et c, 1992; Schwartz, 1988, 1991). L'âge moyen des MOS s'échelonne de quelques dizaines d'années en surface à près de 15 000 ans à 10 m de profondeur dans les sols ferrallitiques, et à près de 40 000 ans pour les plus anciennes dans les podzols. Entre vingt et trente profils ont également été analysés à chaque fois dans différents transects forêts-savanes de longueur hectométrique, pour suivre l'évolution des lisières à des échelles de temps allant de quelques décennies à plusieurs siècles, dans trois régions du Congo (le littoral, le Mayombe et le Niari) (Schwartz *et al.*, 1996 a et b) et dans deux zones de la mosaïque forêt/savane du Cameroun (à Nditam, près de Massangam et Kandara, près de Bertoua) (Guillet *et al.*, ce volume).

Autres méthodes

L'étude des restes phytolithaires n'a été effectuée que sur les sédiments du lac Sinnda (Alexandre *et al.*, 1994, et à paraître). La spectrométrie IR a été effectuée au Congo

sur les sédiments des lacs Kitina et Sinnda (Mansour, 1993 ; Bertaux *et al.*, 1996, et ce volume), de la Songolo (Fabling, 1995). Au Cameroun, elle a été effectuée sur les sédiments du lac Ossa (en cours).

Résultats et discussion

La répartition actuelle des savanes dépend en grande partie des conditions de milieu

La répartition actuelle des savanes périforestières et des savanes incluses est à l'évidence en grande partie conditionnée par les conditions de milieu. Ainsi, le Niari, dont l'originalité climatique est due à sa position d'abri en arrière du Mayombe, est la région la plus sèche de la zone guinéo-congolaise avec un minimum à Loudima de 1 050 mm/an répartis sur 7 à 7,5 mois (Mpounza et Samba-Kimbata, 1990). De plus, les sols de cette région sont très argileux, ce qui en limite la quantité d'eau utilisable par les plantes. Au Cameroun, la mosaïque forêt-savane, zone de contact biogéographique est également une zone de contact entre les climats subéquatorial et tropical (Tsalefac *et al.*, 1996). La présence de savanes sur le littoral gabono-congolais, dans le pays Teke (Gabon, Congo, Zaïre) et la Cuvette zaïro-congolaise s'explique par la présence de sols chimiquement pauvres et extrêmement drainants en raison de leur texture sableuse. Même dans des régions bien arrosées, il peut en résulter une sécheresse édaphique. Quant aux savanes incluses, même si cette règle souffre des exceptions, elles sont préférentiellement réparties en bordure des massifs forestiers, c'est-à-dire dans les zones écologiquement limites pour la forêt.

Les conditions de milieu ne sont cependant pas suffisantes pour expliquer la présence de savanes. Dans toutes ces régions, elles coexistent avec des bosquets, ou même de vastes forêts, établies dans des conditions de sols et de climats parfaitement identiques. Ainsi, dans le Mayombe, Schwartz *et al.* (1996a) ont analysé à des échelles spatiales très fines un transect forêt-savane, et ont conclu que les quelques différences morphologiques observées étaient une conséquence des changements de végétation, et non à leur origine. On relèvera toutefois que les mosaïques forêt-savane d'Afrique centrale n'ont pas fait l'objet d'études hydropédologiques aussi poussées que celle d'Hartmann *et al.* (1994), qui ont montré que certaines savanes incluses de Côte d'Ivoire, établies sur des sols *a priori* identiques à ceux des forêts environnantes jouissaient d'un régime hydrodynamique différent.

Des différences floristiques entre les savanes actuelles et les formations ouvertes du Pléistocène

Un certain nombre de références bibliographiques suggèrent que les savanes actuelles sont des formations directement héritées des épisodes secs du Pléistocène supérieur (Aubrèville, 1962 ; Dechamps *et al.*, 1988b ; Peyrot, 1989 ; Van Neer et Lanfranchi, 1986). Malgré la rareté des données concernant cette période en Afrique centrale, il semble toutefois que les savanes actuelles se différencient des formations ouvertes du Pléistocène

supérieur par leur composition floristique. Au Cameroun, les pourcentages de graminées du lac Barombi Mbo culminent au même niveau (40-50 %) entre 2 500-2 000 BP et au dernier maximum glaciaire, vers 15 000 BP. Mais, entre 25 000 et 10 000 BP, le spectre s'enrichit de 20 % de pollens de Cypéracées qu'on ne retrouve pas à l'Holocène (ce qui pourrait cependant être la conséquence d'une baisse de niveau du lac, avec extension de berges marécageuses). Entre 25 000 et 20 000 BP, les taxons de forêts de montagne sont abondants (Maley *et al.*, 1990 ; Maley, 1992 ; Giresse *et al.*, 1994). Dans les Grassfields, Kadomura et Kiyonaga (1994) notent également des différences polliniques entre les périodes, bien datées au ^{14}C , de 1 600-3 400 et de 28 700 BP. Le spectre de la première période est celui d'une savane herbeuse, celui de la deuxième s'accompagne d'influences montagnardes. À Ngamakala (Congo), le spectre pollinique des trois derniers millénaires est plus riche en graminées que les niveaux pléistocènes (Elenga *et al.*, 1994). La composition de la végétation du bois de Bilanko *ca.* 12 000 BP est celle d'une forêt d'altitude et ne ressemble en rien à une savane (Elenga *et al.*, 1991). Dans la Cuvette congolaise, quelques macrorestes végétaux datés de 18 000 et 21 000 BP sont à rapporter à des espèces de forêts claires ou de savanes arborées (Dechamps *et al.*, 1988b). Dans la partie zaïroise de la Cuvette, l'analyse palynologique de niveaux organiques alluviaux permet également de conclure à la présence de forêts claires ou de savanes arborées, juxtaposées à des galeries forestières, entre 24 000 et 17 000 BP, qui a été localement la période la plus sèche (Preuss, 1990).

Absence totale de lien avec les formations ouvertes pléistocènes ou simple extension des savanes *ca.* 3000 BP?

Sur la base de ces indices, il apparaît que les formations ouvertes du dernier glaciaire étaient plus arborées que les savanes actuelles. Par ailleurs, il semble bien qu'il n'y ait pas eu continuité entre les formations de ces deux périodes. En effet, dans la zone d'étude, tous les enregistrements palynologiques de l'Holocène inférieur et moyen sont typiquement forestiers (Vincens *et al.*, ce volume), même ceux situés dans les zones savanicoles du Congo, littoral (Elenga *et al.*, 1992), Niari (Vincens *et al.*, 1994) et pays Bateke (Elenga *et al.*, 1994). Kadomura et Kiyonaga (1994) notent également *ca.* 3 200 BP une végétation forestière dans les Grassfields camerounais. Vers 3 000-2 500 BP selon les secteurs, on note un changement de végétation. Dans les zones les plus fragiles (Niari, pays Bateke, littoral) apparaissent des savanes qui perdurent jusqu'à nos jours ; dans les zones moins fragiles (lacs Barombi Mbo, Ossa, Kitina, etc.), la fragmentation de la forêt est moins poussée. Des savanes incluses y apparaissent, dont certaines existent toujours (Mayombe oriental, lac Mboandong), alors qu'ailleurs la forêt a entièrement reconquis l'espace (Barombi Mbo, lac Kitina). Le minimum de perturbations a été enregistré au lac Ossa, où seule la présence de taxons arborés héliophiles en témoigne. Le maximum

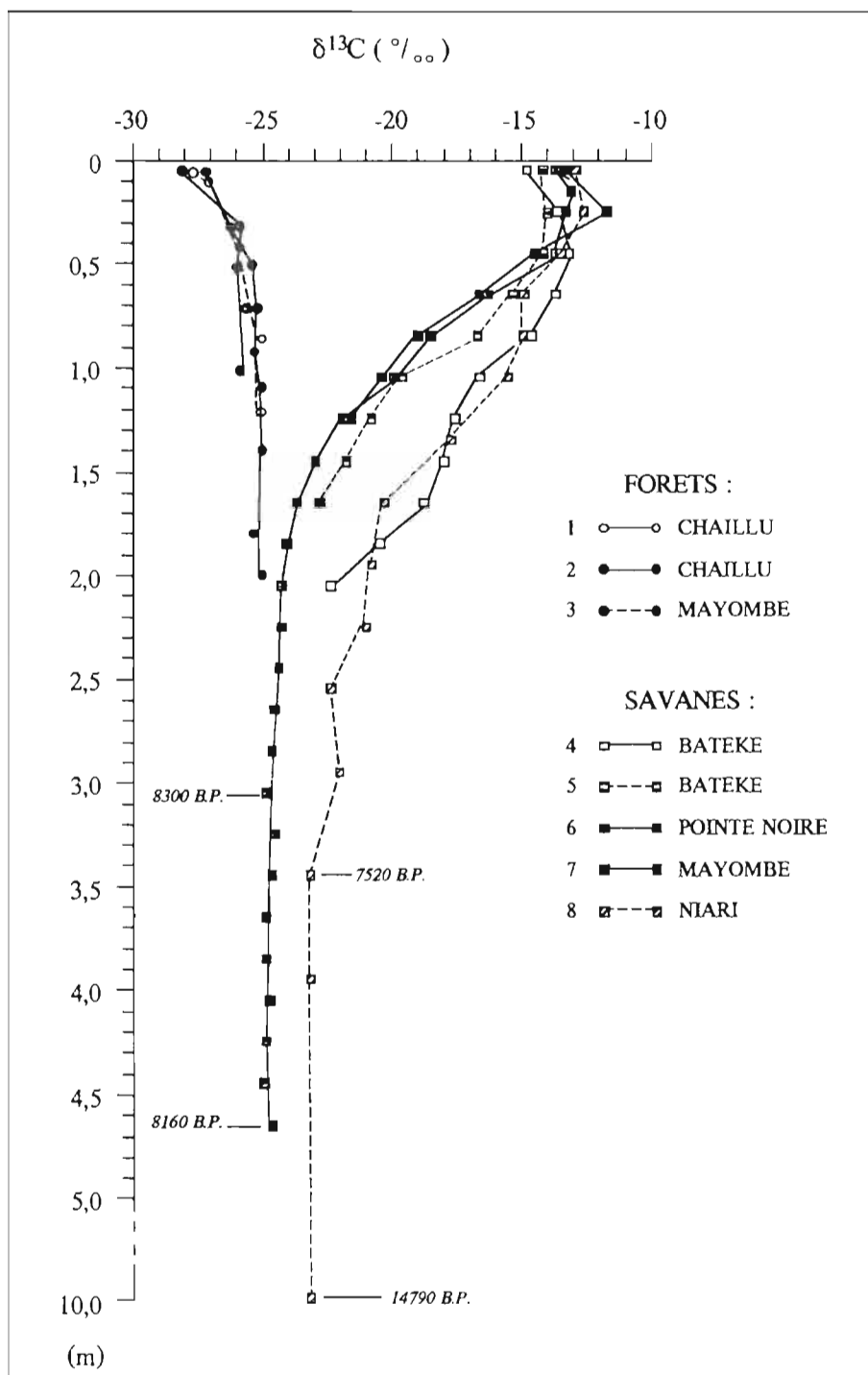


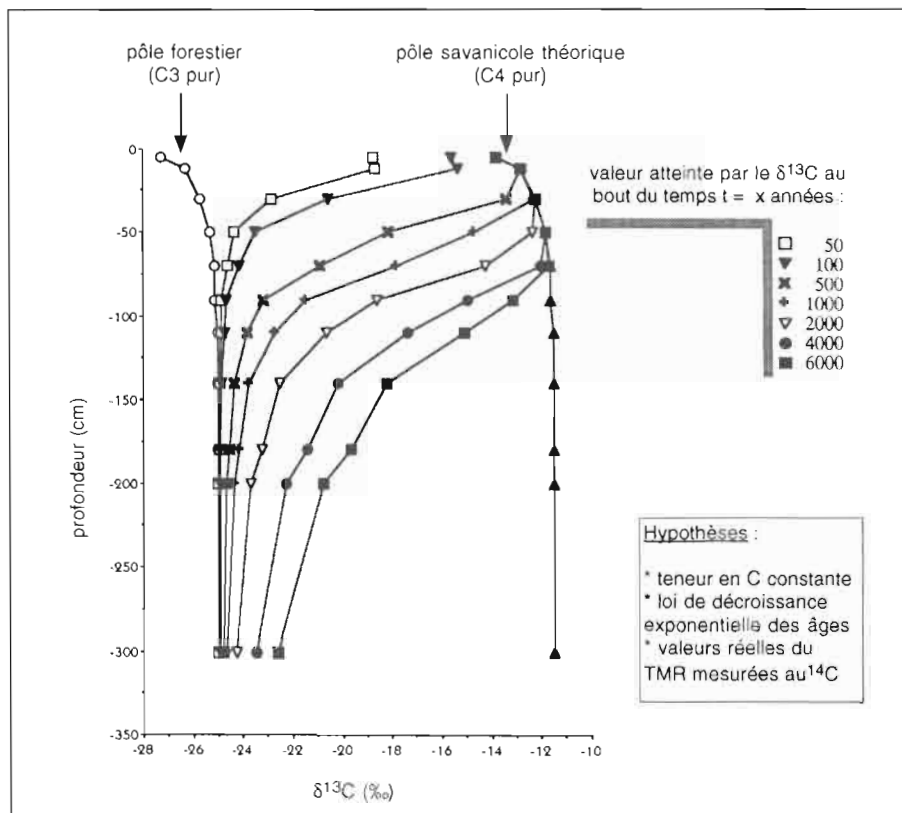
Figure 2 Profils ^{13}C de différents sols ferrallitiques forestiers et savaniques du Congo. Les profils forestiers sont très homogènes, et typiques des enregistrements des forêts denses intertropicales. Les sols de savane sont plus hétérogènes, mais montrent tous un enregistrement forestier dans les horizons profonds. En fait, ces courbes indiquent un remplacement progressif d'un vieux stock de matière organique forestière par une matière savanique plus récente (Schwartz, 1991).

de graminées est enregistré vers 2 500-2 000 BP (Vincens *et al.*, ce volume).

Les profils ^{13}C de sols apportent une information complémentaire. Au Congo, les valeurs des horizons profonds des sols de savane s'alignent sur des valeurs typiquement forestières (Figure 2). Ce fait est interprété comme une conséquence du remplacement d'une ancienne forêt par des savanes plus récentes (Schwartz, 1991 ; Schwartz *et al.*, 1986, 1992). Une simulation montre que l'inflexion des courbes est compatible avec l'hypothèse d'un remplacement de la forêt entre 3 000 et 2 500 BP (Figure 3). Au Cameroun, les profils ^{13}C étudiés à Nditam et Kandara évoquent également une histoire commune de la végétation ancienne des sols de forêts et de savane (Guillet *et al.*, ce volume). Les enregistrements

des horizons profonds, moins typiques qu'au Congo sont plus délicats à interpréter. En effet, si les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ typiques des forêts et des savanes herbues sont respectivement de 25 et - 12 ‰ dans les horizons profonds du sol, celles relevées ici, soit de - 23 à - 20 ‰, appartiennent au domaine forestier, mais avec une proportion de matières organiques graminéennes comprise entre 15 et 40 %. Différentes explications peuvent être proposées : valeurs plus élevées du $\delta^{13}\text{C}$ des forêts semi-caducifoliées par rapport aux forêts ombrophiles, signal $\delta^{13}\text{C}$ enregistrant une succession de battements entre la forêt et la savane, et, explication la plus probable, signal caractérisant une végétation ancienne de type forêt sèche ou claire. Les calibrations ^{13}C et analyses palynologiques en cours permettront de répondre à cette interrogation.

Figure 3 Modélisation de l'évolution des courbes $\delta^{13}C = f(Z)$ au cours du temps lors d'un changement de végétation forêt-savane (Schwartz et Mariotti, en préparation).



L'étude de fossiles végétaux et animaux est cohérente avec les données précédentes. Au Congo, des macrorestes végétaux caractérisant des flores forestières de l'Holocène inférieur et moyen ont été découverts dans des podzols actuellement recouverts de savanes (Dechamps *et al.*, 1988a ; Schwartz *et al.*, 1989). Les restes de faune bien situés en stratigraphie sont rares dans le secteur. Au Cameroun, l'abri de Shum Laka a livré divers restes fauniques datés d'environ 7 000 et 890 BP. Ces restes appartiennent tous à des animaux de forêt, et suggèrent que la dégradation du couvert végétal est très récente dans ce secteur (Van Neer, 1990).

Dans cet ensemble, seules quelques données apportent une note *a priori* discordante. Des fragments de charbons de bois découverts à Brazzaville et datés de 4 500 BP appartiennent à des espèces de savanes arborées (Dechamps *et al.*, 1988b). Une grotte du Niari a livré des restes fauniques, datés de 7 000 BP, riches en animaux de milieux ouverts (dont du rhinocéros noir), mais plus arborés que les savanes actuelles (Van Neer et Lanfranchi, 1986). Leur découverte avait conduit à envisager au Congo la permanence de formations ouvertes pendant tout l'Holocène, mais nous en donnons dans le paragraphe suivant une nouvelle interprétation compatible avec les données précédentes. Au Gabon, White *et al.* (1996) estiment que les savanes incluses de la Lopé existent depuis le Pléistocène. Mais cette conclusion ne se fonde que sur l'analyse ^{13}C d'un seul profil de sol archéologique correspondant à plusieurs niveaux d'occupation humaine. Or dans les milieux artificiellement ouverts prolifèrent des graminées rudérales C_4 qui ont pu constituer un biais. De plus, les datations ^{14}C ont été effectuées sur des charbons de bois, ce qui ne préjuge en rien de l'âge moyen des matières organiques sur les-

quelles ont été effectuées les mesures du $\delta^{13}C$. Il nous semble donc prudent de compléter cette information par l'étude de profils pédologiques parfaitement en place et des analyses palynologiques.

Dans cette discussion, il convient enfin de présenter quelques données concernant des isolats faunistiques. Ainsi, la présence, dans les savanes du pays Bateke et de la Cuvette congolaise, d'animaux typiques de milieux ouverts, comme par exemple le lion ou le naja cracheur, ne s'explique pas dans le contexte biogéographique actuel. Ces animaux n'ont pas traversé la forêt dense qui les sépare à l'ouest et au nord des savanes soudano-sahéliennes ; il n'est guère vraisemblable qu'ils aient traversé le fleuve Congo. L'hypothèse la plus plausible est que des couloirs aient réuni à certaines époques toutes ces savanes. Le dernier maximum glaciaire, *ca.* 15 000 BP était jusqu'à présent la période considérée comme la plus propice à la formation de ces zones de circulation. Cette hypothèse revient à admettre que des refuges de savanes ont perduré depuis au moins 15 000 BP jusqu'à nos jours. Cependant, les observations discutées ici suggèrent que les derniers couloirs pourraient dater de la période 3 000-2 000 BP.

Sans exclure totalement le fait que des formations ouvertes aient pu perdurer localement depuis le dernier glaciaire, force est de constater que les arguments en faveur de cette hypothèse sont ténus. L'ensemble des données indiquent plutôt que la forêt a occupé l'essentiel, pour ne pas dire tout l'espace au moins à l'Holocène moyen, et que les savanes, qu'elles aient depuis disparu suite à la reconquête forestière ou non, se sont formées *ca.* 3 000 BP. Il serait toutefois intéressant d'identifier des refuges savaniques holocènes dans la région considérée.

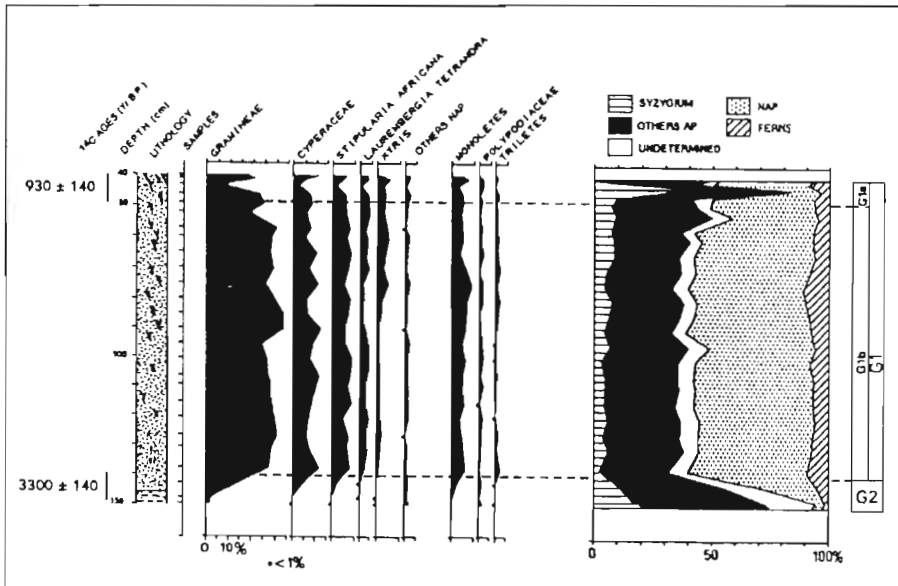


Figure 4 Courbe palynologique du sondage Gama 1 (Elenga, 1992). Noter les changements abrupts ca 3 000 BP et la constance des pollens de graminées depuis cette date.

Des savanes holocènes précocement herbacées

Malgré une sur-représentation des taxons arborés, liée aux conditions stationnelles des sites de prélèvement, le contraste palynologique entre Holocène inférieur, forestier, et Holocène supérieur, où les graminées sont très représentées, est flagrant dans les sites de savane. L'exemple de la carotte Gama 1 (Elenga, 1992 ; Elenga *et al.*, 1994) en est une illustration (Figure 4). Sur l'ensemble de ces sites, les graminées ont atteint, voire dépassé, leur pourcentage actuel ca. 2 500 BP. Ceci montre que l'aspect herbacé des savanes s'est établi de façon précoce. Tous les $\delta^{13}\text{C}$ des paléosols du Mayombe, les plus anciens datés de 1700 BP, sont typiques des savanes herbeuses (Schwartz *et al.*, 1990c ; Rat Patron et Schwartz, données inédites), et confortent cette hypothèse. Il en est de même de la découverte de chaumes brûlés sur toute l'épaisseur de paléosols, datés à leur base de $2\,130 \pm 70$ BP (Gif 6555) sur les plateaux Bateke (Schwartz et Lanfranchi, 1990), et d'environ 1 600 BP (GIF 6551, après correction $\delta^{13}\text{C}$) dans le Mayombe (Schwartz *et al.*, 1990c), ce qui montre que la pratique des brûlis est ancienne dans le secteur.

Les nuances régionales de l'ouverture de la forêt à l'Holocène supérieur

Les datations ^{14}C permettent de centrer l'expansion des savanes d'Afrique centrale à ca. 3 000-2 800 BP. La relative constance des datations a conduit, dans un premier temps, à envisager des changements de végétation synchrones et relativement brutaux, consécutifs à un changement climatique abrupt (Schwartz, 1992). L'analyse de flux sédimentaires lacustres permet de reconsidérer ce schéma. En effet, on note simultanément dans les lacs Kitina et Sinnda, pourtant situés dans des milieux très différents, une nette décroissance des flux détritiques depuis plus de 4 000 BP, c'est-à-dire bien avant les changements de végétation (Bertaux *et al.*, 1996, et dans ce volume). Or, dans les milieux forestiers intertropicaux, le ruissellement est faible ; l'intensité du transport particulaire, qui résulte surtout de l'érosion des berges, est fonction des

écoulements, donc du bilan hydrique. La diminution des flux détritiques indiquerait ainsi une diminution de la pluviosité en Afrique centrale depuis plus de 4 000 BP.

Cette hypothèse permet de rendre compte de deux faits d'observation : le décalage chronologique d'un site à l'autre, et l'intensité différente des perturbations. En effet, il est logique dans un tel schéma que les milieux les plus sensibles, c'est-à-dire les régions où les conditions climatiques sont limitées pour la forêt, réagissent plus vite et de façon plus intense que les autres. En schématisant, une diminution de la pluviosité de 500 mm/an aura un impact plus important dans la vallée du Niari (1 100 mm/an) qu'une baisse de 1 000 mm/an au lac Ossa (3 000 mm/an). C'est ce qui est effectivement observé, comme le montrent Vincens *et al.* (ce volume). Au sein d'un assèchement progressif depuis 4 000 BP, un seuil est franchi à un moment donné, avec une intensité, une vitesse et une durée plus ou moins grande selon la fragilité de l'écosystème local. La densité des observations dans le sud du Congo permet ainsi de rendre compte des nuances régionales de la réponse du milieu à un forçage climatique. Cette notion de temps et d'intensité de réponse avait déjà été évoquée par Aubréville (1962), mais peu développée jusqu'à présent. Elle permet de comprendre qu'en certains endroits comme les lacs Barombi Mbo, Kitina, et surtout Ossa, les perturbations de la végétation ont été relativement fugaces, centrées vers 2 500-2 000 BP, alors que dans le Niari elles ont été plus précoces et plus intenses. L'assèchement complet du lac Sinnda *post* 3 900 BP (Vincens *et al.*, 1994), mais aussi un spectre phytolithaire riche en graminées du groupe des Chloridées (Alexandre *et al.*, à paraître), qui caractérisent actuellement les savanes sahéliennes sèches, en sont la preuve.

La période ca. 2 500-2 000 BP correspond sans doute au maximum d'aridification de l'Holocène supérieur : au Barombi Mbo, les pourcentages de pollens de graminées culminent à cette époque à 40 % du total (Maley, 1992 ; Giresse *et al.*, 1994). Il est vraisemblable qu'alors les savanes incluses ont connu leur maximum d'extension dans tout le bloc forestier africain. La rareté

de sites favorables à la conservation des pollens, et le fait que la méthode du ^{13}C n'autorise pas pour l'heure l'identification dans les sols des ouvertures courtes de la végétation dans ces tranches d'âge, ne permettent pas de l'affirmer avec certitude. Différents indices plaident toutefois en ce sens : l'existence de certains faciès forestiers, la présence sous forêt de paléosols, archéologiques ou naturels, impliquant des transferts de matériaux impossibles sous le couvert végétal actuel (Caratini et Giresse, 1979 ; Schwartz *et al.*, 1990a), la présence dans tout le nord du bloc forestier, depuis l'ouest du Cameroun jusqu'à la RCA et au Zaïre, de termitières fossiles de grande taille (jusqu'à 10-15 m de diamètre dans certains cas, pour une hauteur de 2 à 4 m malgré leur effondrement), édifiées par des espèces de forêts claires ou de savanes arborées (Guillot, 1981/82 ; Boulvert, 1983 ; Kadomura, 1984 ; Lanfranchi et Schwartz, 1990). Cette ouverture partielle de la forêt semble avoir favorisé sinon la migration de populations humaines néolithiques, tout au moins la diffusion rapide de techniques comme la métallurgie, qui s'est répandue *ca.* 2 400-2 200 BP dans toute l'Afrique centrale actuellement forestière (Schwartz, 1992).

La présence d'une faune de milieu ouvert dans le Niari vers 7 000 BP (Van Neer et Lanfranchi, 1986) et celle d'arbres de milieux ouverts à Brazzaville vers 4 500 BP (Dechamps *et al.*, 1988b) pourraient également s'expliquer par le temps de réponse différentiel aux forçages climatiques. Ceci signifierait alors que la reconquête forestière holocène a été plus lente et plus tardive dans le Niari, et que sur les sables Bateke, l'ouverture de la forêt a pu se faire précocement à l'Holocène supérieur, lorsque les conditions locales s'y prêtaient, en sommet de collines, par exemple.

Évolution récente et prévisible des limites forêt-savane

À l'échelle des derniers siècles, les données palynologiques témoignent, à des degrés divers, d'une reprise forestière (Vincens *et al.*, ce volume). Il en est de même d'autres observations. Ainsi, les forêts clairsemées à Marantacées, fréquentes au contact des savanes incluses, indiquent une lente progression de la forêt. Ce faciès, lié au blocage de la régénération ligneuse par les Marantacées, caractériserait des zones occupées par des savanes il y a plusieurs siècles (Foresta, 1990 ; White *et al.*, 1996). Les forêts à Okoumés du Gabon et du sud du Congo sont une preuve de reconquête sur les savanes à l'échelle séculaire, comme cela a été montré dans le Chaillu, par la méthode du ^{13}C (Schwartz, 1991) et dans le Mayombe, par des relevés botaniques (Foresta, 1990). Il pourrait en être de même au Cameroun des forêts à *Lophira alata* (Reynaud et Maley, 1994), cette espèce ayant le même comportement écologique que l'Okoumé (Maley, 1990). La présence de telles formations dans des régions purement forestières y est donc un indice de la présence plus ou moins ancienne de savanes, aujourd'hui disparues. L'établissement de courbes d'isovaleur du $\delta^{13}\text{C}$ des MOS dans des transects forêt-savane à des échelles hectométriques a permis de préciser les modalités de la transgression forestière. Au

Congo, les vitesses de progression actuelle des lisières ont été évaluées, en croisant ces courbes avec des mesures du temps moyen de résidence des MOS par le ^{14}C , en complétant ces méthodes par des relevés botaniques, des mesures dendrochronologiques et des comparaisons photographiques (Schwartz *et al.*, 1996a et b ; Belingard *et al.*, 1996). Les extrêmes sont constitués d'une part par de rares lisières stables depuis plus d'un siècle, et d'un autre côté par la progression des forêts à Okoumés à des vitesses dépassant la centaines de mètre par siècle. Entre ces extrêmes, des progressions de quelques dizaines de mètres par siècle sont courantes. Lentes dans l'absolu, ces vitesses sont remarquables quand on considère que les savanes brûlent annuellement (Schwartz *et al.*, 1996a et b). Au Cameroun, des envahissements plus rapides ont été observés sur les trente dernières années par la comparaison de prises de vue aériennes. Ce processus semble combiner progression des lisières et envahissement généralisé des savanes à partir de noyaux d'ancrage à l'origine diverse, anthropique, mais également fourrés protégés du feu, en sommet de termitière par exemple (Guillet *et al.*, ce volume, Youta Happi, à paraître). Enfin, l'étude d'un transect effectué sur le littoral congolais suggère que la progression des lisières ne s'effectue pas en continu, mais avec des phases d'accélération et de ralentissement au gré de pulsations climatiques, mal identifiées et courtes (pluridécennales) (Figure 5).

Dans le Mayombe, exemple le mieux documenté actuellement, l'extrapolation des vitesses actuelles permet d'estimer que, toutes choses égales par ailleurs, la plupart des savanes incluses auront disparu dans un laps de temps de trois à cinq siècles. Celles de taille inférieure à 10 ha, soit 50 % du nombre total, mais seulement 3,9 % de leur superficie (Rat Patron et Schwartz, à paraître), auront disparu d'ici un à deux siècles (Schwartz *et al.*, 1996a). De telles vitesses sont-elles compatibles avec la rapidité (quelques siècles à quelques millénaires) de la reconquête forestière aux échelles spatiales régionales lors des améliorations climatiques ? Une simple extrapolation (100 m/siècle, donc 10 km en 10 000 ans...) conclurait que non. Mais il est évident qu'on ne peut se cantonner à une lecture trop rigide de la théorie des refuges. On ne peut opposer caricaturalement des massifs forestiers, distants les uns des autres de plusieurs centaines de kilomètres, à des zones intermédiaires purement savaniques. Il est certain qu'entre ces grands massifs ont subsisté des galeries forestières plus ou moins étendues et des boqueteaux liés à des conditions édaphiques locales, soit autant de microrefuges qui ont constitué le point de départ de la reconquête forestière, et qui, par coalescence, ont permis la reconstitution rapide du manteau forestier. La répétition de ce phénomène selon un maillage serré permet d'expliquer une reconquête rapide de l'espace, même si, isolément, la vitesse de progression des lisières est lente. On soulignera également que les vitesses de reconquête forestière enregistrées actuellement peuvent difficilement être comparées à celles qui ont prévalu aux époques post-glaciaires, périodes où la reconstitution forestière n'était pas entravée par la pratique des brûlis.

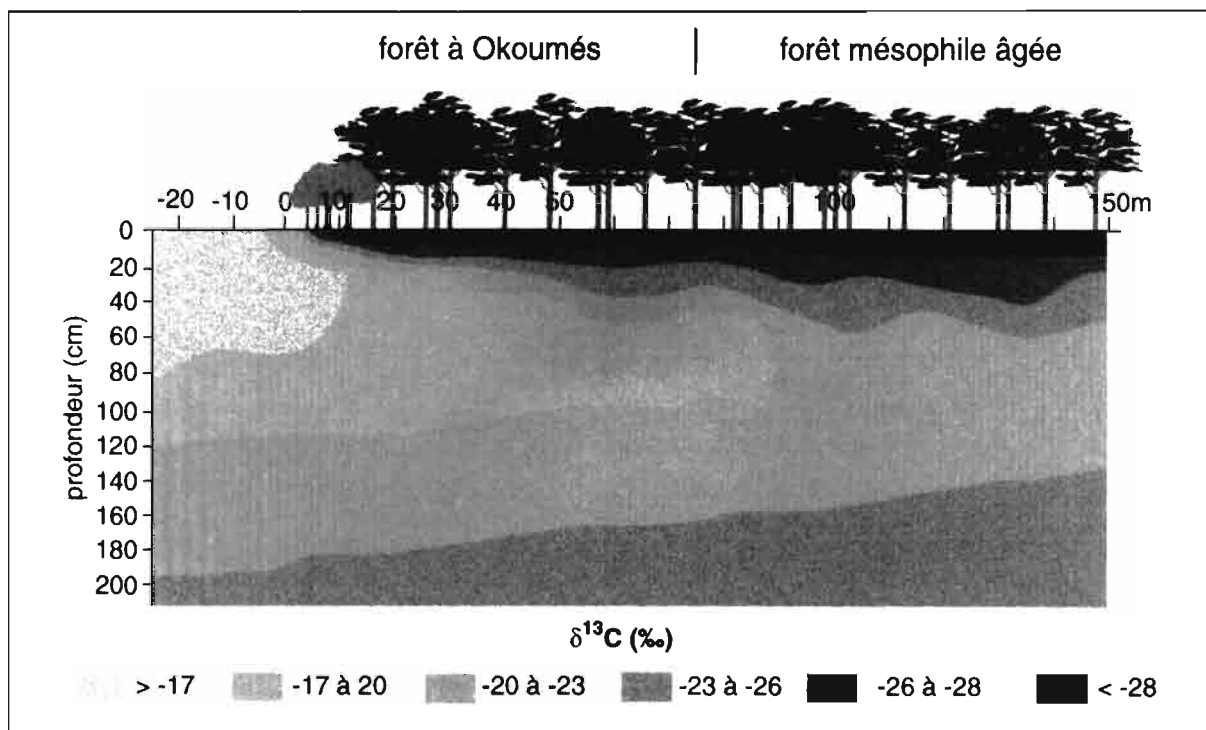


Figure 5 Courbes d'isovaleurs du ^{13}C dans un transect savane-forêt à okoumés sur le littoral congolais. La subsistance de MOS à $\delta^{13}\text{C}$ graminéen sous la forêt est la preuve de la progression de la lisière. Celle-ci a été estimée par la dendrochronologie (Belingard *et al.*, 1996 ; Schwartz *et al.*, 1996b) à environ 90 m/siècle. Cependant, à environ 75 m de la lisière, les plus vieux okoumés, âgés de 69 ans, sont en contact direct avec des arbres de forêts denses âgés d'au moins 150 ans ; ceci signifie que l'avancée de la lisière est discontinue.

Conclusions

Les données présentées ici permettent de reconstituer l'histoire des savanes péri- et intraforestières d'Afrique centrale, avec une précision plus ou moins satisfaisante selon la densité d'observations.

À l'échelle millénaire, les faits essentiels

Malgré l'aspect encore partiel des données recueillies, il semble bien que les végétations ouvertes de la fin du Pléistocène, période pourtant connue pour avoir été sèche, en particulier entre 18 000 et 15 000 BP, ont été plus arborées que les savanes actuelles. Lors de la réhumidification de l'Holocène inférieur, ces formations ont cédé la place à des forêts, qui ont reconquis l'espace, même dans les régions actuellement savaniques : forêts denses avec localement de la forêt mésophile au Congo, forêts mésophiles et/ou forêts claires dans la mosaïque forestière du Cameroun. Localement, comme dans la vallée du Niari, la reconquête a sans doute été lente. Des formations ouvertes ont certainement pu perdurer longtemps, mais les zones restées ouvertes tout au long de l'Holocène ont constitué une exception, si elles ont jamais existé.

À l'Holocène moyen, un assèchement s'est produit depuis au moins 4 000 BP. Le manteau forestier quasi-continu s'est partiellement fragmenté, avec une intensité et un temps de réponse variables selon la fragilité du milieu. Il est vraisemblable que localement le recul forestier a commencé précocement. Mais l'ensemble des données indique plutôt une fragmentation *ca.* 3 000-2 500 BP, et un maximum d'extension des savanes *ca.* 2 500-2 000 BP. À cette époque, les formations ouvertes

étaient plus étendues qu'actuellement. L'aspect relativement herbacé des savanes actuelles, établi depuis au moins 2 000 BP, est une conséquence des brûlis ; cette technique pratiquée par les chasseurs, les éleveurs et les agriculteurs itinérants, a pour effet d'éliminer les essences non pyrotolérantes, dont la plupart des ligneux. L'ouverture partielle de la forêt à l'Holocène supérieur a sans doute joué un rôle dans la diffusion de nouvelles formes de civilisations, néolithiques, puis de l'Âge du Fer.

À l'échelle séculaire

On notera que la forêt reconquiert l'espace sur les savanes depuis au moins cinq à six siècles, peut-être un millénaire. Différents faciès forestiers semblent témoigner de cette reconquête : forêts à Marantacées, forêts à Okoumés du Congo et du Gabon, forêts à *Lophira* du Cameroun. Cette reconquête s'effectue essentiellement à partir des lisières au Congo, tandis qu'au Cameroun, où les savanes sont plus densément ligneuses, s'y ajoutent des envahissements à partir de bosquets divers, qui expliquent des vitesses de reconquêtes plus rapides. Celle-ci ne se fait pas en continu, mais avec des phases d'accélération et des phases d'arrêt sans doute liées à des pulsations climatiques.

Les savanes guinéo-congolaises sont donc des formations originales dont la présence dans un contexte climacique forestier s'explique par la conjonction de trois facteurs. Le premier de ces facteurs est climatique : l'assèchement de l'Holocène moyen a été le moteur premier de la dégradation de la végétation, *ca.* 3 000 BP. Le second est écologique : les savanes sont essentiellement apparues, et se sont maintenues dans les zones les moins favorables à la forêt, c'est-à-dire celles où les déficits

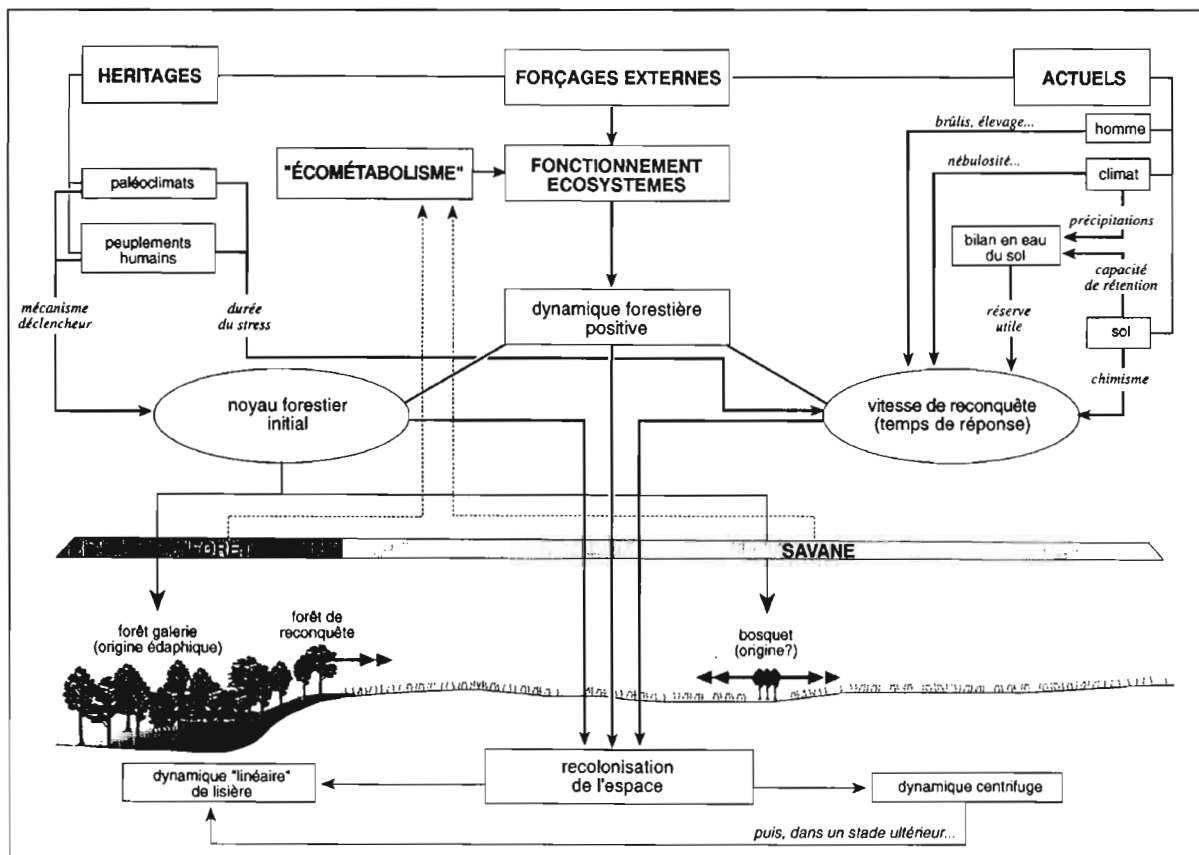


Figure 6 Modèle schématique de la dynamique évolutive des savanes et des lisières forestières en Afrique Centrale.

hydriques saisonniers sont les plus importants : vallée du Niari et de la Nyanga, où faibles précipitations et faible disponibilité de l'eau dans les sols très argileux conjuguent leurs effets ; pays Bateke et littoral gabonocongolais, où des pluviosités plus fortes sont compensées par le drainage excessif des sols sableux ; partie nord du massif forestier camerounais, où la progression forestière guinéo-congolaise trouve ses limites d'expansion au contact des zones soudano-sahéliennes. Le dernier est un facteur anthropique : les brûlis, pratiqués par les populations de chasseurs et d'agriculteurs ont imprimé précocement une marque définitive au paysage que nous connaissons.

Ces trois conditions sont simultanément indispensables pour que la savane soit présente. Qu'une seule manque, et le paysage demeure forestier. En effet, en l'absence du déclencheur paléoclimatique, les actions anthropiques passées auraient abouti, comme actuellement, à la constitution de recrûs forestiers et de forêts pionnières. En absence de brûlis, toutes les zones de savane auraient déjà été reconquises par la forêt, comme le montre la rapidité de la progression forestière dans les zones mises en défens. En absence de conditions écologiques favorables, l'espace aurait également déjà été reconquis par la forêt, malgré les brûlis, comme le suggère la plus grande extension passée des savanes incluses.

L'organigramme de la Figure 6 est un schéma illustrant l'ensemble des facteurs nécessaires à la présence de savanes en Afrique centrale, et leur dynamique actuelle. Le point de départ est l'observation de la progression des forêts sur les savanes, appelée « dynamique forestière positive » sur le schéma. Cette dynamique est une consé-

quence du fonctionnement intégré des écosystèmes de forêt et de savane, lui-même sous la dépendance de deux types de facteurs : (1) des facteurs internes aux écosystèmes (croissance des espèces, mécanismes de régénération et de régulation, compétitions, rythmes biologiques, etc.), qualifiés ici, par analogie au fonctionnement d'un organisme, du néologisme d'écométabolisme ; (2) des forçages externes. Ceux-ci sont de deux types. Les premiers sont les héritages. Ces facteurs se sont exercés pendant une durée variable, mais suffisante pour que leur action révolue se fasse encore sentir : épisodes paléoclimatiques plus secs (brèves crises climatiques et/ou phases de plus longue durée), mais aussi conséquences des activités humaines passées, préhistoriques ou protohistoriques (métallurgie, agriculture, élevage, etc.). Ils ont pu agir de deux manières différentes, soit en tant que mécanisme déclencheur (crise brutale), soit par la répétition d'actions en soi peu destructrices, mais dont les effets cumulés ont provoqué un stress suffisant (brûlis, par exemple). Le second type de forçage est constitué par les facteurs s'exerçant actuellement, et de ce fait directement décelables. Il s'agit des interventions humaines, du climat et des conditions édaphiques. Leur action peut s'exercer isolément (par exemple la nébulosité, ou la richesse chimique du sol), mais aussi en combinaison. Sur la Figure 6, nous avons souligné le bilan en eau du sol, dont l'importance est primordiale sur la dynamique forestière, et qui résulte de la combinaison de caractéristiques pédologiques (texture en particulier) et climatiques (précipitations).

La progression de la forêt implique l'existence de noyaux forestiers initiaux, à partir desquels a pu démar-

rer cette reconquête ; elle implique d'autre part une vitesse de reconquête, mesurable. Les noyaux de reconquête forestière sont les lambeaux de la forêt épargnés par le stress ayant déclenché le recul de la forêt. Il s'agit des refuges, au sens large. Ces refuges peuvent être constitués de grands massifs forestiers situés dans des régions aux conditions climatiques ou édaphiques relativement privilégiées, leur ayant permis de mieux résister (Hamilton, 1976 ; Prance, 1982 ; Malcy, 1987 ; Van der Hammen, 1991 ; Haffer, 1993), mais aussi, et peut-être surtout, de microrefuges constitués par les forêts-galeries, situées le long des cours d'eau permanents. S'y ajoutent ponctuellement des bosquets qui constituent autant de points d'ancrage de la forêt dans la savane. L'origine de ces bosquets est sans doute variée : végétation relictive, édaphique, ou anthropique. Quant à la vitesse de reconquête, elle dépend directement de la durée du stress qui s'est exercé sur la végétation initiale et des forçages externes. Elle permet d'évaluer le temps de réponse à l'amélioration des conditions écologiques.

La dynamique forestière positive, enfin, se traduit par une recolonisation de l'espace à partir des noyaux initiaux. Cette recolonisation sera d'autant plus importante (en surface) qu'elle s'exerce depuis longtemps, et que la vitesse de la progression forestière est rapide. Elle s'exerce à partir des lisières, en raison des brûlis répétés auxquels sont soumises les savanes. Dans le cas de noyaux relativement importants, comme les forêts galeries, l'avancée des lisières est plutôt linéaire. Dans le cas des bosquets, elle est au départ centrifuge, puis lorsque ceux-ci ont acquis une taille plus grande, elle devient également linéaire. Les forêts de reconquête (forêts pionnières) issues des forêts galeries et des bosquets peuvent fusionner par coalescence, isolant ainsi des savanes incluses destinées à disparaître si cette dynamique positive s'exerce dans la durée.

Ces données illustrent la complexité de l'origine des savanes en Afrique centrale et de leur dynamique évolutive. Elle permet de comprendre les hésitations, voire les volte-faces de botanistes aussi éminents qu'Aubréville (1948, 1949, 1962) confrontés à des faits *a priori* antagonistes : la présence de savane en contexte évident de dynamisme forestier. La lecture de ses écrits permet de comprendre cette opposition si longtemps tranchée entre partisans d'une origine paléoclimatique des savanes, et tenants d'une origine anthropique, dans un contexte paléoenvironnemental et archéologique peu connu. Cette discussion paraît maintenant dépassée. Il est vain d'opposer les hypothèses paléoclimatiques et anthropiques pour expliquer la présence de savanes dans le contexte précis de l'Afrique centrale. Celles-ci sont réellement la conséquence d'une conjonction de facteurs, même si le forçage paléoclimatique en a nécessairement été le facteur initiateur.

Références

- Alexandre, A. ; Colin, F. ; Vincens, A. ; Meunier, J. D. 1994. Les phytolithes, marqueurs paléogéographiques. *Journée PEGI, Soc. Géol. France, 12-13 déc. 1994*, 24-25.
- Alexandre, A. ; Meunier, J. D. ; Lézine, A. M. ; Vincens, A. ; Schwartz, D. à paraître. Phytoliths : indicators of Grassland dynamics during the late Holocene in intertropical Africa. Soumis à Pal-3.
- Aubréville, A. 1948. Étude sur les forêts de l'Afrique-Équatoriale française et du Cameroun. Min. France Outremer, dir. Agric., Elev., Forêts, *Bull. Sci.*, 2, 131 p.
- Aubréville, A. 1949. *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale*. Soc. Édit. Géogr., Marit. & Colon., Paris, 351 p.
- Aubréville, A. 1962. Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia*, II, 1, 16-84.
- . 1967. Les étranges mosaïques forêt-savane du sommet de la boucle de l'Ogooué au Gabon. *Adansonia*, 7, 13-22.
- Belingard, C. ; Tessier L. ; Namur, C. de ; Schwartz D. 1996. Dendrochronological approach to the radial growth of Okoume (Congo). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 319 III, 523-527.
- Bertaux J. ; Schwartz D. ; Vincens A. ; Sifeddine A. ; Elenga H. ; Mariotti A. ; Fournier M. ; Mansour M. ; Mariotti, A. ; Fournier, M. ; Martin L. ; Wirrmann, D. ; Servant, M. Enregistrement de la phase sèche d'Afrique Centrale vers 3 000 BP par la spectrométrie IR dans lacs Sinnda et Kitina (Sud-Congo). Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Bertaux J. ; Sifeddine A. ; Schwartz D. ; Elenga H. ; Vincens A. 1996. Enregistrement sédimentologique de la phase sèche d'Afrique équatoriale ca. 3000 BP dans les lacs Sinnda et Kitina (Sud-Congo). *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996.
- Boulvert, Y. 1983. *Carte pédologique de la République centrafricaine au 1/1 000 000*. Notice explicative n° 100, ORSTOM, Paris, 125 p.
- Caratini C. ; Giresse, P. 1979. Contribution palynologique à la connaissance des environnements continentaux et marins du Congo à la fin du Quaternaire. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 288 D, 379-382.
- Cusset, G. 1989. La flore et la végétation du Mayombe congolais. État des connaissances. Dans : J. Sénéchal, M. Kabala et F. Fournier (dir. publ.), *Revue des connaissances sur le Mayombe*. PNUD/UNESCO/MAB, Paris, 103-136.
- Dechamps, R. ; Guillet, B. ; Schwartz, D. 1988a. Découverte d'une flore forestière mi-Holocène (5 800-3 100 BP) conservée *in situ* sur le littoral ponténégrin (R. P. du Congo). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 306 II, 615-618.
- Dechamps, R. ; Lanfranchi, R. ; Le Cocq, A. ; Schwartz, D. 1988b. Reconstitution d'environnements quaternaires par l'étude de macrorestes végétaux (pays Bateke, R. P. du Congo). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 66, 33-44.

- Delibrias, G. ; Giresse, P. ; Lanfranchi, R. ; Le Cocq, A. 1983. Datations de dépôts holorganiques quaternaires sur la bordure occidentale de la Cuvette congolaise (R. P. du Congo) ; corrélations avec les sédiments marins voisins *C.R. Acad. Sci., Paris*, **296** II, 463-466.
- Descoings, B. 1960. *Les steppes loussekes de la zone de Gakouba (plateau Bateke, R. du Congo-Brazzaville)*. ORSTOM, Brazzaville, 35 p.
- Dowsett-Lemaire, F. 1991. The vegetation of the Kouilou basin in Congo. Dans : R. J. Dowsett et F. Dowsett-Lemaire (dir. publ.), *Flore et faune du bassin du Kouilou (Congo) et leur exploitation*. Tauraco Research Report n° 4, Tauraco Press/Conoco, Belgique, 17-51.
- Duvigneaud, P. 1949. Les savanes du Bas-Congo. Essai de phytosociologie topographique. *Lejeunia*, **10**, 192 p.
- Elenga, H. 1992. Végétation et climat du Congo depuis 24 000 BP. Analyse palynologique de séquences sédimentaires du pays Bateke et du littoral. Thèse. Université Aix-Marseille III, 238 p.
- Elenga, H. ; Vincens, A. ; Schwartz, D. 1991. Présence d'éléments forestiers montagnards sur les plateaux Bateke (Congo) au Pléistocène supérieur. Nouvelles données palynologiques. *Palaeoecology of Africa*, **22**, 239-252.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. 1992. Changements climatiques et action anthropique sur le littoral congolais au cours de l'Holocène. *Bull. Soc. Géol. France*, **163**, 1, 83-90.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. 1994. Pollen evidence of late Quaternary vegetation and inferred climate changes in Congo. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **109**, 345-356.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. ; Bertaux, J. ; Namur, C. de ; Martin, L. ; Wirrmann, D. ; Servant, M. 1996. Diagramme pollinique holocène du lac Kitina (Congo) : mise en évidence de changements paléobotaniques et paléoclimatiques dans le massif forestier du Mayombe. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **323** IIa, 403-410.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. ; Bertaux, J. ; Fabing, A. ; Martin, L. ; Wirrmann, D. (en préparation). Étude palynologique du marais de la Songolo : changements de végétation d'origines climatique et anthropique sur le littoral congolais.
- Fabing, A. 1995. Contribution à la connaissance des paléoenvironnements holocènes du Sud Congo : étude par spectrométrie infrarouge de la carotte S 2 (marais de la Songolo, Pointe-Noire). Mémoire de maîtrise en géographie, Univ. L. Pasteur, Strasbourg, 92 p.
- . 1996. Comparaison des enregistrements palynologiques et ¹³C dans les lacs et tourbières d'Afrique centrale. Mémoire DEA, 127 p.
- Foresta, H. de. 1990. Origine et évolution des savanes intra-mayombiennes (R. P. du Congo). II. Apport de la botanique forestière. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. ORSTOM, Paris, 326-335.
- Giresse, P. ; Maley, J. ; Brenac, P. 1994. Late Quaternary palaeoenvironments in the Lake Barombi Mbo (West Cameroon) deduced from pollen and carbon isotopes of organic matter. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **107**, 65-78
- Guillet, B. 1981-1982. Rendements de la cacaoculture et formations végétales. Essai d'écologie pratique des forêts de la Sangha (Congo) et du sud-est du Cameroun. *Cah. ORSTOM, sér. Sci. Hum.*, XVIII, **1**, 63-106.
- Guillet, B. ; Maman, O. ; Achoundong, G. ; Mariotti, A. ; Girardin, C. ; Schwartz, D. ; Youta Happi, J. Évidences isotopiques et géochimiques de l'avancée de la forêt sur la savane au Cameroun. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Haffer, J. 1993. Time's cycle and time's arrow in the history of Amazonia. *Biogeographica*, **69**, 1, 15-45.
- Hamilton, A. 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. *Palaeol. Africa*, **9**, 63-97.
- Hartmann, C. ; Tessier, D. ; Pedro, G. 1994. Rôle des conditions pédoclimatiques sur la présence d'une savane en milieu forestier tropical africain. Cas de la savane de Dabou (Côte d'Ivoire). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **319** II, 12, 1525-1533.
- Kadomura, H. ; 1984. Problems of past and recent environmental changes in the humid areas of Cameroon. Dans : H. Kadomura (dir. publ.), *Natural and man-induced environmental changes in tropical Africa*. Hokkaido Univ., Sapporo, 7-20.
- Kadomura, H. ; Kiyonaga, J. 1994. Origin of Grassfields landscape in the West Cameroon highlands. Dans : H. Kadomura (dir. publ.), *Savannization processes in tropical Africa II*. Dept. Geogr., Tokyo Metropol. Univ., 47-85.
- Koechlin, J. 1961. *La végétation des savanes dans le sud de la république du Congo*. Mémoire ORSTOM, Paris, **1**, 310 p.
- . 1962. *Flore du Gabon. T. 5. Graminées*. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 292 p.
- Lanfranchi, R. ; Schwartz, D. 1990. Évolution des paysages de la Sangha (R. P. du Congo) au Pléistocène supérieur. Bilan des observations archéologiques, géomorphologiques, pédologiques et paléobiologiques. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, 248-259.
- Letouzey, R. 1968. *Étude phytogéographique du Cameroun*. Lechevalier, Paris, 508 p.
- . 1985. *Notice de la carte phytogéographique du Cameroun à 1/500 000*. Inst. Carte Intern. Végét./IRA, Toulouse/Yaoundé, 5 fasc.

- Makany, L. 1964. La côte atlantique du Congo : cadres géographiques et géologiques, leur influence sur la répartition de la végétation et sur les possibilités agricoles du territoire. Extrait du Symp. Scient. Pékin, 891-907.
- . 1976. Végétation des plateaux Bateke (Congo). *Trav. Univ. Brazzaville*, 1, 301 p.
- Maley, J. 1987. Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au quaternaire récent : nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecol. Africa.*, 18, 307-334.
- . 1990. L'histoire récente de la forêt dense humide africaine : essai sur le dynamisme de quelques formations forestières. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, Didactiques, 367-382.
- . 1992. Commentaires sur la note de D. Schwartz. Mise en évidence d'une péjoration climatique entre ca. 2 500 et 2 000 ans BP en Afrique tropicale humide. *Bull. Soc. Géol. France*, 163, 3, 363-365
- Maley, J. ; Giresse, P. ; Brenac, P. ; Thouveny, N. ; Kelts, K. ; Livingstone, D. ; Kling, G. ; Stager, C. ; Haag, M. ; Fournier, M. ; Bandet, Y. ; Williamson, D. ; Zogning, G. 1990. Paléoenvironnements de l'Ouest-Cameroun au Quaternaire récent : résultats préliminaires. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Palis, collect. Didactiques, 228-247.
- Mansour, M. 1993. Apport de la spectrométrie infrarouge quantitative à la reconstitution des paléoenvironnements dans la vallée du Niari (sud-ouest du Congo). DEA MNHN/Univ. Aix-Marseille II/ORSTOM, 49 p.
- Mariotti, A. 1991. Le carbone 13 en abondance naturelle, traceur de la dynamique de la matière organique des sols et de l'évolution des paléoenvironnements continentaux. *Cah. ORSTOM*, sér. Pédol., XXVI, 4, 299-313.
- Mpounza, M. ; Samba-Kimbata, M. J. 1990. Aperçu sur le climat de l'Afrique centrale occidentale. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, collect. Didactiques, 31-41.
- Peyrot, B. 1989. Paléoécologie du Gabon à 15 000 BP : situation théorique et implications sur la paléoécologie de la fin du Pléistocène. *Nsi*, 6, 115-125.
- Prance, G. T. 1982. *Biological diversification in the tropics*. Columbia Univ. Press New York.
- Preuss, J. 1990. L'évolution des paysages du bassin intérieur du Zaïre pendant les quarante derniers millénaires. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Palis, collect. Didactiques, 260-270.
- Ratpatron, P. ; Schwartz, D. À paraître. Histoire et dynamique des savanes incluses du Mayombe. I.-Description et localisation. Dans : F. Reversat et D. Schwartz (dir. publ.). Éditions UNESCO, Paris.
- Reynaud, I. ; Maley, J. 1994. Histoire récente d'une formation forestière du Sud-Ouest Cameroun à partir de l'analyse pollinique. *C.R. Acad. Sci., Sciences de la Vie*, 317, 575-580.
- Reynaud-Farrera, I. 1995. Histoire des paléoenvironnements forestiers du Sud-Cameroun à partir d'analyses palynologiques et statistiques de dépôts holocènes et actuels. Thèse. Univ. Montpellier II, 230 p.
- Reynaud-Farrera, I. ; Maley, J. ; Wirrmann, D. 1996. Végétation et climat dans les forêts du Sud-Ouest Cameroun depuis 4 770 ans BP : analyse pollinique des sédiments du lac Ossa. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 322 IIa, 9, 749-755.
- Richards, K. 1986. Preliminary results of pollen analysis of a 6000 year core from Mboandong, a crater lake in Cameroon. Dans : R. G. E. Baker, K. Richards et C. A. Rimes (dir. publ.), *The Hull Univ. Cameroun expedition 1981-1982 : Final report*. Hull Univ. Geogr. Dept., Misc. Series, 30, 1428.
- Riou, G. 1995. *Savanes. L'herbe, l'arbre et l'homme en terres tropicales*. Masson/Armand Colin, Paris, 270 p.
- Schnell, R. 1976. *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*, Vol. 3. Bordas, Paris, 459 p.
- Schwartz, D. 1988. Histoire d'un paysage : le lousseke. Paléoenvironnements quaternaires et podzolisation sur sables Bateke (quarante derniers millénaires, région de Brazzaville, R. P. du Congo). Études et Thèses. ORSTOM, Paris, 285 p.
- . 1991. Intérêt de la mesure du delta ¹³C des sols en milieu naturel équatorial pour la connaissance des aspects pédologiques et écologiques des relations savane-forêt. Exemples du Congo. *Cah. ORSTOM*, sér. Pédol., 26, 4, 327-341.
- . 1992. Assèchement climatique vers 3 000 BP et expansion bantou en Afrique centrale atlantique. Quelques réflexions. *Bull. Soc. Géol. France*, 163, 3, 153-161.
- Schwartz, D. ; Delibrias, G. ; Guillet, B. ; Lanfranchi, R. 1985. Datations par le ¹⁴C d'aliots humiques ; âge njilien (40 000-30 000 BP) de la podzolisation sur sables Bateke (R. P. du Congo). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 300 II, 891-894.
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. ; Lanfranchi, R. ; Guillet, B. 1986. ¹³C/¹²C ratios of soil organic matter as indicators of ecosystem changes in the Congo. *Geoderma*, 39, 2, 97-103.
- Schwartz, D. ; Dechamps, R. ; Guillet, B. 1989. Une flore holocène (8 000 BP) découverte à Ngidi (Congo). *Nsi*, 5, 9-14.
- Schwartz, D. ; Lanfranchi, R. 1990. Les remaniements de sols sur sables bateke dans la région de Brazzaville (Congo). Une mise au point. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, 167-182.

- Schwartz, D. ; Foresta, H de, Dechamps, R. ; Lanfranchi, R. 1990a. Découverte d'un premier site de l'Age du fer ancien (2110 ans BP) dans le Mayombe congolais. Implications paléobotaniques et pédologiques. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **310** II, 1293-1298.
- Schwartz, D. ; Guillet, B. ; Dechamps, R. 1990b. Étude de deux flores forestières mi-Holocène (6000-3000 ans BP) et subactuelle (500 ans BP) conservées *in situ* sur le littoral ponténégrin (Congo). Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, 283-297.
- Schwartz, D. ; Lanfranchi, R. ; Mariotti, A. 1990c. Origine et évolution des savanes intramayombiennes (R. P. du Congo). I. Apports de la pédologie et de la biogéochimie isotopique (^{14}C et ^{13}C). Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, 314-325.
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. ; Trouvé, C. ; Van Den Borg, K. ; Guillet, B. 1992. Étude des profils isotopiques ^{13}C et ^{14}C d'un sol ferrallitique sableux du littoral congolais. Implications sur la dynamique de la matière organique et l'histoire de la végétation. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **315**, II, 1411-1417.
- Schwartz, D. ; Foresta, H. ; Mariotti, A. ; Balesdent, J. ; Massimba, J. P. ; Girardin, C. 1996a. Present dynamics of the savanna-forest boundary in the Congolese Mayombe. A pedological, botanical and isotopic (^{13}C) study. *Oecologia*, **106**, 514-522.
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. ; Namur, C. de ; Foresta, H. de. 1996b. Une évaluation de la vitesse de progression des lisières forestières sur les savanes : trois études de cas au Congo. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, 183-185.
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. à paraître. ^{13}C and ^{14}C profiles of some ferralsols and podzols in the Congo.
- Trochain, J. L. 1957. Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. *Bull. I.E.C., Brazzaville*, **13/14**, 55-93.
- Tsafefac, M. ; Lahucq, J.-P. ; Guillot, B. ; Lengue Fobissie, B. 1996. Originalité climatique de la zone de contact forêt-savane au Cameroun déterminée par les données conventionnelles et satellitaires. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, 193.
- Van der Hammen, T. 1991. Palaeoecological background of neotropics. *Climatic change*, **19**, 37-41.
- Vanderyst, H. 1923. Études agrostologiques et forestières. *Bull. Agr. Congo belge*, **XIV**, **1**, 98-118.
- Van Neer, W. 1990. Les faunes de vertébrés quaternaires en Afrique centrale. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, collect. Didactiques, 195-220.
- Van Neer, W. ; Lanfranchi, R. 1986. Une association de faune et d'industrie du Tshitolién (Age récent de la Pierre, 7 000 BP) dans l'abri de Ntadi Yomba (région du Niari) en R. P. du Congo. Éléments nouveaux pour un essai de reconstitution du paysage congolais à cette époque. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **302**, sér. II, 831-834.
- Vennetier, P. 1968. *Pointe-Noire et la façade maritime du Congo*. Mém. n° 26, ORSTOM, Paris, 458 p.
- Vincens, A. ; Buchet, G. ; Elenga, H. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Namur C. de ; Schwartz, D. ; Servant, M. ; Wirrmann, D. 1994. Changement majeur de la végétation du lac Sinnda (vallée du Niari, Sud-Congo) consécutif à l'assèchement climatique holocène supérieur : apport de la palynologie. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **318**, sér. II, **11**, 1521-1526.
- Vincens, A. ; Elenga, H. ; Reynaud-Farrera, I. ; Schwartz, D. ; Alexandre, A. ; Bertaux, J. ; Mariotti, A. ; Martin, L. ; Meunier, J. D. ; Nguetsop, F. ; Servant, M. ; Servant-Vildary, S. ; Wirrmann D. *Réponse des forêts aux changements du climat en Afrique Atlantique Équatoriale durant les derniers 4 000 ans et héritage sur les paysages végétaux actuels* Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- White, F. 1983. *The vegetation of Africa*. UNESCO/AETF/UNSO Maps and Memoirs, 356 p.
- White, L. ; Oslisly, R. ; Abernethy, K. ; Maley, J. *L'Okoumé (Aucoumea klaineana) : expansion et déclin d'un arbre pionnier en Afrique centrale atlantique au cours de l'Holocène*. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Youta Happi, J. 1998. *Arbres contre graminées : la lente invasion de la savane par la forêt au Centre-Cameroun*. Thèse, Université Paris IV-La Sorbonne, Paris, 237 p.

Évidence de deux phases de formation dans les «méga» tourbières dérivées de forêts pluviales de Bornéo

GASTON SIEFFERMANN, MARC FOURNIER, JACK O. RIELEY,
SUSANNE PAGE

Introduction

Près de la moitié de toutes les tourbières de Bornéo est située à Kalimantan, dans la partie indonésienne de l'île. Les tourbes couvrent 80 000 km² essentiellement dans la zone côtière à moins de 60 m d'altitude (Andriess, 1974 ; Driessen et Soepraptohardjo, 1974). Contrairement aux tourbes des régions boréales et tempérées, qui se forment à partir de plantes de petite taille, les tourbes de Bornéo dérivent d'écosystèmes forestiers. La majeure partie des tourbières de Kalimantan s'élaborent à partir de débris végétaux, c'est-à-dire en fait à partir de l'eau de pluie et du gaz carbonique de l'atmosphère ; elles ne contiennent pas de matière minérale. Le facteur responsable de l'accumulation est la stagnation temporaire ou permanente d'eau, qui empêche, tout comme le froid dans les hautes latitudes, la destruction par oxydation des débris végétaux ; ces tourbes peuvent, si les conditions s'y prêtent, évoluer avec le temps en lignites puis en charbons.

Principaux types de tourbes

Deux types principaux de tourbes peuvent être distingués selon leur situation : tourbes littorales et tourbes épaisses (Figure 1) (Sieffermann, 1988 ; Sieffermann *et al.*, 1988).

Les tourbes littorales situées dans la zone côtière dépassent rarement deux mètres d'épaisseur, elles reposent sur des dépôts d'eau saumâtre qui ont une composition différente des sédiments qu'apportent les rivières, elles contiennent une proportion importante d'argiles à teneur en silice, magnésium, fer et potassium plus élevée. De toutes les tourbes ce sont celles qui ont le poten-

tiel de fertilité le plus élevé ; mais la présence fréquente de pyrite peut être très gênante pour leur mise en valeur. À Kalimantan-ouest, leur âge se situe entre 800 et 4 500 ans BP (Diemont et Supardi, 1987). À Kalimantan-centre, elles n'ont pas été datées. Vers 10 à 30 km de la côte, ces tourbes deviennent peu à peu plus épaisses et passent progressivement aux tourbes dites ombrogènes.

Les tourbes épaisses ombrogènes, les plus largement représentées, diffèrent fondamentalement du type précédent par leur altitude plus élevée qui peut atteindre 60 m vers 150 km de la côte. Elles couvrent le paysage d'un manteau continu qui s'étend à Kalimantan d'est en ouest sur plus de 500 km ; elles peuvent dépasser 12 m d'épaisseur dans les zones les plus basses et 5 m d'épaisseur sur les interfluves. Ces tourbières reposent généralement sur des sédiments fluviaux anciens plus ou moins fortement podzolisés, essentiellement à base de quartz, de kaolinites, d'oxydes et hydroxydes de fer et d'alumine, elles sont agronomiquement parlant extrêmement pauvres. À Kalimantan-centre, elles sont plus anciennes que celles du littoral ; leur âge se situe entre 5 000 et 9 600 BP. Ces tourbes ne semblent pas actuellement en voie d'accroissement (Sieffermann *et al.*, 1988 ; Rieley *et al.*, 1992 ; Rieley *et al.*, 1993).

La présente étude se situe dans le bassin supérieur du fleuve côtier Sebangau ; dans une zone totalement recouverte de tourbe, nous avons étudié l'âge et l'épaisseur de la tourbe le long de deux layons à partir de l'axe de drainage jusqu'à l'interfluve à 20 km du fleuve (Figures 1 et 2)

La tourbe se présente en dôme et monte progressivement de l'altitude de + 7 m au fleuve jusqu'à + 19 m

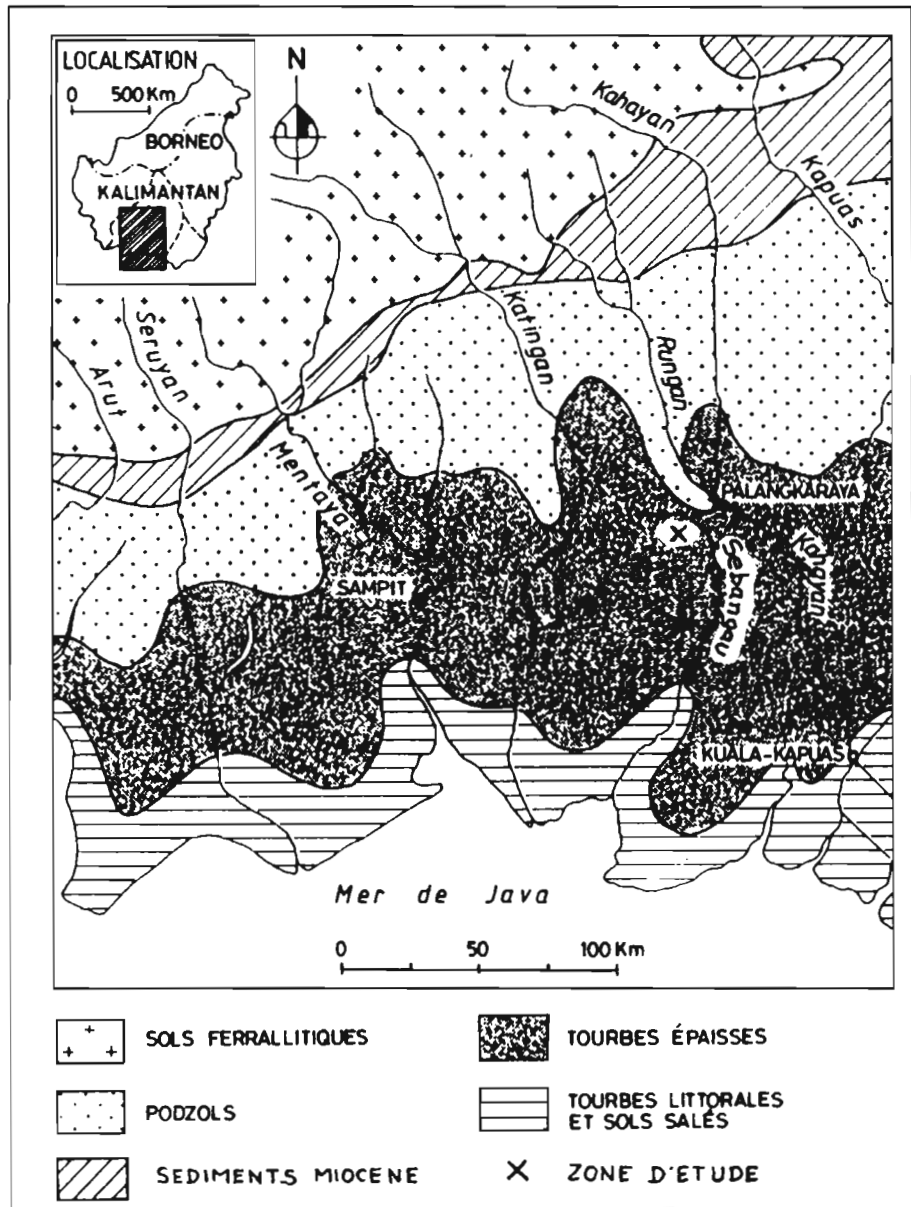


Figure 1
Succession des grands types
de sols à Kalimantan.

sur l'interfluve. La position des sondages est représentée sur la Figure 2 et les résultats des datations ^{14}C dans le Tableau 1.

Discussion

D'après les âges radiocarbone, il est possible de dégager les conclusions les plus significatives suivantes :

Deux groupes de tourbes d'âge différent peuvent être distingués :

- (1) Des *tourbes jeunes* (KB 1, 2, 3, 10, 7, 8/2 et RAV 13) n'excédant pas 2 000 ans BP et ne dépassant guère 3 m d'épaisseur. Ces tourbes comblent la vallée de la Sebangau jusqu'à 3 à 4 km du fleuve et se rencontrent aussi le long de quelques axes de drainage secondaires.
- (2) Des *tourbes anciennes* (KB 4, 5, 9, 6, RAV 15, 20 et JR11) antérieures à 6 000 BP, dépassant parfois 10 m d'épaisseur. Ces tourbes s'étendent sous des tourbes jeunes jusqu'à l'interfluve situé à 20 km de l'axe de drainage ; elles peuvent atteindre 9 600 BP vers 10 m de profondeur.

Le passage des tourbes jeunes aux tourbes anciennes est

brutal à environ 3 km du fleuve et totalement invisible sur le terrain. Dans la zone des tourbes anciennes, la fraction d'âge de moins de 2 000 BP (KB 7, KB 8/2, RAV 13) est uniquement présente dans le haut des profils situés près d'axes de drainage secondaires.

Les âges du profil RAV sont particulièrement intéressants. Les horizons de 4, 5 et 10 m de profondeur, respectivement datés de 8 450 et 9 600 BP, montrent que plus de 5 m de tourbe se sont accumulés en seulement 1 150 ans ; ceci correspond à une vitesse de formation d'un demi-mètre de tourbe par siècle. C'est une vitesse d'accumulation considérable, très supérieure à celles qu'on peut observer là ou des tourbes sous la même latitude continuent à s'accumuler actuellement. Ceci signifie, sans discussion possible, que la pluviosité était à l'époque très supérieure à aujourd'hui.

L'examen du tableau de l'âge des tourbes de la Sebangau montre un fait remarquable : il n'y a aucun âge compris entre 6 000 et 2 000 BP, ce qui semble signifier qu'il n'y a pas eu dans la zone de la Sebangau de formation notable de tourbe pendant cette période.

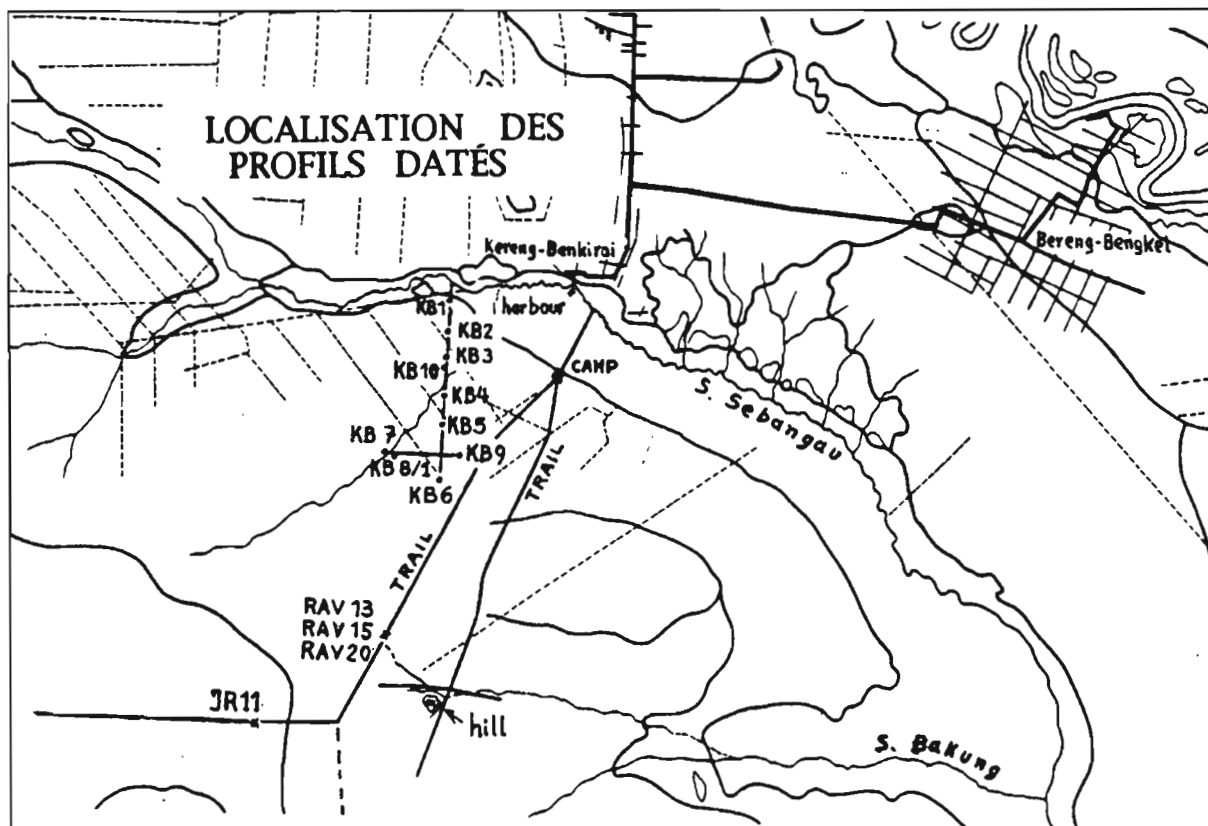


Figure 2 Position des sondages.

	Distance du fleuve (km)	Épaisseur de tourbe (m)	Profondeur du prélèvement (m)	Âge BP	Référence prélèvement	Numéro laboratoire	Nature de l'échantillon
Tourbes jeunes	1	3	3	140 ± 250	KB1	OBDY 485	Bois
	2	2	2	760 ± 210	KB2	OBDY 514	Bois
	3	3	2	1 760 ± 250	KB3	OBDY 487	Bois
	3,2	3,5	1,2	390 ± 210	KB10	OBDY 507	Bois
	6	> 4	1,2	400 ± 130	KB7	OBDY 509	Bois
	6	> 4	0,9	400 ± 150	KB8/2	OBDY 516	Tourbe
Tourbes anciennes	10	10	1,7	1 300 ± 50	RAV13	OBDY 1696	Bois
	4	> 4	3	6 920 ± 160	KB4	OBDY 488	Bois
	5	> 4	2,5	6 830 ± 270	KB5	OBDY 503	Bois
	5,5	> 4	3	6 580 ± 240	KB9	OBDY 513	Bois
	6	> 4	3	7 030 ± 1 270	KB6	OBDY 486	Bois
	10	10	4,5	8 480 ± 60	RAV15	OBDY 1550	Bois
			10	9 600 ± 60	RAV20	OBDY 1353	Bois
	23	8,7	2,8	6 670 ± 50	JR11	OBDY 1674	Bois

Tableau 1 Âges des tourbes de la Sebangau.

Conclusions

Ce travail montre l'existence d'une période de formation de tourbe sur de vastes étendues en faible pente à Bornéo entre 10 000 et 6 000 BP. La localisation même de ces tourbes, dans un paysage ouvert et mieux drainé qu'actuellement sur une extension est-ouest de plus de 500 km et sur une profondeur de 150 km implique forcément une très grande pluviosité pendant ces 4 000 années. Aucune autre explication ne peut être avancée. Cette phase beaucoup plus pluvieuse que l'actuelle coïncide avec le recul spectaculaire des calottes glaciaires européenne et nord-américaine et la remontée générale du niveau des océans.

Cette période de très forte précipitation a été suivie par une époque de 4 000 ans sans formation notable de tourbe, probablement moins pluvieuse. Au cours des

deux derniers millénaires, la genèse de tourbe a repris dans le fond de la vallée de la Sebangau, probablement non pas à cause d'une augmentation de la pluviosité, mais plutôt par l'engorgement accru de la vallée de la Sebangau dû de la remontée du niveau marin.

Références

- Andriess, J. P. 1974. *Tropical lowland peats in Southeast Asia*. Dept. Agric. Res, Royal Trop. Inst., Amsterdam. Communication 63.
- Diemont, W. H. ; Supardi. 1987. Accumulation of organic matter and inorganic constituents in a peat dome in Sumatra, Indonesia. *Proc. Int. Symposium on tropical peat and peatlands for development*. Internat. Peat Society. Yogyakarta (unpublished).

- Driessen, P. M. ; Soepraptohardjo, H. 1974. Soils for agricultural expansion in Indonesia. *Soil Res. Inst.*, Bogor, Indonesia. **1**, 53-65.
- Rieley, J. O. ; Sieffermann, R. G. ; Fournier, M. ; Soubies, F. 1992. The peat swamp forests of Borneo: their origin, development, past and present vegetation and importance in regional and global environmental processes. *Proc. 9th. Int. Peat Congress*, Uppsala, Sweden. **I**, 78-95.
- Rieley, J. O. ; Sieffermann, R. G. ; Page, S. E. 1992. The origin, development, present status and importance of the lowland peat swamp forests of Bornéo. *SUO*, **43** (4-5), 241-244.
- Sieffermann, G. ; Fournier, M. ; Triutomo, S. ; Sadelman, M. T. ; Semah, A. M. 1988. Velocity of tropical forest peat accumulation in Central Kalimantan Province, Indonesia (Borneo). *Proc. 8th Int. Peat Congress*, Leningrad, Section I, 90-98.
- Sieffermann, R. G. 1988. Le système des grandes tourbières équatoriales. *Annales de Géographie*, Paris, **544**, 642-666.

40

Feux, sols et écosystèmes forestiers tropicaux

CHRISTOPHE TARDY, JEAN-LOUIS VERNET, MICHEL SERVANT,
MARC FOURNIER, JEAN-CLAUDE LEPRUN, LUIS CARLOS PESSENDA,
ABDELFTTAH SIFEDDINE, MARIA-EUGENIA SOLARI, FRANÇOIS SOUBIES,
BRUNO TURCO, LUC WENGLER, AVEC LA COLLABORATION
DE STÉPHANE VACHER, SYLVIE JÉRÉMIE, GRÉGORIO CECCANTINI,
RENATO CORDEIRO ET RJTA SCHEEL

Introduction

La sensibilisation au phénomène des feux de forêts dans les écosystèmes tropicaux est née d'observations de natures et de contextes différents.

Depuis ne serait-ce que les vingt dernières années, de gigantesques incendies sont apparus en de nombreux points du globe et n'ont pas épargné la zone intertropicale. Si certaines formations végétales sont connues pour être régulièrement affectées, voire même régulées par le passage des feux, les forêts denses humides n'ont pas cette réputation et ne semblent présenter aucune propension particulière à s'enflammer dans des conditions climatiques normales. Certaines en ont cependant été victimes et les effets désastreux de ces feux sur les écosystèmes forestiers ont posé la question de la responsabilité de ces phénomènes catastrophiques : climat ? homme ? action conjuguée des deux ? Dans tous les cas, s'il en était besoin, la fragilité de cette forêt tropicale, rapport à son inflammabilité potentielle, est confirmée et la compréhension des processus qui conduisent ou participent à cet état de fait apparaît primordiale : enjeu scientifique et économique.

En parallèle à ces observations, des lits de charbons de bois fossilisés dans les sols sont mis au jour lors de travaux d'aménagement et sont signalés lors d'investigations scientifiques, et ceci dans des zones forestières tropicales non connues, selon les données actuelles, pour être sujettes à incendie. En Amérique du sud notamment, l'évidence de paléofeux holocènes est mentionnée dans de nombreux travaux de recherche. Par ailleurs les changements paléoenvironnementaux enregistrés dans les sédiments démontrent l'existence d'importantes

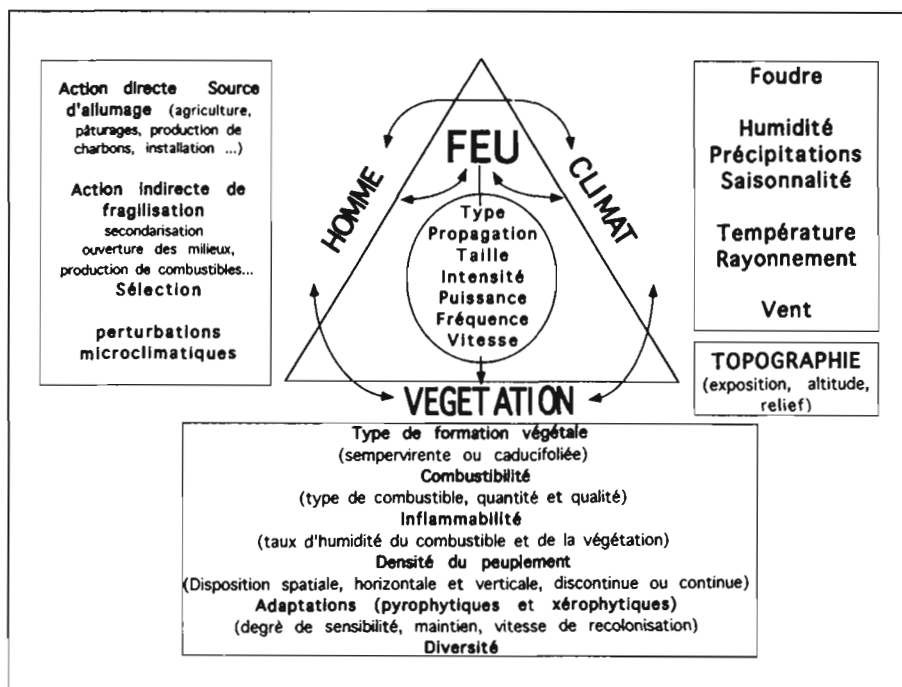
variations du climat et de la couverture végétale sur de grandes échelles de temps et ces données vont dans le sens d'une influence climatique sur l'occurrence des feux de forêts intertropicales.

En dernier lieu, l'avancée des études archéologiques en forêt tropicale, notamment en Guyane française, a elle aussi permis de révéler, sur de grandes distances, la présence de niveaux de charbons stériles d'artéfacts humains ; niveaux qui au départ ont pu poser certains problèmes aux archéologues, au vu surtout des datations très différentes de celles des périodes d'occupation. Il apparaît clairement que c'est grâce à la confrontation des connaissances et des expériences entre les problématiques anthropiques et paléoenvironmentalistes qu'il est possible de faire la lumière sur les différents phénomènes liés au feu qui se sont produits au cours des derniers milliers d'années.

Feux de forêts actuels

La répartition des feux de forêts dans le monde n'est pas uniforme. Dans la zone intertropicale, le feu est un facteur écologique indéniable pour les zones à forte saisonnalité. Les savanes, les formations arborées ouvertes, les forêts sèches caducifoliées ont évolué avec le feu (Mueller-Dombois et Goldammer, 1990) tandis que les forêts denses plus humides et surtout sous climat hyperhumide en sont le plus souvent exemptes. De la considération de ces différentes catégories, en tenant compte des données climatiques et écologiques actuelles, naît l'appréciation des différentes variables à l'origine des incendies et de leurs aspects quantitatifs (fréquence) et qualitatifs (type, intensité, taille). L'action humaine,

Figure 1 Le triangle du feu représentant les éléments indispensables pour le déclenchement d'un feu : une source, un combustible et de l'oxygène.



génératrice de feux, de plus en plus présente sur l'ensemble de la zone intertropicale, se surimpose aux facteurs naturels et vient souvent bouleverser l'équilibre préexistant jusqu'à masquer l'image du paysage qui devrait être en place.

Le Triangle du feu (Figure 1) représente les éléments indispensables pour le déclenchement d'un feu : une source, un combustible et de l'oxygène. Les trois principaux acteurs écologiques que sont le climat (incluant les phénomènes atmosphériques), la végétation et l'homme jouent sur l'un ou l'autre de ces éléments et interagissent entre eux.

À la lumière de toutes les observations actuelles et des multiples travaux sur les traces des feux passés, il est désormais impossible de considérer le feu seulement comme un artefact anthropique ; il s'agit bien d'une force naturelle active bien avant l'apparition de l'homme. Les seules conditions nécessaires à la production d'un incendie naturel sont un impact de foudre et un climat favorable à la propagation du feu provoqué.

La foudre est le seul phénomène atmosphérique, donc naturel, qui soit la cause directe de feux de végétation. Les orages se produisent partout dans le monde ; leur répartition n'est pourtant pas homogène et la zone intertropicale s'avère être, d'après les observations, « privilégiée » en la matière (Komarek, 1971). La foudre produit toujours une décharge électrique suffisamment chaude pour allumer un feu qui ensuite dépend de l'inflammabilité du combustible (Trabaud, 1989). Le taux d'humidité du combustible est donc la principale variable qui entre en jeu ; celle-ci est fonction notamment du climat, surtout à travers le taux d'humidité de l'air, les précipitations, la saisonnalité, la température, le rayonnement, le vent, mais aussi d'autres facteurs indirects comme la topographie. De cette manière se définit une zonalité géographique de fragilité par rapport au feu en fonction des caractéristiques climatiques régionales et locales.

Le régime pluviométrique agit moins par son aspect quantitatif que par la répartition annuelle des pluies. La durée et l'intensité de la saison ou des saisons sèches sous les tropiques sont déterminantes, de cette alternance dépend la quantité de combustible et la qualité en matière de taux d'hydratation. la saison sèche est la période de fragilité des végétations sous climat à saisons marquées. Par contre les zones fortement arrosées comme les zones côtières ou les reliefs montagneux bénéficiant également de forts taux d'humidité atmosphérique sont en quelques sortes protégées.

Le vent agit à plusieurs niveaux sur la propagation bien sûr mais également par son action desséchante.

La végétation joue un rôle à différents degrés sur la création d'un incendie de part sa combustibilité (aspect quantitatif de matériau) et son inflammabilité (capacité à prendre feu). Ces propriétés dépendent bien évidemment du type de peuplement en présence (sempervirent ou caducifolié) et de sa densité. Mais la végétation intervient également dans sa capacité de réaction au feu notamment grâce à ses plus ou moins bonnes adaptations à le supporter ou à recoloniser l'espace.

Le facteur humain quant à lui est en grande partie associé aux activités agricoles et aux défrichements qui conduisent ensuite à la secondarisation des milieux et augmentent la sensibilité des écosystèmes par rapport au feu.

Enregistrements des paléofeux intertropicaux

Dans le cadre géographique et chronologique défini par le programme ECOFIT la plus grande quantité d'enregistrements concernant les paléo-incendies se concentre essentiellement sur l'Amérique du sud. Au Brésil, la présence discontinue de niveaux de charbons sur plus de 400 km, le long de profils de tranchées de routes, est mise en relation avec l'éventualité d'anciens feux situés entre 6 000 et 3 000 BP et associée à l'hypothèse d'un « couloir

climatique sec » en Amazonie (Soubies, 1980). Des études géomorphologiques menées en Bolivie (Servant *et al.*, 1981) mettent en évidence plusieurs phases dites sèches dans le sud-ouest amazonien, avec des charbons attribués à deux périodes de dégradations forestières vers 7 000-5 000 BP puis 3 400-1 400 BP. Des « *rain-forest fires* » se seraient répétés durant les 6 000 dernières années en Colombie et au Venezuela (Sanford *et al.*, 1985; Saldarriaga et West, 1986). Dans le bassin du Rio Doce (Servant *et al.*, 1989), des charbons sont mentionnés, datés entre 8 620 BP et 1 300 BP.

L'intérêt a donc été grandissant pour les informations susceptibles d'être apportées par les charbons fossiles en tant qu'indicateurs d'anciennes perturbations par le feu des écosystèmes forestiers tropicaux et révélateurs d'incidents traumatiques lors des fluctuations plus sèches ou plus contrastées du climat des 10 000 dernières années — fluctuations identifiées par ailleurs par les études palynologiques (Absy *et al.*, 1991; Ledru, 1991).

Dès 1992 s'est donc instaurée au sein du Programme ECOFIT une problématique centrée sur l'étude des charbons de bois : « Atelier Charbons » et donc sur l'importance que peut représenter le feu dans la dynamique à long terme des forêts tropicales ainsi que sur les événements héritages au sein des écosystèmes actuels.

Types d'enregistrements des paléo-incendies

Niveau cartographique

Une recherche sur la localisation des profils pédologiques à charbons du Brésil a été effectuée (Leprun et Pereira Dos Santos) au moyen d'extractions à partir de la banque de données SISOLOS de l'EMBRAPA à Brasilia. Cette étude a permis d'observer à l'échelle du Brésil la répartition géographique des charbons mentionnés dans les profils décrits essentiellement lors des prospections pédologiques. Cette opération a permis de replacer cinq cent quarante-trois profils à charbons et de localiser des zones plus riches que d'autres, qui semblent refléter une plus grande occurrence des feux dans certaines régions, pourtant très différentes les unes des autres. Ces zones de fortes concentrations en charbons de bois dans les sols se situent autour de la grande dépression du Pantanal (sud du Mato Grosso), dans les savanes du Roraima et de la région de Brasilia, au niveau de la forêt d'altitude de la chapada de Ubajara, mais également dans l'État d'Espírito Santo (vallée du rio Doce et forêts dégradées de la Mata atlantica), du Minas Gerais (vallée de Jequitinhonta), le long de l'Amazone et sur l'île de Marajo.

Ces recherches doivent servir de point de départ de nouvelles études ceci afin de définir l'origine de la présence de ces niveaux de charbons : fruit d'incendies ou d'activités humaines anciennes.

Niveau géomorphologique

Dans le sud-ouest de l'Amazonie (Santa-Cruz-de-la-Sierra, Bolivie), des niveaux charbonneux ont été observés dans des dépôts détritiques (Servant *et al.*, 1981), marquant des phases de dégradations forestières par le

feu. Les datations situent les incendies entre 7 000 et 5 000 BP, puis entre 3 400 et 1 400 BP. De la même façon, dans la Mata atlantica (Bassin du Rio Doce, Brésil), des études géomorphologiques ont révélé des lits de charbons de bois associés à des débris végétaux intercalés dans des accumulations sableuses provenant de phases d'érosion intense (Servant *et al.*, 1989), attribuées à un épisode climatique sec ayant culminé autour de 8 000 BP.

Niveau sédimentologique

Des microcharbons de bois ont été identifiés lors d'études sédimentologiques dans des carottes provenant de la région de Carajas en Amazonie orientale (Siffedine *et al.*, 1994, Turcq *et al.*) ; ils sont attribués à des incendies holocènes successifs. Événements qui se corrélaient parfaitement avec les enregistrements d'ouverture forestière révélés par les données palynologiques entre 7 000 et 4 000 BP (Absy *et al.*, 1991).

Niveau pédologique

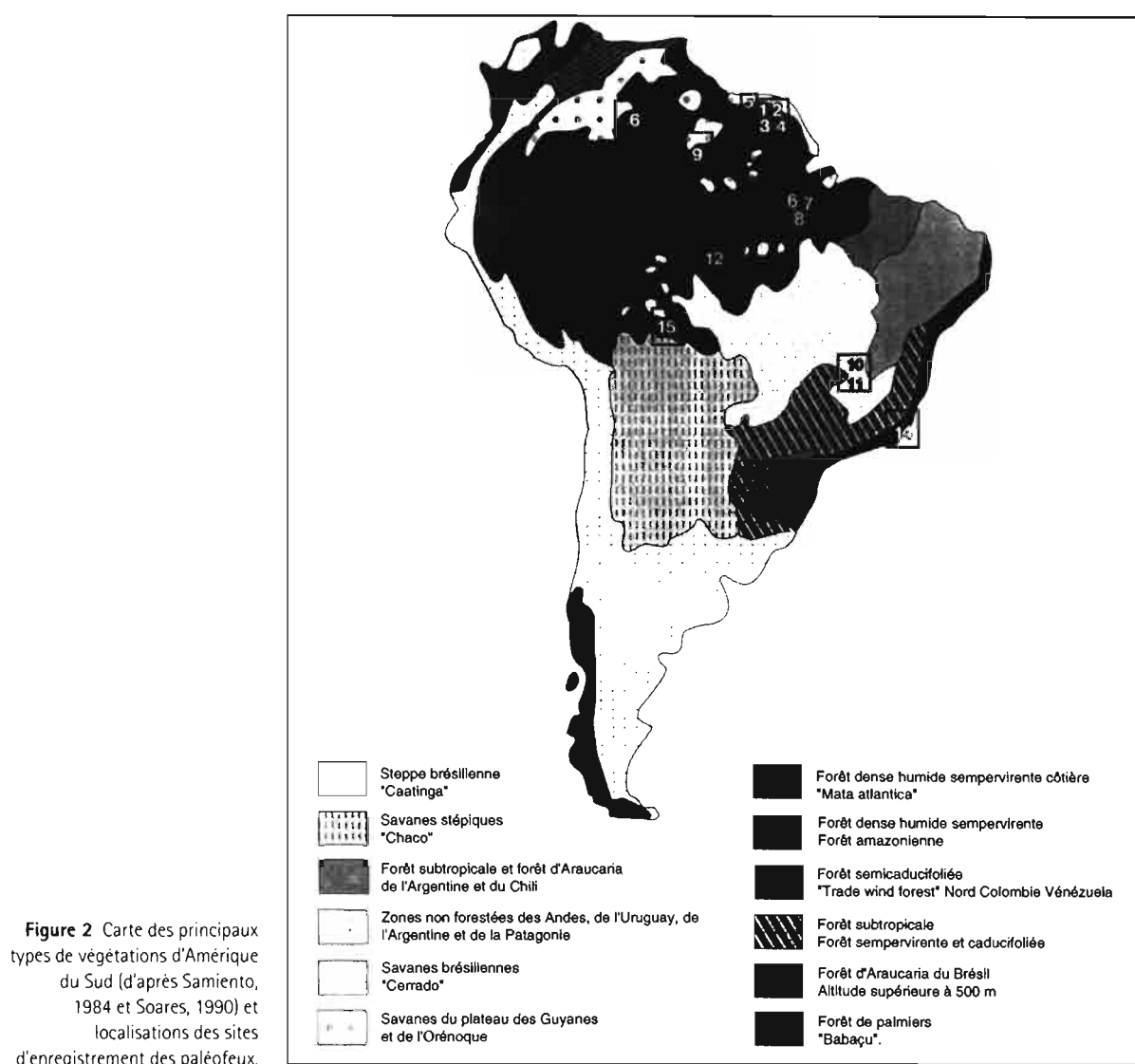
Les charbons de bois des sols ont été prélevés sur de nombreux sites. Dans la région de Carajas (Turcq *et al.*, 1996), les données se corrélaient bien avec les résultats des charbons des carottes sédimentologique et les études isotopiques de Carbone 13 du Roraima (Desjardins *et al.*, 1996) et de Salitre (Vernet *et al.*, 1995; Pessenda *et al.*, 1996). Les résultats issus des échantillonnages de charbons effectués à Salitre au Brésil (Vernet *et al.*, 1995) ont permis de mettre en corrélation les données avec les diagrammes polliniques (Ledru, 1993). Pour l'Holocène moyen, des incendies interviennent au début d'une importante période sèche à 6 000 BP au Brésil et en Guyane française (Tardy *et al.*, 1996).

Niveau anthracologique

Dans le cadre du Programme ECOFIT, un programme anthracologique, basé sur l'étude anatomique des charbons de bois dans le but de reconstituer les paléovégétations ligneuses, a été lancé en Guyane française (Tardy, 1992) et au Brésil (Vernet et Solari) au sein du Laboratoire de paléobotanique, environnement et archéologie (ESA 5059) de Montpellier.

Les paléoincendies : influence climatique/influence anthropique

L'argumentation paléoclimatique concernant l'origine des paléoincendies est de deux ordres. À l'échelle des dernières décennies, on observe que des perturbations de la circulation atmosphérique entraînent localement des sécheresses intenses plus ou moins longues — comme il est observé par exemple avec le phénomène El Niño (Martin *et al.*, 1992) —, périodes durant lesquelles se produisent parfois des incendies très importants comme à Bornéo en 1982-1983 (Bertault, 1991). À l'échelle plurimillénaire, ce sont toutes les corrélations entre les dates des événements de paléoincendies et l'ensemble des données paléoclimatiques apportées par les études palynologiques, sédimentologiques et géomorphologiques qui permettent d'affirmer le lien entre le facteur climat et le phénomène feu (Figure 2).



Cependant l'argument archéologique a été pendant longtemps et est encore parfois systématiquement la raison invoquée pour expliquer la signification des charbons de bois dans les sols tropicaux, et c'est par la même occasion l'hypothèse principale retenue contre l'existence des paléoincendies d'origine climatique. Il importait donc d'adjoindre à la problématique paléoenvironnementale sur les charbons fossiles une problématique anthropique. Cette recherche a pu être menée en Guyane (Tardy, 1993-1995) en collaboration étroite avec une équipe archéologique AFAN (Association pour les fouilles archéologiques nationales), dans le bassin du Sinnamary. Cette recherche a permis une étude pluridisciplinaire concernant la représentation des charbons dans les sols, l'étude stratigraphique fine des niveaux, la caractérisation quantitative et qualitative des dépôts charbonneux en contexte archéologique, la datation précise des différents événements liés aux feux enregistrés dans les sols. Ceci a conduit finalement à l'identification de périodes d'incendies (entre 10 000 et 8 000 BP et entre 6 000 et 4 000 BP) non liées à l'activité anthropique et donc d'origine climatique certaine. Une autre période de feux, quant à elle, située entre 2 000 et 1 500 BP, est attribuée à l'intervention possible des deux actions conjuguées.

Cadre chronologique des phases de paléoincendies

Les résultats sont présentés sous forme d'un tableau récapitulatif de tous les enregistrements connus de charbons fossiles datés (Figure 3).

Impacts des paléofeux et perspectives pour les recherches écologiques actuelles

Différentes hypothèses et problématiques sont à associer à l'occurrence des feux au sein des paléoécosystèmes tropicaux et quant à leur empreinte sur les écosystèmes actuels. L'action du feu dans le passé sur la végétation peut se traduire dans l'actuel de différentes manières, par exemple par le maintien d'une végétation adaptée, voire favorisée par le passage des feux, comme pour certaines forêts tempérées à conifères, certaines formations méditerranéennes, les forêts australiennes, les cerrados brésiliens, etc., où le feu semble avoir parfois plus un rôle régulateur que destructeur. Les forêts tropicales denses humides quant à elles ne semblent pas présenter d'adaptations particulières au feu, bien au contraire. Les incendies, dans leur cas, semblent se répéter beaucoup plus rarement au cours du temps, ont donc un effet que nous traduisons comme traumatique et ont sans aucun

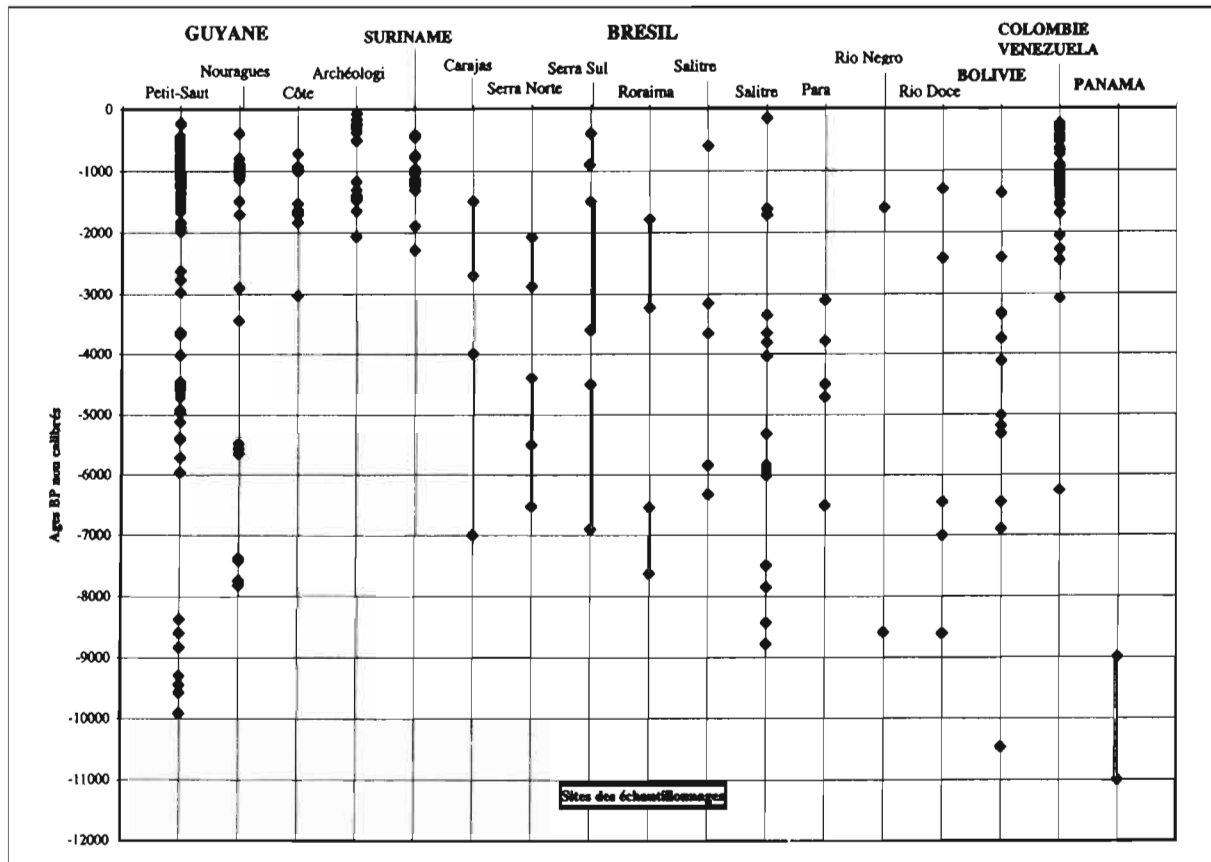


Figure 3 Localisation et datation des charbons de bois fossiles en Amérique du Sud.

doute leur part de responsabilité dans la mosaïque actuelle de la végétation qui est sensible à différentes échelles spatiales, voire jusqu'à très localement dans le cas des forêts intertropicales. Ainsi, il semble que durant les phases climatiques les plus drastiques, certaines espèces ont pu se trouver retranchées dans des refuges ou ont pu même disparaître de zones où elles étaient initialement présentes avant le passage des feux ; d'autres ont pu mieux s'adapter, voire même résister et se maintenir ; d'autres enfin ont pu recoloniser les milieux laissés vacants. Tous ces phénomènes, associés aux processus de régression et de progression plus ou moins rapides des espèces forestières strictes au retour des conditions favorables à leur réinstallation, sont sans doute une des clefs de la compréhension de la répartition des taxons et de la biodiversité actuelle.

La prise en compte des charbons de bois fossiles des sols en tant que vestiges des anciennes couvertures végétales qui ont brûlé permet de révéler les perturbations récentes holocènes qu'ont subit les écosystèmes et d'envisager une meilleure compréhension de la mise en place du paysage actuel.

Références

- Absy, M. L. ; Cleef, A. M. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Servant, M. ; Sifeddine, A. ; Ferreira Da Silva, M. F. ; Soubiès, F. ; Suguio, K. ; Turcq, B. ; Van Der Hammen, T. 1991. Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-est de l'Amazonie au cours des 60 000 dernières années. Premières comparaisons avec d'autres régions tropicales, *C. R. Acad. Sci. Paris*, **312** II, 673-678.
- Bertault, J. G. 1991. Quand la forêt tropicale s'enflamme. *Bois et Forêts des Tropiques*, **230**, 5-14.
- Briand, J. ; Jeremie, S. ; Vaccher, S. (à paraître). *Amérindiens du Sinnamary, étude des occupations anciennes en forêt équatoriale*. Document de l'Archéologie Française, Paris.
- Desjardins, T. ; Caneiro -Filho, A. ; Chauvel, A. ; Mariotti, A. ; Girardin, C. 1996. Dynamique de la limite forêt-savane dans le nord de l'Amazonie brésilienne au cours de l'Holocène. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, 125-128.
- Komarek, E. V. 1971. Lightning and fire ecology in Africa. *Annual Tall Timbers Fire Ecology 5-Conference. (Florida). Fire in Africa*, **11**, 473-511.
- Ledru, M. P. 1993. Late quaternary environmental and climatic changes in Central Brazil, *Quaternary Research*, **39**, 80-98.
- Leprun, J. C. ; Perreira dos Santos, J. C. 1993. Première tentative de localisation des profils pédologiques à charbons du Brésil. *Programme ECOFIT, Rapport d'étape*, p. 129-134.

- Martin, L. ; Fournier, M. ; Mourguiart, P. ; Sifeddine, A. ; Turcq, B. ; Absy, M. L. ; Flexor, J. M. 1993, Southern oscillation signal in South American Paleoclimatic data of the last 7 000 years, *Quaternary Research*, **39**, 338-346.
- Muller-Dombois, D. ; Goldammer, J. G. 1990. Fire in tropical ecosystems and global environmental change. *Fire in Tropical Biota*, Éd. Goldammer, 1-9.
- Piperno, D. ; Bush, M. B. ; Colinvaux, P. A. 1990. Paléoenvironments and human occupation in late glacial Panama. *Quaternary Research* **33**, 108-116.
- Rostain, S. 1994. Archéologie du littoral de Guyane. *Journal de la Société des Américanistes*, Paris, SMH, **80**, 10-46.
- Servant, M. ; Fontes, J. C. ; Rieu, M. ; Saliege, F. 1981. Phases climatiques arides dans le sud-ouest de l'Amazonie (Bolivie). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **292** II, 1295- 1297.
- Servant, M. ; Fournier, M. ; Soubies, F. ; Suguio, K. ; Turcq, B. 1989. Sécheresse holocène au Brésil. Implications paléométéorologiques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **309** II, 153-156.
- Soares, R. V. 1990. Fire in some tropical and subtropical South American vegetation types : an overview. *Fire in Tropical Biota*. Éd. Goldammer, 63-80.
- Soubies, F. 1980. Existence d'une phase sèche en Amazonie brésilienne datée par la présence de charbons dans les sols (6 000-3 000 ans BP). *Cahiers ORSTOM, série Géol.* XI, I, 133-148.
- Sanford, R. L. ; Saldarriaga, J. ; Clark, K. E. ; Uhl, C. ; Herrera, R. 1985. Amazon rain forest fires, *Science*, **227**, 53-55.
- Sifeddine, A. ; Frohlich, F. ; Fournier, F. ; Martin, L. ; Servant, M. ; Soubies, F. ; Turcq, B. ; Suguio, K. ; Volkmer, R, C. 1994. La sédimentation lacustre indicateur de changements des paléoenvironnements au cours des 30 000 dernières années (Carajas, Amazonie, Brésil). *C. R. Acad. Sci. Paris*. **318** II, 1645-1652.
- Tardy, C. ; Jeremie, S. ; Vacher, S. 1996. Identification de périodes de paléoincendies en Guyane française liés à des péjorations climatiques durant l'Holocène 10 000-8 000 BP, 6 000-4 000 BP et 2 000-1 500 BP. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, 269-270.
- Turcq, B. ; Cordeiro, R. C. ; Absy, M. L. ; Desjardin T. ; Ferreira da Silva, M. ; Ruivo, Sales, M. ; Martin, L. ; Sifeddine A. ; M. ; Suguio, K. 1996. Dynamique à long terme de la forêt tropicale dans la région de Carajás, Amazonie Orientale. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, 275-276.
- Trabaud, L. 1989. *Les feux de forêt*. Éditions France Sélection, 278 p.
- Vernet, J. L. ; Wengler, L. ; Solari, M. E. ; Ceccantini, G. ; Fournier, M. ; Ledru, M. P. ; Soubies, F. 1994. Feux, climats et végétations au Brésil central durant l'Holocène. *C. R. Acad. Sci.*, II, 1391-1397.
- Versteeg, A. H. ; Bubberman, F. C. 1992. *Surinam before Columbus*. Stichting Surinaams Museum, Paramaribo.

41

Approche diagnostique et numérique de l'influence du gradient thermique atlantique en situation ENSO sur la variabilité de la circulation de mousson boréale

SYLWIA TRZASKA, VINCENT MORON, BERNARD FONTAINE

Introduction

De nombreux travaux scientifiques ont mis en évidence des liens entre la variabilité interannuelle des précipitations tropicales et des anomalies de Températures de surface océanique (TSO) : par exemple un épisode El Niño induit d'importantes anomalies de précipitations et de circulation en plusieurs points du globe (Ropelewski et Halpert, 1987). Cependant les répercussions d'un tel événement sur le pourtour atlantique ne sont pas enregistrées systématiquement, ce qui laisse à penser que les anomalies propres à l'Atlantique interfèrent fortement avec le phénomène El Niño/Southern Oscillation (ENSO) sur cet espace, ainsi qu'avec l'évolution basse fréquence des TSO extratropicales. Dans le but de compléter les études diagnostiques et d'étudier l'impact conjoint des anomalies de TSO dans différentes régions de l'Océan mondial sur la pluviométrie autour de l'Atlantique, une étude numérique a été réalisée à l'aide d'un Modèle de circulation générale atmosphérique (MCGA). Elle se concentre dans un premier temps sur le mois d'août, afin d'étudier les anomalies de circulation atmosphérique pendant le maximum de mousson dans l'hémisphère Nord. Les résultats seront illustrés par les composantes du cycle hydrologique ainsi que de la dynamique atmosphérique.

Base diagnostique

Une simple analyse composite des anomalies de TSO lors des événements chauds de l'oscillation australe (considérée comme le forçage majeur de la circulation atmosphérique dans le domaine tropical) durant la période 1951-1990 montre que les événements ENSO ont été

accompagnés de deux structures différentes d'anomalies des TSO atlantiques correspondant aux deux configurations inverses du dipôle atlantique : Atlantique Nord chaud (resp. froid)/Atlantique Sud froid (resp. chaud) avant (resp. après) 1970. Ce renversement du dipôle d'anomalies atlantiques s'accompagne aussi d'importants changements dans les anomalies de l'océan Indien qui deviennent largement positives après 1970 (Figure 1).

La covariabilité des champs d'anomalies TSO peut être synthétisée à l'aide de l'analyse en composantes principales (ACP) (Richmann, 1986). Une ACP avec rotation Varimax effectuée sur les anomalies des TSO 1951-1990 met en évidence quatre modes propres

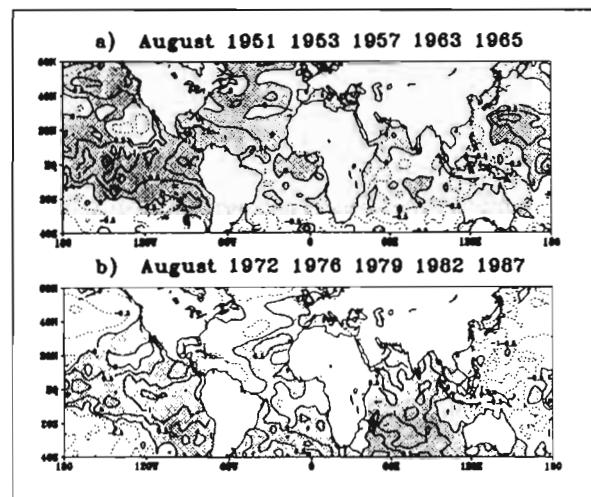


Figure 1 Champs composites d'anomalies de TSO au mois d'août pour les années ENSO. Isolignes tous les 0, 5 °C ; anomalies > 0 en gris ; anomalies < 0 en blanc.

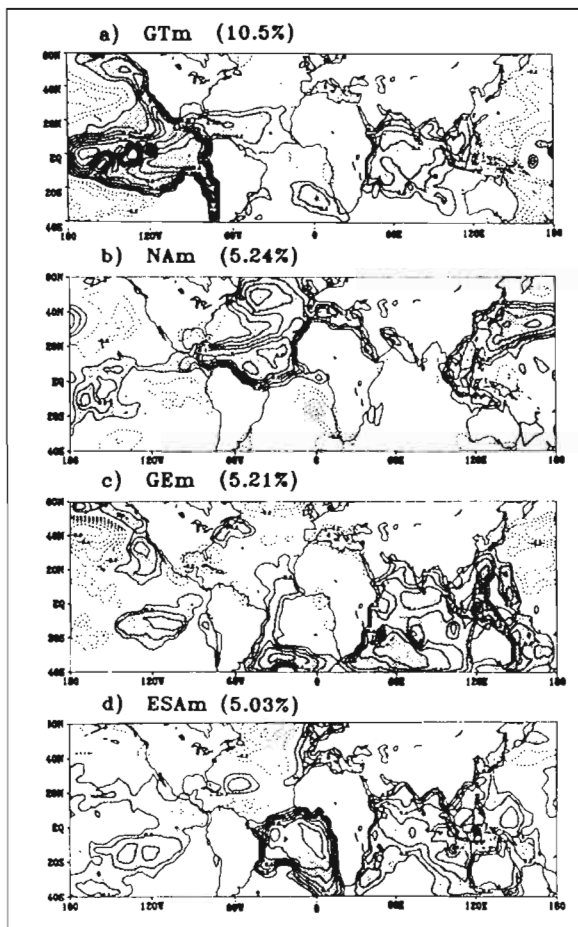


Figure 2 Les quatre premiers modes de variabilité des TSO. Isolignes tous les 0,1. Valeurs > 0 en gris ; valeurs < 0 en blanc.

orthogonaux : GTm reflétant l'ENSO, NAM concernant essentiellement l'Atlantique nord, GEM étant le mode extratropical et ESAm se manifestant surtout dans l'Atlantique sud et équatorial (Figure 2). Une configuration donnée d'anomalies peut être alors approximée à l'aide d'une combinaison de ces modes.

Simulations numériques

Dans toutes les études sur la variabilité climatique les modèles de circulation générale atmosphérique offrent un cadre cohérent pour formuler et tester des hypothèses et peuvent ainsi jouer un rôle complémentaire de celui des études statistiques basées sur l'observation. Dans le cas présent il s'agissait de déterminer l'impact du dipôle atlantique et des anomalies dans l'océan Indien sur les anomalies de circulation atmosphérique dues aux conditions ENSO. Un modèle de circulation atmosphérique nécessite les champs de surface, parmi lesquelles les TSO, comme conditions aux limites des intégrations. Trois champs globaux d'anomalies idéalisés ont ainsi été définis et ajoutés aux champs moyens de température utilisés comme conditions aux limites par le modèle (Figure 3) :

$$\text{ENSO} = 2 \times \text{GTm} - \text{GEM}$$

$$\text{ENATL+/-} = \text{ENSO} + \text{NAM} - \text{ESAm}$$

$$\text{ENATL -/+} = \text{ENSO} - \text{NAM} + \text{ESAm}$$

Un coefficient dimensionné permet d'obtenir des anomalies de TSO réalistes avec des maxima de l'ordre de 3,5 °C dans le Pacifique et 2 °C dans l'Atlantique.

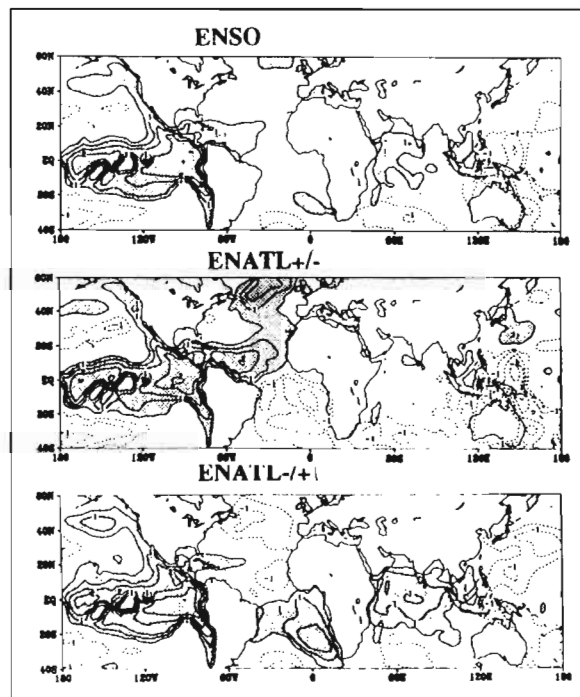


Figure 3 Les champs d'anomalies des TSO reconstitués à partir des modes propres de variabilité des TSO. Isolignes tous les 0,5 °C. Valeurs > 1 °C en gris ; valeurs < 1 °C en blanc.

Trois expériences de simulation numérique ont été effectuées à l'aide du MCGA ARPEGE Climat en version 1.1, modèle communautaire développé par le CNRM (Centre national de recherches météorologiques, Météo-France, Toulouse). Il s'agit d'un modèle spectral avec une résolution verticale de 30 couches comportant de nombreuses paramétrisations physiques et un schéma de végétation réaliste (Déqué *et al.*, 1994). La résolution horizontale T42 correspondant à 64 lat. × 128 long. soit environ 2,8° × 2,8°, a été choisie. Afin de tenir compte de la variabilité interne du modèle et de sa sensibilité à l'état initial de l'atmosphère, chacune des expériences a été constituée de trois intégrations démarrant dans des conditions initiales différentes. Chacune des intégrations comprend cinquante jours, dont environ les vingt premiers permettent au modèle d'oublier les conditions initiales ; seuls les trente-et-un derniers, qui couvrent le mois d'août, sont pris en compte dans les résultats. La vérification de la signification statistique des résultats est effectuée par rapport aux résultats des mois d'août des dix années de simulations de l'expérience AMIP (1979-1988) (Gates, 1992).

Résultats

L'impact des configurations idéalisées de TSO est présenté sous forme de cartes d'anomalies pour le mois d'août. Deux paramètres clés ont été retenus : la circulation en haute troposphère (vent zonal à 200 hPa) pour illustrer les signaux dynamiques grande échelle et les précipitations pour apprécier l'impact sur le cycle de l'eau.

Le vent zonal à 200 hPa

Il s'agit d'un niveau caractérisé par la présence du Jet tropical d'est (JTE), signal planétaire de la mousson boréale. La Figure 4 montre les valeurs brutes de ce

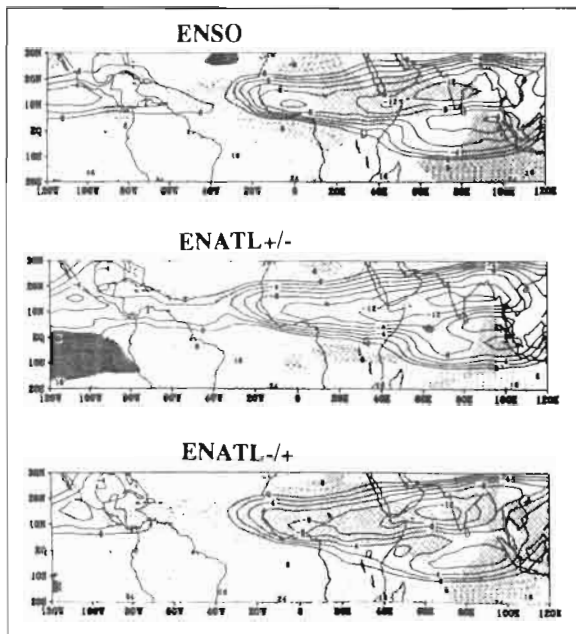


Figure 4 Vent zonal à 200 hPa. Valeurs < 0 en trait plein, > 0 en pointillé ; anomalies < 0 en gris foncé ; anomalies > 0 en gris clair.

champ, le flux d'est étant mis en valeur par les isolignes pleines. On remarque des différences considérables entre les différents forçages. L'expérience ENSO présente un ralentissement significatif du JTE par rapport à la moyenne AMIP dans son axe de vitesse maximale, ainsi que sur les flancs nord et sud et son extrémité ouest sur l'Atlantique. ENATL+/- atténue ces anomalies alors que ENATL-/+ présente des anomalies significatives sur la majeure partie du JTE.

Les précipitations

Le champ présenté est celui des anomalies de précipitations par rapport aux résultats AMIP sur la fenêtre ouest-africaine. On constate une légère péjoration des précipitations significatives sur le Sahel occidental dans l'expérience ENSO. La superposition des anomalies atlantiques chaudes au nord et froides au sud (ENATL+/-) permet une nette amélioration des précipitations sahéniennes, alors que les anomalies atlantiques inverses (ENATL -/+) provoquent une diminution significative des précipitations sur tout le Sahel et une augmentation sur la côte guinéenne pendant la petite saison sèche.

Ces résultats montrent clairement le rôle modulateur des anomalies de TSO atlantiques en phase ENSO sur la pluviométrie et la dynamique atmosphérique sur ses marges. Ils permettent d'envisager des hypothèses explicatives concernant la non stabilité des corrélations entre la variabilité pluviométrique sahénienne et l'ENSO (Janicot *et al.*, 1996).

Références

Deque, M. ; Dreveton, C. ; Braun, A. ; Cariolle, D. 1994. The ARPEGE/IFS atmosphere model: a contribution to the French community climate modelling, *Clim. Dyn.*, **10**, 249-266.

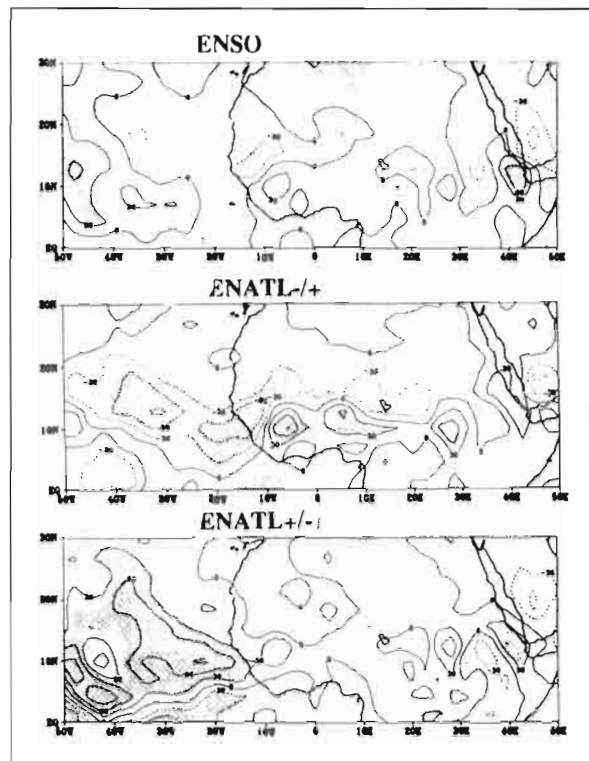


Figure 5 Anomalies de précipitations relativement à AMIP. Trait plein pour 0, 30, 60 et 100 mm/mois ; pointillé pour - 30, - 60 et - 100 mm par mois ; régions d'anomalies significatives en gris.

Fontaine, B. ; Trzaska, S. ; Moron, V. ; Camberlin, P. 1994. Variabilité du cycle de l'eau tropical en août en Afrique de l'Ouest en réponse aux modes propres de variabilité des SST dans le modèle ARPEGE-Climat. Atelier de modélisation de l'atmosphère. CNRM, Météo-France, Toulouse, 337-344.

Gates, W. L. 1992. The atmospheric model intercomparison project, *Bull. Am. Meteor. Soc.*, **73**, 1962-1970.

Janicot, S. ; Moron, V. ; Fontaine, B. 1996. Sahel droughts and ENSO dynamics, *Geophys. Res. Letters*, **23**.

Richman, M. B. 1986. Rotation of principal component, *Int. J. Climatol.*, **6**, 293-336.

Ropelewski, C. F. ; Halpert, M. S. 1987. Global and regional scale precipitation and temperature patterns associated with El Niño/Southern Oscillation, *Mon. Wea. Rev.*, **115**, 1606-1626.

Trzaska, S. ; Roucou, P. ; Bigot, S. ; Fontaine, B. 1994. Sensibilité du modèle ARPEGE-Climat aux modes propres de variabilité des températures de surface marine : l'exemple de mars. Atelier de modélisation de l'atmosphère. CNRM, Météo-France, Toulouse, 329-336.

Trzaska, S. ; Fontaine, B. ; Moron, V. 1994. Observational and numerical evidence of the influence of the reversing thermal gradient over the tropical Atlantic during El Niño conditions on the Sahel rainfall variability. *21st Conference on Hurricanes and Tropical Meteorology*.

42

Originalité climatique de la zone de contact forêt-savane au Cameroun déterminées par les données conventionnelles et satellitales

MAURICE TSALEFAC, JEAN-PAUL LAHUEC, BERNARD GUILLOT,
BÉATRICE LENGUE FOBISSIE, JEAN-BERNARD SUCHEL

Introduction

L'évolution des écosystèmes dans la zone de contact forêt-savane est depuis très longtemps au centre des préoccupations de la plupart des chercheurs. La présente étude se propose de faire ressortir les caractéristiques climatiques générales de la zone de contact au Cameroun en s'appuyant sur les données conventionnelles et sur les données de convection et de températures radiatives du satellite MÉTÉOSAT.

Caractéristiques physiques générales de la zone de contact forêt-savane au Cameroun

La zone de contact forêt-savane au Cameroun correspond à un vaste domaine compris entre le sixième et le quatrième degré de latitude nord, et entre le onzième et le seizième degré de longitude est (Figure 1). Elle appartient à la partie septentrionale du plateau sud-Camerounais, ensemble de reliefs constitués de formations précambriennes, autrefois vigoureusement plissées puis arasées par l'érosion (Figure 2). Ainsi s'est mise en place une surface subhorizontale où les altitudes oscillent le plus souvent entre 600 et 900 m, s'abaissant progressivement en moins de 350 m en direction du sud-est. La surface est très vallonnée dans le détail, car le réseau hydrographique y est ramifié à l'extrême. Des reliefs résiduels granitiques s'élevant parfois à plus de 1 200 m l'accidentent. Ces irrégularités se multiplient d'est en ouest à tel point que la frange occidentale du plateau prend un aspect réellement montagneux. Cette bordure montagneuse du plateau constitue ici une limite naturelle à

la zone de contact forêt-savane. Elle se prolonge vers le nord par le massif de Ngoro et par les rides appalachiennes de la région de Bafia-Ndom-Ndikiniméki. La zone d'étude se déploie ainsi principalement dans le bassin de la Sanaga, axe principal de drainage du plateau sud-Camerounais. Dans sa partie moyenne, elle s'élargit en une vaste dépression d'altitude modeste qui entaille profondément la bordure soulevée du socle.

Les traits originaux du climat

Ce relief inégal du grand plateau méridional suffit à diversifier les aspects du climat. En dehors des secteurs les plus déprimés, l'effet de l'altitude sur les températures est déjà très sensible. L'aggravation de la rugosité du relief du côté d'où vient la mousson, contribue beaucoup à étendre l'aire de fortes précipitations atlantiques assez loin vers l'intérieur, en suscitant dans le détail des phénomènes d'opposition des versants très significatifs. Bien que les grandes vallées aient en général une pluviométrie relativement déficitaire, elles facilitent par leur orientation la propagation des courants. En juillet-août lorsque l'activité de la mousson est maximale sur les régions littorales, la bordure du plateau se comporte en véritable barrière climatique entre le domaine des fortes pluies et le domaine subéquatorial intérieur où règne alors la petite saison sèche marquée par la prédominance de l'air austral stable.

Dans l'ensemble de la zone d'étude, la forêt ombrophile paraît avoir quelque peine à se maintenir là où la pluviosité est inférieure à 1 500 mm/an et le nombre de mois écologiquement secs supérieur à deux ou trois

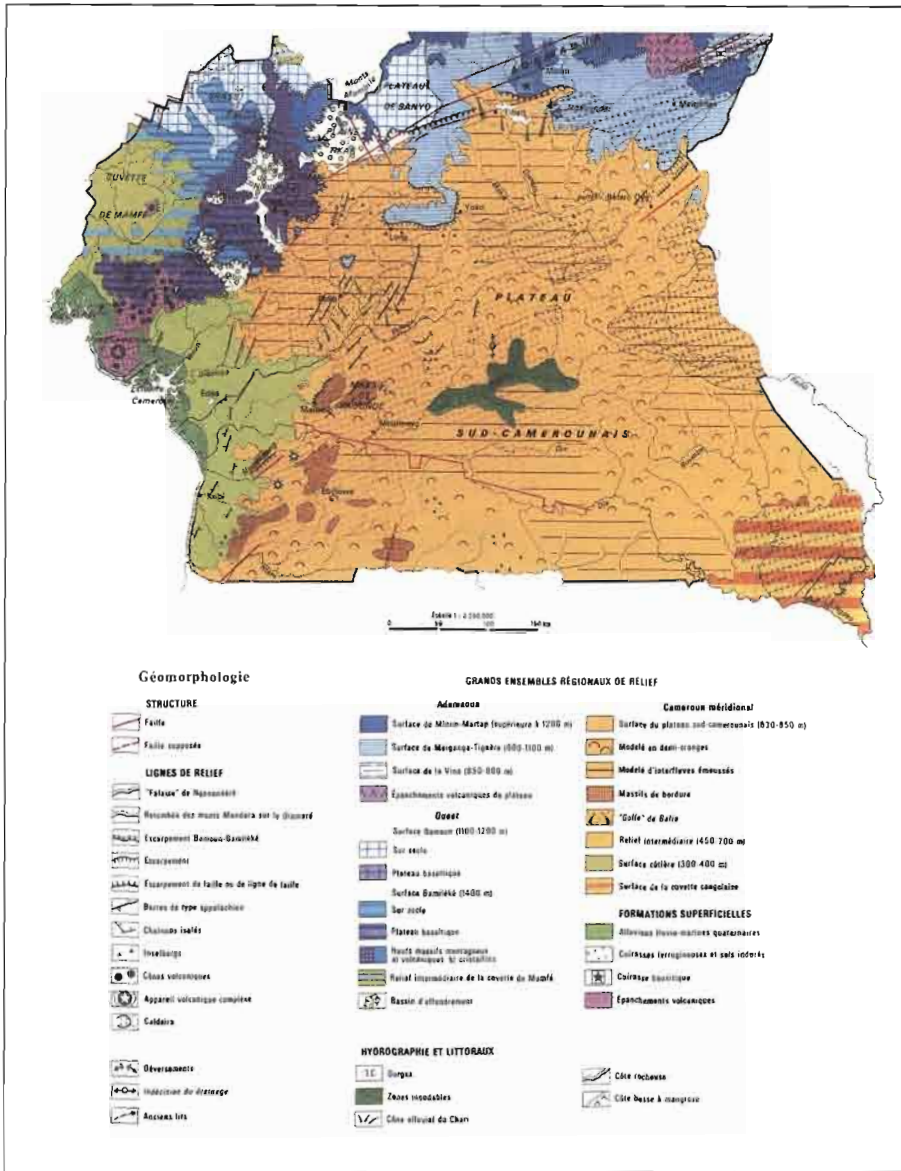


Figure 2 Localisation de la zone de contact forêt-savane par rapport aux grands ensembles morphologiques du sud Cameroun.

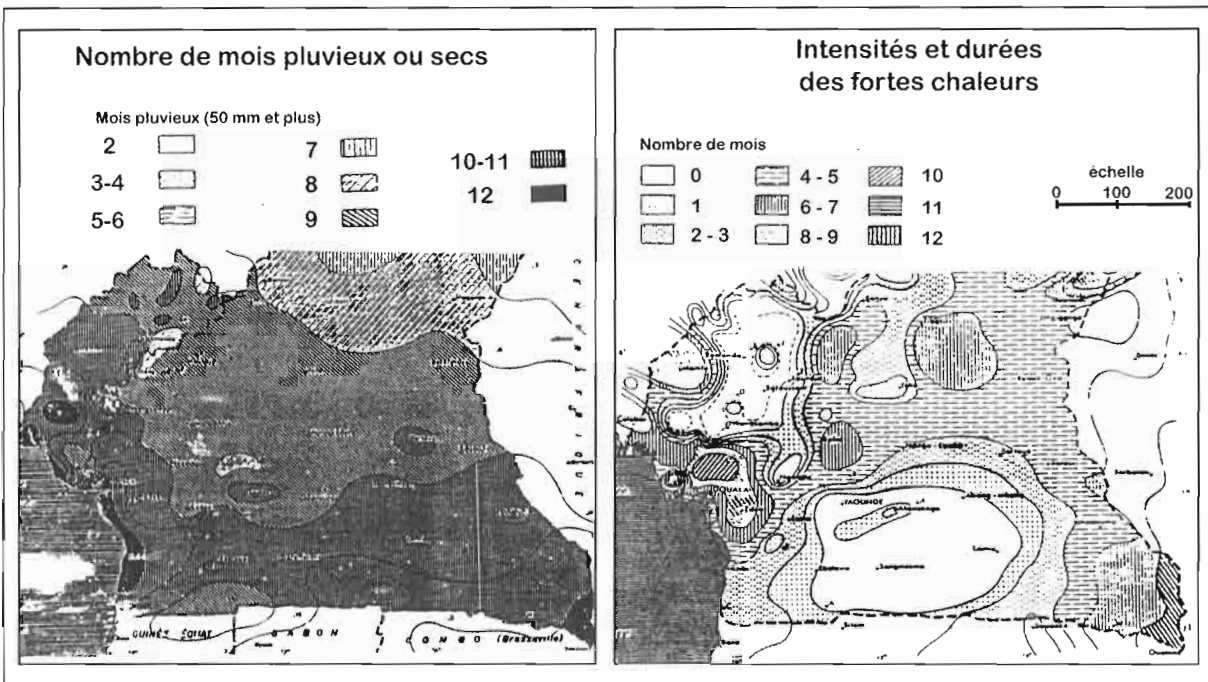


Figure 3 Nombre de mois pluvieux ou secs et intensités et durées des fortes chaleurs (nombre de mois dont la moyenne des températures maxima est égale ou supérieure à 30 °C).

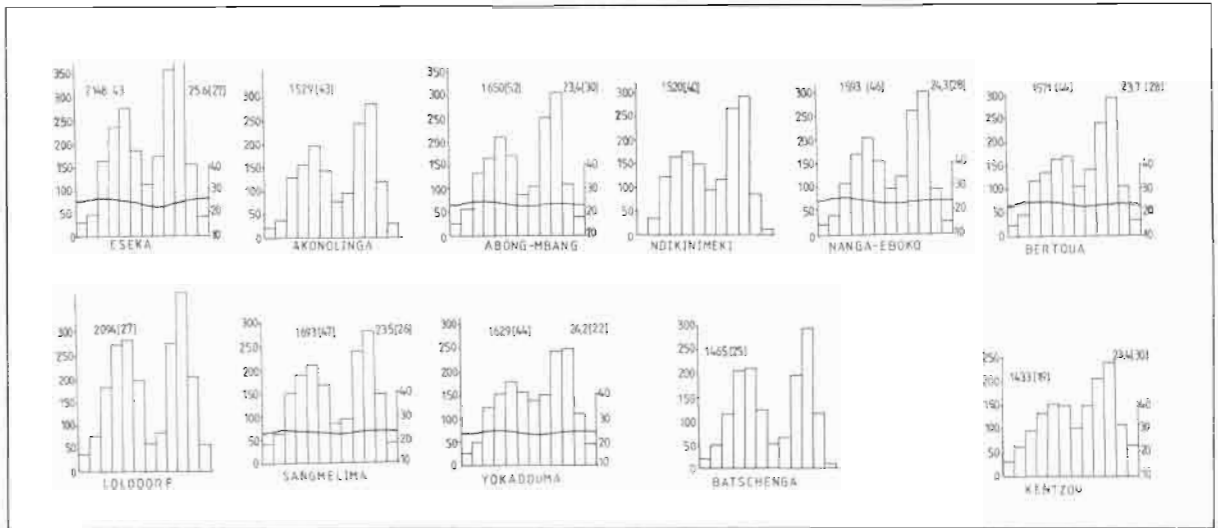


Figure 4 Régime des précipitations dans la zone de contact forêt-savane au Cameroun.

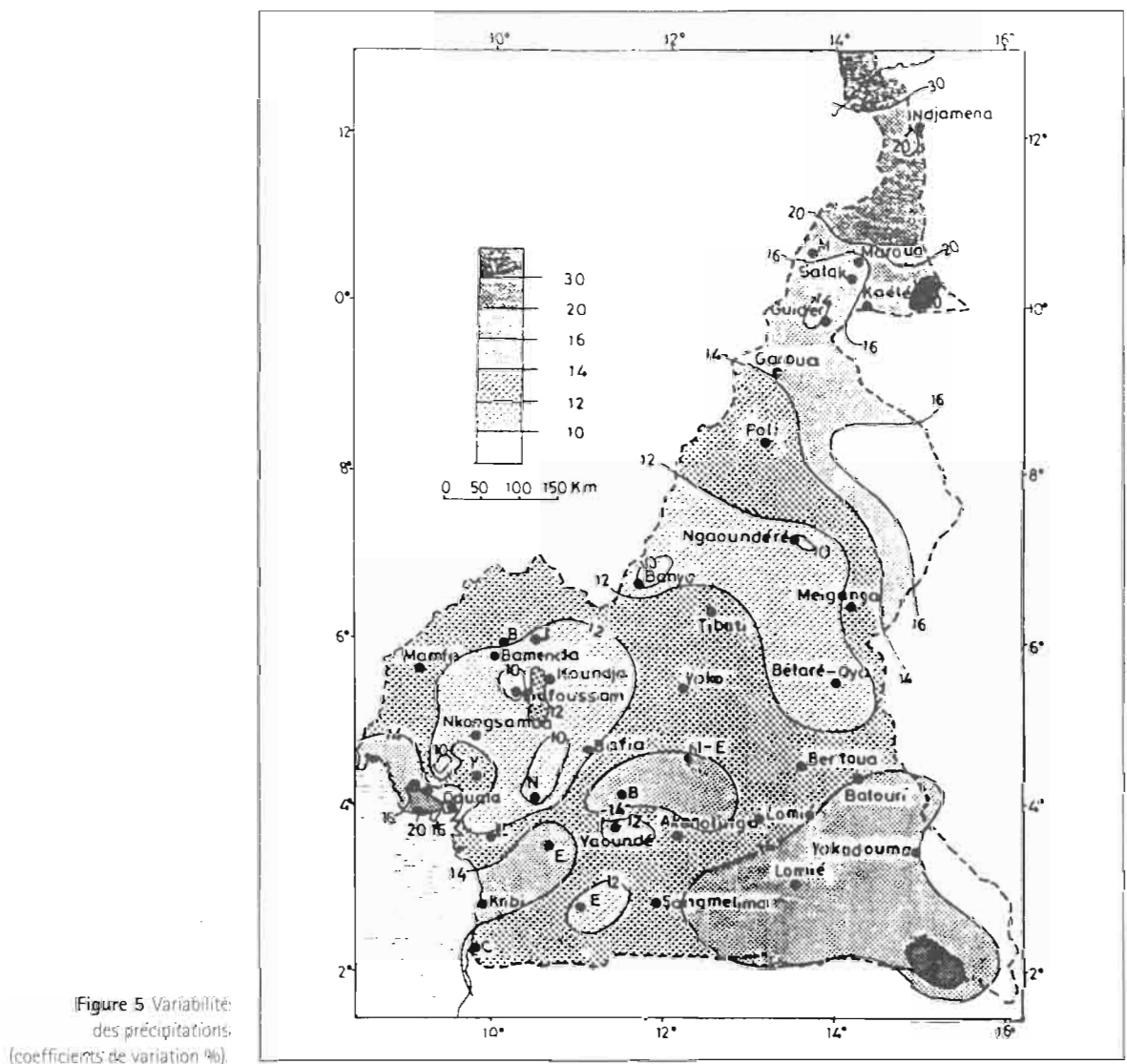


Figure 5 Variabilité des précipitations (coefficients de variation %).

est susceptible en elle-même au même type de répartition par le biais du mécanisme de foehn. Le contraste avec l'empire de la mousson n'en est que plus saisissant. Le rebord du plateau sud-camerounais de la baie de Panavia au bassin du Mbarn prend ainsi toute sa signification comme frontière climatique. En quelques dizaines

de kilomètres, on plonge dans le domaine des pluies tenaces et pénétrantes. Evodoula, à l'abri des dernières lignes de crêtes qu'entaille la Sanaga, ne recueille que 48 mm d'eau en juillet et 62 mm en août. À 67 km plus à l'ouest, Ngambé, dans sa haute vallée s'ouvrant au flux de mousson, en est déjà à 340 et 517 mm.

Si on considère à présent le nombre de mois pluvieux ou secs, référence faite à l'indice de Gaussen : $p = 2t$ (ou « p » représente les précipitations et « t » les températures), on se rend compte que la carte qui en dérive présente de nombreuses analogies avec la carte de la pluviosité moyenne annuelle dont elle accentue de façon caricaturale certains traits. L'axe des hautes terres occidentales ressort avec vigueur, laissant apparaître *a contrario* deux zones déficitaires correspondant respectivement à la plaine du nord et la partie septentrionale du plateau sud-Camerounais à mosaïque forêt-savane (Figure 3). On ne compte en moyenne que quatre mois très pluvieux à Meïganga, cinq à Tibati, six à Banyo. Ainsi, de part et d'autre de l'Adamaoua s'opposent sans ambiguïté le climat tropical à saison pluvieuse et à saison sèche alternée et le climat subéquatorial et équatorial à deux saisons pluvieuses séparées par deux saisons sèches d'inégale importance. L'élément le plus intéressant est la petite saison sèche des régimes du sud dont l'ampleur varie dans de fortes proportions. Il y a lieu de bien faire la distinction entre le domaine où la masse d'air australe anticyclonique stable et fraîche est encore très nettement individualisée et celui où on n'a plus affaire qu'à une masse d'air dégénérée sur les immensités forestières du centre-sud et du sud-est. À l'ouest l'enchevêtrement entre le domaine de mousson et celui du régime subéquatorial estompe le fléchissement estival des pluies et lui substitue un paroxysme d'autant plus puissant que l'orientation est favorable. Au sud, l'étalement des pluies dans l'année est bien le trait spécifique des régimes méridionaux d'affinité équatoriale même s'il n'a pas partout la même ampleur. Il s'accroît manifestement d'ouest en est.

L'étude de variabilité des précipitations (Figure 5) indique que cette dernière tend à s'accroître dans les zones de transition entre deux types de régimes pluviométriques. Le phénomène traduit un conflit d'influences au bilan inévitablement inégal d'une année à l'autre. En effet, les deux rémissions pluviométriques saisonnières qui sont la marque du rythme subéquatorial traduisent en fait dans les deux cas, la position marginale de la zone concernée eu égard aux processus propres à engendrer ou à empêcher la pluie. En hiver, ces latitudes peuvent subir tour à tour l'effet de rentrée de mousson propice à l'activité pluvio-orageuse ou celui de puissantes décharges boréales imposant momentanément le rude joug de l'harmattan avant de susciter le cas échéant un retour en force des précipitations. En été elles connaissent aussi bien des intermèdes de pluies intenses liées à des lignes de grains que des séquences parfois prolongées de temps stables dues à un débordement de l'alizé austral anticyclonique. La variabilité la plus forte concerne la saison sèche hivernale : la pluviométrie de décembre et même de janvier peut dépasser occasionnellement 100 mm à Batouri, à Ndikiniméki, à Doumé, etc. En revanche, nulle part on n'a observé une absence complète des précipitations en juillet ou en août ; les extrêmes de ces deux mois vont de 10 mm à 200 mm/mois dans le bassin de la Kadéï. L'irrégularité estivale s'exprime plus particulièrement par l'existence ou non selon les années de périodes d'interruption pro-

longée des précipitations. Ainsi, la zone de contact forêt-savane où s'affirme avec vigueur la petite saison sèche d'été est entourée d'une sorte de croissant de forte variabilité relative au contact à la fois de la zone soudanienne au nord, de l'empire de la mousson au nord-ouest, et de l'immense domaine continental où le rythme bimodal tend à s'effacer à l'est.

La tendance nette au déficit pluviométrique qu'on observe dans la zone de contact comparativement aux zones qui l'encadrent au nord au sud et à l'ouest est d'abord redevable au relief. Il est sûr que la topographie de cuvette et l'abaissement important de l'altitude par rapport aux hautes terres voisines favorisent l'échauffement et l'évolution dynamique diurnes. De fait, ces dépressions équatoriales et singulièrement celle de la moyenne sanaga s'individualisent comme des régions relativement chaudes : les températures moyennes annuelles ne descendent guère en dessous de 24 °C et excèdent localement 25 °C. Les fortes chaleurs se font encore plus pesantes en février-mars pendant lesquelles les moyennes des maxima peuvent dépasser 31 °C, voire 32 °C.

De la sorte l'ensemble du domaine constitue avec l'extrême sud-est du territoire les parties les moins tempérées du plateau sud-camerounais.

Ainsi deux types climatiques régionaux se distinguent à l'intérieur du domaine : le climat de cuvette abritée d'affinité océanique qui caractérise la dépression de la moyenne Sanaga et du Mbam inférieur à l'est des bourrelets montagneux qui le séparent des plaines côtières. Il est caractérisé par des précipitations modestes et de fortes chaleurs. Le bassin de la Kadéï se caractérise par un climat continental de nuance continentale marqué par une plus grande fréquence de la brume sèche une pluviosité tout à fait honorable alternant avec des séquences de sécheresse sévère. Tout cela confirme une forte variabilité des types de temps expression d'un climat aux évolutions brutales de style continental. L'étude des champs convectifs confirme en affinant les dispositions précédentes.

Une zone essentiellement déficitaire sur le plan convectif

La situation aux mois de décembre, janvier et février

L'ensemble du territoire camerounais se caractérise par des taux de convection bas : 0 %-6 %. À partir de 7 °N vers le nord du pays, le ciel est complètement dégagé de nuages froids sur la carte de décembre (Figure 6). Cette limite se situe pratiquement à 6 °N sur la carte de janvier mais remonte à 8 °N sur la carte de février. Ceci indique que la zone de convergence intertropicale dans son mouvement nord-sud atteint bien sa limite méridionale en janvier et remonte immédiatement après. Au-delà de ce mouvement, ce qui est intéressant sur les trois cartes, c'est l'allure des iso-valeurs de convection : les trames 3 %, 2 % et 1 % de convection passent à la limite méridionale des hautes terres du Cameroun après un décrochement vers le sud bien net sur le méridien 10 °E, et ne

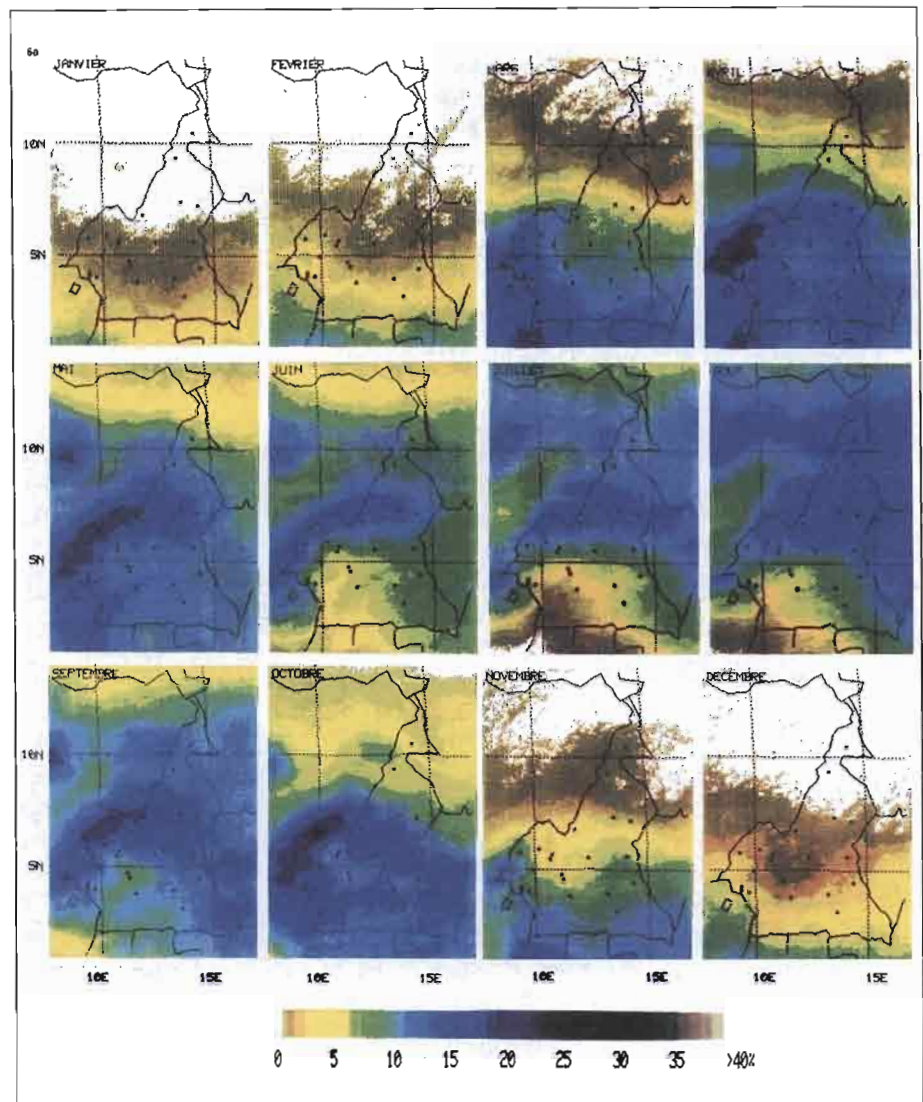


Figure 6 Nuages à sommet froid ($T < -40^{\circ}\text{C}$) en % du nombre d'images traitées (Orstom, Lannion, logiciel Triskel).

remontent vers le nord que plus à l'est au niveau de la longitude 15°E . Ce décrochement vers le sud, par rapport au dessin zonal dont on voit les bouts de part et d'autre du territoire camerounais notamment sur le Nigeria et Centrafrique à $7-8^{\circ}\text{N}$, montre bien que les hautes terres du Cameroun central influencent l'évolution de la zone de convergence intertropicale. Elles la retiennent plus au sud que sur les pays voisins permettant ainsi à l'air sec saharien de sévir pendant plus longtemps sur plus des trois cinquièmes du pays et donc anormalement sur la zone de contact forêt-savane. Les deux types de temps qui prévalent sur l'ensemble du territoire camerounais (le type A ou anticyclonique lié à l'harmattan — moins de 1 % de convection — et le type 2A (2-4 %), qui est une zone de transition encore marquée par la présence de la brume sèche et une activité orageuse diffuse accompagnée de quelques pluies) sont de nature à favoriser la sécheresse et les feux de brousse dans cette zone de contact.

La situation en mars et en novembre

Elle correspond à une situation d'intersaison. En mars, la zone de convergence intertropicale continue sa remontée vers le nord, alors qu'en novembre, on assiste à une situation contraire. Mais dans les deux cas, seule

une infime partie du pays au nord de 11°N bénéficie encore d'une faible convection.

Sur la carte du mois de mars, la zone d'occurrence variant entre 1 % et 4 % est relativement étroite et disposée suivant une orientation légèrement SE-NW. Sa limite sud se situe à $7^{\circ}5'\text{N}$ sur le méridien 10°E à 7°N sur le méridien 15°E . Les plages comprises entre 6 % et 12 %, assez rétrécies sur le Nigeria, se déploient largement à l'intérieur du Cameroun. En effet, après avoir traversé la frontière Nigeria-Cameroun aux environs de $6,5^{\circ}\text{N}$, sa limite sud passe à l'est de Fouban dans la plaine Tikar, suit pratiquement la vallée du Mbam, descend jusqu'à Yaoundé qu'elle dépasse légèrement à l'est, avant de longer la latitude de Lomié jusqu'en Centrafrique où elle remonte jusqu'à 5°N . Au sud de cette limite, la zone de forte convection (12-20 %) se déploie sur le littoral du pays et pousse une apophyse jusqu'à $6,5^{\circ}\text{N}$ sur la longitude 10°E . Elle couvre également la zone forestière au sud d'une ligne passant par Yaoundé-Lomié-Yokadouma. On reconnaît là une adaptation de la convection aux principaux obstacles orographiques et notamment aux reliefs et escarpements côtiers qui bordent les plateaux de l'intérieur. L'orientation nord-sud du trait de côte se conjugue aux escarpements et reliefs précités pour déterminer l'allure

méridienne des amas convectifs sur toute la côte camerounaise. Dès que s'estompe cette double influence, la bande de forte convection tend à redevenir zonale comme en Afrique occidentale, avec toutefois cette différence que les amas convectifs générés par la masse d'air équatorial la font remonter jusqu'à 5° N.

Sur la carte de novembre, les plages 6-12 % occupent souverainement la forêt camerounaise jusqu'à 4-5° N, c'est-à-dire jusqu'à la limite sud de la zone de contact forêt-savane. L'apophyse constatée sur la carte de mars au niveau du méridien 10° E reste, avec un îlot de forte convection sur le mont Cameroun. Toutefois, au contraire de la carte de mars, la zone correspondant aux tranches 6-12 % s'est rétrécie entre Mbanyo-Yaoundé et Bétaré-Oya, donnant ainsi l'occasion à la zone de moins de 1 % de convection de s'avancer un peu plus vers le sud.

Que retenir de tout cela ?

Nous avons donc en début de saison des pluies une zone de convergence avec deux branches nettes se recoupant en V sur le Cameroun méridional. Elle révèle un cheminement rapide de la mousson vers l'intérieur du pays suivant l'axe de la Dorsale camerounaise, pénalisant relativement les plateaux intérieurs à mosaïque forêt-savane. On retrouve des dispositions quasi-semblables sur la carte de novembre, avec cette fois une masse d'air continental beaucoup plus conquérante sur les plateaux intérieurs, et — toujours — une mousson persistante sur les hautes terres et donc sur les limites du domaine.

La situation en avril et en mai

Elle montre, s'il en était encore besoin que la Dorsale Camerounaise reste l'axe privilégié du cheminement de la mousson vers l'intérieur du pays, de sorte qu'il se crée au nord du plateau sud-camerounais, c'est-à-dire dans la zone de contact forêt-savane un déficit convectif par rapport aux régions environnantes. On voit très bien comment l'apophyse de forte convection se déploie en arc de cercle conformément à la morphologie de la Dorsale Camerounaise et rejoint la branche méridionale du V des cartes de mars et de novembre, dans un mouvement tournant dans le sens des aiguilles d'une montre sur la carte du mois d'avril. Ainsi s'isole la zone déficitaire à laquelle nous faisons allusion tantôt.

La situation en juin, en juillet et en août

Les dispositions notées sur les cartes précédentes se maintiennent, avec cette fois l'entrée en jeu d'un élément nouveau : c'est que le cœur de la convergence est bordée par deux zones de faible convection. La zone de faible convection méridionale, balaie le littoral et s'insinue jusqu'au cœur du plateau sud-camerounais. Si, au sud de Yaoundé, la forêt ombrophile connaît ce déficit convectif pour la première fois, au nord, la zone de contact forêt-savane en est victime pour une deuxième fois depuis la translation vers le nord de la zone de convergence. En revanche, la dorsale des hautes terres en est une fois de plus épargnée. Cette situation correspond aux types de temps 2D, responsables de la petite

saison sèche du plateau sud-camerounais. La faible convection est liée à la subsidence anticyclonique entretenue par l'alizé austral, et par les *upwelling* intenses en cette période de l'année dans le golfe de Guinée.

La situation aux mois de septembre et octobre

Le mois de septembre montre le recul du déficit méridional et l'installation souveraine de la mousson au sud de 8° N. Dans ce mouvement de retrait nord-sud, le relief continue de mettre en exergue le maximum convectif de l'axe des hautes terres, et les secteurs de faible convection, correspondant aux dépressions topographiques, ressortent clairement. La zone de contact forêt-savane fait figure de parent pauvre, même dans ce contexte de forte convection généralisée. Les types de temps correspondant à cette période de l'année sont liés à une mousson très épaisse donnant lieu à des pluies abondantes et de longue durée sous un ciel maussade.

De tout ce qui précède, il apparaît que les hautes terres de l'ouest du Cameroun sont un domaine privilégié de forte convection. Celle-ci s'y installe en maître dès le début de la saison des pluies, et ne les quitte que plus tard en fin de saison, quand les régions situées à la même latitude, mais plus à l'intérieur du pays, sont déjà livrées au souffle chaud et sec de l'harmattan. Si pendant l'hiver boréal elles marquent la limite sud de l'influence de l'alizé continental, en juin, juillet et août, elles bloquent l'alizé austral dans sa progression vers le nord. Les offensives de ces deux masses d'air sont cependant susceptibles de créer dans la région des déficits convectifs saisonniers pouvant entraîner de forts déficits pluviométriques.

Ainsi, les champs convectifs mensuels permettent de mieux comprendre l'organisation des types de temps sur le territoire camerounais. On retrouve *grosso modo* les différentes zones de temps reconnues et leur extension relative. Le relief constitue cependant un élément perturbateur fondamental qui n'autorise pas aisément la zonalité des phénomènes climatiques tels qu'on les observe ailleurs en Afrique occidentale. Les versants et domaines sous le vent de ces reliefs et donc la zone de contact forêt-savane et les hautes cimes subissent, même en pleine saison des pluies les assauts de l'alizé continental. Pendant les périodes de faible ampleur de mousson, les hauts plateaux du Cameroun central sont constamment balayés par des vents secs et violents qui cisailent les têtes des nuages cumuliformes qui se forment sur les versants méridionaux et occidentaux de la dorsale des hautes terres. C'est d'ailleurs cette protection orographique qui permet à la mousson de contourner cette dorsale dans le sens des aiguilles d'une montre et de mouiller quasi constamment ses versants nord alors que les versants orientaux sont dominés par le souffle chaud et sec de l'harmattan. Ainsi s'explique en partie la forêt congo-guinéenne et les savanes congo-guinéenne de transition qu'on observe sur les escarpements de la dépression de la Donga au nord de la dorsale et la mosaïque forêt-savane de ses versants orientaux.

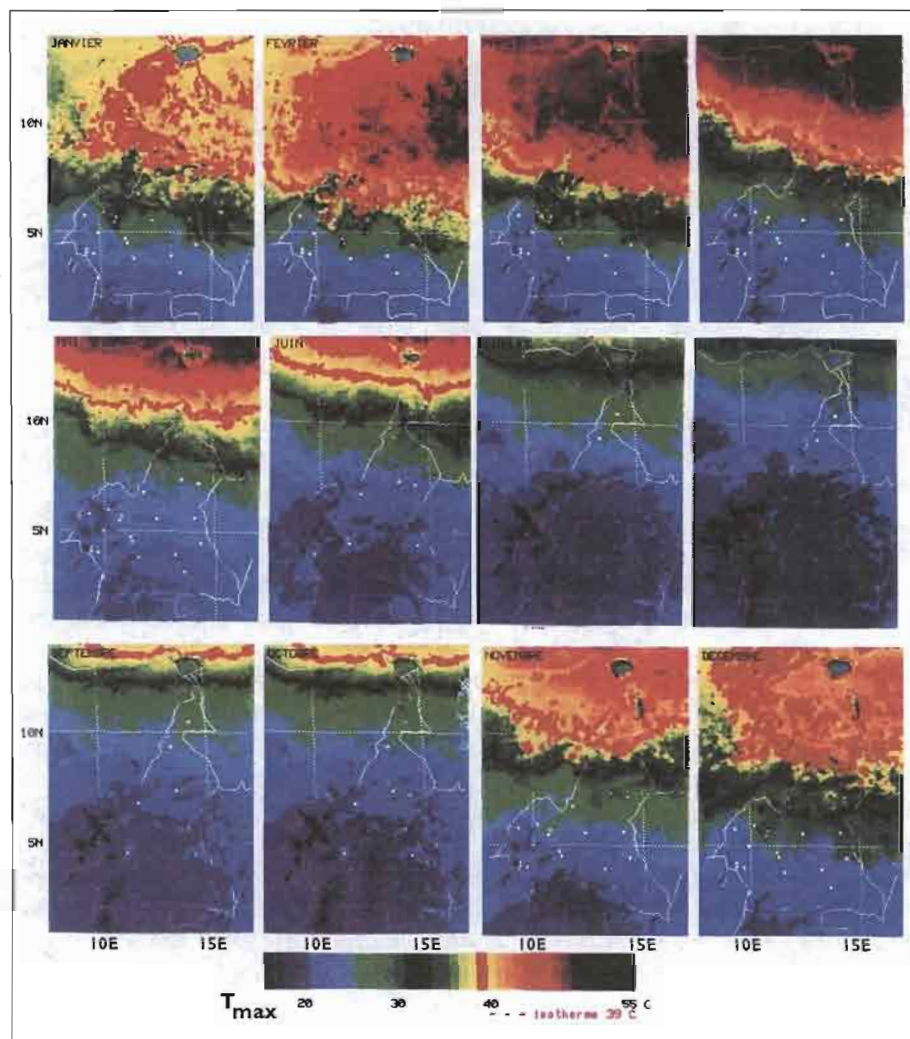


Figure 7 Température maximale de surface au Cameroun. Moyennes de 1986-1994 (Orstom, Lannion, logiciel Triskel).

Les champs moyens mensuels de température de surface

La situation en janvier, février et mars

Les cartes montrent la division du pays en deux grandes zones bien distinctes de part et d'autre de la limite septentrionale du plateau de l'Adamaoua (Figure 7). La zone nord plus chaude (couleur jaune à marron foncé) correspond au nord du pays dominé par le flux chaud et sec de l'harmattan : la température varie entre 39°C et 50°C. Le front thermique à 39°C est discontinu et on remarque qu'il est plus au sud qu'en janvier. Les isothermes 30-31°C matérialisés par les tons verts sombres marquent véritablement les limites du domaine sec. On constate alors que toute la Dorsale Camerounaise est drapée par le flux chaud et sec de l'harmattan qui dessine clairement ses contours. Les isothermes 30-31°C suscités passent aussi bien sur la carte de janvier que sur celles de février et de mars, au sud des hautes terres. De la cuvette de Mamfe, ils contournent les massifs du Manengouba, du Koupe du Nlonako, remontent par la vallée du Mbam, passent par le sud du plateau de l'Adamaoua pour ressortir à l'est du pays au niveau de Batouri. La limite septentrionale de la trame bleue marque aussi la limite nord de la forêt.

La carte du mois d'avril montre qu'une fois la limite méridionale de la Dorsale Camerounaise traversée, les bandes thermiques adoptent une disposition zonale sur le plateau de l'Adamaoua qui efface les sinuosités remarquées sur les cartes précédentes. Leur avancée est cependant retardée vers l'est du pays, en raison vraisemblablement de la moindre hardiesse de la dorsale qui permet au régime d'est de sévir encore sur la région.

Les cartes des mois de mai et juin montrent clairement qu'une fois l'Adamaoua franchi, la progression des bandes thermiques vers le nord devient très rapide. La zone de fortes températures (+ 39°C) s'est considérablement réduite. Au sud de la limite (30-31°C) les températures plus fraîches indiquent que la saison des pluies est déjà très bien installée. À cette époque de l'année, où la mousson est partout présente sous ces latitudes, les formations végétales présentent la même signature thermique que la surface de la mer.

Les cartes de juillet et d'août

Ces cartes montrent en effet que tout le pays baigne dans une atmosphère humide telle que le montrent les températures fraîches un peu partout. Dans ce contexte d'humidité généralisée les zones basses comme la plaine Tikar s'individualisent malgré tout. Il est intéressant de remarquer que la zone encre que l'on peut définitivement considérer comme sous influence de

l'alizé austral ne déborde que très peu la limite méridionale de la dorsale des hautes terres indiquant clairement que dans le contexte camerounais, cet axe de hauts reliefs constitue une limite climatique fondamentale. Ceci ne fait que confirmer ce que suggéraient déjà les cartes de convection.

Les situations en septembre et en octobre

Elles sont pratiquement identiques. Le front à 39 °C refait son apparition à la limite nord du lac Tchad. Tout le pays reste dominé par la mousson humide. Le fait saillant, c'est que la zone de température entre 18 et 19 °C s'effiloche considérablement dans sa frange nord. Ce qui est normal puisque le FIT a engagé son recul vers les latitudes méridionales. On voit bien que cette désintégration de la trame 18-19 °C se fait de l'intérieur du pays vers la côte, permettant aux hautes terres de se comporter en dernier rempart. Sur le plateau de l'Adamaoua, les reliefs isolés se comportent de la même façon et font figure d'îlots frais fragiles en face de l'avancée de l'air sec saharien désormais proche.

Les cartes des mois de novembre et de décembre

Elles renvoient aux situations de janvier et de février à quelques nuances près. On retrouve un front thermique à 39 °C très discontinu et dessinant une marqueterie qui isole des points frais très épars traduisant la sensibilité différentielle des sols à la sécheresse qui s'installe. Le rôle des hautes terres de l'ouest comme dernier promontoire frais et humide septentrional est net sur la carte de décembre. Au sud, la trame 20-25 °C matérialise une masse d'air de la mousson peu épaisse qui mouille encore les basses pentes des reliefs septentrionaux avant de s'étaler plus amplement sur le plateau sud-Camerounais et sur le littoral du pays. Les températures très fraîches associées au passage de l'alizé austral ne signalent plus qu'à l'extrême sud-ouest du pays.

Conclusion

La combinaison données conventionnelles, données satellitaires permet de montrer que le contact forêt-savane au Cameroun définit bien un domaine original marqué par la dégradation des conditions climatiques humides comparées à celles qui s'observent plus à l'ouest du pays à la même latitude. Cette caractéristique, la zone de contact la doit surtout à sa position au creux de l'arc montagneux qui barre le littoral et le centre du Cameroun et qui est particulièrement apte à exaspérer ou à freiner par effet de foehn notamment, les processus susceptibles de développer les précipitations dont on connaît les répercussions sur la végétation. La progression de la forêt sur la savane constatée récemment par plusieurs auteurs (Letouzey, 1968 ; Achoundong *et al.*, 1993) ne semble pas refléter la variabilité actuelle du climat caractérisée par le fléchissement général de la pluviométrie dans la zone d'étude, mais bien plus ses tendances lourdes à l'humidification. Pour trancher ce difficile problème, il faut considérer le climat non seulement comme composante du cadre dans lequel s'ex-

priment les différents éléments de la biosphère, mais aussi et surtout comme une ressource qu'exploitent ces éléments. Etablir les budgets et les bilans pour chaque élément par rapport à la ressource suppose des mesures fines allant de l'intérieur de la forêt à la savane. Il suppose qu'à côté des transects habituels de végétation, on mette en place des observatoires dans lesquels se retrouvent toutes les compétences appelées à réaliser des études synthétiques sur le devenir des écosystèmes.

Références

- Achoundong, G. ; Bonvallot, J. ; Youta Happi, J. 1993. Contacts forêt-savane au Cameroun et *Chromolaena odorata*: considérations préliminaires. *Third International Workshop on biological control and management of Chromolaena odorata*. Abidjan, 12 p.
- Encyclopédie de la république unie du Cameroun*, 1978. Paris, Éditions Jeune Afrique.
- Letouzey, R. 1968, *Étude phytogéographique du Cameroun*, Paris, Lachevallier.
- Morin, S. 1988. Hautes terres et bassins de l'Ouest-Cameroun : étude géomorphologique. Bordeaux, Université de Bordeaux III, 2 t. 1 190 p.
- Suchel, J. B. 1988. Les climats du Cameroun. Thèse d'état. Bordeaux, Université de Bordeaux III, 3 t.
- Tsalefac, M. ; Dagorne, D. 1990. Convection, relief et pluviométrie au Cameroun. *Veilles climatiques satellitaires*, 34.
- Tsalefac, M. 1991. Convection et formations végétales au Cameroun. *Veilles climatiques satellitaires*, 39.
- Nkanga Kamga, F. ; Tsalefac, M. ; Mbane, C. 1994. Variabilité pluvieuse sur le territoire Camerounais. Actes du 7^e Colloque International de Climatologie, Toulouse.

43

Stratégie de reproduction de deux communautés différentes de forêt dense en Amazonie colombienne. Résultats préliminaires d'une étude sur les arbres de la canopée

ARTHUR VAN DULMEN

Introduction

La biologie de la reproduction fournit les informations de base concernant la fonction, la cohésion et la régénération des biocénoses et des écosystèmes. Une telle connaissance est très importante pour mettre en place des stratégies appropriées pour la conservation de la nature, l'aménagement des forêts tropicales et leur régénération.

Il existe un nombre croissant de recherches sur la reproduction des communautés végétales (e.g. Opler *et al.*, 1980 ; Gentry, 1982, 1983 ; Bawa *et al.*, 1985 ; Forster *et al.*, 1986 ; Ramirez et Brito, 1992 ; Kato, 1996), mais les informations sur les modes de dispersion des graines et de pollinisation dans différents types de végétations sont encore rares. Dans les communautés végétales néotropicales, Gentry (1983) avait émis l'hypothèse qu'il était possible de distinguer des modes dans les stratégies de pollinisation et de dispersion. Ceux-ci peuvent être déterminés à partir des facteurs abiotiques comme les précipitations et le type de substrat et sont eux-mêmes largement indépendants des espèces qui sont représentées dans une communauté donnée. D'après une étude sur la végétation alpine d'Autriche, Luftensteiner (1979) a suggéré que les communautés végétales pouvaient être caractérisées par leur spectre de dispersion.

Cette étude a pour but de déterminer la fréquence relative des différents groupes d'animaux et des vecteurs abiotiques comme pollinisateurs et disséminateurs de graines dans des assemblages d'espèces arborées de la voûte de deux communautés contrastées de la forêt dense humide amazonienne : 1) une forêt périodiquement inondée sur une plaine d'inondation d'une rivière à eau blanche et 2) une forêt située sur la *tierra firme*.

Dans cette étude, nous avons mis l'accent sur la voûte de ces forêts, car c'est là que la plupart des espèces d'arbres, lianes et épiphytes forment leurs feuilles, fleurs et fruits. Beaucoup des forces sélectives qui affectent les arbres, et leur flore et faune associées, agissent dans les strates supérieures de la forêt.

Zone étudiée et méthodes

L'étude a été réalisée près de Peña Roja, un petit camp indigène situé près du site de recherche d'Araracuara (0° 37' S - 72° 20' W, 200 m d'altitude) dans une région humide (précipitations annuelles supérieures à 3 000 mm) de l'Amazonie colombienne. Afin de permettre les observations dans la voûte, deux voies aériennes ont été construites, l'une dans la forêt de la *tierra firme* et l'autre dans la forêt de la plaine d'inondation, périodiquement inondée par la Caquetá, une rivière à eau blanche qui prend son origine dans les Andes. Les deux chemins d'environ 50 m de long se situent à 25 m de hauteur. Le travail sur le terrain a eu lieu de septembre à décembre 1993, de juin 1994 à juillet 1995, et de novembre 1995 à avril 1996. Chaque pont et l'aire environnante ont été visités pendant six à sept jours toutes les deux semaines. Le nombre d'observations le plus grand a été effectué pendant le jour. Durant la nuit, les observations ont été effectuées une fois par quinzaine. Nous avons étudié tous les arbres, lianes, épiphytes et semi-épiphytes trouvés en fleur ou en fruit, sur une surface de 0,7 ha, autour de chaque pont. Les résultats obtenus sur les différentes espèces d'arbres sont présentés dans ce papier. Les observations ont été effectuées grâce à des binoculaires, un télescope et un dispositif

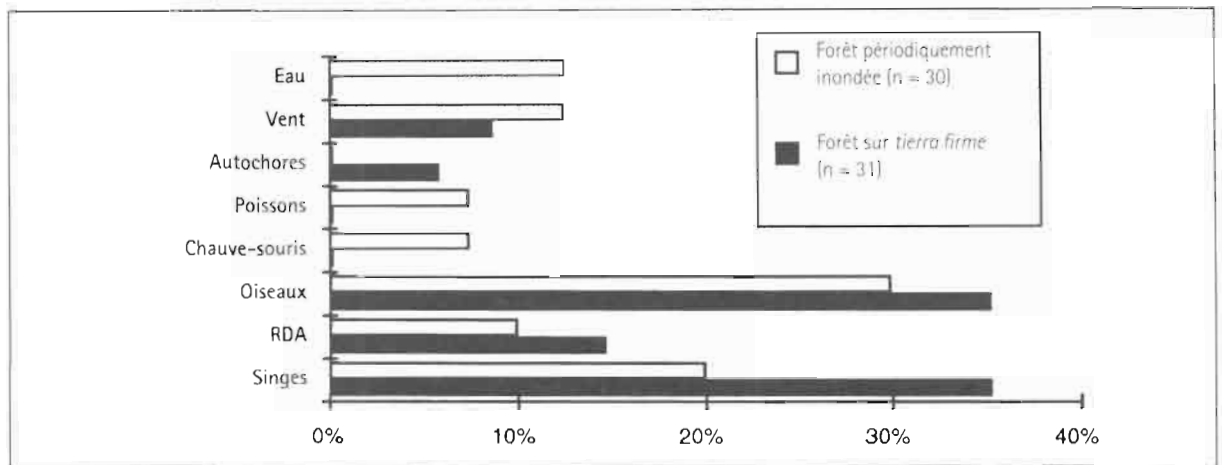


Figure 1 Importance relative des différents systèmes de dispersion pour chaque site [RDA : rongeurs disperseurs-amineurs ; n : nombre d'espèces d'arbres].

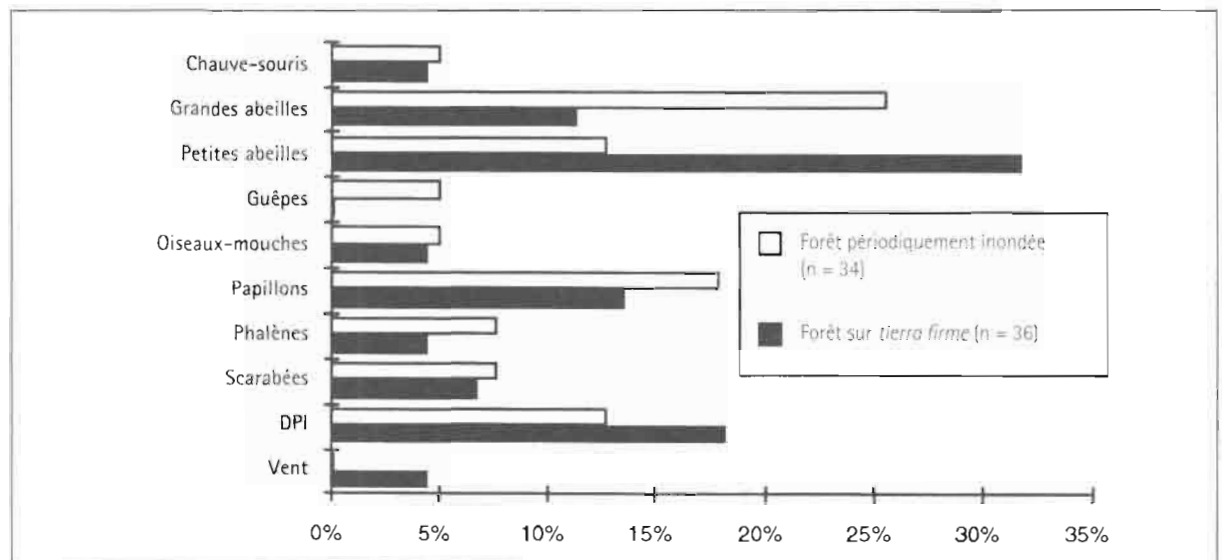


Figure 2 Importance relative des différents systèmes de pollinisation pour chaque site [DPI : divers petits insectes ; n : nombre d'espèces d'arbres].

spécial pour vision de nuit. Nous avons calculé pour chaque point la fréquence ou l'importance relative des pollinisateurs et des disperseurs de graines. Lorsqu'un arbre était pollinisé ou dispersé par plus d'un groupe, il a été décompté à chaque occurrence.

Résultats

Les spectres de dispersion des graines dans les deux types de forêts étudiés sont représentés dans la Figure 1. La zoochorie est responsable de la dispersion de plus de 75 % des arbres dans les deux sites. La dispersion des graines par les oiseaux et les singes est la plus fréquente. La dispersion par l'eau et les poissons, ainsi que par les chauve-souris, ne s'observe que dans la forêt de la plaine d'inondation. Sur la *tierra firme* — comme si cela devait compenser le manque de dispersion par l'eau et les poissons —, les agents de dispersion sont essentiellement les singes, les oiseaux et les rongeurs.

La Figure 2 montre le spectre de pollinisation dans les deux types de forêts : la pollinisation par les abeilles de petite et de grande taille, les petits insectes divers et les papillons est la plus importante. La pollinisation par les guêpes ne s'observe que dans la forêt périodiquement

inondée, alors que l'anémochorie ne se rencontre que dans la forêt de la *tierra firme*. La pollinisation par les chauve-souris, les phalènes et les scarabées est à peu près d'égale importance dans les deux types de forêts, avec 4 à 7 % de toutes les espèces de plantes pollinisées par chacun de ces vecteurs. Nous avons constaté des différences marquées entre les deux forêts quant à la fréquence de pollinisation par les différents groupes d'abeilles. Alors que, dans la grande plaine d'inondation, ce sont les grandes abeilles les pollinisateurs prédominants (fréquence 26 %, contre 11 % seulement pour les petites abeilles), sur la *tierra firme*, ce sont les petites abeilles (fréquence 32 % contre 13 % pour les grandes abeilles).

Discussion

De nombreuses études ont mis en évidence que plusieurs facteurs pourraient expliquer les fréquences différentes des différents systèmes de pollinisation et de dispersion des graines dans différents écosystèmes. Les spectres de dispersion varient avec l'altitude (Franzen et Bouman, 1989), les états de succession (Opler *et al.*, 1980 ; Foster *et al.*, 1986) et les structures de la végétation (Gottsberger et Sirberbauer-Gottsberger, 1983). La

zoochorie est plus développée dans les couches supérieures de la végétation, alors que l'autochorie est plus importante au niveau du sol et que l'anémochorie fonctionne apparemment mieux dans les végétations ouvertes. On pourrait s'attendre à une relativement haute fréquence de la dispersion par le vent dans les grands arbres dans la mesure où l'anémochorie est associée à la hauteur nécessaire pour augmenter la distance de propagation (Opler *et al.*, 1980). La dispersion par l'eau est caractéristique des végétations régulièrement inondées (Gentry, 1991 ; Ziburski, 1991). Selon Gentry (1983), l'importance de la zoochorie croît avec l'augmentation des précipitations moyennes annuelles, alors que l'importance de l'anémochorie diminue. La très haute fréquence de dispersion par les animaux, telle qu'elle a été déterminée dans cette étude, est typique des écosystèmes forestiers des régions tropicales de basse altitude. Gottsberger (1978) et Goulding (1983) indiquent que la dispersion des graines par les poissons pourrait être l'un des moyens les plus communs de dispersion des forêts amazoniennes périodiquement inondées. Les résultats de cette étude montrent cependant que la dispersion par les poissons est relativement peu rencontrée pour les arbres de la canopée et qu'elle pourrait être plus importante pour la végétation de sous-bois.

Il semble que la pollinisation dépend de la composition floristique et de la structure de la végétation (Ramirez, 1989 ; Ramirez et Britto, 1992), de la position relative de la canopée (canopée *vs* sub-canopée, Bawa *et al.*, 1985 ; sous-bois *vs* canopée, Kato, 1996) et des étapes de succession (Opler *et al.*, 1980). Les végétations à structure complexe montrent des spectres de dispersion plus divers que les types de végétation moins structurés. À l'intérieur des forêts, une plus grande diversité des pollinisateurs se trouve dans la sub-canopée. Nos données peuvent être comparées avec celles de Bawa *et al.*, (1985) obtenues sur les arbres de la canopée à La Selva, au Costa Rica.

Les résultats de cette étude sont très proches de ceux obtenus dans la forêt inondée de la plaine amazonienne. À La Selva, les abeilles de grande et de petite taille, ainsi que divers petits insectes, sont les plus importants pollinisateurs. C'est également le cas du site périodiquement inondé décrit dans la présente étude. Les pourcentages de plantes pollinisées par les chauve-souris, les oiseaux-mouches, les scarabées, les guêpes et le vent sont également semblables. La grande différence concerne les phalènes et les papillons. À La Selva, les papillons sont vecteurs de pollinisation pour seulement 5 % des espèces étudiées (contre 18 % dans cette étude), et les phalènes pour 16 % à La Selva (contre 8 % dans les forêts amazoniennes périodiquement inondées). Les arbres étudiés par Bawa *et al.* se tiennent tous sur la *tierra firme*. Cependant, les différences constatées avec nos forêts de *tierra firme* restent plus importantes que celles recensées avec nos forêts de plaine inondée, plus particulièrement lorsque la pollinisation des abeilles entre en ligne de compte.

Remerciements

Je voudrais exprimer ma gratitude à F. Bouman, A. Cleef et J. F. Duidenvoorden pour leurs conseils et commentaires sur mon manuscrit. Cette étude a été financée par

WOTRO (fondation néerlandaise pour le développement des recherches tropicales) et par Tropenbos-Colombia.

Références

- Bawa, K. S. ; Bullock, S. H. ; Perry, D. R. ; Coville, R. E. ; Grayum, M. H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees II. Pollination systems. *American Journal of Botany*, **72**, 346-356.
- Foster, R. B. ; Arce, J. B. ; Wachter, T. 1986. Dispersal and the sequential plant communities in Amazonian Peru floodplain. Dans : A. Estrada, T. H. Flemming, (dir. publ.), *Frugivores and seed dispersal*. Dordrecht, Dr. W. Junk Publishers.
- Frantzen, N. M. L. H. F. ; Bouman F. 1989. Dispersal and growth form patterns of some zonal paramo vegetations. *Acta Bot. Neerl.* **38**, 449-465.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* **15**, 1-84.
- . 1983. Dispersal ecology and diversity in neotropical forest communities. *Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg* **7**, 303-314. Hambourg/Berlin, Verlag Paul Parey.
- Gottsberger, G. 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaita, Amazonia. *Biotropica*, **10**, 170-183.
- Gottsberger, G. ; Silberbauer-Gottsberger, I. 1983. Dispersal and distribution in the Cerrado vegetation of Brazil. *Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg*, **7**, 315-352.
- Goulding, M. 1983. The role of fishes in seed dispersal and plant distribution in Amazonian floodplain ecosystems. *Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg* **7**, 271-283.
- Kato, M. 1996. Plant-pollinator interactions in the understory of a lowland mixed Dipterocarp forest in Sarawak. *American Journal of Botany*, **83**, 732-743.
- Luftenstein, H. W. 1979. The ecosociological value of dispersal spectra of two plant communities. *Vegetatio*, **41**, 61-67.
- Opler, P. A. ; Baker, H. G. ; Frankie, G. W. 1980. Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems. *Biotropica*, **12**, suppl. *Tropical succession*, 40-46.
- Ramirez, N. 1989. Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la Guyana Venezolana. *Biotropica*, **21**, 319-330.
- Ramirez, N. ; Brito, Y. 1992. Pollination biology in a palm swamp community in the Venezuelan central plains. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **110**, 277-302.
- Ziburski, A. 1991. Dissemination, Keimung und Etablierung einiger Baumarten der Überschwemmungswälder Amazoniens. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt*, **77**, 196. Mainz, Akademie der Wissenschaften und der Literatur.

44

Méga-transect LIBCI : modélisation en continu dans le temps et dans l'espace du gradient floristique arborescent de 400 km de long dans les forêts de plaine du SE Libéria et SW Côte d'Ivoire

RENAAT S. A. R. VAN ROMPAEY

Introduction

Modéliser la variation de la végétation dans l'espace

Le changement graduel de la composition des forêts denses de la côte pluvieuse vers l'intérieur du pays a été décrit par plusieurs auteurs en Côte d'Ivoire (Mangenot, 1955 ; Aubréville, 1959 ; Guillaumet et Adjanohoun, 1971), au Ghana (Taylor, 1952 ; Hall et Swaine, 1976, 1981) et au Libéria (Voorhoeve, 1965 ; Sachler, 1967), enfin pour l'Afrique entière (White, 1983). Les types étaient caractérisés par les taxons arborescents de grande taille (Taylor, 1952) ou par des plantes de sous-bois (Guillaumet et Adjanohoun, 1971). Hall et Swaine (1976, 1981) étaient les premiers à fonder ces typologies sur des relevés traités numériquement en utilisant l'analyse factorielle de correspondance. Tous ces auteurs dessinent des cartes avec des types de forêt. Cette approche pose pourtant un certain nombre de problèmes : 1) la trace des limites se fait de manière subjective. Chaque auteur a sa propre carte. 2) le découpage du gradient en types se fait également de manière subjective. Certains types peuvent être écologiquement plus larges que d'autres.

Modéliser la dynamique de la végétation dans le temps

La procédure classique est de dessiner plusieurs cartes de végétation avec une légende fixe de types de forêt (Anhuf, 1993 ; Maley, 1996). On déplaçait les limites entre types. À nouveau un grand nombre de problèmes se présente si on veut reproduire ces analyses : 1) les

types ne restent pas les mêmes dans le temps. Le système qui détermine la distribution des espèces peut changer et d'autres combinaisons de facteurs écologiques peuvent se présenter qui n'existaient pas avant ; 2) faire la différence entre deux cartes donne un résultat binomial (changé ou non changé), tandis que le degré de changement pour chaque endroit n'est pas évalué. Pourtant ceci peut être très informatif. En cas de changement majeur et rapide, la chance d'extinction d'espèces fragiles augmente significativement. Alors, nous cherchons une technique qui permet d'afficher vitesse, grandeur et direction du changement.

Nouvelle approche : modélisation en continu

Je présente ici une nouvelle méthode qui applique l'interpolation spatiale aux résultats d'une analyse de correspondance, ce qui permet de modéliser le gradient de composition floristique sans être obligé de le découper en types. La trace des courbes isocompositionnelles qui remplacent les courbes-limites entre types, se fait de manière standardisée. Le gradient numérique a une échelle ordonnée : un intervalle de, par exemple, 20 représente le même changement de composition sur tout le domaine du gradient. En plus, la variable calculée qui représente la position sur le gradient est standardisée : 400 unités signifient un *turn-over* complet des espèces. La longueur du gradient est donnée par le maximum de la variable et peut être traduite directement dans le nombre de fois que la composition en espèces change.

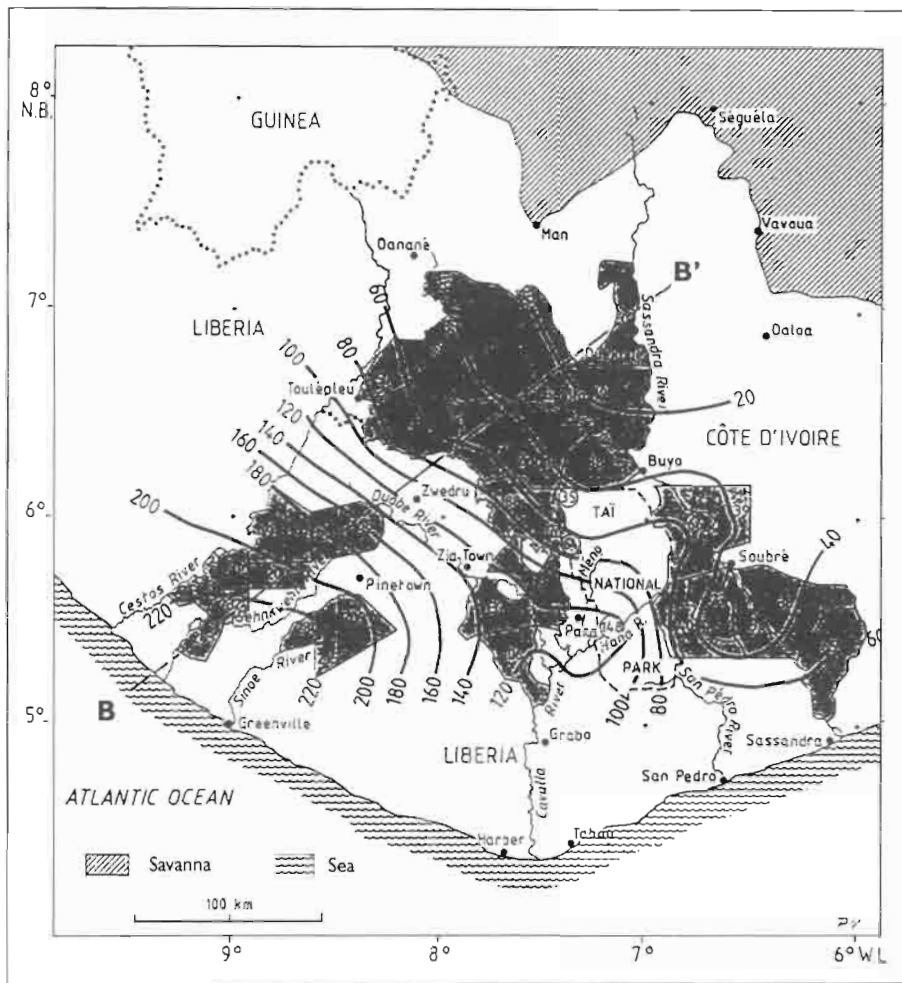


Figure 1 Modélisation en continu du gradient floristique dans les forêts du SE Liberia et SW Côte d'Ivoire. Les parties foncées indiquent les forêts dont les données ont été utilisées. Le score sur le premier axe AFC de chaque forêt est indiqué sur la carte. Les trois sites cerclés sont mes parcelles de recherche dans le Parc National de Tai. Les courbes joignent des forêts à égale composition floristique des grands arbres. La coupe transversale BB' réfère au megatranssect LIBCI.

Les inventaires forestiers ont produit des listes d'espèces avec leur abondance. Cette composition a été obtenue par bloc d'inventaire d'environ 50 000 ha (25 sur 20 km) avec taux d'échantillonnage d'en moyenne 1 %. Cette liste peut contenir des espèces de bas-fonds (p.e. *Mitragyna ciliata*) et des espèces de terre ferme (e.g. *Corynanthe pachyceras*, voir aussi Hawthorne, 1995). Van Rompey (1993) a trouvé que ces préférences toposéquentielles peuvent changer à l'intérieur de l'aire de distribution de l'espèce (e.g. *Sacoglottis gabonensis*: dans le bas-fond du centre du Parc national de Tai, sur toutes les positions dans le sud du parc) et dépendent de la position sur le gradient. Malgré cette compensation du facteur climatique par le facteur édaphique, les résultats d'inventaire donnent la composition totalisée pour chaque bloc d'inventaire d'où ressort quand même le changement en densité des espèces.

Pour obtenir une carte de végétation précise, de nombreux relevés sont nécessaires couvrant systématiquement toute la région à cartographier. En analyse géographiqu, le critère de deux points d'observation par cm^2 de carte est utilisé (Burrough, 1987). Peu d'observations donnent une petite carte. Quand il reste des trous dans les points d'observation sur la carte, la fiabilité de l'interpolation y sera moindre.

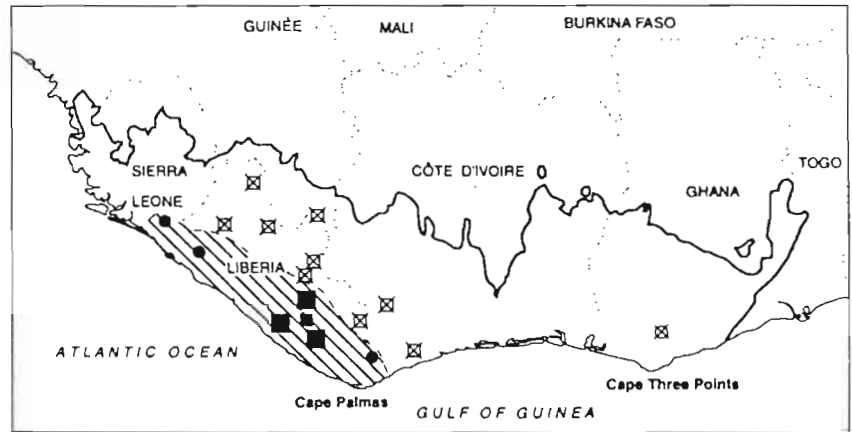
Analyse factorielle de correspondance (AFC)

Pour obtenir la variable numérique spatiale qui indique la position de chaque relevé sur le gradient, une analyse factorielle de correspondance (AFC, Decorana, Hill, 1979) de la matrice relevés-espèces est effectuée donnant des scores pour les relevés et l'optimum de chaque espèce ou son abondance est maximale. On considère que cet optimum est déterminé génétiquement et est quasi constant dans le temps. Le logiciel que j'ai utilisé (Decorana, Hill, 1979) ne testait pas si une espèce avait une réponse au gradient de type unimodal, pourtant une condition pour l'utiliser dans cette méthode. En plus l'amplitude (4 fois l'écart type, 95 % de probabilité) de chaque espèce autour de son optimum était fixée à 400 unités (Ter Braak, 1987). Pourtant, l'amplitude diffère par espèce et devrait être estimée à partir des données.

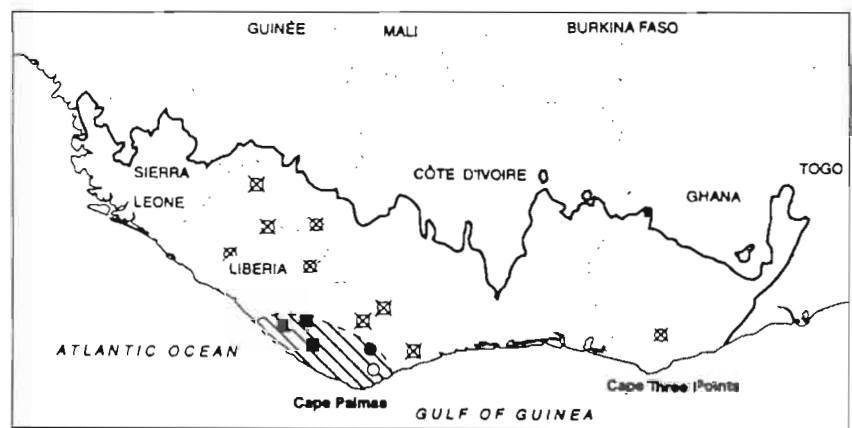
Krigeage

Une interpolation des scores des relevés par la méthode du krigeage (Krige, 1951 ; Mathéron, 1965) permet de calculer un grillage régulier de la variable AFC. Cette interpolation prend pour chaque point du grillage la moyenne régionale. Ceci élimine des déviations de la variable dues au hasard ou à l'échantillonnage et fait ressortir la tendance géographique moyenne de la variable sur la carte. À l'aide du grillage, des isocourbes peuvent être tracées et lissées par

Brachystegia leonensis



Didelotia brevipaniculata



Loesenera kalantha

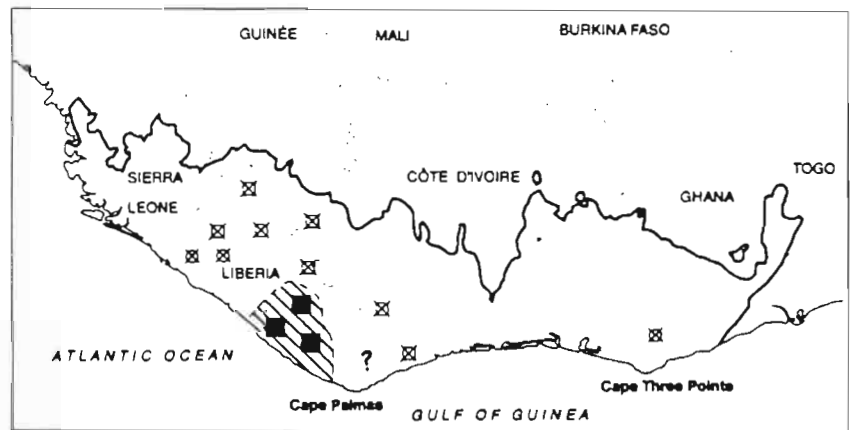


Figure 2 Cartes de distribution d'un nombre d'espèces de Caesalpinioïdées de grande taille. Cartes avec présence et absence des espèces basées sur des inventaires forestiers (symbole carré) et relevés botaniques (symbole rond), avec ou sans spécimen d'herbier (symbole rempli ou vide).

— Limite forêt-savane actuelle
 // Aire actuelle de distribution



« spline » (Surfer, Golden Software, 1989). Ces courbes isocompositionnelles suivent les points d'égalité composition floristique moyenne et constituent la carte de végétation nouvelle. La corrélation du gradient de végétation et des espèces avec les conditions climatiques, pédologiques, écologiques peut être ensuite étudiée (Bongers, 1996).

Résultats

La Figure 1 donne la variable régionalité indiquant la composition de la végétation avec une maille à résolution de $0,5^\circ \times 0,5^\circ$. Le premier axe de l'AFC arrangeait les sites et les espèces suivant le gradient principal climatique de pluviosité décroissante du sud-ouest au nord-est. La matrice du tableau 1 permet de traduire

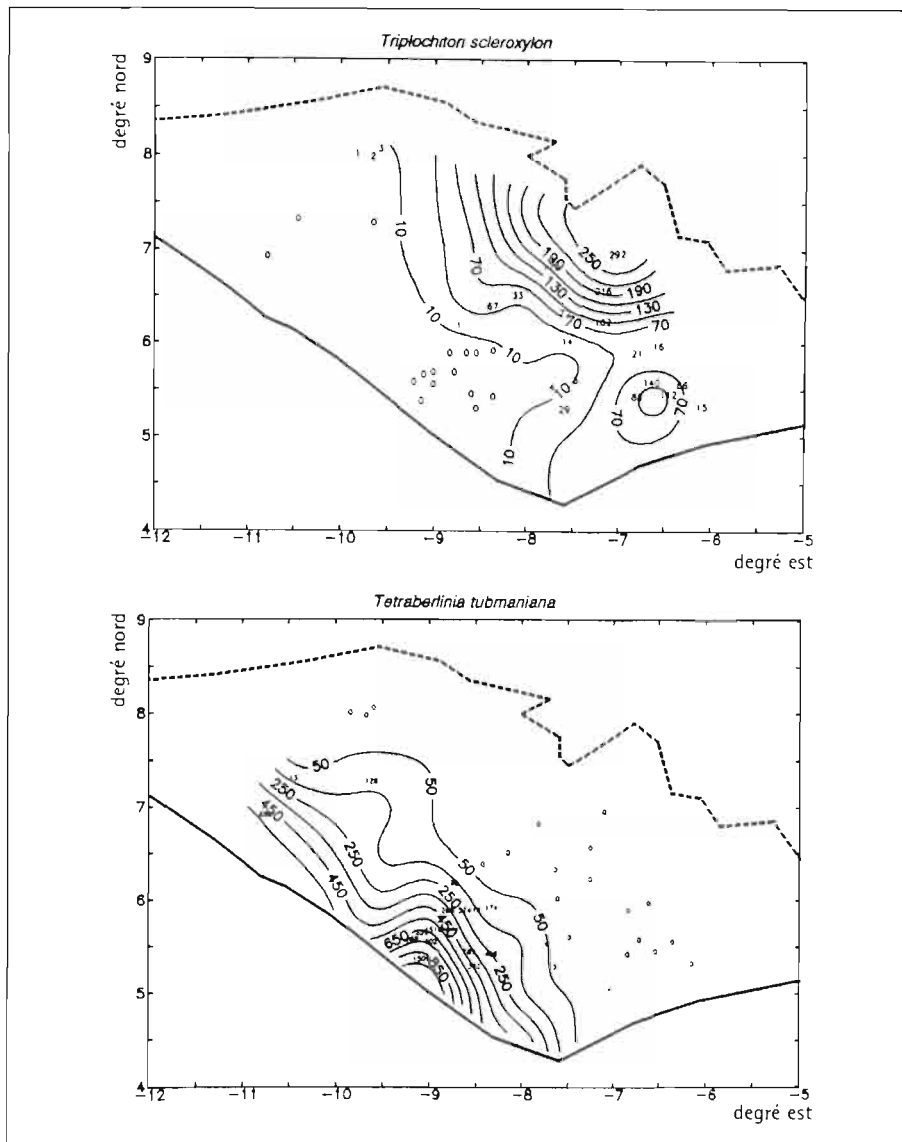


Figure 3 Cartes de distribution avec abondance des espèces en nombre d'arbres dépassant 40 cm de diamètre par km². Les zéros indiquent les forêts où l'espèce n'a pas été trouvée malgré le taux échantillonnage de 1%.

cet indicateur en composition et abondance des espèces.

Cette carte synthétique de la végétation est basée sur des cartes d'aire de distribution d'espèces individuelles. La Figure 2 montre une carte avec absence et présence pour les espèces *Brachystegia leonensis*, *Didelotia brevipaniculata* et *Loesenera kalantha*, (Caesalpinioideae). Nouvelle, mais importante est la notion d'absence d'une espèce. Pour les carrés barrés, il s'agit d'une absence statistique (moins d'un arbre sur 500 ha de forêt inventoriée, 50 000 ha à 1 %) et non d'une absence absolue. Pour les ronds barrés, il s'agit d'absence après inventaire botanique exhaustif (Hawthorne et Abu-Juam, 1995). Les trois aires de distribution de ces espèces caractéristiques des forêts denses très humides sont centrées au SE du Liberia, un peu à l'ouest du Cap Palma. L'aire de *L. kalantha* peut être considérée comme le cœur de cette zone de forêt très humide, et en même temps très riche en espèces rares où il reste des découvertes biologiques à faire, vu la faible taux d'exploration de cette zone. Voorhoeve (1965) et Sachtler (1967) y ont décrit des forêts qui sont dans l'étage supérieur presque monospécifiques: *Tetraberlinia tubmaniana* sur terre ferme et *Loesenera kalantha* dans le bas-fond (toutes les deux des Caesalpinioideae).

Les cartes montrent aussi l'individualité des espèces. Bien que dans le cœur de la zone, les trois espèces poussent ensemble et se trouvent associées, dans d'autres secteurs, elles poussent seules ou à deux.

Sur la Figure 3 aussi, la densité, *i.e.* le nombre d'arbres dépassant 40 cm de diamètre par km², est représentée. On remarque que dans la même zone, le hinterland de Greenville, le *damba*, *Triplochiton scleroxylon*, est totalement absent, et que son antipode, le *Tetraberlinia tubmaniana* y atteint son maximum d'abondance. Ceci confirme que la densité de population des espèces renforce l'information biogéographique obtenue des cartes d'absence/présence.

Perspective de cette approche pour l'étude de l'histoire de la végétation

Avec la corrélation établie entre la variable régionalisée de la végétation et l'environnement comme décrite en haut, un changement du climat théorique ou observé produira un déplacement des courbes isocompositionnelles et alors une nouvelle carte de végétation qui peut être vérifiée avec des données paléobiogéographiques (pollen ou autre). Évidemment ceci suppose que les plantes ont eu

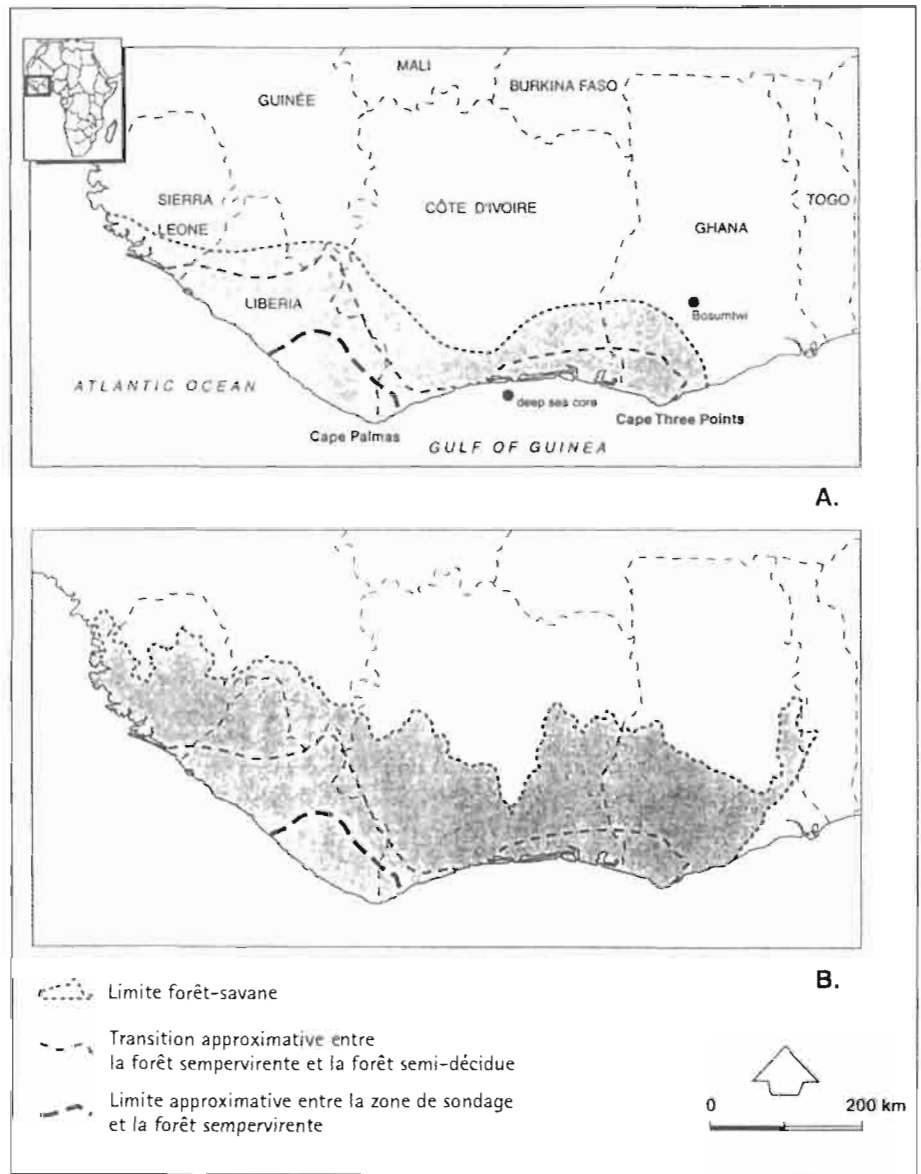


Figure 4 Carte hypothétique de la végétation en période sèche et froide glaciaire (A) et carte de la végétation forestière actuelle (B). Les courbes ne doivent pas se lire comme des limites entre types, mais comme des courbes d'égale composition floristique. La localité du Lac Bosumtwi (Maley, 1996) et de la carotte marine étudiée par Lézine et Le Thomas (1995) est indiquée.

suffisamment de temps pour migrer ou adapter leur aire de distribution aux conditions environnementales changées. Certaines espèces à réponse lente (mode de distribution lente des graines) n'atteignent même jamais cet état (Rietkerk *et al.*, 1995). En plus, un type de climat (par exemple sub-montagnard) peut apparaître quelque part où ce type n'existait pas avant dans les alentours. Ceci exige une « grande migration » d'espèces submontagnardes pour atteindre cet endroit, ce qui se produira encore beaucoup plus lentement. Tous ces facteurs (lenteur de migration, histoire, particularité du terrain comme relief, position de la côte, etc.) devraient être tenus en compte pour reconstituer la végétation.

Pour conserver la biodiversité, il est important de bien positionner les parcs nationaux et réserves au cœur des zones de haute biodiversité. Ces zones sont en même temps les régions les plus pluvieuses du continent où la forêt dense sempervirente a pu subsister pendant les périodes froides et relativement sèches du Pléistocène (Parren et de Graaf, 1995). On peut supposer qu'un nombre de ces espèces à graine lourde et vitesse de distribution ou migration lente n'est pas capable de conquérir beaucoup de nouveau terrain en période

interglaciaire (Rietkerk *et al.*, 1995). Ces espèces ne se sont alors pas « réfugiées » dans ces zones en période froide, mais se trouvent cantonnées dans les régions où le climat reste toujours suffisamment propice (Hawthorne, 1996). On pourrait les appeler des espèces « sessiles » qui ne suivent pas les modulations du climat et qui peuvent s'éteindre si le climat devient trop mauvais. Les données polliniques (Lézine et Le Thomas, 1995) obtenues dans le Golfe de Guinée au large d'Abidjan, semblent confirmer cette hypothèse.

Je crois que ce sont surtout les espèces de forêt semi-décidue qui sont beaucoup plus « mobiles » et qui se sont réfugiées en direction de la côte en période sèche et qui se sont étendues vers le nord en période humide. Ainsi pourrait on imaginer une réponse duale de la végétation forestière aux modulations du climat : la forêt sempervirente humide qui est toujours bloquée dans les endroits où elle pourrait subsister dans les périodes les plus défavorables du Pléistocène. Ces espèces gardent la mémoire de ces périodes les moins propices pour la forêt. Entre ces forêts sempervirentes et la savane se trouvent les espèces « à courte mémoire » qui reflètent le climat des derniers siècles et surtout aussi l'intervention

de l'Homme. Vu que ces espèces sont plus exigeantes en lumière pour les plantules, elles se mélangent difficilement avec les espèces sempervirentes. On peut alors supposer qu'elles n'ont pas survécu aux phases les plus arides à l'intérieur des forêts sempervirentes, mais juste au nord de ces formations ou en mosaïque avec elles comme on les trouve encore actuellement dans le Parc National de Taï : la forêt sempervirente en bas de pente et la forêt semi-décidue en haut de pente et sur les sommets (site près de Taï dans Van Rompaey, 1993).

Il ne suffit alors pas de dessiner une nouvelle carte à l'aide de la corrélation entre végétation et climat, il faut aussi modéliser la transition entre les deux situations. L'hétérogénéité en mobilité des espèces nous oblige à ne pas accepter une contraction uniforme du gradient floristique.

En tenant en compte de tous ces facteurs, une nouvelle carte hypothétique de la dynamique des formations forestières au Quaternaire peut être proposée : un bloc de forêt sempervirente immobilisé et une bande de forêt semi-décidue qui se contracte suivant les modulations du climat et plus récemment suivant l'impact des activités humaines (Figure 4). Ce modèle demande évidemment d'être vérifié : (1) l'immobilité du bloc sempervirent et (2) les contractions de la bande semi-décidue.

Remerciements

L'auteur remercie Monsieur le Ministre de la recherche scientifique en Côte d'Ivoire pour avoir accordé son autorisation de recherche. Ce travail a été financé et supporté par l'Université de Wageningen à partir du Centre néerlandais, Abidjan. Je suis très reconnaissant au Directeur de thèse, le professeur Dr R. A. A. Oldeman, et au docteur N. R. de Graaf pour l'encadrement de mes recherches. Je remercie sincèrement la SFEFOR, le CTFT à Abidjan et le German Forestry Mission to Liberia (GTZ) qui m'ont fourni les rapports d'inventaire indispensables. L'Institut national pour la santé publique et l'environnement (RIVM) a généreusement financé mon déplacement et mon séjour à Paris. Enfin le Dr J. Maley reçoit mes cordiaux remerciements pour m'avoir invité au Symposium ECOFIT et m'avoir stimulé pour présenter un poster.

Références

- Anhuf, D. 1993. Changement dans le temps de la végétation et du climat en Côte d'Ivoire. Rapport Univ. Mannheim, 61 p.
- Aubréville, A. 1959. *La flore forestière de la Côte d'Ivoire*. Publ. CTFT, 15, 1031 p., 3 tomes.
- Bongers, F. ; Poorter, L. ; van Rompaey, R. S. A. R. ; Parren, M. P. E. 1996. Distribution of moist forest canopy tree species in Liberia and Côte d'Ivoire : response curves to a climatic gradient. *Journal of Vegetation Science*, (soumission).
- Burrugh, P. A. 1987. Spatial aspects of ecological data. Dans : R. H. G. Jongman, C. F. F. ter Braak et O. F. R. van Tongeren (dir. publ.), *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc, Wageningen, p. 213-252.
- Guillaumet, J. L. ; Adjanohum, E. 1971. La végétation de la Côte d'Ivoire. *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*. Mém. ORSTOM, 50, 156-263
- Hall, J. B. ; Swaine, M. D. 1976. Classification and ecology of closed-canopy forest in Ghana. *J. Ecol.*, 64, 913-951
- ; —. 1981. *Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest : forest vegetation in Ghana*. Geobotany, 1, 383 p. Dr W. Junk Pub., The Hague.
- Hawthorne, W. D. 1995. *Ecological profiles of the forest trees of Ghana*. Tropical forests papers, 26. Oxford Forestry Inst.
- . 1996. *Holes and the sums of parts in Ghanaian forest : regeneration, scale and sustainable use*. Proc. Royal Soc. Edinburg, 104b, 75-176
- Hawthorne, W. D. ; Abu-Juam, M. 1995. *Forest protection in Ghana*. IUCN, Gland, 166 p.
- Hill, M. O. 1979. Decorana. A Fortran programme for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. *Ecology and Systematics*, Cornell Univ., Ithaca, New-York, 52 p.
- Koch, G.W., Scholes R.J., Steffen W.L. 1995. The IGBP terrestrial transects ; science plan. IGBP report, 36, Stockholm, IGB, 61 p.
- Krige, D. G. 1951. A statistical approach to some basic mine evaluation problems on the Witwatersrand. *J. Chemical, Metallurgical and Mining Soc. of South Africa*, 52, 119-138.
- Lézine, A. M. ; Le Thomas, A. 1995. Histoire du massif forestier ivoirien au cours de la dernière glaciation. Dans : A. Le Thomas et E. Roche (dir. publ.), *2^e Symposium Palynologie africaine*. Tervuren (B), 6-10 mars 1995. Publ. occasionnelle 1995/31. CIFEG, Orléans, p. 73-85.
- Maley, J. 1996. The African rain forest. Main characteristics of changes in vegetation and climate from the Upper Cretaceous to the Quaternary. *Proc. Royal Soc. Edinburg*, 104b, 31-73.
- Mangenot, G. 1955. Étude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. *Études Éburnéennes*, IV, 5-61. Inst. Fr. Afr. Noire, Centre de Côte d'Ivoire.
- Mathéron, G. 1965. *Les variables régionalités et leur estimation : une application de la théorie des fonctions aléatoires aux sciences de la nature*. Masson, Paris.
- Parren, M. P. E. ; de Graaf, N. R. 1995. *The quest for natural forest management in Ghana, Côte d'Ivoire and Liberia*. Tropenbos Ser., The Tropenbos Foundation, 13, 199 p.
- Rietkert, M. ; Ketner, P. ; de Wilde, J. J. F. E. 1995. Caesalpinioideae and the study of forest refuges in Gabon : preliminary results. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, 4^e ser., 17 B, Adansonia, 1-2, 95-105.
- Sachtler, M. 1968. *General report on national forest inventory in Liberia*. Technical report, 1, 149 p. German Forestry Mission to Liberia.
- Taylor, C. J. 1952. The vegetation zones of the Gold Coast. *Bull. Gold Coast For.*, 4, 1-12
- ter Braak, C. J. F. 1987. The analysis of vegetation. Environmental relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*, 69, 1/3, 69-77.

- Van Rompaey, R. S. A. R. 1993. Forest gradients in West Africa. A spatial gradient analysis. Doctoral Thesis, Department of Forestry, Agricultural Univ. Wageningen, 142 p.
- . 1996. Rain forest refugia in Liberia. Dans : L. J. G. van der Maesen *et al.* (dir. publ.), *The biodiversity of African plants*. Kluwer Academic Pub., p. 624-628.
- Van Rompaey, R. S. A. R. ; Oldeman, R. A. A. Sous presse. *Analyse spatiale d'un gradient floristique arborescent dans les forêts de plaine du SE Liberia et SW Côte d'Ivoire*. Colloques et Séminaires ORSTOM, Paris. C.R. Schnell Symp., 4-7.
- Voorhoeve, A. G. 1965. *Liberian high forest trees. A systematic botanical study of the 75 most important or frequent high forest trees, with reference to numerous related species*. PhD Thesis, Agricultural Univ. Wageningen, 416 p.
- White, F. 1983. *The vegetation of Africa, a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa*. Natural resources Research, **XX**, UNESCO, Paris, 384 p.

45

Histoire des écosystèmes forestiers du Sud-Congo depuis 6 000 ans

ANNIE VINCENS, HILAIRE ELENGA, DOMINIQUE SCHWARTZ,
CHRISTIAN DE NAMUR, JACQUES BERTAUX, MARC FOURNIER,
ROGER DECHAMPS

Introduction

Les écosystèmes forestiers du Sud-Congo occupent actuellement près de 60 % de la superficie de cette région. Ils sont de deux types : les forêts sempervirentes de transition vers un type semi-caducifolié et les forêts littorales, toutes deux rattachées à la région phytogéographique guinéo-congolaise telle que l'a définie White (1983) (Figure 1).

Les forêts sempervirentes de transition sont largement étendues sur les massifs du Mayombe et du Chaillu. La dominance floristique de ces forêts est assurée par les Meliacées, les Légumineuses et les Irvingiacées à côté desquelles se rencontrent fréquemment des Sterculiacées, Annonacées, Ébénacées, Tiliacées, Combretacées, Euphorbiacées, etc. (Descoings, 1969 ; Cusset, 1987). Actuellement, les massifs du Mayombe et du Chaillu sont séparés par des formations hautes de savanes à *Hyparrhenia* qui occupent la vallée du Niari et au sein desquelles se rencontrent encore des îlots forestiers parfois très développés (Koechlin, 1961).

Les forêts littorales, à l'ouest du Mayombe, se partagent : (1) en peuplements de forêts mésophiles sur sols exondés, se présentant sous forme de galeries forestières, d'îlots ou de petits massifs souvent très dégradés. D'après Makany (1963) et Cusset (1987), la composition de ces îlots forestiers est parfois très proche de celle de certains massifs du manteau forestier du Mayombe, ce qui pourrait indiquer leur origine à partir de celui-ci ou tout au moins une histoire commune. Ils contiennent un mélange de plantes typiquement littorales comme *Chrysobalanus ellipticus*, *Symphonia globulifera*, *Manilkara lacera* et des essences de forêt dense telles

Pycnanthus angolensis, *Bartiera nigriflora*, *Santiria trimera*, *Klainedoxa gabonensis*, *Carapa procera*, etc. ; (2) en peuplements de forêts marécageuses dans les zones humides (le long des rivières et des marais, dans les terres basses le long de la côte), dont la plus caractéristique est la forêt à *Symphonia globulifera*, formation haute, dense, avec un sous-bois composé surtout d'Aracées et de nombreuses Zingiberacées, bien développée au fond des vallées creusées par l'érosion de la série des Cirques. Les autres composants les plus abondants sont *Syzygium guineensis*, *Momycelon*, *Hallea*, *Pandanus* sp., *Anthocleista inermis*, *Alchornea cordifolia* ; (3) localement, le long des estuaires et sur la bordure de certaines lagunes, se rencontre de la mangrove à *Rhizophora racemosa* dominant.

Les données palynologiques qui ont été obtenues au Sud-Congo dans le cadre du programme ECOFIT — dont le but, pour cette région d'Afrique, était de reconstituer l'histoire holocène de ces écosystèmes forestiers — sont issues de trois sites (Figure 1). Il s'agit du lac Sinnda (3° 50' S ; 12° 48' E, altitude 128 m, pluviosité 1 100 mm/an) localisé dans la vallée du Niari, en zone de savanes à *Hyparrhenia diplandra*, *Annona arenaria*, *Bridelia ferruginea*, *Nauclea latifolia* (Vincens et al., 1994) (Figure 2), du lac Kitina (4° 15' S ; 11° 59' E, altitude 150 m, pluviosité 1 500 mm/an) situé en bordure occidentale du Mayombe, en zone forestière sempervirente de transition vers un type semi-caducifolié à *Dacryodes*, *Klainedoxa gabonensis*, *Ongokea gore*, *Piptadenia*, *Plagiostyles africana*, *Anthostema*, Sapotacées, ... (Elenga et al., sous presse) ; Figure 3), et du site de Songolo (4° 45' S ; 11° 51' E, altitude 5 m, pluviosité

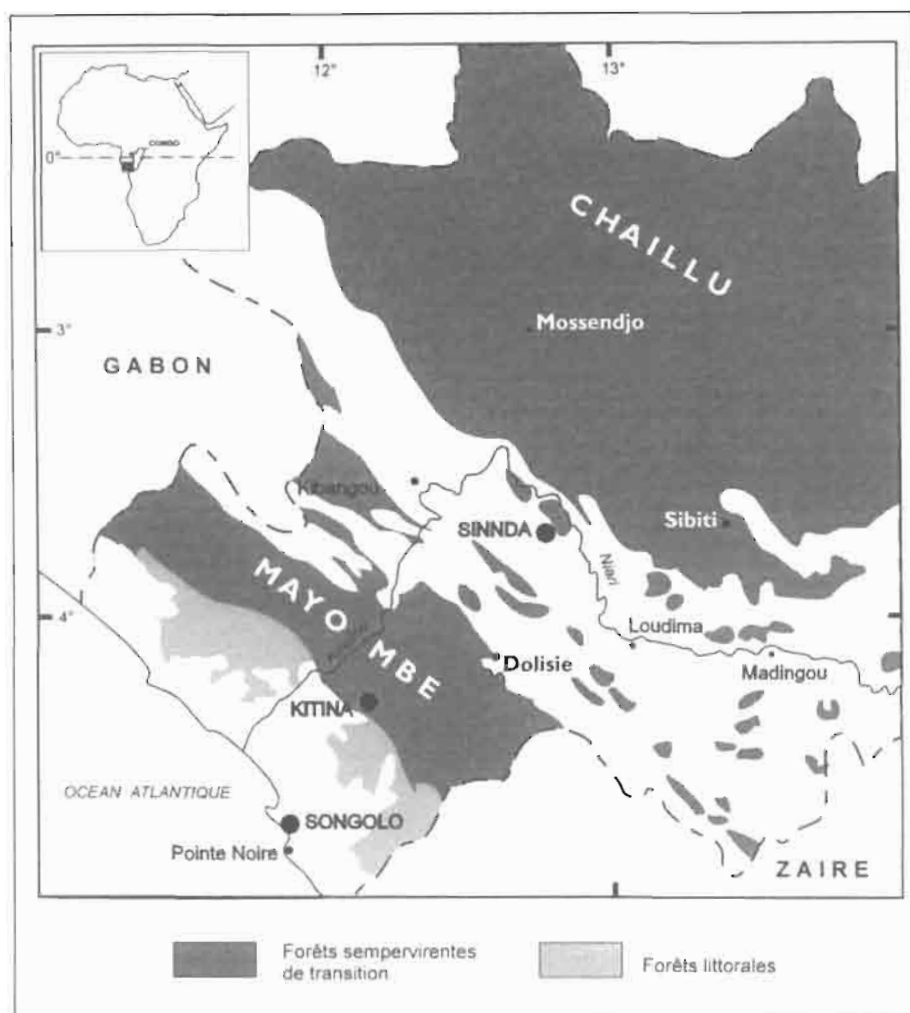


Figure 1 Localisation des sites de Kitina, Sinnda et Songolo au Sud-Congo (végétation simplifiée d'après Descoings, 1969)

1 260 mm/an), sur le littoral ponténégrin, actuellement occupé par des papyraies (Elena *et al.*, en préparation) (Figure 4).

À ces données, s'ajoutent localement des données minéralogiques (Bertaux *et al.*, en préparation) et l'analyse de phytolithes (Alexandre *et al.*, 1994, en préparation). Les données antérieures issues de l'identification de macrorestes végétaux conservés *in situ* sur le littoral (Dechamps *et al.*, 1988 ; Schwartz *et al.*, 1990) ou de macrofaunes dans la vallée du Niari (Van Neer, 1990) ainsi que des mesures de $\delta^{13}C$ des matières organiques de différents sols (Schwartz *et al.*, 1986, 1992, 1995) permettent d'étendre nos interprétations à l'échelle du Sud-Congo.

Les résultats

Entre 6000 et 3000 BP

Cette région connaît une large extension des forêts. Dans la vallée du Niari, des formations forestières sont largement développées dans l'environnement local et régional du lac Sinnda. Après une phase de type marécageux (*Phoenix reclinata*) entre 6000 et 5000 BP, ces formations présentent un caractère semi-caducifolié, très marqué dès 4000 ans BP avec une large dominance de *Celtis*. Cette évolution, signe précurseur d'un début d'assèchement du climat (Vincens *et al.*, en préparation), se traduit en minéralogie, dès 4300 BP, par une diminution

des teneurs en quartz et kaolinite et par une augmentation des teneurs en talc et calcite des sédiments, interprétées comme le résultat d'une baisse de la pluviosité (Bertaux *et al.*, 1998). Au même moment, l'étude des phytolithes montre un premier développement des Gramineae qui est certainement à mettre en relation avec un début d'ouverture de la forêt (Alexandre *et al.*, en préparation).

L'extension des forêts dans cette vallée a été également attestée depuis au moins 8000 BP par les mesures de $\delta^{13}C$ des sols (Schwartz *et al.*, 1995), mais sans jamais entrainer la disparition complète des formations plus ouvertes de type savanes arborées ou forêts claires (Van Neer et Lanfranchi, 1988 ; Van Neer, 1990).

Autour du lac Kitina, des associations forestières sont présentes, avec deux faciès dominants : un faciès marécageux à *Hallea*, *Anthostema*, *Syzygium*, et un faciès de terre ferme à *Anopyxis*, *Martretia*, *Dacryodes*, de compositions proches de celles qui existent actuellement.

Sur le littoral, le site de Songolo est occupé par des formations forestières marécageuses où dominent *Symphonia globulifera*, *Hallea* et *Uapaca* avec, à proximité du site, une mangrove à *Rhizophora racemosa* bien développée. L'extension de formations forestières sur la façade maritime à cette même période a également été mise en évidence par l'étude des macrorestes et les mesures de $\delta^{13}C$ (Dechamps *et al.*, 1988 ; Schwartz *et al.*, 1990, 1992, 1995).

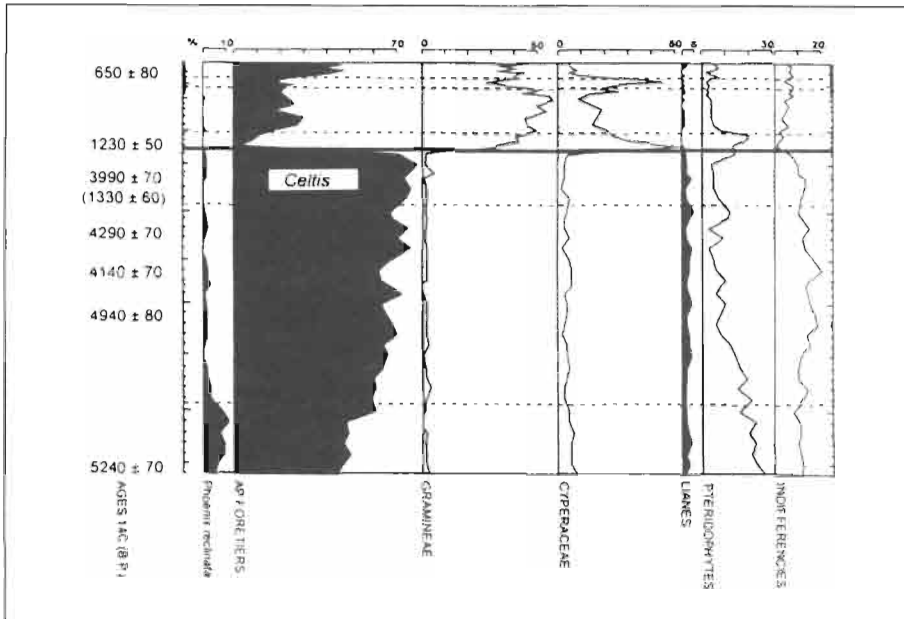


Figure 2 Diagramme pollinique synthétique du lac Simda (carotte SN 2) (âges ^{14}C non calibrés)

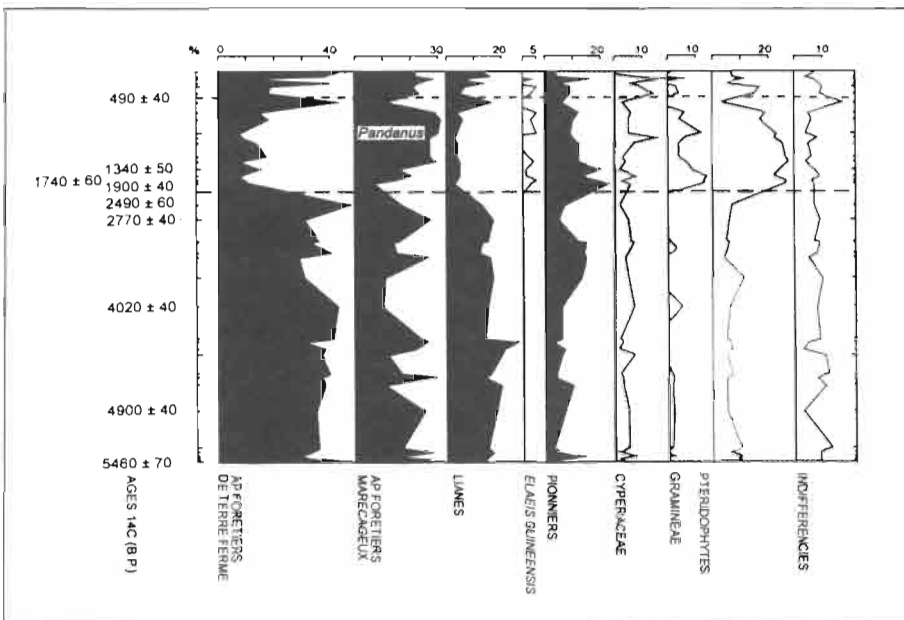


Figure 3 Diagramme pollinique synthétique du lac Kitina (carotte KT 3) (âges ^{14}C non calibrés)

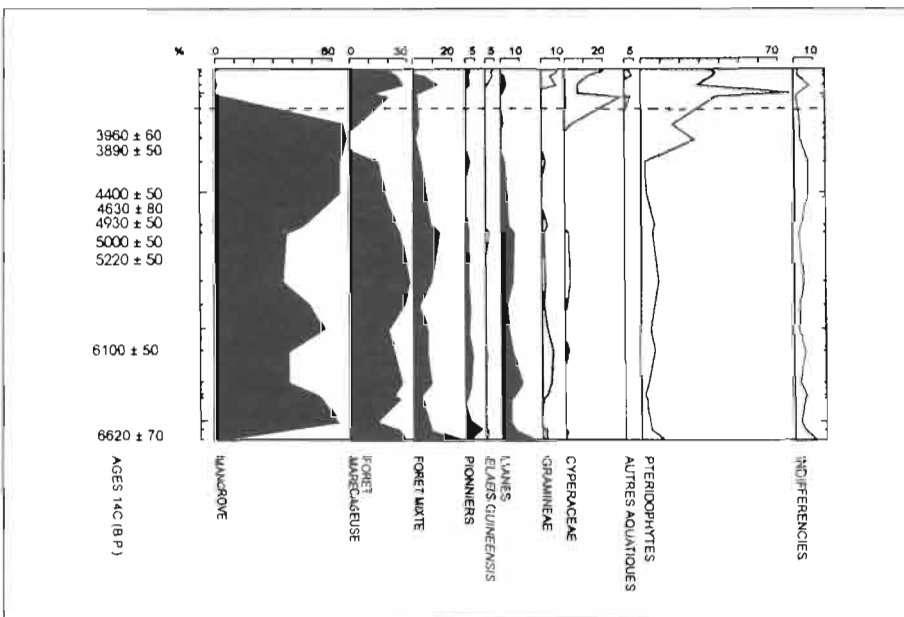


Figure 4 Diagramme pollinique synthétique de Songolo (carotte S 2) (âges ^{14}C non calibrés)

Vers 3 000-2 500 BP

Ces formations forestières subissent de profondes modifications floristiques et structurelles, mais également paléogéographiques. En effet, un changement climatique majeur, crise climatique aride, a pour conséquences :

- ▷ La disparition des peuplements forestiers dans la vallée du Niari (site de Sinnda) et leur remplacement par des formations ouvertes riches en Gramineae hautes en C₄ (Alexandre *et al.*, 1994 ; Vincens *et al.*, 1994 ; Schwartz *et al.*, 1995). Ce changement est contemporain de l'assèchement du lac jusqu'à 1 300 BP
- ▷ Sur la bordure occidentale du Mayombe (site de Kitina), la fragmentation de la couverture forestière et l'apparition de savanes « incluses » (augmentation significative des pourcentages de Gramineae), synchrones de l'expansion de groupements arborés héliophiles (*Pandanus*, *Alchornea*, *Macaranga*, *Raphia*). Du point de vue minéralogique, une diminution des flux de quartz et de kaolinite ainsi que du taux de précipitation de la sidérite est interprétée, comme à Sinnda, comme le résultat d'une baisse significative de la pluviosité (Bertaux *et al.*, ce volume).
- ▷ Sur le littoral, la région de Songolo voit la disparition partielle des forêts marécageuses, avec développement de raphiales et de papyraies. Au même moment, la présence de mangrove n'est plus enregistrée dans le diagramme pollinique, ce qui pourrait s'expliquer par un isolement complet du marécage de l'influence de l'océan.

Vers 600 BP

Une reconquête de la forêt liée à un retour à des conditions plus humides est mise en évidence sur le site de Kitina. Sur les sites de Sinnda et de Songolo, les plus secs et les moins favorables à une telle reconquête (climat et sols), des formations ouvertes de type savane ou papyraies et raphiales perdurent jusqu'à l'Actuel.

Il est cependant à signaler que la remise en eau du lac Sinnda, dans la vallée du Niari vers 1 300 BP, constitue certainement un indice d'un retour à des conditions plus humides dès cette période. De plus, un nouvel épisode aride vers 650 BP est enregistré sur ce site qui se traduit par une baisse conséquente du niveau des eaux du lac et l'extension de vastes marécages à Cyperaceae. Cependant, cet épisode a certainement été trop bref (inférieur à 100 ans) pour induire des modifications du couvert végétal, ce qui explique que sur les autres sites il n'ait pas été enregistré. Postérieurement à cette phase sèche, une ceinture forestière très localisée à la bordure du lac, se reconstitue progressivement.

Conclusion

Il ne fait aujourd'hui aucun doute que l'histoire des écosystèmes forestiers du Sud-Congo depuis 6 000 ans est étroitement liée aux changements du climat qui se sont produits au cours de cette période, et que leur configuration actuelle (composition, structure et distribution) est la conséquence directe de la phase aride centrée

autour de 3 000-2 500 BP. En effet, bien que la présence de l'homme semble être attestée dès 2 500 BP sur le site de Kitina, vers 2 000 BP à Songolo et vers 1 000 BP à Sinnda par la présence en pourcentages significatifs du pollen d'*Elaeis guineensis* (palmier à huile), son impact sur les écosystèmes forestiers semble avoir été faible jusqu'à une époque récente.

Références

- Alexandre, A. ; Colin, F. ; Vincens, A. et Meunier J.D. 1994. Les phytolithes, marqueurs paléogéographiques. Dans : PEGI *Érosion, altération, pédogenèse : traceurs physiques, chimiques et biologiques*, Paris, 24-25, CNRS-ORSTOM.
- Bertaux, J. ; Sifeddine, A. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. ; Elenga, H. 1999. Inregistrement sédimentologique de la phase sèche d'Afrique équatoriale ca. 3 000 BP par la spectrométrie IR dans les lacs Sinnda et Kitina (Sud-Congo). Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. ORSTOM/UNESCO, Paris.
- Cusset, G. 1987. *La flore et la végétation du Mayombe congolais. État des connaissances*. UNISCO, Paris.
- Dechamps, R. ; Guillet, B. ; Schwartz, D. 1988. Découverte d'une flore forestière mi-holocène (5 800-3 100 BP), conservée *in situ* sur le littoral ponténégrin (R. P. du Congo). *C. R. Ac. Sci. Paris, série 2*, 306, 615-618.
- Descoings, B. 1969. Esquisse phytogéographique du Congo. *Atlas du Congo*. ORSTOM. 2 p.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. ; Bertaux, J. ; de Namur, C. ; Martin, L. ; Wirmann, D. ; Servant, M. (sous presse). Diagramme pollinique Holocène du lac Kitina (Congo) : mise en évidence de changements paléobotaniques et paléoclimatiques dans le massif forestier du Mayombe. *C. R. Ac. Sci. Paris, série 2*
- Koehlin, J. 1961. *La végétation des savanes dans le sud de la République du Congo*. Mém. ORSTOM Paris, 1, 305 p.
- Makani, L. 1963. Contribution à l'étude de la végétation côtière du Congo-Brazzaville. *Thèse non publiée*, Université Paris XI.
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. ; Lanfranchi, R. ; Guillet, B. 1986. ¹³C/¹²C ratios of soil organic matter as indications of vegetation change in the Congo. *Geoderma*, 39, 97-103.
- Schwartz, D. ; Guillet, B. ; Dechamps, R. 1990. Etude de deux flores forestières mi-holocène (6 000-3 000 BP) et sub-actuelle (500 BP) conservées *in situ* sur le littoral ponténégrin. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, p. 283-297.
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. ; Trouve, C. ; Van der Borg, K. ; Guillet, B. 1992. Étude des profils osotopiques ¹³C et ¹⁴C d'un sol ferrallitique sableux du littoral congolais. Implications sur la dynamique de la matière organique et l'histoire de la végétation. *C. R. Ac. Sci. Paris, série 2*, 315, 1411-1417.

- Schwartz, D. ; Dechamps, R. ; Elenga, H. ; Lanfranchi, R. ; Mariotti, A. ; Vincens, A. 1995. Les savanes du Congo : une végétation spécifique de l'Holocène supérieur. Dans : A. Le Thomas et E. Roche (dir. publ.), 2^e *Symposium de Palynologie africaine, Tervuren (Belgique)*, CIFEG, Orléans, p. 99-108.
- Van Neer, W. 1990. Les faunes de vertébrés quaternaires en Afrique centrale. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, p. 195-220.
- Van Neer, W. ; Lanfranchi, R. 1988. Une association de faunes et d'outillage tshitolien (Age récent de la pierre, 7 000 BP) dans l'abri de Ntadi Yomba (région du Niari) en R.P. du Congo. Éléments nouveaux pour un essai de reconstitution du paysage congolais à cette époque. *C. R. Ac. Sci. Paris, série 2, 3*, 831-834.
- Vincens, A. ; Buchet, G. ; Elenga, H. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; de Namur, C. ; Schwartz, D. ; Servant, M. ; Wirrmann, D. 1994. Changement majeur de la végétation du lac Sinnda (vallée du Niari, Sud-Congo) consécutif à l'assèchement climatique holocène supérieur : apport de la palynologie. *C. R. Ac. Sci. Paris, série 2, 318*, 1521-1526.
- Vincens, A. ; Alexandre, A. ; Bertaux, J. ; Dechamps, R. ; Elenga, H. ; Mariotti, A. ; Micunier, J. D. ; Nguetsop, F. ; Reynaud-Farrera, I. ; Schwartz, D. ; Servant-Vildary, S. (en préparation). Forest changes in Atlantic Equatorial Africa during the Late Holocene and inheritance on the modern landscapes. Dans : F. White (dir. publ.), *The vegetation Map of Africa*. UNESCO, Paris.

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

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

Introduction

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

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

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

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

Localisation des sites étudiés

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

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

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

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

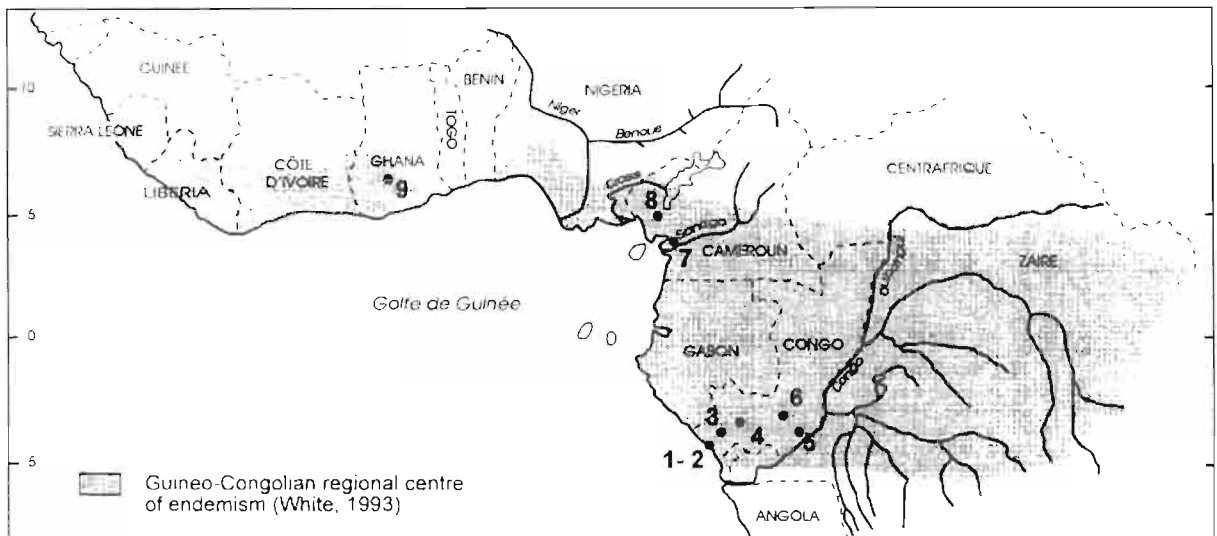


Figure 1 Carte de localisation des sites palynologiques en Afrique Atlantique Équatoriale, Programme ECOFIT : 1. Songolo, 2. Coraf, 3. Kitina, 4. Sinnda, 5. Ngamakala ; 6. Bilanko, 7. Ossa, 8. Barombi M'Bo, 9. Bosumtwi.

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

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

Synthèse et interprétation des données

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

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

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

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

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

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

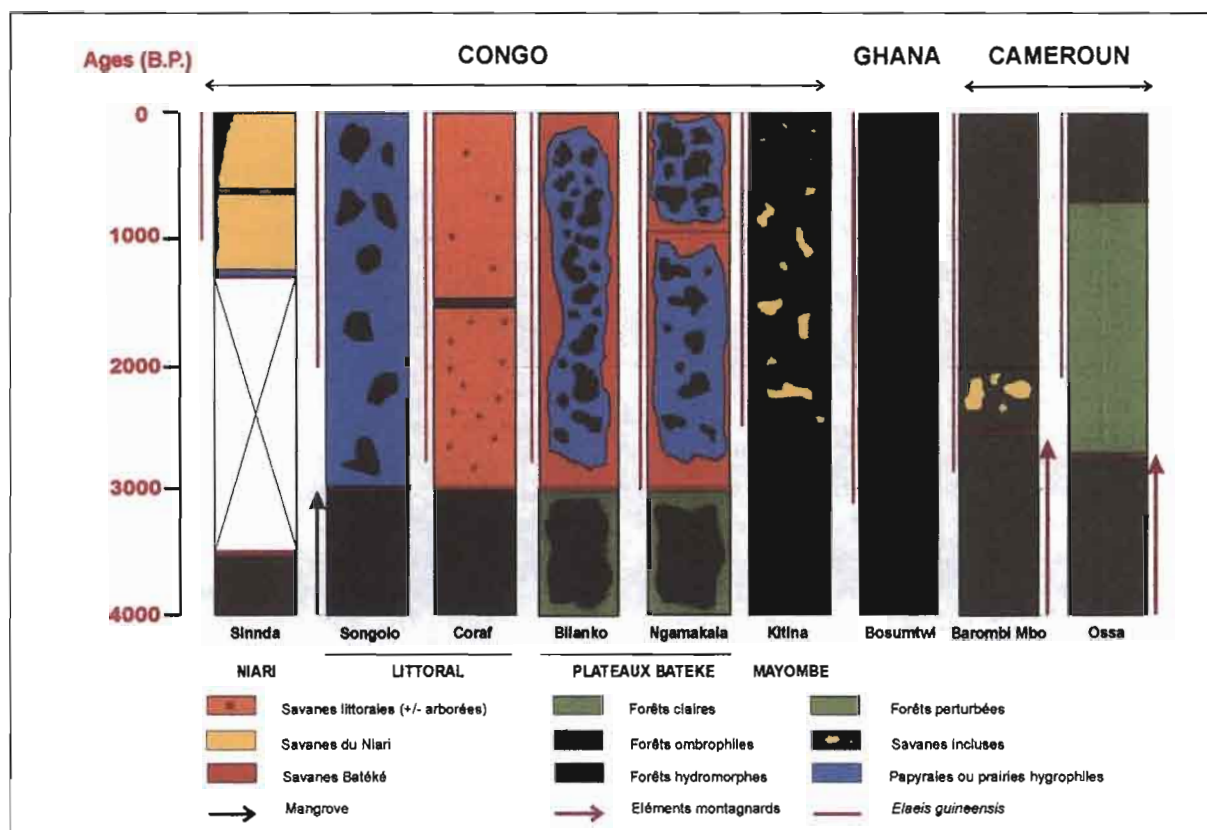


Figure 2 Synthèse des données polliniques et macrofloristiques en Afrique Atlantique Équatoriale et reconstruction de la végétation pour les derniers 4 000 ans.

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

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

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

Discussion

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Conclusion

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

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

References

- Alexandre, A. ; Meunier, J. D. ; Vincens, A. ; Soubies, F. ; Pironon, J. 1996. Les phytolithes, marqueurs paléogéographiques. Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux, CNRS-ORSTOM, Bondy, 37-38.
- Alexandre, A. ; Meunier, J.D. ; Lezine, A.M. ; Vincens, A. ; Schwartz, D. 1996. Phytoliths : indicators of grassland dynamics during the late Holocene in intertropical Africa. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 136, 213-229.
- Baumgartner, A. 1978. Tropical forests and the biosphere. *Tropical forest ecosystems*, UNESCO, Paris, 33-60.
- Bertaux, J. ; Sifeddine, A. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. ; Elenga, H. 1996. Enregistrement sédimentologique de la phase sèche d'Afrique équatoriale c. 3000 BP par la spectrométrie IR dans les lacs Sinnda et Kitina (Sud-Congo). Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux, CNRS-ORSTOM, Bondy, 213-215.
- Bonnefille, R. ; Riollet, G. ; Buchet, G. 1991. Nouvelle séquence pollinique d'une tourbière de la crête Zaïre-Nil (Burundi). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 67, 315-330.
- Brénac, P. 1989. Analyse palynologique du lac Barombi Mbo : histoire de la forêt tropicale humide et du climat dans les 30 000 dernières années. *Symposium Association des Palynologues de Langue Française*, Orléans, sept. 1989, 1 p.
- Bryson, R.A. ; Swain, A.M. 1981. Holocene variations of monsoon rainfall in Rajasthan. *Quaternary Research*, 16, 135-145.
- Caratini, C. ; Bentaleb, I. ; Fontugne, M. ; Morzadec-Kerfourn, M. T. ; Pascal, J. P. ; Tissot, C. 1994) A less humid climate since ca. 3500 yr B.P. from marine cores off Karwar, western India. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 109, 371-384.
- Cusset, G. 1987. *La flore et la végétation du Mayombe congolais. État des connaissances*. UNESCO, Paris.
- Dechamps, R. ; Lanfranchi, R. ; Schwartz, D. 1988a. Découverte d'une flore forestière mi-holocène (5800-3100 B.P.) conservée *in situ* sur le littoral ponténégrin (R.P. du Congo). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris), série 2*, 306, 615-618.
- Dechamps, R. ; Lanfranchi, R. ; Le Cocq, A. ; Schwartz, D. 1988b. Reconstitution d'environnements quaternaires par l'étude de macrorestes végétaux (Pays Bateke, R.P. du Congo). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 66, 33-44.
- Descoings, B. 1960. Les steppes loussekés de la zone de Gabouka (Plateau Batéké, République Congo-Brazzaville). ORSTOM, Brazzaville, 34 p.
- Elenga, H. 1992. Végétation et climat du Congo depuis 24 000 B.P. Analyse palynologique de séquences sédimentaires du Pays Bateke et du littoral. Unpublished thesis, University Aix-Marseille III, 238 p.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. ; Bertaux J. ; de Namur, C. ; Martin, L. ; Wirrmann, D. ; Servant, M. 1996. Diagramme pollinique holocène du lac Kitina (Congo) : mise en évidence de changements paléobotaniques et paléoclimatiques dans le massif forestier du Mayombe. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris), série 2a*, 323, 403-410
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. 1994. Pollen evidence of Late Quaternary vegetation and inferred climate changes in Congo. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 109, 345-356.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. 1992. Changements climatiques et action anthropique sur le littoral congolais au cours de l'Holocène. *Bulletin de la Société géologique de France*, 163, 1, 83-90.
- Elenga, H. ; Vincens, A. ; Schwartz, D. 1991. Présence d'éléments forestiers montagnards sur les plateaux Batéké (Congo) au cours du Pléistocène supérieur. Nouvelles données palynologiques. *Palaeoecology of Africa*, 22, 239-252.
- Gasse, F. ; Fontes, J. C. ; Van Campo, E. ; Wei, K. 1996. Holocene environmental changes in Bangong Co basin (Western Tibet). Part 4 : Discussion and conclusions. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 120, 79-92.
- Giresse, P. ; Maley, J. ; Kelts, K. 1991. Sedimentation and palaeoenvironment in crater lake Barombi Mbo, Cameroon, during the last 25,000 years. *Sedimentary Geology*, 71, 151-175.
- Giresse, P. ; Maley, J. ; Brénac, P. 1994. Late Quaternary palaeoenvironments in the lake Barombi Mbo (West Cameroon) deduced from pollen and carbon isotopes of organic matter. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 107, 65-78.



- Hall, J. B. ; Swaine, M. D. 1981. Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest : Forest vegetation in Ghana. W. Junk Publ., La Haye, 383 p.
- Jolly, D. ; Bonnefille, R. ; Roux, M. 1994. Numerical interpretation of a high resolution Holocene pollen record from Burundi. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 109, 357-370.
- Koechlin, J. 1961. La végétation des savanes dans le Sud de la République du Congo. Mémoire de l'ORSTOM, Paris, 1, 305 p.
- Letouzey, R. 1968. Étude phytogéographique du Cameroun. Lechevalier, Paris, 508 p.
- Letouzey, R. 1985. Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1:500 000. IRA/Inst. Cart. Intern. Végétation, Yaoundé/Toulouse.
- Makany, L. 1963. Contribution à l'étude de la végétation côtière du Congo-Brazzaville. Unpublished thesis, University Paris XI.
- Makany, L. 1976. Végétation des plateaux Téké. Travaux Université Brazzaville, 1, 301 p.
- Maley, J. 1996. Fluctuations majeures de la forêt dense humide africaine. Dans: C. M. Hladik *et al.*, (dir. publ.), *L'alimentation en forêt tropicale. Interactions bioculturelles et perspectives de développement*. UNESCO-CNRS-ORSTOM, Paris, 31-52.
- . 1992. Commentaire à la note de D. Schwartz : Mise en évidence d'une péjoration climatique entre ca. 2500 et 2000 B.P. en Afrique tropicale humide. *Bulletin de la Société géologique de France*, 163, 3, 363-365.
- . 1991. The African rain forest vegetation and palaeoenvironments during late Quaternary. *Climatic Change*, 19, 79-98.
- . 1989. Late Quaternary climatic changes in the African rain forest : forest refugia and the major role of sea surface temperature variations. Dans : M. Leinen et M. Sarthein (dir. publ.), *Paleoclimatology and paleometeorology : modern and past patterns of global atmospheric transport*, NATO Advanced Sc. Inst. Series, C, Math. and Phys. Sc. ; 282. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, 585-616.
- . 1987. Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent : nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecology of Africa*, 18, 307-334.
- Maley, J. ; Elenga, H. 1993. Le rôle des nuages dans l'évolution des paléoenvironnements montagnards de l'Afrique Tropicale. *Veille Climatique Satellitaire*, 46, 51-63.
- Maley, J. ; Brénac, P. 1998. Vegetation dynamics, paleoenvironments and climatic changes in the forests of western Cameroon during the last 28,000 years B.P. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99, 157-187.
- Nguetsop, V. F. ; Servant, M. ; Servant-Vildary, S. 1998. Paléolimnologie et paléoclimatologie de l'Ouest Cameroun au cours des 5 000 dernières années, à partir des diatomées du lac Ossa. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris)*, 11, 608, 39-45.
- Reynaud, I. ; Maley, J. 1994. Histoire récente d'une formation forestière du Sud-Ouest-Cameroun à partir de l'analyse pollinique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris), Sciences de la vie*, 317, 575-580.
- Reynaud-Farrera, I. ; Maley, J. ; Wirrmann, D. 1996. Végétation et climat dans les forêts du Sud-Ouest Cameroun depuis 4770 B.P. : analyse pollinique des sédiments du lac Ossa. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris), série 2a*, 322, 749-755.
- Richards, P. W. 1981. *The tropical rain forest. An ecological study*. Cambridge University Press, Cambridge, 450 p.
- Schwartz, D. 1992. Assèchement climatique vers 3000 B.P. et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique : quelques réflexions. *Bulletin de la Société géologique de France*, 163, 3, 353-361.
- . 1988. *Histoire d'un paysage : le lousseke. Paléoenvironnements quaternaires et podzolisation sur sables Bateke (quarante derniers millénaires, région de Brazzaville, R.P. du Congo)*. Collection Études et Thèses, ORSTOM, Paris, 285 p.
- Schwartz, D. ; Dechamps, R. ; Elenga, H. ; Mariotti, A. ; Vincens, A. 1996. Les savanes d'Afrique Centrale : des écosystèmes à l'origine complexe, spécifiques de l'Holocène supérieur. Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », CNRS-ORSTOM, Bondy, 179-182.
- Schwartz, D. ; Dechamps, R. ; Elenga, H. ; Lanfranchi, R. ; Mariotti, A. ; Vincens, A. 1995. Les savanes du Congo : une végétation spécifique de l'Holocène supérieur. Actes 2^e Symposium de Palynologie Africaine, Tervuren, Belgique, *Publ. occas. CIFEG 1995/31*, Orléans, 99-108.
- Schwartz, D. ; Guillet, B. ; Dechamps, R. 1990. Étude de deux flores forestières mi-holocène (6000-3000 BP) et subactuelle (500 BP) conservées *in situ* sur le littoral pontenegrin (Congo). Dans : R. Lanfranchi et D. Schwarz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. ORSTOM, Paris, 283-297.
- Servant, M. ; Servant-Vildary, S. 1980. L'environnement quaternaire du bassin du Tchad. Dans : M. A. J. Williams et H. Faure (dir. publ.), *The Sahara and the Nil*. Balkema, Rotterdam, 133-162.
- Servant, M. ; Maley, J. ; Turq, B. ; Absy, M.L. ; Brenac, P. ; Fournier, M. ; Ledru, M.P. 1993. Tropical forest changes during the Late Quaternary in African and South American lowlands. *Global and Planetary Change*, 7, 25-40.

- Sitou, L. ; Schwartz, D. ; Mietton, M. ; Tchicaya, J. 1996. Histoire et dynamique actuelle des cirques d'érosion du littoral d'Afrique centrale. Une étude de cas : les cirques du littoral ponténégrin (Congo). Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », CNRS-ORSTOM, Bondy, 187-191.
- Ssemmanda, I. ; Vincens, A. 1993. Végétation et climat dans le bassin du lac Albert (Ouganda, Zaïre) depuis 13 000 B.P. : apport de la palynologie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris), série 2*, 316, 561-567.
- Swain, A. M. ; Kutzbach, J. E. ; Hastenrath, S. 1983. Estimates of Holocene precipitation for Rajasthan, India, based on pollen and lake-level data. *Quaternary Research*, 19, 1-17.
- Talbot, M. R. ; Livingstone, D. A. ; Palmer, P. G. ; Maley, J. ; Melack, J. M. ; Delibrias, G. ; Gulliksen, S. 1984. Preliminary results from sediment cores from Lake Bosumtwi, Ghana. *Palaeoecology of Africa*, 16, 173-192.
- Talbot, M. R. ; Johannessen, T. 1992. A high resolution palaeoclimatic record for the last 27,500 years in tropical West Africa from the carbon and nitrogen isotopic composition of lacustrine organic matter. *Earth and Planetary Science Letters*, 110, 23-37.
- Taylor, D. 1992. Pollen evidence from Muchoya swamp, Rukiga Highlands (Uganda), for abrupt changes in vegetation during the last ca. 21,000 years. *Bulletin de la Société géologique de France*, 163, 1, 77-82.
- Turq, B. ; Vincens, A. ; Absy, M. L. ; Bertaux, J. ; Ledru, M. P. ; Servant, M. ; Sifeddine, A. ; Ybert, J. P. ; Elenga, H. ; Maley, J. ; Schwartz, D. 1996. Evolution des forêts tropicales d'Amérique du Sud et d'Afrique Centrale Atlantique à l'échelle des 20 000 dernières années. Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », CNRS-ORSTOM, Bondy, 277-280.
- Van der Hammen, T. ; Absy, M. L. 1994. Amazonia during the Last Glacial. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 109, 247-261.
- Vincens, A. ; Schwartz, D. ; Bertaux, J. ; Elenga, H. ; de Namur, C. 1998. Late Holocene climatic changes in Western Equatorial Africa inferred from pollen from lake Sinnda, Southern Congo. *Quaternary Research*, 50, 34-45.
- Vincens, A. ; Elenga, H. ; Schwartz, D. ; de Namur, C. ; Bertaux, J. ; Fournier, M. ; Dechamps, R. 1996a. Histoire des écosystèmes forestiers du Sud-Congo depuis 6000 ans. Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », CNRS-ORSTOM, Bondy, 291-294.
- Vincens, A. ; Alexandre, A. ; Bertaux, J. ; Dechamps, R. ; Elenga, H. ; Maley, J. ; Mariotti, A. ; Meunier, J. D. ; Nguetsop, F. ; Reynaud-Farrera, I. ; Schwartz, D. ; Servant-Vildary, S. 1996b. Evolution de la forêt tropicale en Afrique Équatoriale Atlantique durant les 4 000 dernières années et héritage sur les paysages végétaux actuels. Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », CNRS-ORSTOM, Bondy, 287-289.
- Vincens, A. ; Buchet, G. ; Elenga, H. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; de Namur, C. ; Schwartz, D. ; Servant, M. ; Wirrmann, D. 1994. Changement majeur de la végétation du lac Sinnda (vallée du Niari, Sud-Congo) consécutif à l'assèchement climatique holocène supérieur : apport de la palynologie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris), Série 2*, 318, 1521-1526.
- Vincens, A. 1993. Nouvelle séquence pollinique du lac Tanganyika : 30 000 ans d'histoire botanique et climatique du bassin Nord. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 78, 381-394.
- White, F. 1983. The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the Unesco/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. UNESCO, Paris, 356 p.
- Yan, Z. ; Petit-Maire, N. 1994. The last 140 ka in the Afro-Asian arid/semi-arid transitional zone. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 110, 217-233.

47

Analyses phytolithariennes : acquis et perspectives

LUC VRYDAHGS, HENRI DOUTRELEPONT

Introduction et historique

Les phytolithaires ont été découverts en 1835 ; Erhenberg publie dès 1859 les premiers résultats paléoécologiques. L'étude de ce qui se dénomme alors phytolithaires apporte des éléments à l'histoire des formations végétales pour la grande plaine de Russie. De 1850 à 1950, les botanistes allemands exploitent ce corps minéral dans le cadre de recherches en systématique botanique. Les années soixante marquent une reprise des travaux paléoécologiques. En 1964, les variations du contact forêt/prairie pour la plaine américaine furent étudiées à l'aide des phytolithes. Depuis les années 80, l'archéobotanique tropicale stimule particulièrement le développement des recherches phytolithariennes.

Au MRAC, voici plus d'une dizaine d'années que H. Doutrelepont entama les travaux. Développée avec de faibles moyens, leur exploitation en contexte archéologique a été entreprise, successivement en section d'archéologie sous l'égide de P. de Maret et dans le laboratoire de palynologie de E. Roche. En 1990, l'arrivée de nouveaux collaborateurs dynamise à nouveau les travaux. Actuellement hébergées par le Laboratoire d'Anatomie du bois de la section d'économie agricole et forestière du MRAC, par la bienveillance et l'aide scientifique de H. Beeckman, les recherches, développées en collaboration avec J. et F. Runge de l'Institut de géographie physique de l'Universität de Paderborn, explorent un champ d'applications dont cet article soulignera quelques aspects.

Les analyses phytolithariennes sont associées au programme ECOFIT depuis 1993. Elles le doivent à l'attention de M. Servant, directeur du programme ECOFIT,

et de J. Maley. Qu'ils trouvent ici l'expression de notre reconnaissance.

Notre recherche se veut d'application pour des études de l'environnement, qu'elles soient menées par des disciplines aussi différentes que l'archéologie (Wilson, 1985), l'anatomie ligneuse (Koepen, 1980) et l'antracologie, l'écologie forestière (Bartoli, 1981), la pédologie (Alexandre *et al.*, 1994) ou la zoologie (Armitage, 1975).

Par suite de sa morphogenèse au carrefour du règne végétal et minéral, le contenu d'informations du phytolithe ne se réduit pas à une identification d'essences végétales, mais apporte et complète les données nécessaires aux géomorphologues (Runge, 1995), climatologues (Twiss, 1992), et taxonomistes (ter Welle, 1976).

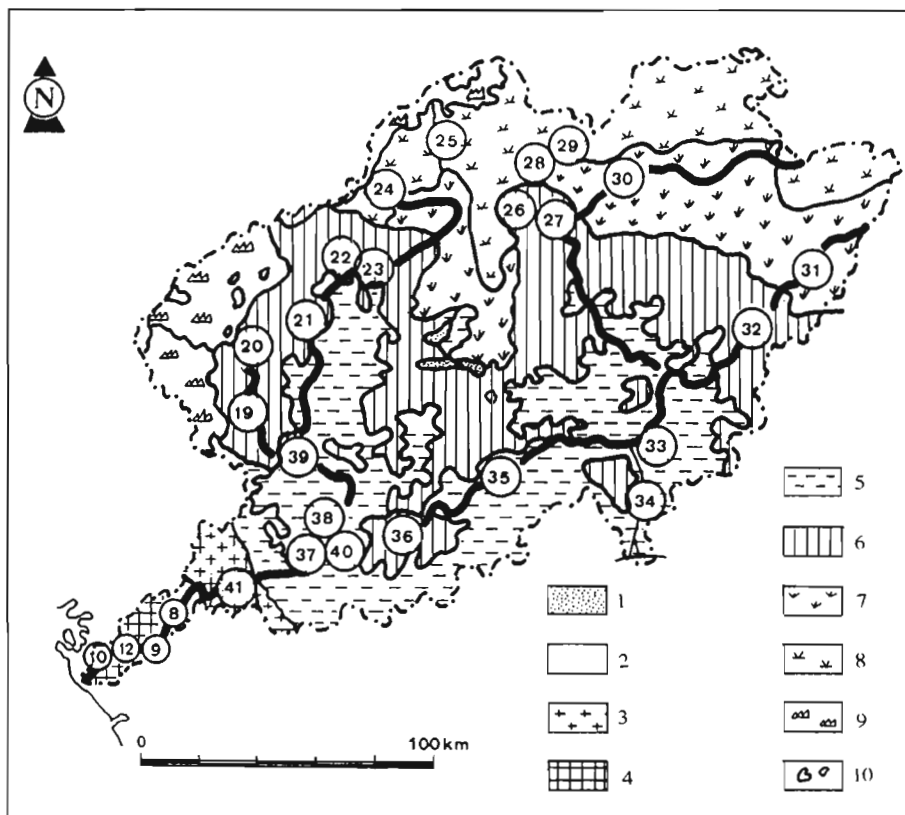
Notre stratégie de travail emprunte deux voies. La première rassemble et décrit les phytolithes après extraction des supports étudiés. La seconde s'efforce de mettre au point un catalogue de référence des morphologies par une reconnaissance de leur origine anatomique. À ce jour, le matériel étudié réside, e.a., en des indicateurs écologiques tels que les *Cyperaceae* et les *Proteaceae* et anthropiques tels que les *Urticaceae* (orties) et les *Poaceae* (céréales).

Définition du phytolithe

Élaboré par la physiologie végétale, le phytolithe est un corps minéral au volume déterminé par sa genèse au sein des tissus végétaux. Il se présente soit comme une inclusion minérale dans la cellule, soit comme une minéralisation partielle ou totale de tissus.

Ces corps minéraux peuvent s'observer pour l'ensemble du règne végétal et pour chaque organe ; feuille,

Figure 1 Carte phytogéographique du bassin de la Sanaga, Cameroun et localisation des échantillons étudiés. 1 et 5 : forêt semi-décidue à *Celtis* et sterculiacées (en cours de défrichement); 2 : mangrove; 3 : forêt sempervirente atlantique de moyenne altitude; 4 : forêt sempervirente de basse altitude à *Lophira alata*; 6 : zone post-forestière; 7 : savanes arbustives soudano-guinéennes de transition; 8 : savanes arbustives soudano-guinéenne de l'Adamaoua; 9 : groupements montagnards (plus de 1 200 mètres); 10 : îlots subalpins (plus de 2 000 mètres).



fleur, fruit, tronc et tige, racine. Leur attestation n'est pas pour autant obligatoire. Dans des circonstances non encore correctement définies, le phénomène de minéralisation connaît des variations d'abondance allant d'une absence à une minéralisation complète des tissus. Pour les Dacryodes, Normand et Mariaux rapportent que la présence de grains de silice dans les tissus ligneux est un critère systématique discriminant mais qu'il n'en va pas de même de leur absence : nulle conclusion systématique ne peut en être inférée (Normand et Mariaux, 1962). En revanche, pour des familles telles que les *Poaceae*, *Palmaceae*, *Boraginaceae*, *Flacourtiaceae* et autres, leur présence est récurrente et spécifique. Piperno relève que seule la minéralisation des « cellules courtes » du tissu épidermique graminéen enregistre les informations nécessaires à l'identification botanique du genre et/ou de l'espèce et précise que la minéralisation des « cellules longues » des mêmes tissus relèverait des conditions écologiques de croissance de la plante (Piperno, 1988). Chez *Acacia tortilis*, le cerne de croissance peut se marquer par une accumulation de phytolithes. Pour *Oriza sativa*, la carence en silice ou la déficience de sa polymérisation indique un mauvais état sanitaire (Yoshida *et al.*, 1962). La formation du phytolithe serait donc liée au(x) rythme(s) de croissance spécifique de la plante et aux facteurs et agents écologiques qui la déterminent.

Classiquement publiés comme silice sous forme d'opale ou comme oxalate de calcium, les phytolithes peuvent se composer d'autres types d'anions (phosphates, carbonates, silicates, etc.) ou de cations (magnésium, aluminium, etc.). Une grande prudence s'impose donc pour l'identification chimique du phytolithe. Seules les analyses optiques, physiques ou chimiques directes ou indirectes permettent de trancher (Frey-

Wyssling, 1929 ; Gray *et al.*, 1974). Un abus de confiance en ce domaine induit à des erreurs et, par voie de conséquence, à des conclusions erronées quant à des composantes environnementales.

Après dégradation de son support organique, le phytolithe peut faire l'objet d'un transport, souvent en plusieurs étapes. Des agents hydrochores, zoochores et anémochores peuvent intervenir. Erhenberg releva des phytolithes dans un échantillon de poussières prélevé par Darwin dans le creux des voiles du Beagle. Un traitement du tractus digestif de termites permet l'observation de phytolithes de graminées (H. Doutrelepont et L. Vrydaghs, observations personnelles) tout comme celui de fèces d'animaux (H. Doutrelepont et L. Vrydaghs, observations personnelles). L'étude d'échantillons actuels du bassin de la Sanaga transmis par J. Maley met en évidence un transport fluvial (Figure 1). Attestée pour les échantillons de la zone soudano-guinéenne, la morphologie bilobée des graminées panicoides persiste sans altération pour l'ensemble des échantillons prélevés. Il en va de même pour la morphologie représentative d'*Afromomum* sp. qui apparaît avec les échantillons de la zone post-forestière. Ces remarques indiquent que le phytolithe, dans sa mobilité physique, se comporte comme une particule sédimentaire. Précisons que la morphologie bilobée s'observe pour des échantillons prélevés par dragage dans le Golfe de Guinée par le programme CAMPI JS (cc 32/56/80/1 18/138/168/175/177EA).

Après leur déposition, comme tout autre particule minérale, le phytolithe peut se sédimer. Dès cet instant, et suivant les conditions physico-chimiques de sédimentation, le phytolithe peut subir une remobilisation physique et/ou chimique pour intervenir dans la pédogenèse (Alexandre *et al.*, 1994 ; Bartoli, 1981).

Critères d'identification des phytolithes

Notre démarche de compréhension et d'identification du phytolithe après extraction de son support repose sur trois critères :

- a) un critère de forme ;
- b) un critère d'origine anatomique ;
- c) un critère de récurrence et de spécificité.

Le critère de forme

Le critère de forme réside en une description morphologique tridimensionnelle du corps minéral. Dans la mesure où le phytolithe est un miroir du vivant, le critère de forme doit accepter une variance tant dans la taille que dans l'expression des caractères morphologiques des corps considérés.

Le critère d'origine anatomique

La mise au point d'une clef d'identification passe par la reconnaissance de grandes catégories de phytolithes. L'établissement de ces catégories repose sur l'identification de l'origine anatomique du phytolithe : cystolithe, poil, épiderme. Ce dernier point peut revêtir une grande importance pour certaines recherches archéologiques.

Le critère de récurrence et de spécificité

La recherche d'un critère de spécificité s'efforce de mettre en évidence le ou les phytolithes directeurs qui permettront de définir botaniquement une classe, un ordre, une famille, un genre ou une espèce. Il s'établit par l'étude de matériel végétal frais botaniquement identifié et celle d'échantillons de sols superficiels.

Une des morphologies qui exprime le mieux la conjonction de ces trois critères est celle décrite comme « plaque opaque perforée » qui s'observe dans l'inflorescence des Asteraceae (Rosen, 1995). En contexte archéologique, présence et abondance établies, elle permettra, sur la base d'une connaissance du cycle de floraison de l'essence identifiée, de préciser la période d'occupation du site (Rosen, 1995) et donc, sa saisonnalité. Cet aspect revêt une importance capitale pour l'étude des dynamiques homme/environnement. Nous avons relevé la morphologie « plaque opaque perforée » pour l'HOR 2 de la F 9 du site de Nkang fouillé par C. Mbida (Figure 2).

Pour la fosse pédologique NK2 du site de Nko'ongop (sud-ouest du plateau forestier camerounais, pédologue responsable H. Robain) plusieurs morphologies de « plaques opaques perforées » ont été relevées pour les échantillons NK 2-5, 10 et 30. Le site se situant actuellement en forêt, l'observation de ces morphologies suggère, pour certaines époques, une couverture forestière moins dense que l'actuelle.

L'identification botanique générique et spécifique nécessite l'observation de plusieurs morphologies. Pour l'échantillon NK2-5 de Nko'ongop, le relevé de deux morphologies, la bilobée et un poil minéralisé, nous incite à proposer la présence du genre *Loudetia*.

Exemples de phénomènes de minéralisation

Les Monocotylédones

Pour les *Palmaceae*, le phytolithe publié est un corps d'opale sphéroïde à ornementation spinulaire (Figure 3). Dès 1871, les botanistes allemands publient ces inclusions minérales sous le nom de stegmata. L'étude des coupes anatomiques des rachis de palmes de la collection de Tervuren et le traitement physico-chimique d'extraction des phytolithes (Piperno, 1988 ; Powers, 1987) pour les mêmes échantillons attestent la présence de ces corps. Ils se distribuent en files longitudinales adjacentes dans le manchon de sclérenchyme périphérique au système vasculaire (Thomlinson, 1961). Leur observation en microscopie optique souligne les caractères morphologiques sur lesquelles doit reposer l'établissement d'une clef d'identification :

- ▷ une variation de taille ;
- ▷ la morphologie du spinule ornemental. Deux critères entrent ici en ligne de compte : le caractère bombé ou non de la base du spinule et un apex en pointe ou non.

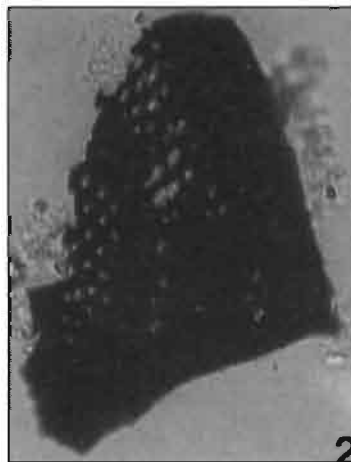


Figure 2 Plaque opaque perforée, HOR 2 F9, site de Nkang, région de Yaoundé, Cameroun. × 1000.

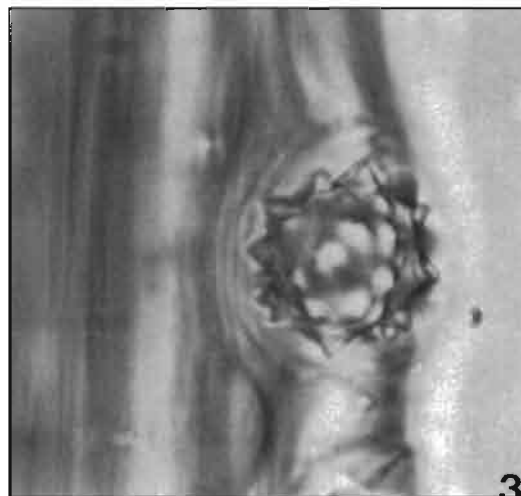


Figure 3 Phytolithe d'*Elaeis guineensis* Jacq. en position anatomique. TW 30001 (× 1000).

Des stegmata s'observent en abondance pour l'échantillon SAN 34 du bassin de la Sanaga (Figure 4) et pour un échantillon de dragage du Golfe de Guinée : cc 32 EA.

L'extraction des phytolithes mit en évidence d'autres corps minéraux que les stegmata. Pour *Phoenix dactylifera* L. (TW 40,223), l'étude anatomique sur lame mince et l'extraction mettent en évidence un amas ellipsoïde décrit comme « sable cristallin » par les spécialistes de l'anatomie végétale (Thomlinson, 1961). Ce même corps minéral a été mis en évidence dans un sol archéologique d'Arabie Saoudite (L. Vrydaghs et H. Doutrelepon, observations personnelles).

Pour en revenir au domaine africain, une comparaison du spectre dressé pour un échantillon superficiel de la palmeraie d'*Elaeis guineensis* de Dizangué, Cameroun et ceux établis pour les horizons archéologiques du site de Nkang soulignent la présence de plusieurs morphologies.

L'échantillon de Dizangué atteste une présence abondante de stegmata (Figure 5) que nous relevons pour les HOR 2, 3, 4, 7 et 12 de la F9 et l'HOR 4 de la F13 de Nkang. Nous relevons également la présence d'autres corps minéraux dans le spectre de Dizangué que nous retrouvons pour les HOR 1c et 2 de la F9 de Nkang. Il s'agit, entre autre, de cellules de paranchyme. L'ensemble de ces observations établit la présence d'*Elaeis guineensis* Jacq. pour le site de Nkang, d'autant que l'identification d'endocarpes carbonisés d'*Elaeis guineensis* Jacq. pour les horizons considérés apporte l'assurance de sa présence. Relevons que, outre les stegmata,

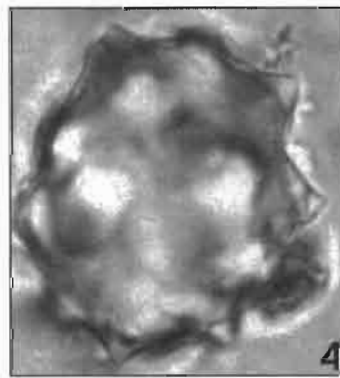


Figure 4 Phytolithe de Palmaceae observé pour SAN 34, bassin de la Sanaga. (x 1000).



Figure 5 Phytolithe observé dans l'échantillon de sol superficiel de la palmeraie d'*Elaeis guineensis* de Dizangué, Cameroun (x1000).



Figure 6 Phytolithe de *Musa* (x 1000).

Phoenix reclinata L. (TW 44.588) atteste, lui aussi, des cellules de paranchyme minéralisées.

Avec les phytolithes de *Palmaceae*, nous sommes en possession d'excellents indicateurs de plantes alimentaires et utilitaires. Il est intéressant d'explorer les possibilités d'un autre indicateur anthropique, *Musa*. Ce point s'avère crucial dans la mesure où nulle partie fertile (graine et pollen) de *Musa* n'est connue pour le continent africain.

Le phytolithe de *Musa* existe et a un volume précis. Il se compose d'une base à ornementation latérale. De cette base s'élanç, en hauteur, une structure de type conique, tronquée et cratériforme à son sommet (Figure 6). Sur le plan anatomique, il se localise dans le limbe de la feuille, disposé en file le long des vaisseaux. Cette morphologie se distingue de celle d'*Ensete*.

Le phytolithe de *Musa* se relève pour un échantillon de dragage du golfe de Guinée (cc 105 EA) et dans l'HOR 2 de la F9 du site de Nkang. Le matériel archéologique de Ch. Mbida a permis un autre type d'observation. Le phytolithe de *Musa* s'observe dans l'adhérence carbonée d'une face intérieure d'un tesson de céramique reconnu comme fond de pot. L'ethnologie des techniques culinaires renseigne un mode de cuisson à l'étouffée dans une marmite où le produit à cuire s'emballé dans le limbe de la feuille, là où, précisément, se localisent les phytolithes. Une cuisson trop poussée peut induire la formation d'une croûte carbonisée d'origine organique qui, par conséquent, inclut les composants minéraux. Le tesson considéré se datant au plus tard du VIII^e siècle avant notre ère, notre observation suggère un usage culinaire du tesson étudié et l'existence d'une technique culinaire vieille de deux millénaires pour la région de Yaoundé. Il nous faut encore mentionner l'observation d'une morphologie bilobée pour la même adhérence et celles de phytolithes de graminées dans un contexte analogue pour une céramique archéologique en provenance de l'abri-sous-roche de Shum Laka (nord-ouest Cameroun).

Les phytolithes jusqu'ici présentés pour les Monocotylédones permettent l'identification de plantes alimentaires et utilitaires. À ce titre, ils composent d'excellents indicateurs anthropiques. D'autres marqueront des formations végétales secondarisées. Trois espèces de *Marantaceae* : *Thamatococcus danielli*, *Ataenidia conferta* et *Sacrophyllum macrostachyum* et une espèce de *Zingiberaceae* : *Afromomum laurenti* ont été étudiées. L'identification du matériel botanique a été assurée par les époux Hart de la station d'Epulu, Ituri et nous a été transmis par J. Mercader de l'Université de Madrid dans le cadre d'une collaboration.

Chaque specimen a fait l'objet d'une séparation en organe (feuille/tige/graine/rhizome) pour lesquels l'extraction s'avère positive : chaque organe présente des morphologies différentes.

Les observations se résument en quatre points :

- six morphologies se relèvent : le stegmata, le *hat-shape*, un corps irrégulièrement facetté, des parois cellulaires et des éléments conducteurs. Les deux dernières sont celles qui s'observent avec la plus faible fréquence. Stegmata, *hat-shape* et corps irrégulièrement facetté.

Feuille	IC		C		
	S	HS	IF	PC	EC
MARANTACEAE					
<i>Ataenidia conferta</i>	X	X	X		
<i>Thaumatococcus daniellii</i>	X	X		X m=2	X
<i>Sacrophyllum macrostachyum</i>	X	X	X	X	
ZINGIBERACEAE					
<i>Afromomum laurentii</i>	X				

Tableau 1 Comparaison des minéralisations au sein de la feuille de 3 espèces de Marantaceae et 1 espèce de Zingiberaceae. IC : minéralisation intracellulaire ; C : minéralisation cellulaire ; S : stegmata ; HS : *hat-shape* ; IF : irrégulièrement facetté ; PC : paroi cellulaire ; EC : élément conducteur.

gulièrement facetté relèvent d'une même catégorie morphologique, les minéralisations intracellulaires. Pour les feuilles de *Marantaceae* et *Zingiberaceae*, les inclusions minérales s'observent dans les faisceaux vasculaires (Tomlinson, 1969). Quant aux parois cellulaires et éléments conducteurs, il s'agit d'une minéralisation partielle de tissus ;

- b. chaque espèce se décrit par un ensemble de morphologies dont la composition diffère pour chacune ;
- c. pour un même spécimen, la composition de l'ensemble des morphologies et les morphologies varient suivant l'organe considéré ;
- d. la morphologie *hat-shape* exceptée, d'espèce à espèce, les morphologies diffèrent pour chaque organe.

Le Tableau 1 reprend l'ensemble des observations opérées pour la feuille de chaque espèce étudiée et les Figures 7 à 9 illustrent quelques unes de ces morphologies.

Dans un contexte sédimentaire, l'identification botanique des *Marantaceae* sur base de leur phytolithe pourrait donc s'avérer très précise, pour peu que les critères de forme, récurrence et spécificité soient correctement établis.

Si l'étendue du matériel étudié pour les *Marantaceae* n'autorisent pas encore l'établissement définitif de ces critères, nous pouvons néanmoins émettre des propositions supportées par les descriptions anatomiques des Commelinales et Zingibérales par Tomlinson (1969).

Les *hat-shape* relevés pour les espèces étudiées de *Marantaceae* ne présentent pas entre elles de différences

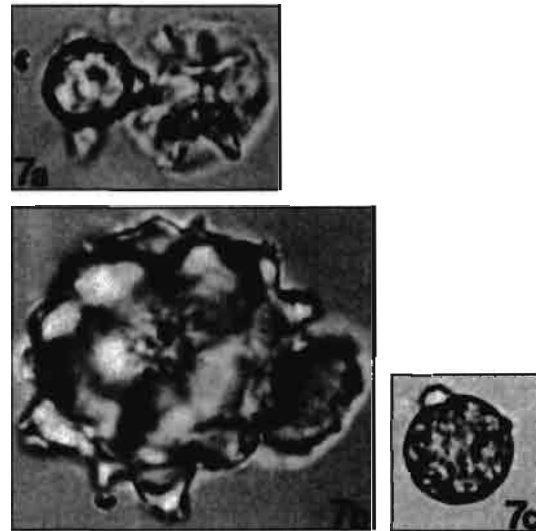


Figure 7 Stegmata. 7a : *Thaumatococcus daniellii* (× 1000). 7b : *Sacrophyllum macrostachyum* (× 1000). 7c : *Afromomum laurentii* (× 1000).

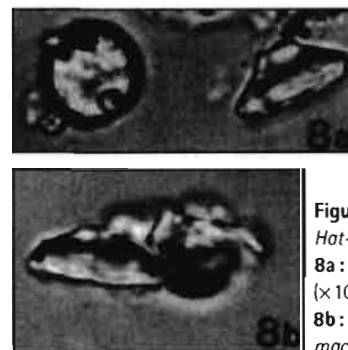


Figure 8 *Hat-shape*. 8a : *Thaumatococcus daniellii* (× 1000). 8b : *Sacrophyllum macrostachyum* (× 1000).

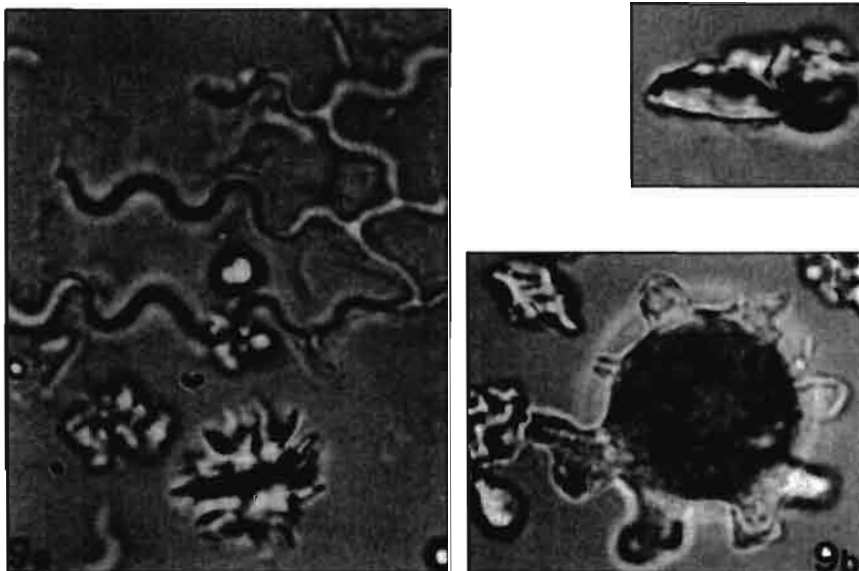


Figure 9 Parois cellulaires. 9a : *Thaumatococcus daniellii* (× 1000). 9b : *Sacrophyllum macrostachyum* (× 1000).

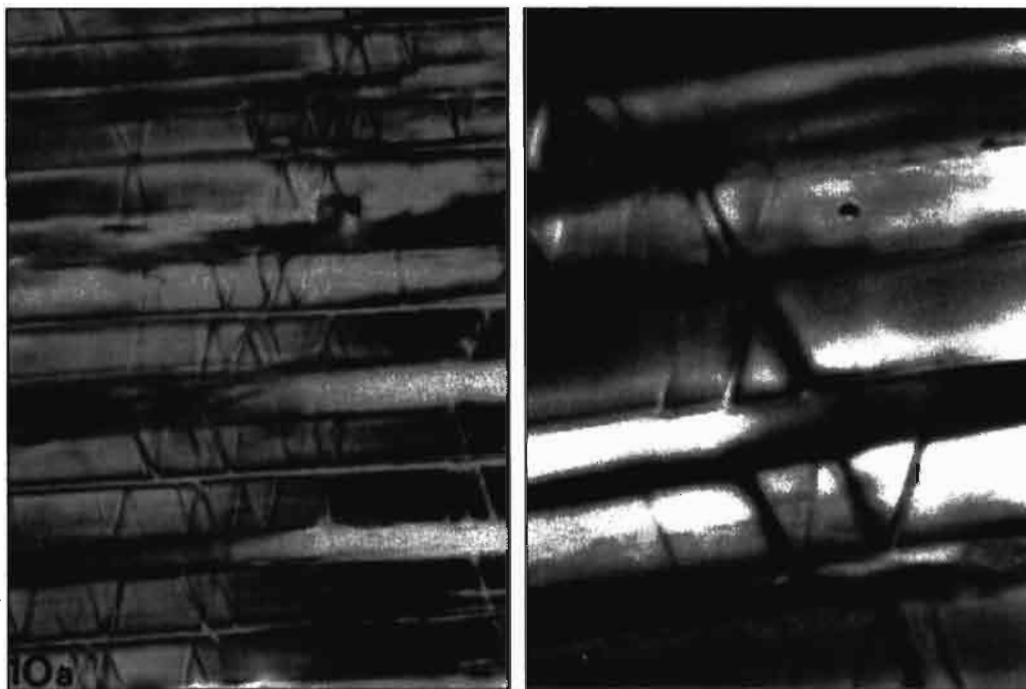


Figure 10 Système de microfibrilles et décrochages dans les fibres d'*Hydnocarpus yatesis*. Merr. TW 29,701. 10a : (x 20). 10b : (x 1000).

morphologiques significatives, du moins en microscopie optique. Il n'en va pas de même si nous la comparons avec le *hat-shape* des *Lowiaceae*, seule famille des Zingibérales à attester avec les *Marantaceae* une morphologie *hat-shape*. Pour les *Marantaceae*, le *hat-shape* présenterait les critères de morphologie et récurrence nécessaires à l'établissement du critère de spécificité. L'état actuel des travaux incite à accorder à la morphologie *hat-shape* un statut analogue à celui du bilobé pour les graminées panicoïdes. Elle autorise une identification de la famille mais celle de genre et d'espèce nécessite le relevé d'autres morphologies. Le stigmata, par suite de sa récurrence morphologique différentielle pourrait répondre au critère de spécificité générique et, les morphologies les plus occasionnelles telles que les parois cellulaires ou les éléments conducteurs, autoriseraient l'identification spécifique.

Les dicotylédones

Le premier exemple de minéralisation pour les dicotylédones concerne les *Burseraceae*. L'étude de la noix de *Canarium schweinfurtii* et des *Dacryodes* est en cours et met en évidence au moins une morphologie, à l'origine anatomique indéterminée à ce jour. Les tissus ligneux attestent la présence d'inclusions minérales sous forme de grains (vraisemblablement d'opale) dans le paranchyme radial. Comme *Elaeis guineensis*, la présence de *Canarium* peut donc se relever en-dehors de restes macroscopiques.

L'étude des *Palmaceae*, *Marantaceae* et *Zingiberaceae* souligne l'existence de plusieurs sites de minéralisation dans les différents tissus de chaque organe des monocotylédones. Il en va de même pour les dicotylédones.

Des phytolithes des organes foliaires sont publiés. Nous pouvons mentionner *Populus*, *Carya*, *Salix* et *Celtis* (Bozarth, 1992). Leur morphologie réside en des cellules épidermales polyhédriques ou anticlinales

minéralisées. Nous avons observé des morphologies anticlinales et polyhédriques pour les échantillons HR-NK2-5, 25, 30, 110, 150 du site de Nko'ongop. Précisons que la production en phytolithes de l'organe foliaire des dicotylédones est moindre que celle des monocotylédones. Une des expressions de ce phénomène est souligné, pour un sol sous couverture forestière, par une abondance en phytolithes cinq à dix fois moindre que celle d'un sol sous couverture graminéenne (Bartoli, 1981 ; Piperno, 1988).

Pour les tissus ligneux, Metcalfe et la *IAWA List of Microscopic Features for Hardwood Identification* répertorient plus de cent familles de dicotylédones ligneuses où des minéralisations s'observent. Nous reconnaissons deux catégories : la minéralisation intracellulaire et la minéralisation de tissus. Cette dernière s'atteste notamment pour les *Bignoniaceae*, *Flacourtiaceae*, *Moraceae* et *Rhizophoraceae*. Pour *Hydnocarpus yatesis* Merr. (TW 29,701) une minéralisation de différents types de tissus (fibres, vaisseaux) s'observe. L'étude de cette coupe anatomique nous a permis de mettre au point des éléments de diagnose pour la minéralisation des tissus ligneux :

- ▷ un système de microfibrilles et de décrochage dans les fibres (Figure 10) ;
- ▷ des fractures des éléments conducteurs ;
- ▷ des fractures conchoïdales ;
- ▷ des fractures en étoile.

L'origine de ces éléments de diagnose résiderait en des contraintes appliquées aux tissus, notamment lors de la réalisation des coupes anatomiques.

Ce dernier point ouvre un important champ de recherches. Deux observations réalisées pour les échantillons de la Sanaga va nous permettre de mieux le souligner :

- a. pour l'échantillon DV 19, nous relevons un fragment de vaisseau à ponctuations alterne polygonales ;
- b. l'échantillon SAN 31 présente une morphologie que

nous interprétons comme des ponctuations de conifères minéralisées.

Pour les dicotylédones, les phytolithes accumulés dans les organes foliaires ne sont donc pas les seuls à pouvoir se comporter comme un phytolithe assimilable à une particule sédimentaire, mais bien chaque type de minéralisation pour chaque organe.

La liste IAWA répertorie les catégories de minéralisation intracellulaire pour les tissus ligneux : cristaux rhomboédriques, octaédriques, aciculaires, raphides, sable cristallin et grains de silice dont il importe d'établir la valeur pour des recherches paléoenvironnementales ou anthracologiques. Par sa vertu d'exemple, les études de coupes anatomiques de *Rubiaceae* de la collection de Tervuren vont apporter quelques éléments de réponse.

Le traitement de la question chez les *Rubiaceae* comporta deux phases. La première sélectionna, pour extraction, deux échantillons ligneux de la collection : *Psychotria dermatophylla* (K. Schum.) Petit (TW 966) et *Psychotria succulenta* (Hiern.) Petit (TW 35,129). La seconde procéda à une étude systématique des inclusions minérales observées dans les coupes anatomiques des *Naucleaeae* de la collection de Tervuren.

L'application du traitement d'extraction aux deux spécimens de tissus ligneux permit l'observation de parois de vaisseaux et de fragments de fibres. Ce fait vient donc confirmer la minéralisation de différents types de tissus chez les dicotylédones.

L'étude des coupes anatomiques des *Naucleaeae* de la xylothèque de Tervuren permet de préciser la valeur systématique des inclusions minérales des tissus ligneux (Vrydaghs *et al.*, sous presse). Nos observations portent sur 21 espèces pour une centaine de coupes anatomiques. L'étude mit en évidence une distribution différentielle des inclusions dans le parenchyme radial. Raphides, rhomboèdres, sable cristallin et grains de silice sont relevés et leur distribution anatomique s'avère récurrente :

- ▷ les rhomboèdres s'attestent exclusivement pour les *Naucleaeae* - *Naucleinae* telles que *Nauclea diderichii* (De Wild) Merr (TW 17 ; 360 ; 417 ; etc.) et *Nauclea vanderguchtii* (De Wild) Petit (TW 29,827 ; 33,673 ; 44,682) ;
- ▷ les sables ne s'observent que chez les *Naucleaeae*-*Adinineae* telles que *Adina pilulifera* (Lamk.) Franchet ex Drake (TW 48,356) et *Adinauclea fagiifolia* (Havil.) Ridsd. (TW 13,183) ;
- ▷ seules les *Coptosapelteae* telles que *Hallea rubrostipulata* (K. Schum) Leroy (TW 25,678 ; 25,679 ; 26,094) et *Mitragyna rotundifolia* (Roxb.) Kuntze (TW 19,706) présentent des grains de silice. Une étude ultérieure en MEB de ces grains peut souligner des différences morphologiques qui autoriseraient des discriminations ultérieures.

L'étude des inclusions minérales établit donc une nette différenciation entre, d'une part les *Naucleaeae*-*Naucleinae* et *Naucleaeae*-*Adinineae* et les *Coptosapelteae* d'autre part.

Nos observations sur les *Naucleaeae* mirent également en évidence une variation d'abondance intraspécifique

des inclusions. La pratique quotidienne de l'ensemble de la collection de Tervuren en confirme l'existence. Il nous paraît important de l'interpréter. Les conditions physico-chimiques du sol interviennent dans la synthèse, par la plante, des inclusions minérales tout comme l'état de maturation des tissus. La disponibilité en matière minérale, leur état de solubilité jouent un rôle lors des phénomènes de minéralisation dans les tissus végétaux et nous renvoie à la pédogenèse et donc, aux conditions écologiques de croissance de la plante telles que l'amplitude des températures et des précipitations, l'altitude, l'insolation, etc. Dès lors, il importe de parvenir à une compréhension et mesure de l'interaction des facteurs et agents qui interviennent dans le phénomène de minéralisation pour les tissus frais car elle apportera les données nécessaires à l'exploitation de l'observation des phytolithes dans, par exemple, le matériel anthracologique. La carbonisation des tissus lignifiés, si elle affecte, par perte d'eau, les relations proportionnelles entre les tissus préserve, par contre, la morphologie des éléments tissulaires, les éventuelles inclusions minérales, et leur morphologie. L'interprétation des phytolithes relevés dans les charbons de bois apporterait une information relative aux facteurs écologiques qui déterminent l'environnement reconstitué par l'identification anthracologique.

Conclusions : préceptes d'élaboration d'une collection phytolitharienne de référence

Des problèmes rencontrés lors de l'étude de cinq échantillons de tourbières expédiés par J. P. Sutra de l'IFP va nous permettre de souligner l'une des nécessités à l'établissement d'une collection phytolitharienne de référence.

Dans l'éventualité d'une réponse positive de cinq échantillons de tourbière à l'extraction des phytolithes, un des objectifs de cette étude résidait en un test de la clef d'identification des phytolithes des graminées panicoides, festucoïdes et chloritoïdes publiée pour la région (Dayanandan, 1994). Ce second point n'a pu être atteint, non par suite d'une réponse négative des échantillons mais par conséquence du mode d'établissement choisi pour la clef. Elle repose sur l'étude de coupes d'épidermes montées en lame mince. Cette technique empêche une appréhension complète de la tri-dimensionnalité des phytolithes et conduit l'auteur à poser la morphologie bilobée comme caractéristique de certaines graminées chloritoïdes *Eragrostiella brachyphylla*, *Leptochloa chinensis* et *Perotis indica*, ce qui peut surprendre. D'après la littérature, la morphologie dite « saddle » caractérise les graminées chloritoïdes (Brown, 1984). Observée en vue latérale, elle peut se confondre avec un corps bilobé. Aussi, avons nous préféré ne pas poursuivre l'exploitation de cette clef pour entamer l'étude d'un matériel extrait maintenu en suspension. Ce dernier autorise, en microscopie optique, une compréhension de la tri-dimensionnalité des phytolithes, vecteur déterminant dans l'identification des corps. Néanmoins, la constitution d'une collection de coupes anatomiques nous paraît, pour d'autres raisons, vitale.

Selon les conditions physico-chimiques de sédimentation et l'histoire post-dépositionnelle du sédiment, le matériel phytolitharien peut s'observer en connexion anatomique ou pas. L'étude des phytolithes dans un support sédimentaire doit donc également prêter attention au relevé de ces connexions :

- ▷ si chaque morphologie s'atteste isolément, le travail d'identification s'assimile au remontage d'un puzzle anatomique. Ce travail mettra en évidence les éléments des tissus qui furent minéralisés et, par conséquent, des morphologies spécifiques et d'autres qui composeront un bruit de fond. Il importe ici de rappeler que Piperno pose la minéralisation des « cellules longues » du tissu épidermique graminéen comme indicateur des conditions écologiques (Piperno, 1988). Le remontage du puzzle anatomique peut donc mettre en évidence la présence de ces corps minéraux et leur abondance qui composeront un indicateur écologique ;
- ▷ dans certains cas, les connexions anatomiques se préservent partiellement (L. Vrydaghs et H. Doutrelepon, observations personnelles). La fréquence de ces tissus minéralisés peut suggérer des conditions physiques de sédimentation ou des perturbations. Relevons ici que les connexions anatomiques s'attestent rarement pour l'ensemble des échantillons du bassin de la Sanaga, ce qui serait un caractère d'un transport, dans le cadre d'un paléo-système fluvial par exemple ;
- ▷ dans d'autres cas, les connexions anatomiques se conservent parfaitement (Palmer, 1976) et nécessitent également une interprétation. Pour les sites chalcolithiques d'Israël, Rosen l'interprète comme un indicateur d'activités culturales en irrigation. L'étude d'analogues modernes étaye cette interprétation par la mise en évidence, pour le froment, d'une plus grande abondance dans la production de phytolithes en connexion anatomique lors d'une culture en parcelle irriguée (Rosen, 1994) ;
- ▷ lors de l'étude d'un profil, ces trois états des connexions anatomiques peuvent se succéder. Ils indiquent, dès lors, des variations de l'ensemble des conditions qui ont prévalu.

Comprendre et interpréter l'état de préservation des phytolithes en connexion anatomique nécessite l'étude de coupes anatomiques. De plus, cette démarche autorise une identification précise de l'origine anatomique des morphologies isolées, autre information exploitable.

À un matériel en suspension et aux coupes anatomiques doit s'adjoindre une collection de sols superficiels qui permettra :

- a. de comprendre l'enregistrement sédimentaire de la couverture végétale actuelle ;
- b. d'apporter des données relatives à la genèse des phytolithes. Fixer de tels objectifs au prélèvement d'échantillons de sols superficiels implique d'accompagner la prise d'échantillons d'un relevé botanique des essences présentes sur la parcelle échantillonnée et d'une description de la topographie des lieux.

Une collection phytolitharienne de référence doit donc développer trois pans : (a) une collection de coupes ana-

tomiques, (b) une collection de phytolithes en suspension, (c) une collection d'échantillons de sols superficiels. La collaboration entre le Laboratoire d'Anatomie du bois du MRAC et l'Institut de Géographie physique de l'Université de Paderborn et la mise en place d'un réseau de correspondants permet l'accès à : (a) une collection de 155 000 coupes anatomiques de tissus ligneux qui couvre 13 000 espèces réparties sur 58 000 spécimens. Il s'agit bien évidemment de la xylothèque de Tervuren, l'une des plus importantes au monde. À cet égard, nos recherches se débitent d'une dette énorme envers le travail de R. Dechamps. Que sa mémoire trouve ici l'expression de notre estime ; (b) une collection des phytolithes des organes foliaires de près de 700 espèces dont la majorité botaniquement identifiée. Les régions couvertes sont le nord de l'Europe, l'Afrique du nord et centrale, l'Arménie et l'Inde ; (c) une collection d'échantillons de sols superficiels et archéologiques pour les régions botaniquement échantillonnées. La mise en commun de ce matériel compose une source d'informations importante pour les recherches phytolithariennes.

Références

- Alexandre, A. ; Colin, F. ; Meunier J.-D. 1994. *Les phytolithes, indicateurs du cycle biogéochimique du silicium en forêt équatoriale*. C.R. Ac. Sci. Paris, **319** II, 453-458.
- Armitage, P. L. 1975. The extraction and identification of opal phytoliths from the teeth of Ungulates. *JAS*, **2**, 187-197.
- Bartoli, F. 1981. Le cycle biogéochimique du silicium sur roche acide. Application à deux systèmes forestiers tempérés (Vosges). Thèse de doctorat, Université de Nancy-I
- Bozarth, S. R. 1992. Classification of opal phytoliths formed in selected dicotyledons native to the great plains. Dans : G. Rapp Jr et S. C. Mulholland (dir. publ.), *Phytolith Systematics. Emerging Issues, Advances in archaeological and museum science*, **1**, 193-214.
- Brown, D. A. 1984. Prospects and limits of a phytolith key for grasses in the central United States. *JAS*, **11**, 345-368.
- Dayanandan, P. 1994. Maximisation of the value of native fodder grass and grazing lands. *Soc. Soc. For. R. D. G. Tamil Nadu*.
- Fredlung, G. G. ; Tieszen, L. T. 1994. Modern phytolith assemblages from the north american Great Plains. *JB*, **21**, 321-335.
- Frey-Wissling, A. 1981. Crystallography of the two hydrates of crystalline calcium oxalate in plants. *Am. J. Bot.*, **68**, 130-141.
- Gray, R. L. ; Cote, W. A. 1974. SEM/EDXA as a diagnostic tool for wood and its inclusions. *IAWA Bull.*, **3**, 6-11.
- Jones, R. L. ; Beavers, A. H. 1964. Variation of opal phytolith content among some great soil groups in Illinois. *Soil Sci. Soc. Am.*, **28**, 711-712.
- Koepen, R. C. 1980. Silica bodies in wood of arborescent leguminosae. *IAWA Bull. n.s.*, **1**, 180-184.

- Metcalf, C. R. 1960. Anatomy of the monocotyledons I : Gramineae. Dans : C. R. Metcalfe (dir. publ.), *Anatomy of the monocotyledons*. Londres, Oxford University Press.
- . 1971. Anatomy of the monocotyledons IV : Cyperaceae. Dans : C. R. Metcalfe (dir. publ.), *Anatomy of the monocotyledons*. Londres, Oxford University Press.
- Metcalf, C. R. ; Chalke, L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. Londres, Oxford University Press (Clarendon).
- ; ———. 1979. *Anatomy of the dicotyledons*. 2nd ed. Londres, Oxford University Press (Clarendon).
- Normand, D. ; Mariaux, A. 1962. Peut-on distinguer les bois d'Ozizo des Safoukala, Iganga et autres Dacryodes ? *Bois et forêts des Tropiques*, **85**, 33-42.
- Palmer, G. P. 1976. Grass cuticles : a new paleoecological tool for East African lake sediments. *CJB*, **54**, 1725-1734.
- Palmer, G. P. ; Gerbeth-Jones, S. 1986. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses, IV, *Smithsonian contributions to botany*, **62**.
- Piperno, D. R. 1988. *Phytolith analysis. An archaeological and geological perspective*. San Diego, Academic Press.
- . 1991. The status of phytolith analysis in the american tropics. *JWP*, **5**, 2, 155-191.
- Powers, A. H. 1987. A simple preparation technique for the study of opal phytoliths from archaeological and quaternary sediments. *JAS*, **14**, 529-535.
- . 1992. Great expectations : a short historical review of european phytolith systematics. Dans : G. Rapp Jr. et S. C. Mulholland (dir. publ.), *Phytolith Systematics. Emerging Issues, Advances in archaeological and museum science*. **1**, 15-36.
- Rosen, A. R. ; Weiner, S. 1994. Identifying ancient irrigation : a new method using opaline phytoliths from emmer wheat. *JAS*, **21**, 125-132.
- . 1995. Analytical techniques in Near Eastern archaeology : phytolith analysis. *BA*, **58/3**, 170 p.
- Rovner, I. 1971. Potential of opal phytolith for the use of paleoecological reconstruction. *Quat. Res.*, **1**, 343-359.
- Runge, F. 1995. Potential of opal phytoliths for use in paleoecological reconstruction in the humid tropics of Africa. *Z. Geomorph. N.F.*, **99**, 53-64.
- Tomlinson, P. B. 1961. Anatomy of the monocotyledons II : Palmae. Dans : C. R. Metcalfe (dir. publ.), *Anatomy of the monocotyledons*. Londres, Oxford University Press.
- . 1969. Anatomy of the monocotyledons III : Commelinales-Zingiberales. Dans : C. R. Metcalfe (dir. publ.), *Anatomy of the monocotyledons*. Londres, Oxford University Press.
- Twiss, P. C. 1987. Grass-opal phytoliths as climatic indicators of the Great Plains. Dans : Johnson (dir. publ.), *Quaternary environments of the central Great Plains*. Lawrence, Kansas, Kansas Geological Survey, p. 113-128.
- Ter Welle, B. J. H. 1976. On the occurrence of silica grains in the secondary xylem of the Chrisobalanaceae. *IAWA Bull.*, **2**, 19-29.
- Twiss, P. C. ; Suess, E. ; Smith, R. M. 1969. Morphological classification of grass phytoliths. *Soil Sci. Soc. Am.*, **33**, 109-115.
- Vrydaghs, L. ; Doutrelepon, H. ; Beeckman, H. 1995. Phytolith in the wood of Rubiaceae. Second International *Rubiaceae* Conference, 3-15 sept.
- Vrydaghs, L. ; Doutrelepon, H. ; Jansen, S. ; Robbrecht, E. ; Beeckman, H. sous presse. De la valeur systématique des phytolithes dans le bois des *Naucleaeae* (Rubiaceae).
- Wheeler, E. A. ; Baas, P. ; Gasson, P. E. (dir. publ.), 1989. IAWA list of microscopic feature for hardwood identification. *IAWA Bull. n.s.*, **10** (3), 219-332.
- Wilson, S. M. 1985. Phytolith analysis at Kuk, an early agricultural site in Papua New Guinea. *Archeology in Oceania*, **20**, 90-97.
- Yoshida, S. ; Ohnishi, Y. ; Kitagishi, K. 1962. Histochemistry of silica in rice plant III. *Soil science and plant nutrition*, **8**, 1-15.

48

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

LEE WHITE, RICHARD OSLISLY, KATE ABERNETHY ET JEAN MALEY

Introduction

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

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

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

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

Présentation du Gabon

Le Gabon se situe au niveau de l'équateur sur la côte ouest de l'Afrique (3° N-3° S, 8° E-15° E) avec une superficie de 267 667 km² (Figure 1). La végétation naturelle de 85 % de ce pays est actuellement la forêt dense de plaine (Caballé, 1983). Les surfaces restantes sont principalement couvertes de savanes, de marécages et de mangroves (Caballé et Fontes, 1978).

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

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

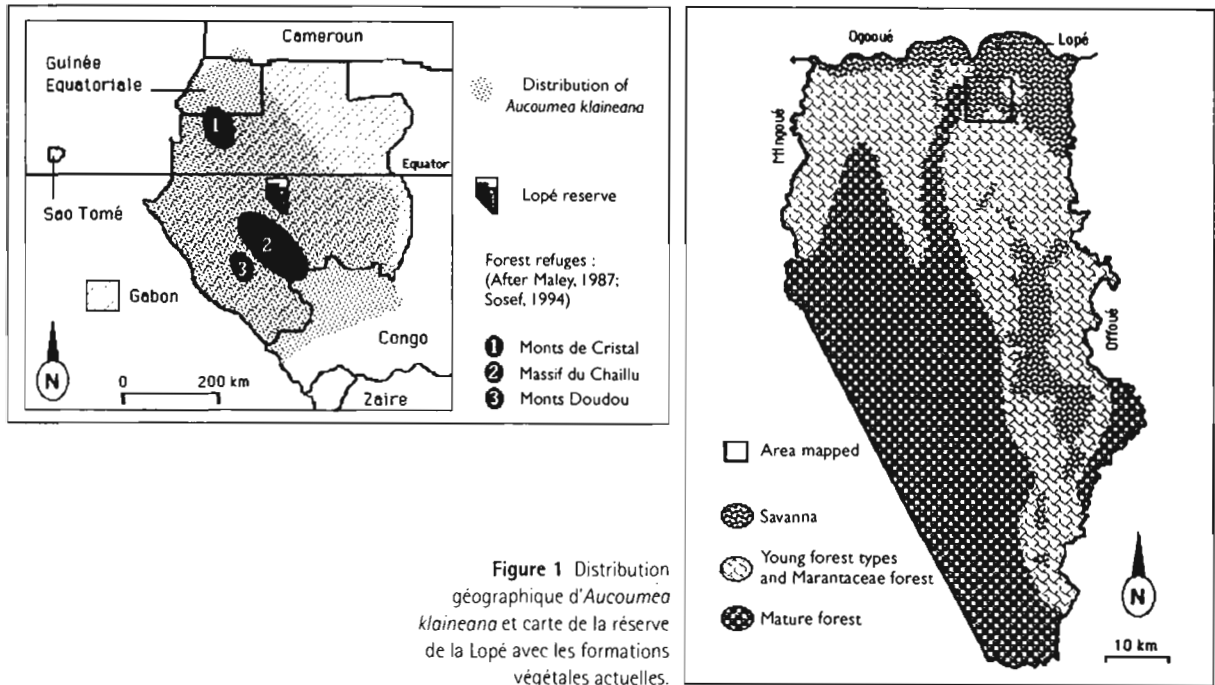


Figure 1 Distribution géographique d'*Aucoumea klaineana* et carte de la réserve de la Lopé avec les formations végétales actuelles.

Localisation de la zone d'étude

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Tableau 2 Densités des espèces de Marantaceae et Zingiberaceae dans les cinq types majeurs de la végétation de la Lopé. Toutes les tiges d'espèces de Marantaceae ou Zingiberaceae ont été comptées dans dix petites parcelles d'1m² établies au hasard dans les parcelles d'étude de 40 x 20 m. Les données pour la forêt mature ont été enregistrées sur des parcelles (6601 m²) positionnées le long de trois transects de 5 km (voir White *et al.*, 1995) (Sav.= Savane; Col.= forêt de Colonisation; Mono.= forêt Monodominante; Marant.= forêt à Marantaceae; Mixte= forêt Mixte; Mature= forêt Mature)

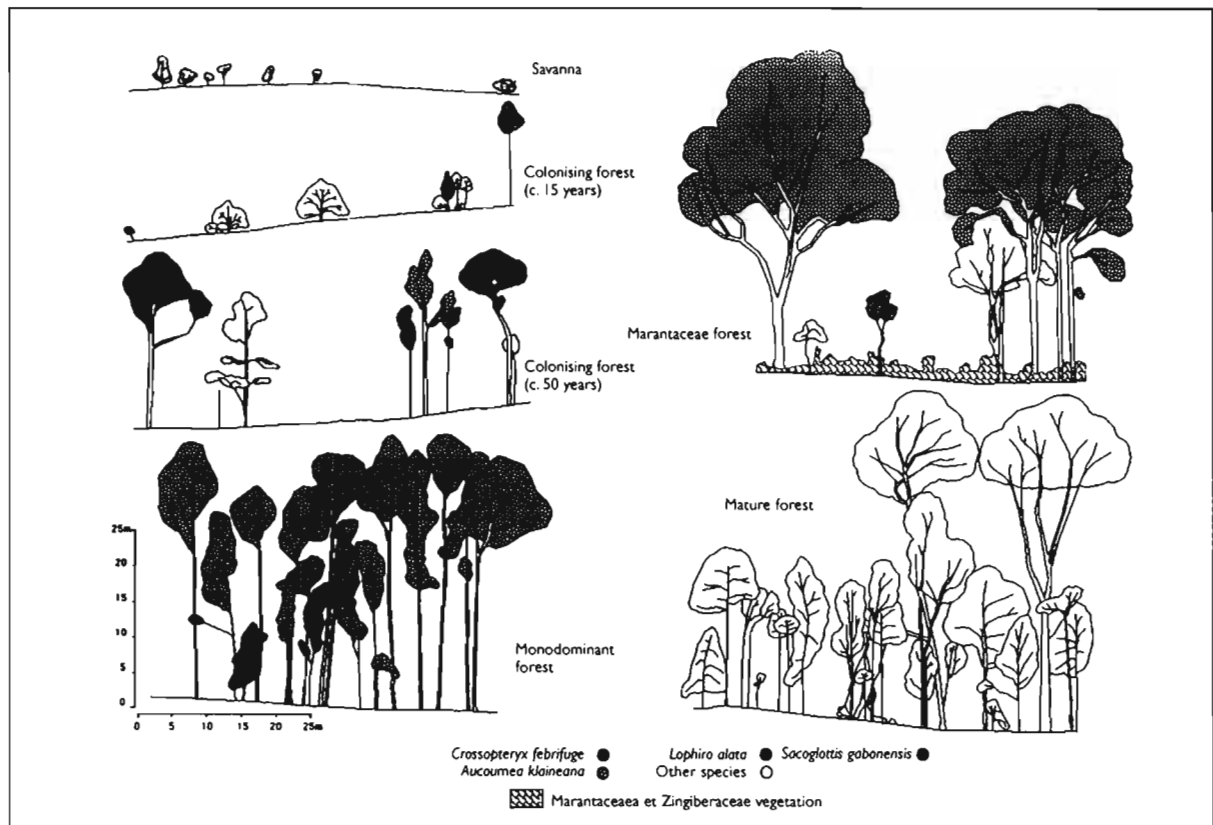


Figure 2 Profil des diagrammes montrant les stades successifs de la végétation de la savanne à la forêt mature.

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

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

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

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

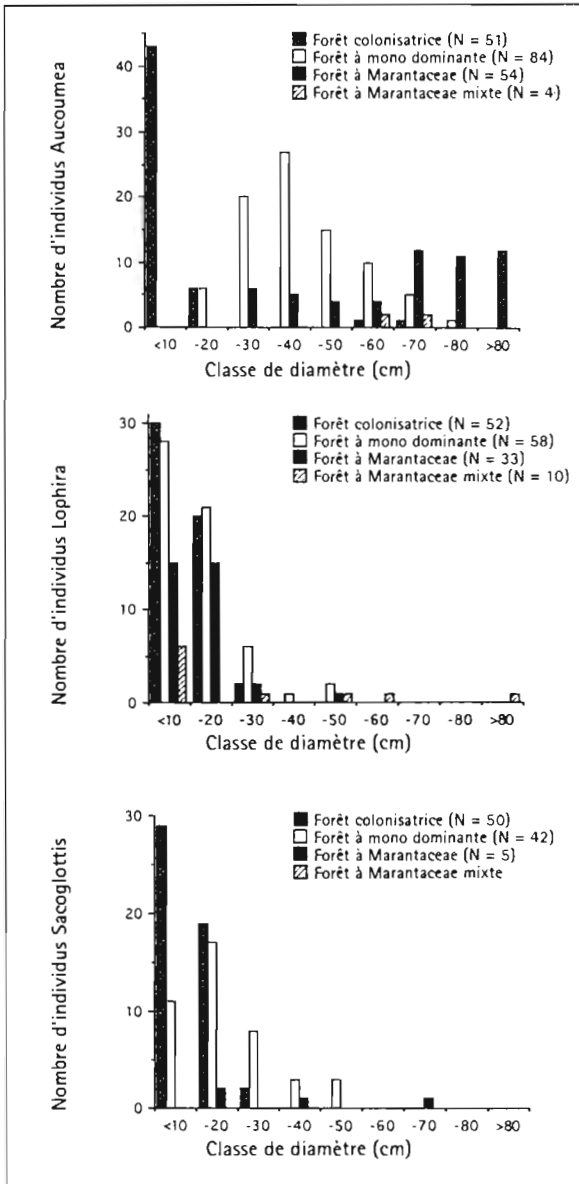


Figure 3 Distribution des arbres *Aucoumea klaineana*, *Lophira alata* et *Sacoglottis gabonensis* par classe de diamètre relevés dans des parcelles situées dans les différentes formations végétales.

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

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

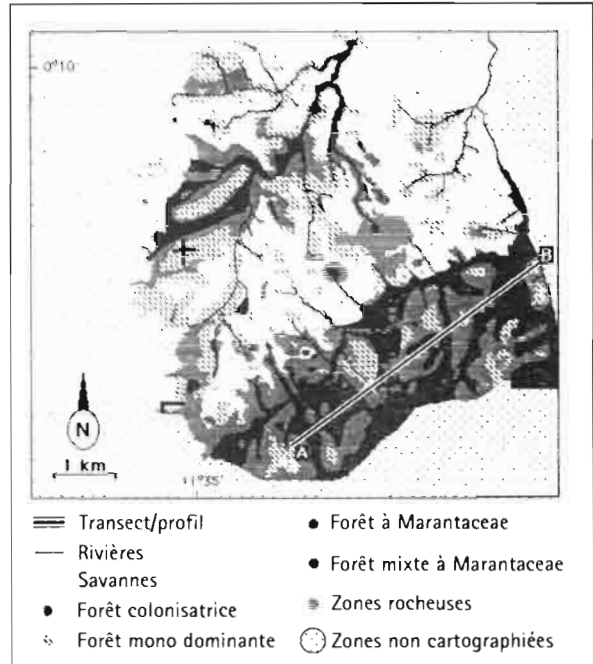


Figure 4 Carte de végétation du front de contact forêt/savane dans le nord de la réserve de la Lopé (voir Fig. 1 pour la localisation de la zone).

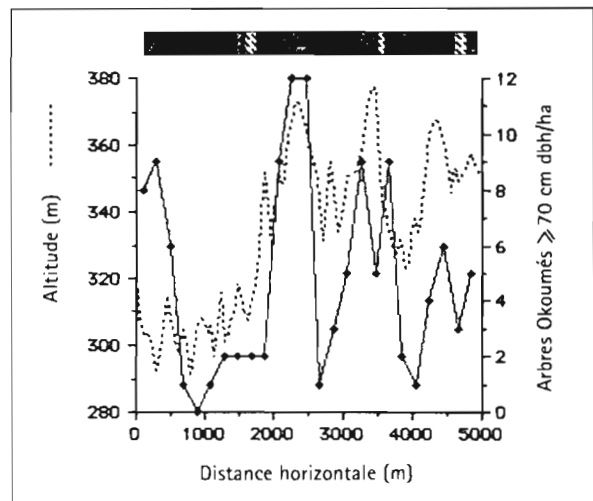


Figure 5 Relations entre l'altitude, le type de végétation et la densité d'*Aucoumea klaineana* sur le transect AB de la figure 4.

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

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

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

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

Afin de tester l'hypothèse selon laquelle les galeries

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

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

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

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

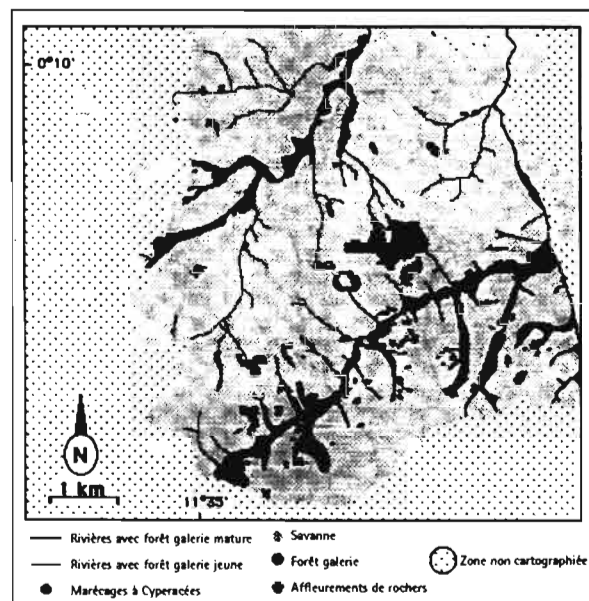


Figure 6 Carte de végétation de la zone d'étude dans la réserve de la Lopé : situation à 1500 ans BP.

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

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

Tableau 4 Profil palynologique d'un marais situé en savane dans la réserve de la Lopé (les échantillons ont été prélevés à intervalles réguliers jusqu'à la *stone-line* et les profondeurs ont été mesurées depuis la surface. La matière organique à – 60 cm et à – 120 cm a été datée respectivement de 360 BP et 1810 BP (Oslisly et White dans ce volume). Le pourcentage des spores a été calculé en utilisant T₁ et celui des pollens (Angiospermes) avec T₂.

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

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

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

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

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

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

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

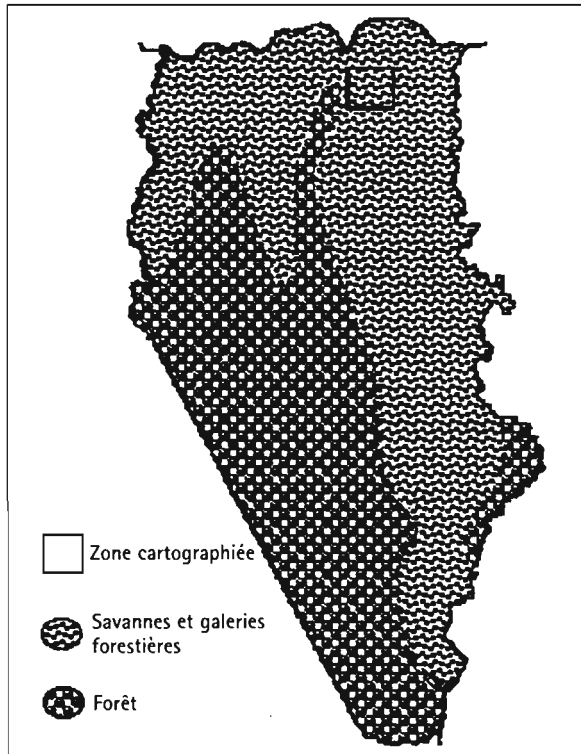
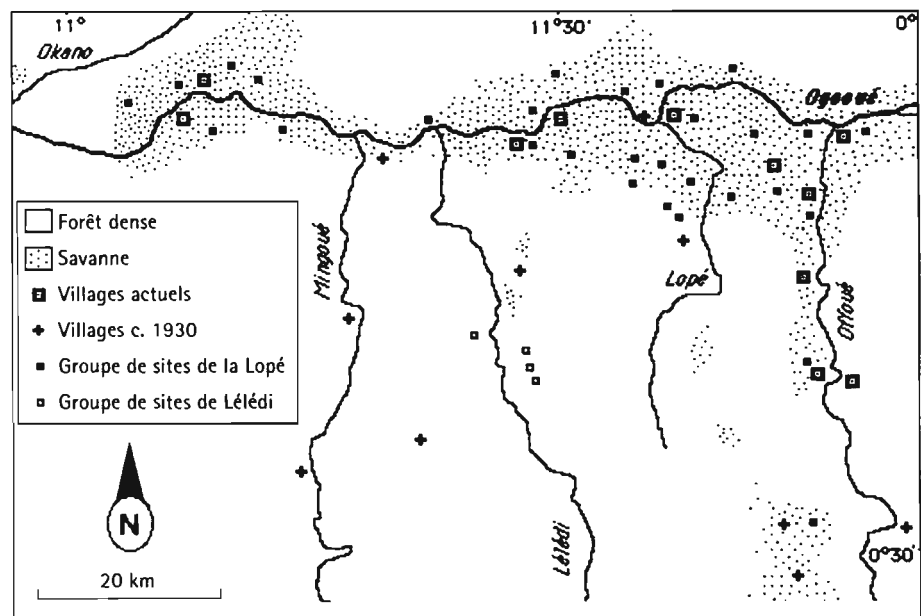


Figure 7 Carte simplifiée de l'état de la végétation dans la réserve de la Lopé, il y a 1 500 ans.

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



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

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

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

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

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

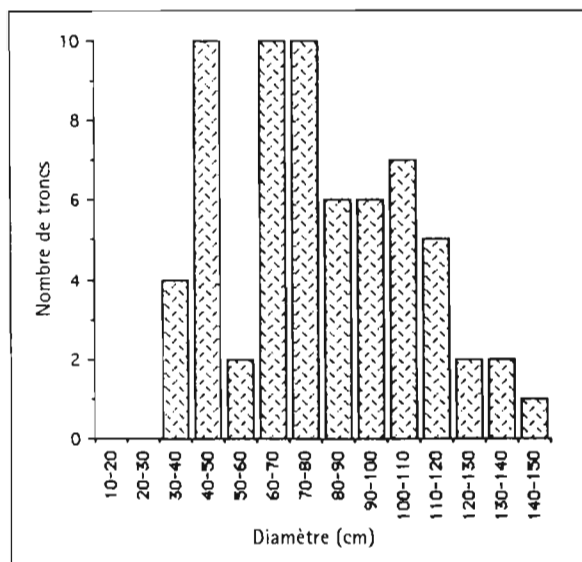


Figure 9 Classement des diamètres des troncs d'*Aucoumea klaineana* dans une parcelle de 8,5 ha située dans une forêt mature de la réserve de la Lopé.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Remerciements

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

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

Bibliographie

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

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

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

49

Évolution paléoécologique et paléoclimatique holocène dans la région moyenne du Rio Doce (Minas Gerais, Brésil) déduite de l'analyse palynologique de deux carottes du lac Dom Helvécio

JEAN-PIERRE YBERT, BRUNO TURCO, ANA LUIZA ALBUQUERQUE,
CHRISTINE COCQUIT

Introduction

La région moyenne du Rio Doce, dans l'État de Minas Gerais, présente un important complexe de lacs (plus de 100 selon Meis et Tundisi, 1986) dont la formation serait due, selon Pflug (1969), à la fermeture des vallées secondaires, accompagnée d'un changement du cours de la rivière. Cet événement se serait produit pendant le dernier maximum glaciaire, époque à partir de laquelle l'environnement de ces lacs serait resté stable. Par contre, Meis (1977) affirme que la nature des sédiments indique l'existence de modifications du milieu et du régime hydrologique au cours de l'Holocène, sans toutefois préciser à quelles périodes. Une étude palynologique effectuée par Overloop (1981) sur des sédiments tourbeux du lac Jacaré, situé à environ 3 km au sud du « Parque Estadual do Rio Doce », par 19° 48' de latitude sud et 42° 39' de longitude ouest (Figure 1), montre que sa mise en place s'est faite après 9 840 ans BP, et met en évidence des changements climatiques importants autour de cette date.

Des études géologiques et géomorphologiques réalisées dans la région (Barbosa et Kohler, 1981 ; Suguio et Kohler, 1992) ont montré que la formation des lacs pourrait être due à des mouvements néotectoniques. Le complexe de lacs serait situé à l'intérieur d'un bloc en subsidence et, selon ces mêmes auteurs, des mouvements tectoniques se seraient produits pendant leur formation, et pourraient encore se produire actuellement. Récemment, C. Mello (1996, communication orale) a décelé l'existence d'une faille dans le lac Dom Helvécio.

De nombreux témoins d'érosion associés à des dépôts colluviaux, situés dans la partie haute de la Serra

do Espinhaço entre 17°15' et 18°25' de latitude sud, ont été étudiés par Servant *et al.* (1989). Deux phases de formation de cônes ont été mises en évidence : la première avant 9 500 ans BP, probablement pendant la dernière phase de climat sec du Pléistocène ; la deuxième entre 9 500 et 7 000 ans BP et, dans certains cas, jusque vers 4 000 ans BP (Meis et Monteiro, 1979 ; Turcq *et al.*, 1994). Cet important complexe d'érosion et de dépôts colluviaux serait lié, d'après les auteurs, à un climat sec et à l'absence de forêts dans la région.

L'étude palynologique présentée ici a été réalisée sur les sédiments lacustres du lac Dom Helvécio, l'un des plus grands de la région.

Localisation géographique et environnement actuel

La vallée moyenne du Rio Doce est située sur le plateau brésilien sud-est (Figures 1 et 2). La région a été définie physiographiquement comme *interplateau lowlands of the Middle Doce river valley* (Meis et Tundisi, 1986). Il s'agit d'une dépression allongée, de 15 à 20 km de largeur, qui semble contrôlée par les directions structurales, nord-est - sud-ouest, du substrat précambrien.

Le climat actuel est chaud et semi-humide, la température moyenne annuelle est comprise entre 20 et 22 °C, avec des fluctuations saisonnières de 5 à 7 °C. La pluviosité moyenne est d'environ 1 350 mm. Le régime des pluies est typiquement tropical avec une saison sèche de 4 à 5 mois, entre avril/mai et août (Nimer, 1989).

Les lacs sont situés sur un plateau d'une altitude moyenne de 500 m, entouré par la « Serra Negra » et la « Serra das Safiras » au nord, la « Serra do Espinhaço » à

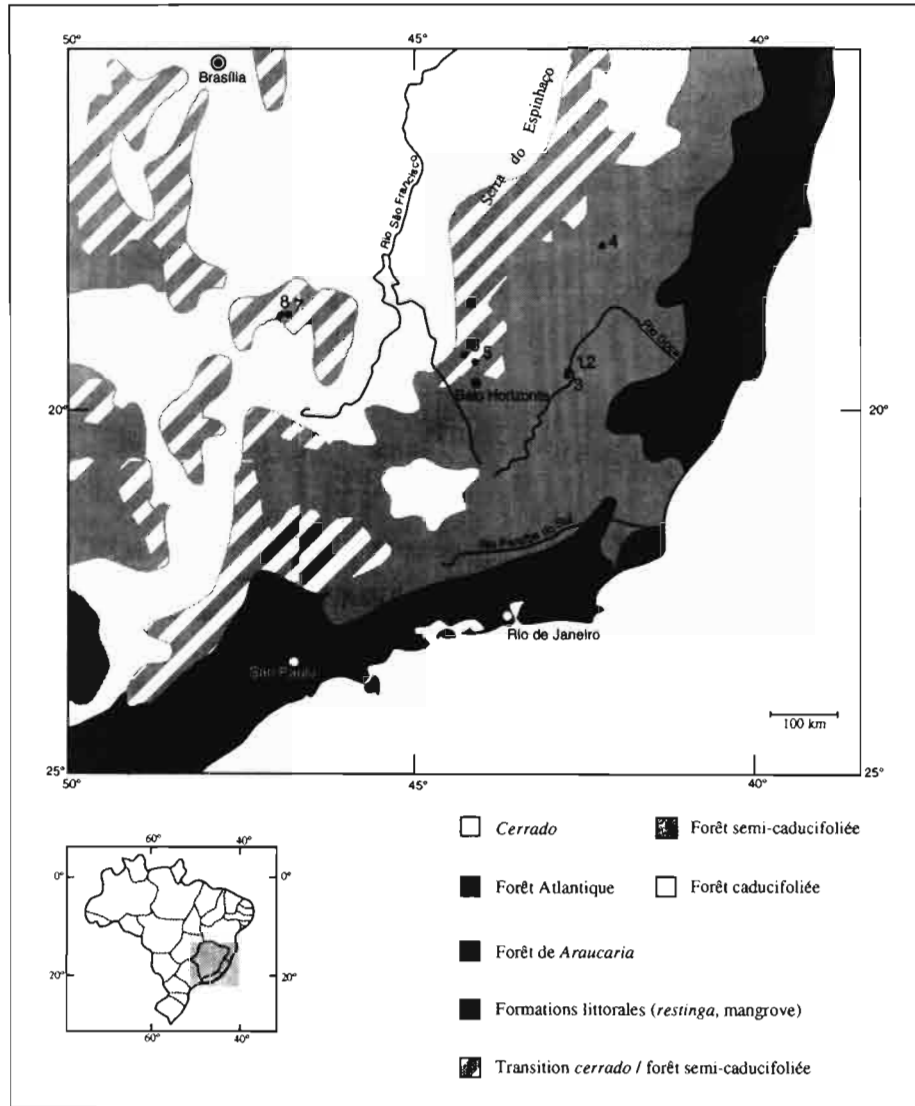


Figure 1 Carte de localisation des lacs cités dans le texte. 1. Lago Dom Helvécio; 2. Lago da Carioca; 3. Lago Jacaré; 4. Lago do Pires; 5. Lagoa dos Oíhos; 6. Lagoa Santa; 7. Lagoa Campestre; 8. Lago da Serra Negra.

l'ouest, la « Serra do Caparaó » au sud et la « Serra dos Amores » à l'est. Ils dominent la plaine alluviale du Rio Doce d'environ 20 mètres et sont bordés de collines pouvant dépasser 100 m de haut. La majorité d'entre eux est située dans le « Parque Estadual do Rio Doce ».

Le lac Dom Helvécio, un des plus grands du complexe lacustre, se situe entre 19° 45' et 19° 47' de latitude sud et entre 42° 35' et 42° 37' de longitude ouest. D'un point de vue typologique, il a été classé comme « dendritique, profond, à circulation lente » par Meis et Tundisi (1986). Il présente deux bras principaux orientés nord-ouest sud-est, dont les longueurs sont approximativement de 3,7 km et 3,0 km. La largeur maximale, d'une rive à l'autre, ne dépasse pas 500 m. La profondeur maximale est d'environ 30 m.

La végétation de la région était essentiellement constituée de forêt tropicale et de savane arborée (*cerrado*). Elle a été en grande partie détruite par l'action anthropique au cours du dernier siècle. La forêt a été localement préservée dans le « Parque Estadual do Rio Doce » dont la végétation ligneuse actuelle a été étudiée dans le cadre du « Programa de Pesquisas Ecológicas no Parque Estadual do Rio Doce » (CETEC, 1981, non publié). Elle a été caractérisée comme formation haute et dense, sans arbres émergents; partiel-

lement caducifoliée (30 %); avec peu de formes biologiques mais avec beaucoup d'espèces. Les familles les mieux représentées sont, par ordre d'importance, les Euphorbiaceae, Lauraceae, Leguminosae, Myrtaceae et Rutaceae. Sont également bien représentées, des Meliaceae, Moraceae, Flacourtiaceae, Annonaceae et Sapotaceae. D'après les caractéristiques physiologiques, la végétation a été classée, par les botanistes, en onze types différents :

1. Forêt haute primaire : caractéristique des terrasses et anciens canaux de drainage de relief plan. Elle présente de nombreux grands arbres avec une grande variété d'espèces. Les épiphytes sont nombreuses.
2. Forêt haute : elle se rencontre sur les versants concaves des collines, sur les terrasses planes, dans les anciens canaux de drainage et les lits des ruisseaux. Elle diffère du type précédent par la rareté des épiphytes. Les lianes y sont fréquentes et on peut y trouver des bambous.
3. Forêt moyenne à haute, avec bambous et autres graminées : la plus abondante, elle couvre plus de 30 % de la superficie du Parque. Elle se rencontre sur les versants plan-convexes des collines. La strate supérieure dépasse toujours les 12 mètres; les bambous et les lianes sont abondants dans la strate inférieure

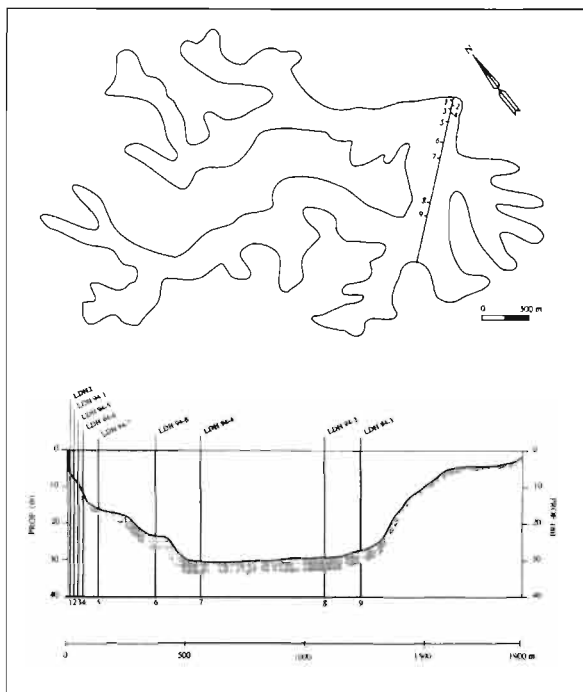


Figure 2 Lac Dom Helvécio. Localisation des carottes et profil bathymétrique.

4. Forêt moyenne secondaire, avec bambous et autres graminées : cette physionomie se rencontre sur les versants convexes des collines, elle correspond à la régénération d'anciennes forêts détruites par des incendies récents (1964 et 1967). Les lianes, bambous et autres graminées sont abondants, le sous bois est fermé.
5. Forêt basse sur sol exposé : cette forêt se rencontre (ou se rencontrait) seulement dans les régions atteintes par l'incendie de 1967, sur la marge immédiate des lacs, principalement Dom Helvécio. Il s'agit d'une forêt de régénération de hauteur inférieure à 8 m, avec une faible diversité d'espèces, un sous-bois dense, de nombreux bambous et des chablis de 3 à 4 m de diamètre.
6. Savane arborée ou *cerrado* : présente entre les terres inondées (*brejos*) et les terrains secs sur les flancs des collines, ou sur les terrasses au fond des vallées, elle est caractérisée par un tapis de graminées avec des arbres épars, de 8 à 10 m de haut, des arbustes et des lianes.
7. Mosaïque de *campo sujo* et de forêt secondaire à graminées et bambous.
8. Savane arbustive ou *Campo sujo*: Cette physionomie et la précédente se rencontrent sur des reliefs plans ou peu inclinés, sur des sols mal drainés, inondés en saison des pluies. Ils se caractérisent par la présence d'arbustes et arbres bas, et d'une strate dense de graminées.
9. *Samambaial* (champ de hautes fougères) : il se rencontre essentiellement dans les anciens canaux de drainage, de relief plan. Il s'agit d'une végétation purement herbacée, dominée par *Pteridium*, fougère cosmopolite envahissante, pouvant atteindre 2 m de haut.
10. *Taboal* (champ de *Typha* sp.) : présent dans les terrains inondés ou *brejos*, il peut renfermer quelques

arbustes. Les plantes dominantes sont les Typhaceae, Cyperaceae et Gramineae.

11. Végétation aquatique : présente sur les rives des lacs, il s'agit de plantes flottantes ou enracinées.

Matériel et méthodes

Les sédiments étudiés dans le cadre de ce travail ont été collectés dans le lac Dom Helvécio au cours de deux campagnes successives de carottages. Au cours de la première campagne, deux carottes, LDH1 et LDH2 ont été prélevées à l'aide d'un vibro-carottier. Au cours de la seconde, 8 carottes, LDH 94-1 à LDH 94-8 ont été obtenues à l'aide d'un carottier à percussion. Ces 10 carottes sont réparties le long d'un transect nord-est sud-ouest, d'environ 1,7 km de long, situé dans la partie aval du lac (Figure 2).

Les analyses palynologiques ont été effectuées sur les sédiments des carottes LDH2 et LDH 94-4, prélevées respectivement à 1 et 30 m de profondeur.

La carotte LDH2 a été retirée de la partie interne de la digue de fermeture de la vallée, elle a 740 cm de long et présente deux unités sédimentaires principales, séparées par un contact brusque et irrégulier. De la base jusqu'à 18 cm, il s'agit d'un sédiment argileux pauvre en matière organique ; de 18 cm au sommet il s'agit d'une argile brun noire, riche en matière organique et en restes végétaux. Le contact entre les deux unités est irrégulier, mais très net.

Une datation ^{14}C de $1\,380 \pm 80$ ans BP a été obtenue pour l'intervalle 10-14 cm. Trois autres datations effectuées sur l'unité inférieure ont donné $9\,480 \pm 70$ ans BP à 583-588 cm, $8\,920 \pm 60$ ans BP à 196-200 cm et $9\,020 \pm 60$ ans BP à 76-80 cm. Ces résultats indiquent que toute l'unité sédimentaire de la base correspond au dépôt des alluvions ayant fermé le lit de la rivière. Le lac Dom Helvécio s'est donc formé après 9 000 ans BP, ce qui est en accord avec les observations faites par Overloop (1981) sur le lac Jacaré. Ces datations nous ont également conduits à abandonner les analyses en cours et à entreprendre la deuxième campagne de carottages avec un matériel permettant des prélèvements à des profondeurs plus importantes.

Parmi les 8 carottes obtenues au cours de cette deuxième campagne, nous avons, dans un premier temps, choisi d'analyser la plus profonde, LDH 94-4, prélevée par 30 m de fond.

La carotte mesure 508 cm de long et présente un aspect uniforme. Il s'agit d'un sédiment argileux organique gris foncé dans lequel on peut noter à peine quelques variations de coloration. Un seul contact net a été noté à 119 cm entre un niveau inférieur de couleur gris olive foncé et un niveau supérieur (entre 119 et 110 cm) plus clair, de couleur jaunâtre.

Deux datations ^{14}C sont actuellement disponibles, $8\,340 \pm 90$ ans BP pour l'intervalle 500-508 cm et $2\,700 \pm 90$ ans BP pour l'intervalle 121-127 cm.

Les préparations palynologiques ont été faites suivant la méthode standard définie au cours du 3ème Congrès de l'Association Brésilienne d'Études du Quaternaire (Ybert et al., 1992). Chaque échantillon a 1 cm d'épaisseur. Les traitements chimiques appliqués

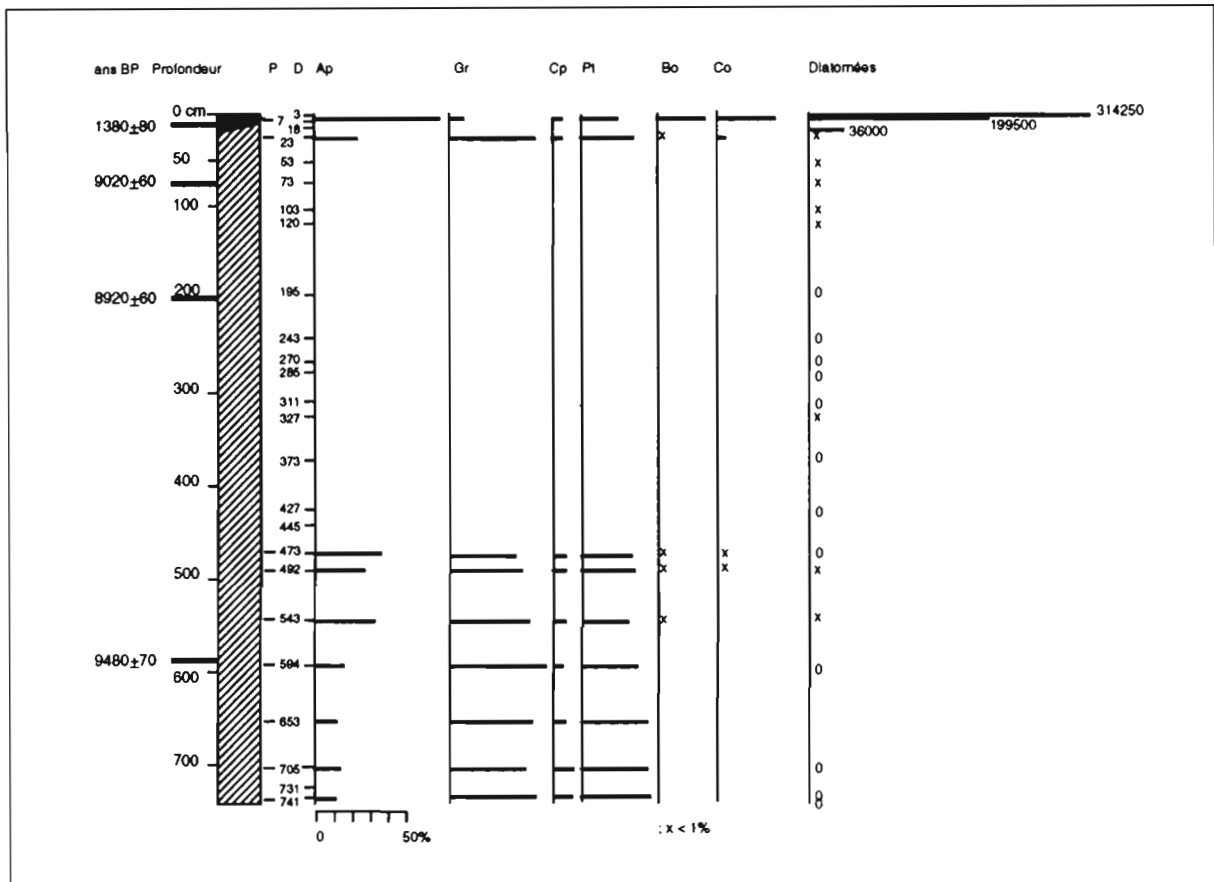


Figure 3 LDH2 : Fréquence relative des palynomorphes. Fréquence absolue des diatomées.

P : Échantillons de palynologie. D : Échantillons de diatomées. Ap : Pollen d'arbres. Gr : Gramineae. Cp : Compositae.

Pt : Spores de Ptéridophytes. Bo : *Botryococcus* ; Co : *Coelastrum* ; Diatomées : n°/g de sédiment. x < 2750 ; 0 : absentes

sont les suivants : HCl 10 % ; KOH 10 % à ébullition pendant 5 minutes ; CH₃COOH ; Acétolyse à ébullition pendant 4 minutes ; HF 40 % pendant 12 heures ; HCl 10 % à ébullition pendant 15 minutes.

Un minimum de 300 grains de pollen a été compté pour chaque niveau. Les fréquences relatives en YO ont été calculées sur la somme pollinique, total des grains de pollen des plantes arborées et herbacées, à l'exclusion des plantes aquatiques (Cyperaceae, Typhaceae, etc.). Les fréquences relatives des spores de ptéridophytes, des spores de champignons et des algues phytoplanctoniques ont été calculées en fonction de la somme pollinique. Pour les algues, nous avons également calculé leurs fréquences relatives entre elles, en fonction de leur somme totale.

Résultats palynologiques

Carotte LDH2

Les analyses palynologiques ont été effectuées sur 8 échantillons de l'unité inférieure, entre 473 et 739 cm et à 23 cm, et sur 1 échantillon de l'unité supérieure, à 7 cm. Elles ont été abandonnées, comme nous l'avons mentionné plus haut, lorsque nous avons reçu les datations et constaté que toute l'unité inférieure datait d'environ 9 000 ans BP (Figure 3).

Les spectres palynologiques de cette unité sont dominés par les Gramineae lesquelles varient entre 34 et 50 %. Les pollens d'arbres sont compris entre 9 et 30 %, ils sont représentés essentiellement par des

Moraceae, Anacardiaceae, Myrtaceae, Palmae, Apocynaceae et Euphorbiaceae (*Alchornea*). Les spores de ptéridophytes sont relativement abondantes (24 à 34 %). Des algues ont été rencontrées dans quelques échantillons avec des pourcentages inférieurs à 1 %. Les diatomées ont été analysées dans 20 échantillons de cette unité, 12 se sont révélés stériles, les 8 autres ont fourni des quantités très faibles (< 2 750/g).

Cet ensemble de données indique que le sédiment dont la digue est constituée s'est déposé en période de climat régional sec, dans un environnement de *cerrado*, localement humide, mais non lacustre.

L'échantillon de l'unité supérieure, au contraire, renferme plus de 60 % de pollens d'arbres et moins de 10 % de Gramineae. Les spores de ptéridophytes sont nettement moins nombreuses (< 18 %), par contre les algues dépassent 50 % avec respectivement 24 et 28 % de *Botryococcus* et de *Coelastrum*. Le dénombrement des diatomées a fourni 36 000 cellules à 17 cm, 199 500 à 7 cm et 314 250 à 3 cm.

La présence d'algues et l'abondance des diatomées indiquent que le lac atteignait cette portion de la vallée. La proportion, encore importante, de spores de ptéridophytes est en accord avec la proximité de la rive. Le fort pourcentage de pollens d'arbres indique un environnement de forêt semi-décidue et de forêt galerie, avec prédominance des Palmae, des Myrtaceae et des *Alchornea*.

La date de 1 380 ans BP, obtenue pour l'intervalle 10-14 cm, semble indiquer que le lac n'aurait atteint son niveau actuel qu'après 2 000 ans BP.

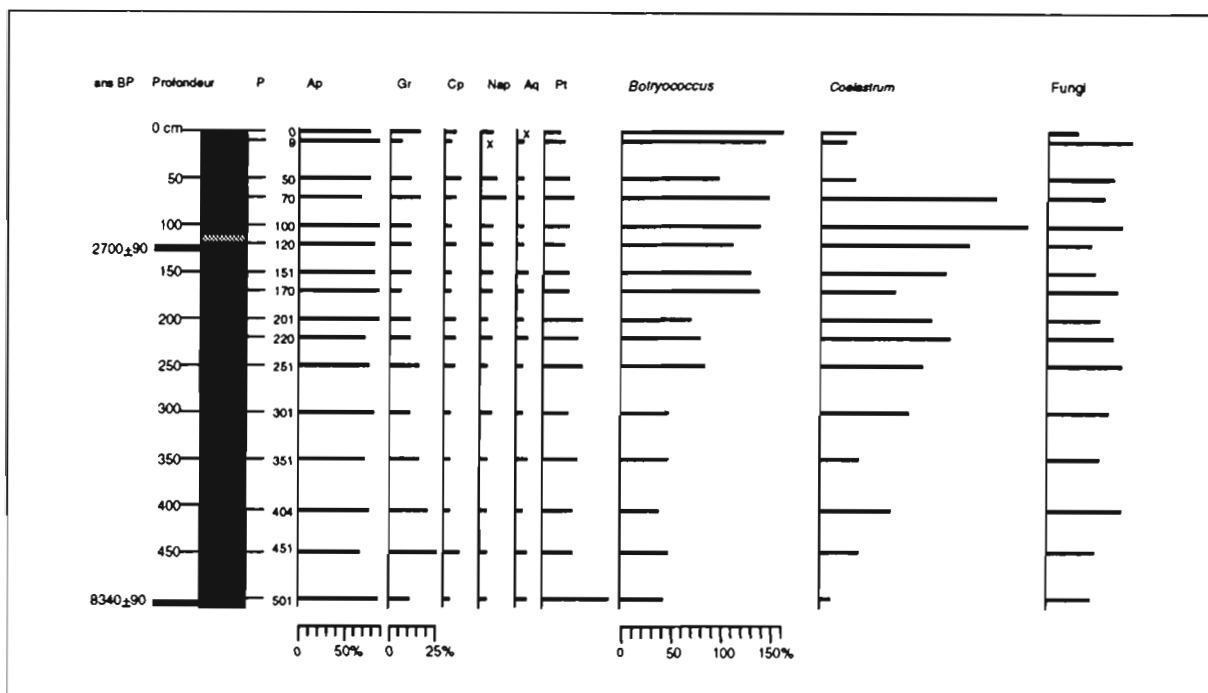


Figure 4 LDH 944 : Fréquence relative des grains de pollen, spores de ptéridophytes, algues et spores de champignons. P : Échantillons de palynologie. Ap : Pollen d'arbres. Gr : Gramineae. Cp : Compositae. Nap : Pollen d'herbacées. Aq : Pollen de plantes aquatiques. Pt : Spores de Ptéridophytes.

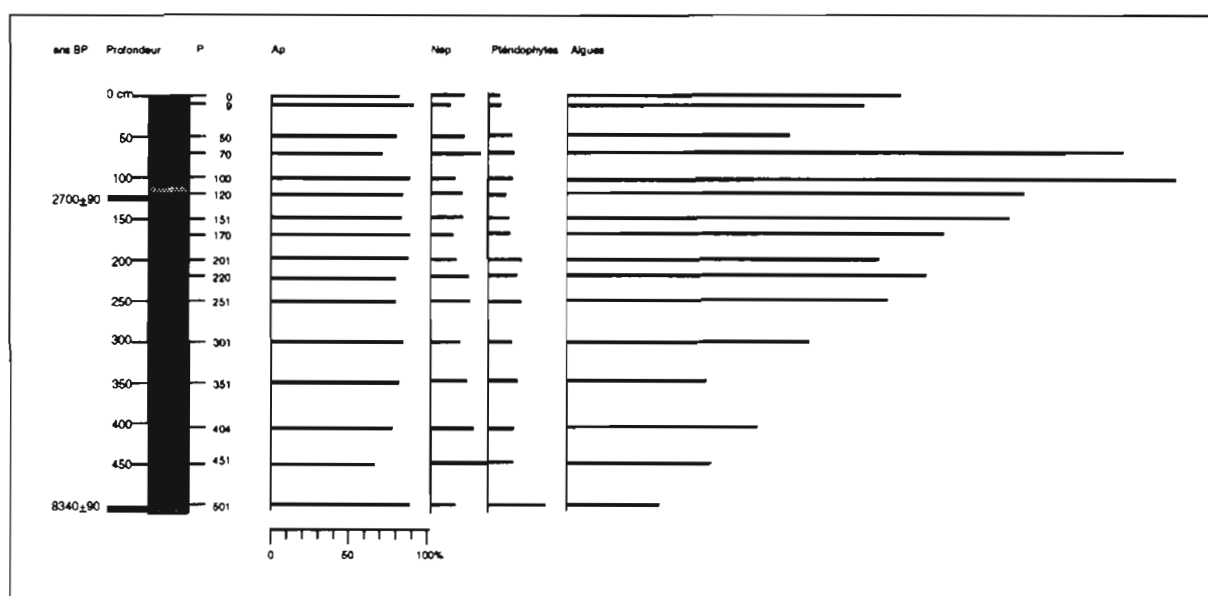


Figure 5 LDH 944 : Fréquence relative des grands groupes de palynomorphes.

Carotte LDH 94-4

Les analyses palynologiques ont, jusqu'à présent, porté sur 16 échantillons répartis tout au long de la carotte. Le caractère commun à tous ces échantillons est la dominance des pollens d'arbres (entre 66 et 87 %), une faible abondance relative des Gramineae (entre 6 et 25 %) et une grande abondance d'algues (54 à 380 %). Les taxons les plus représentés, parmi les angiospermes, sont, par ordre alphabétique, les suivants : Apocynaceae, Anacardiaceae, Aquifoliaceae (*Ilex*), Araliaceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, Boraginaceae (*Cordia*, *Tournefortia*), Bromeliaceae, Caesalpiniaceae, Caryocaraceae (*Caryocar*), Combretaceae, Compositae, Cyperaceae, Elaeocarpaceae (*Sloanea*), Eriocaulaceae, Euphorbiaceae (*Alchornea*,

Croton, *Dallechampia*, *Jatropha*, *Mabea*), Flacourtiaceae, Gramineae, Lauraceae, Lentibulariaceae (*Utricularia*), Loranthaceae, Malpighiaceae (*Byrsonima*), Melastomataceae, Meliaceae, Mimosaceae, Moraceae (*Cecropia*), Myrsinaceae (*Rapanea*), Myrtaceae, Palmae, Papilionaceae, Plantaginaceae (*Plantago*), Podocarpaceae (*Podocarpus*), Portulacaceae, Proteaceae, Rubiaceae (*Borreria*), Rutaceae, Sapindaceae, Sapotaceae, Solanaceae, Sterculiaceae, Symplocaceae (*Symplocos*), Ulmaceae (*Celtis*, *Trema*), Urticaceae.

Les algues sont représentées par *Botryococcus*, *Coelastrum reticulatum*, *C. cambricum*, cf. *Coelastrum*, *Mougeotia*, *Spirogyra*, *Zygnema* et deux espèces de *Pediastrum*.

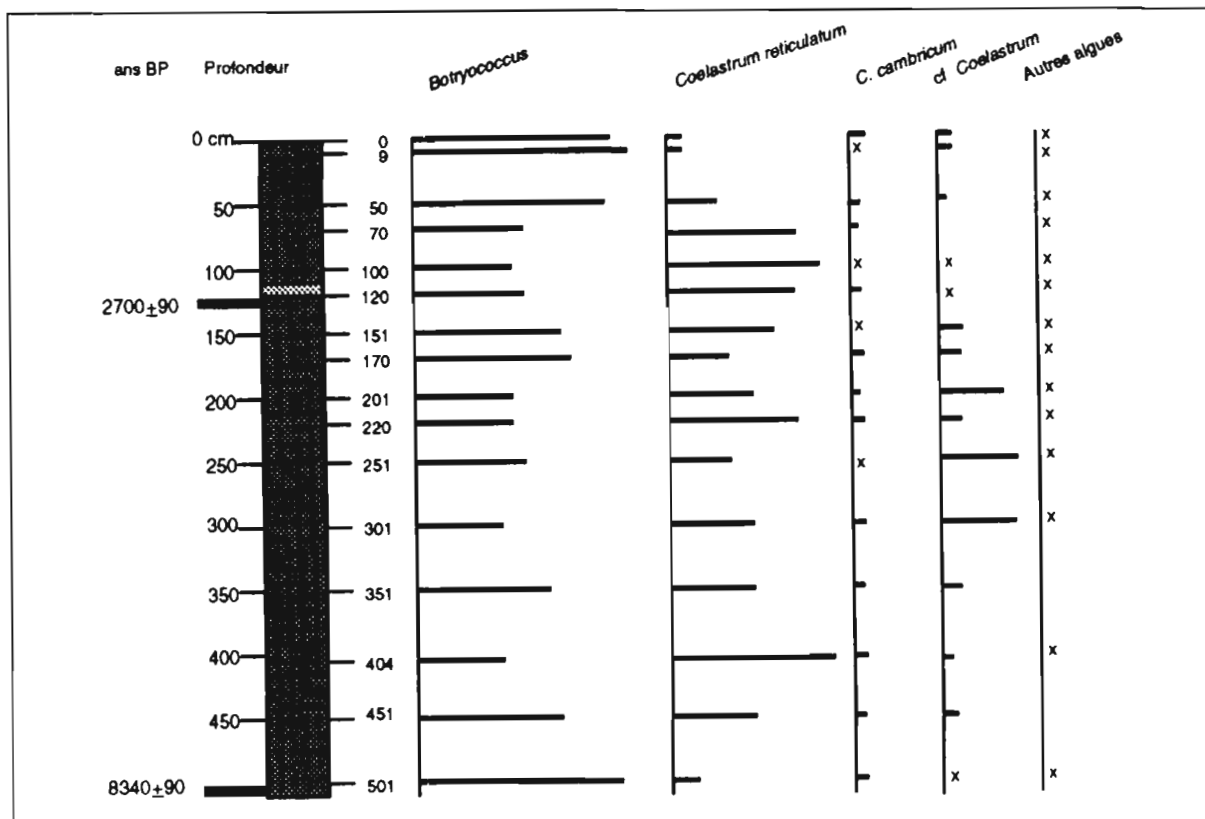


Figure 6 LDH 94-4: Fréquence relative des algues.

Les spores de ptéridophytes (Figure 4) sont relativement abondantes (35 %) dans l'échantillon de la base, à 501 cm ; elles sont moins nombreuses ensuite, avec des pourcentages compris entre 13 et 20 % de 451 à 201 cm, puis entre 8 et 15 % de 170 cm au sommet. Les algues du genre *Botryococcus* sont peu abondantes de la base à 301 cm (42 à 53 %), comprises entre 76 et 88 % de 251 à 201 cm, puis entre 103 et 174 % de 170 cm au sommet. Les algues du genre *Coelastrum* sont peu abondantes à 501 cm (< 8 %), elles augmentent ensuite assez régulièrement (37 à 225 %) de 451 à 70 cm, puis diminuent brusquement de 50 cm au sommet à des valeurs inférieures à 35 %. Les autres algues, *Mougeotia*, *Pediastrum*, *Spirogyra* et *Zygnema*, restent inférieures à 3 % tout au long de la carotte (Figure 6).

La composition en pollens indique un environnement de forêt semi-caducifoliée et de forêt galerie pendant toute la période couverte par la carotte. Les variations de fréquences relatives des herbacées sont peu importantes, ce qui correspond à un environnement végétal et climatique globalement stable. On peut toutefois noter une augmentation significative à 450 cm (ca. 7540 ans BP), suivie d'une diminution progressive jusqu'à 300 cm (ca. 5320 ans BP). Les herbacées sont, à nouveau, sensiblement plus abondantes pour les intervalles 250-220, 151-120 et 70-50 cm. Ces variations correspondent à de légères fluctuations entre un climat humide et un climat un peu plus sec.

Les oscillations climatiques que nous avons observées se succèdent comme suit :

- ▷ de ca. 9 500 à 8 900 ans BP, climat sec ; végétation de *cerrado* ;
- ▷ à partir de ca. 8 400 ans BP, climat humide ; végéta-

tion de forêt semi-caducifoliée et forêt galerie. Pendant cette période, de légères fluctuations climatiques se sont manifestées, leur succession est la suivante :

- ▷ entre ca. 8 400 et 7 900 ans BP, climat humide ;
- ▷ entre ca. 7 900 et 5 700 ans BP, climat moins humide ;
- ▷ entre ca. 5 700 et 5 000 ans BP, climat humide ;
- ▷ entre ca. 5 000 et 4 000 ans BP, climat un peu moins humide ;
- ▷ entre ca. 4 000 et 3 200 ans BP, climat humide ;
- ▷ entre ca. 3 200 et 2 400 ans BP, climat un peu moins humide ;
- ▷ entre ca. 2 400 et 1 800 ans BP, climat humide ;
- ▷ entre ca. 1 800 et 650/200 ans BP, climat moins humide ;
- ▷ vers ca. 200 ans BP, climat humide.

L'augmentation progressive des algues de la base à 100 cm, puis leur diminution importante entre 50 et 0 cm (Figure 5), liées essentiellement à l'évolution des espèces de *Coelastrum* (Figure 4), pourront être interprétées par l'analyse des sédiments superficiels. Par contre, il a été démontré, dans des lacs boliviens, que des valeurs importantes de *Mougeotia*, *Spirogyra* et *Zygnema* (groupées avec *Pediastrum* en « autres algues » dans les figures) sont liées à de très faibles épaisseurs d'eau, ou à des zones marécageuses ; que *Pediastrum* se rencontre essentiellement dans les zones où la végétation aquatique est importante ; que la fréquence des *Botryococcus* augmente avec la profondeur (Ybert, 1992).

Les très faibles pourcentages des « autres algues » enregistrés dans les sédiments des carottes de Dom Helvécio indiquent que, dès la base de la carotte LDH 94-4, le lac était en place. Cependant, le pourcentage

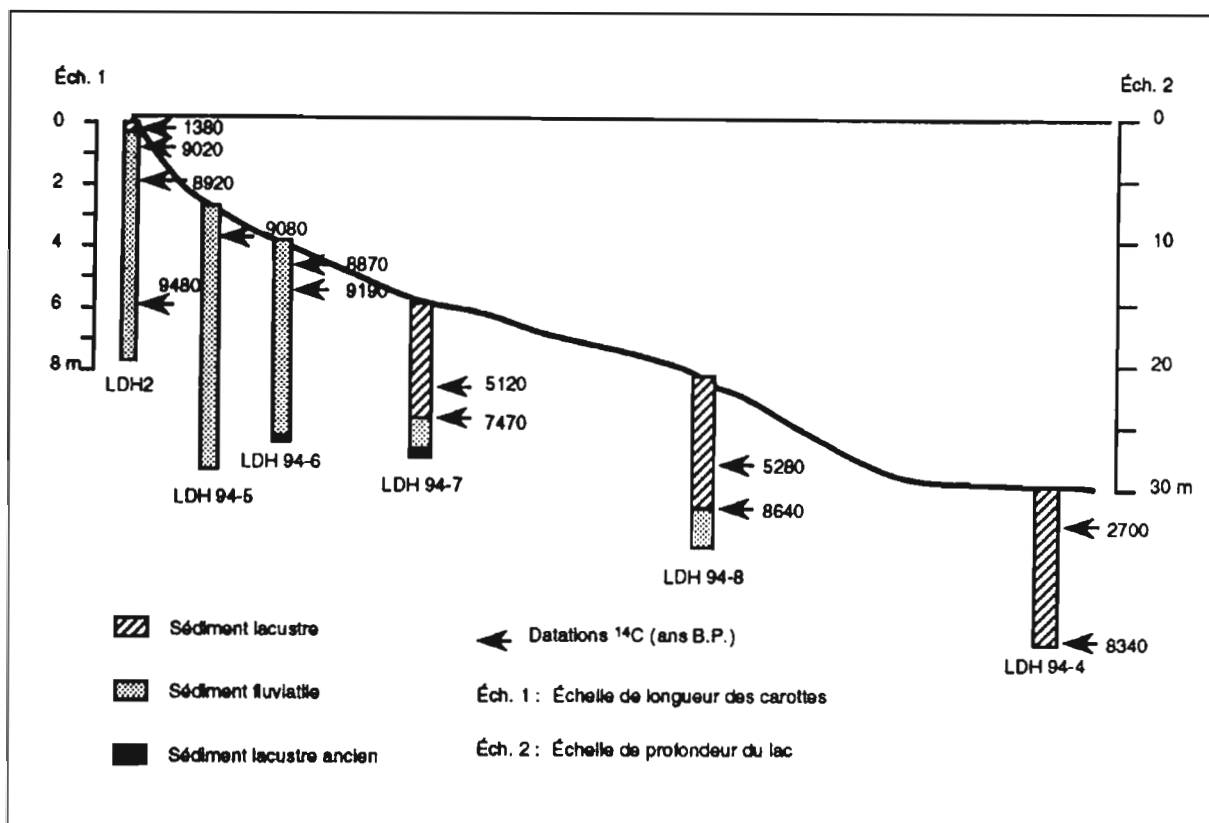


Figure 7 Lac Dom Helvécio. Position des carottes, lithologie et datations ¹⁴C.

élevé des spores de ptéridophytes (Figure 4), associé à un faible pourcentage de l'ensemble des algues (< 55 %), dans l'échantillon de la base (501 cm), montre qu'il était encore peu profond vers 8 400 ans BP.

L'augmentation des *Botryococcus*, par paliers successifs (Figure 4), peut être interprétée comme un approfondissement discontinu du lac, vraisemblablement en liaison avec des mouvements tectoniques.

Discussion

La composition lithologique des carottes LDH 94-4 à LDH 94-8 et LDH2, ainsi que les datations obtenues à la base des sédiments lacustres, 8 640 ans BP pour LDH 94-8, 7 470 ans BP pour LDH 94-7 et environ 1500 ans BP pour LDH2, montrent que le lac n'a atteint son extension actuelle que récemment (Figure 7).

Les variations de la fréquence globale des algues et de leurs fréquences relatives (Figures 5 et 6) sont probablement liées à des variations de la bathymétrie comme cela a été constaté dans les lacs de l'Altiplano bolivien, en particulier pour *Botryococcus* (Ybert, 1992). Cette hypothèse pourra être vérifiée lorsque nous aurons terminé l'analyse des échantillons de sédiments superficiels prélevés dans les lacs Dom Helvécio et da Carioca, ce dernier situé à environ 500 m au nord ouest du précédent.

L'augmentation, par paliers successifs, des *Botryococcus* est probablement liée à un approfondissement discontinu du lac. Le fait que les limites de ces paliers ne soient pas toutes synchrones avec celles des grains de pollen, et que les variations climatiques enregistrées soient de faible amplitude, semble indiquer que la mise en place du lac Dom Helvécio et son évolution sont dues, principalement, à des phénomènes tecto-

niques, comme cela a été suggéré par divers auteurs à partir d'études de géomorphologie et de géologie (Barbosa et Kohler, 1981 ; Suguio et Kohler, 1992 ; Mello, communication orale).

En se basant sur des études palynologiques réalisées sur le Lago do Pires (Figure 1), situé au nord-est du lac Dom Helvécio, par 17°57' de latitude sud et 42°13' de longitude ouest, Behling (1995) fait état d'un climat sec entre 9 720 et 8 810 ans BP, marqué par une végétation de *cerrado* et de nombreux témoins d'incendie. Lui fait suite un climat plus humide, marqué par une augmentation des forêts-galeries et par la diminution des particules carbonisées. Un climat légèrement plus sec a été enregistré entre 7 500 et 5 530 ans BP, avec une augmentation des plantes du *cerrado* et des particules carbonisées. À partir de 5 530 ans BP, le climat devient plus humide, les incendies diminuent progressivement, la végétation de *cerrado* est remplacée par du *cerradão* (savane arborée dense), puis par de la forêt semi-caducifoliée vers 970 ans BP.

Dans le lac Dom Helvécio, nous n'avons pas atteint le début de la phase lacustre, le lac étant déjà nettement en place, bien que peu profond, à la base de la carotte LDH 94-4. Les sédiments fluviaux datés entre 9 500 et 8 900 ans BP environ, analysés dans la carotte LDH2, indiquent un climat sec avec un environnement de *cerrado*. Le premier événement sec que nous avons enregistré ensuite se situe entre 7 900 et 5 700 ans BP environ. Ces résultats sont en accord avec ceux de Behling (1995) ; ils diffèrent cependant légèrement pour la seconde moitié de la période holocène pendant laquelle nous enregistrons trois autres phases de diminution de l'humidité entre 5 000/4 600 ans BP et la période actuelle.

Oliveira (1992), dans une étude réalisée sur les sédiments de la Lagoa dos Olhos, localisée à l'ouest de Dom Helvécio, par 19°38' de latitude sud et 43°54' de longitude ouest (Figure 1), indique des événements secs vers 9 300 et vers 7 500 ans BP, ce dernier marqué par de fortes concentrations de charbon. À partir de 6 790 ans BP la végétation de *cerradão*, qui occupait antérieurement la région, est remplacée par une mosaïque de forêt humide et de *cerrado*. Un événement humide est enregistré à 4 000 ans BP environ. Dans le lac de la Serra Negra, au nord-ouest de la précédente, par 19°00' de latitude sud et 46°50' de longitude ouest, le même auteur a enregistré une avancée de la forêt semi-décidue à partir de 5 000 ans BP, en liaison avec un climat plus humide.

À la Lagoa Santa, par 19°30' de latitude sud et 44°07' de longitude ouest, Parizzi (1993) a déterminé un climat sec de 6 200 jusqu'à environ 5 020 ans BP. Vers 4 600 ans BP, le *cerrado* était dominant, mais avec de nombreux éléments de forêt ; entre 3 000 et 1 800 ans BP le climat devient légèrement plus humide, avec un mélange de *cerrado* et de forêt semi-caducifoliée.

Tous ces sites, localisés dans l'État de Minas Gerais, entre 18° et 19° de latitude sud et entre 42° et 47° de longitude ouest, présentent des résultats globalement en accord avec ceux obtenus à Dom Helvécio. Par contre, ils sont en contradiction avec ceux interprétés par Ledru (1991, 1993) à partir de l'analyse palynologique d'une carotte de la Lagoa Campestre (Salitre), située par 19°00' de latitude sud et 46°46' de longitude ouest, soit à moins de 7 km du lac de la Serra Negra. En effet, l'auteur indique l'existence d'un climat humide entre 10 000 et 8 000 ans BP (climat sec jusqu'à au moins 8 900 ans BP à Dom Helvécio) ; « tempéré », donc moins humide, entre 8 000 et 5 500 ans BP (humide à Dom Helvécio de 8 400 ans BP à l'actuel) ; aride entre 5 500 et 4 500 ans BP ; de nouveau humide de 4 500 à 3 000 ans BP. Oliveira (1992) fait remarquer que ce site, à la différence des autres, est en fait une tourbière, ou marécage herbeux. De ce fait, les spectres polliniques refléteraient plus particulièrement les variations de la végétation locale, ce qui expliquerait les différences notées avec les sites étudiés par les autres auteurs cités plus haut, et tout spécialement la phase « aride » de 5 500 à 4 500 ans BP.

Les résultats obtenus à partir de l'étude palynologique des carottes du lac Dom Helvécio sont en accord, également, avec les données géomorphologiques obtenues par Servant *et al.* (1989). Ces auteurs indiquent, en effet, un climat sec ou aride à l'Holocène ancien et des phases de sécheresse autour de 7 000, 4 400 et 1 300 ans B.P. Ces événements climatiques semblent toutefois plus marqués que dans la région que nous avons étudiée, probablement en raison de l'altitude nettement plus élevée (1 200 à 1 700 m contre 500 m à Dom Helvécio) et de leur position géographique plus au nord (17°15' à 18°25').

Conclusions

Les analyses palynologiques et sédimentologiques effectuées sur les carottes de sédiments lacustres du Parque Estadual do Rio Doce ont permis de confirmer que la formation des lacs de la vallée moyenne du Rio Doce

s'est produite entre 9 000 et 8 500 ans BP, au passage d'une période de climat sec et de végétation de *cerrado* vers un climat humide marqué par une végétation de forêt semi-décidue. Le lac Dom Helvécio n'a atteint son niveau actuel que vers 2 000 ans BP ; son évolution, par paliers successifs, semble liée en grande partie à des phénomènes tectoniques récents.

Ces analyses ont montré que le climat humide et la forêt semi-caducifoliée, qui se sont installés vers 9 000/8 500 ans BP, se sont maintenus jusqu'à l'époque actuelle, à peine affectés par des périodes un peu plus sèches vers 7 900-5 700, 5 000-4 000, 3 200-2 400 et 1 800-650 ans BP.

Ces résultats sont en accord avec la majorité de ceux obtenus dans la région. Ils apportent toutefois des précisions sur les variations climatiques qui ont eu lieu entre 5 000 ans BP et l'époque actuelle, période généralement peu détaillée par les différents auteurs précédents. Nous avons en effet enregistré trois phases de léger recul de l'humidité au cours de cette deuxième moitié de l'Holocène, marquées par un recul des éléments arborés au profit des éléments herbacés.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre des programmes de recherche « *Análise integrada de marcadores paleoclimáticos dos ambientes continentais e costeiros tropicais* », Accord CNPq (Brésil)/ORSTOM (France) n° 91 0011 ; ECOFIT (ORSTOM / CNRS) ; AIMPACT (ORSTOM-UR 12, Département TOA).

Références

- Barbosa, G. V. ; Kohler, C. H. 1981. O sistema lagunar do Parque Estadual do Rio Doce, M. G. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia (Núcleo de Minas Gerais)*, 2, 37-46.
- Behling, H. 1995. A complete Holocene pollen record from Lago do Pires, SE Brazil : Vegetation, climate and fire history. *Journal of Paleolimnology*, 14 (3), 253-268.
- CETEC. 1981. Vegetação do Parque Estadual do Rio Doce. Programa de Pesquisas Ecológicas no Parque Estadual do Rio Doce. *Fundação Centro Tecnológico de Minas Gerais*, 2, 285 p.
- Ledru, M. P. 1991. Étude de la pluie pollinique actuelle des forêts du Brésil central : climat, végétation, application à l'étude de l'évolution paléoclimatique des 30 000 dernières années. Thèse, Paris, 193 p.
- Ledru, M. P. 1993. Late Quaternary environmental and climatic changes in Central Brazil. *Quaternary Research*, 39, 90-98.
- Meis, M. R. M. de. 1977. As unidades morfoestratigráficas neokuaternárias do Médio vale do Rio Doce. *An. Acad. brasil. Ciênc.*, 49 (3), 443-459.
- Meis, M. R. M. de ; Monteiro, A. M. F. 1979. Upper Quaternary « rampas » : Rio Doce Valley, Southeastern Brazilian plateau. *Zeitschr. für Geomorph.*, 23, 132-151.

- Meis, M. R. M. de ; Tundisi, J. G. 1986. Geomorphological and limnological processes as a basis for lake typology. The Middle Rio Doce lake system. *An. Acad. brasil. Ciênc.*, **58**, 103-120.
- Nimer, E. 1989. *Climatologia do Brasil*. IBGE, 421 p.
- Oliveira, P. E. de 1992. A palynological record of late Quaternary vegetational and climatic change in southeastern Brazil. *Dissertation* The Ohio State University, 238 p.
- Overloop, E. van. 1981. Post-glacial to Holocene transition in a peatlayer of lake Jacaré (Rio Doce basin, Brazil). *Bull. Soc. belge de Géologie*, **90** (2), 107-119.
- Parizzi, M. G. 1993. A gênese e a dinâmica da Lagoa Santa com base em estudos palinológicos, geomorfológicos e geológicos de sua Bacia. Thèse, Belo Horizonte, Brasil.
- Pflug, R. 1969. Quaternary lakes of eastern Brazil. *Photogrammetria*, **24**, 29-35.
- Servant, M. ; Fournier, M. ; Soubiès, F. ; Suguio, K. ; Turcq, B. 1989. Sécheresse holocène au Brésil (18-20° latitude Sud). Implications paléométéorologiques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **309** II, 153-156.
- Suguio, K. ; Kohler, C. H. 1992. Quaternary barred lake systems of the Doce River (Brazil). *An. Acad. brasil. Ciênc.*, **64**, 183-191.
- Turcq, B. ; Suguio, K. ; Ybert, J. P. ; Albuquerque, A. L. S. ; Cocquit, C. ; Kohler, C. H. ; Martin, L. ; Salgado-Labouriau, M. L. 1994. Évolution of lakes in the middle Doce River basin, Minas Gerais, Brazil. Résumé in : *14th International Sedimentological Congress*, **5**, 10-11.
- Ybert, J. P. 1992. Ancient lake environments as deduced from pollen analysis. In : C. Dejoux & A. Iltis Eds. *Lake Titicaca. A synthesis of Limnological knowledge*. Kluwer Academic Publishers. *Monographiae Biologicae*, **68**, 49-62.

50

La colonisation des savanes par la forêt à l'est du Cameroun

JOSEPH YOUTA HAPPI, MICHELINE HOTYAT, JACQUES BONVALLOT

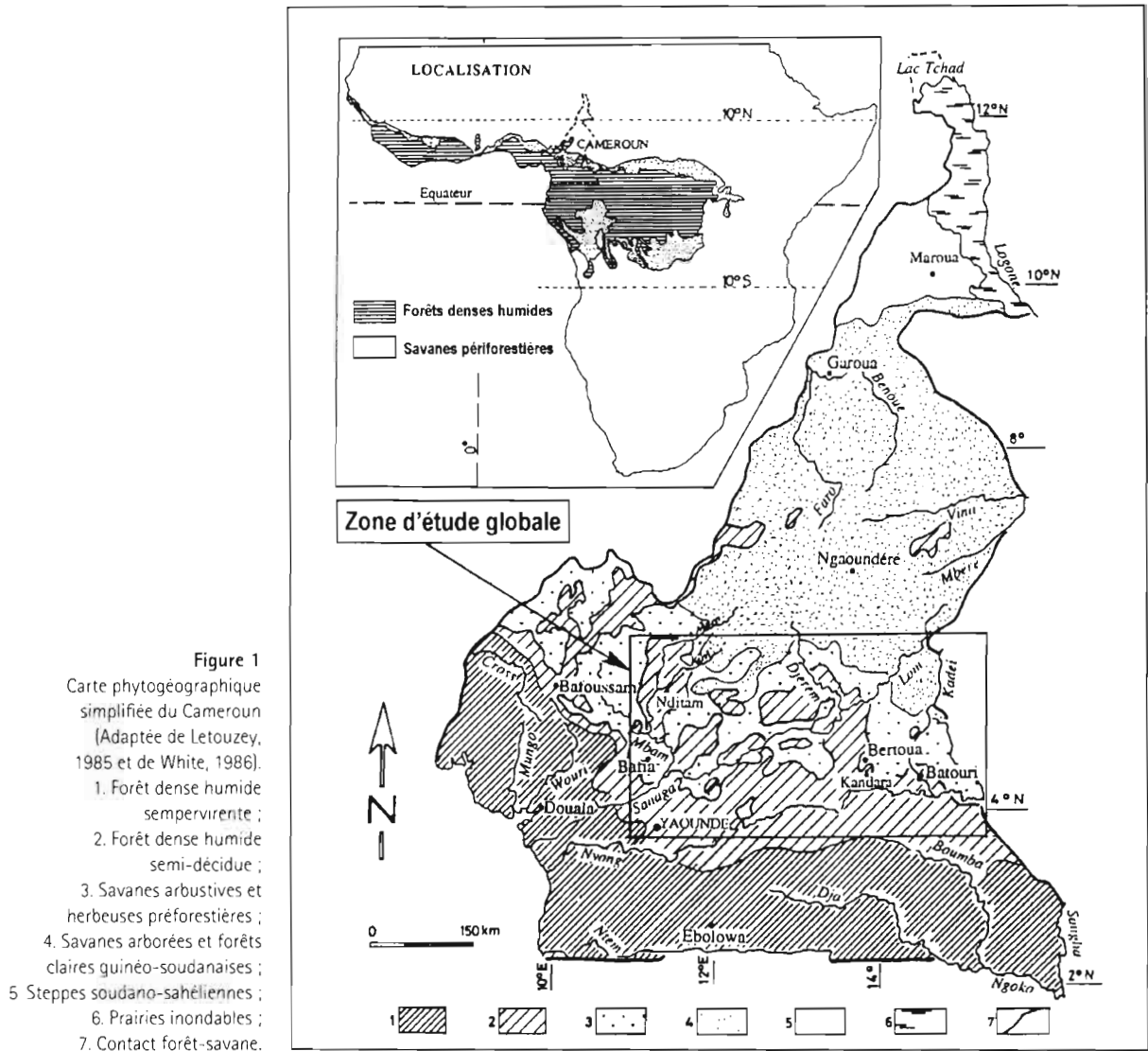
Introduction

Il est couramment admis dans les opinions publiques et dans les médias que la forêt tropicale humide disparaît rapidement du fait de l'intensification des activités humaines (cultures sur brûlis, feux de brousse, exploitation forestière réglementée ou clandestine). La communauté scientifique a pris à son compte ce constat pour en tirer des bénéfices en matière de recherche de financement de nouveaux programmes orientés sur le devenir de la forêt tropicale. Pour les chercheurs les plus alarmistes, les forêts denses tropicales auront disparu à l'aube du XXI^e siècle si le rythme actuel de déboisement estimé entre 17 à 22 millions d'hectares par an se maintient (Sommer, 1976 (*in* Rougerie, 1990) ; Alexandre, 1993 ; Fournier et Sasson, 1983). Pourtant, des relevés floristiques effectués au Cameroun (Letouzey, 1968), en Côte-d'Ivoire (Adjanooun, 1964 ; Bonvallet *et al.*, 1970 ; Spichiger *et al.*, 1973 ; Avenard *et al.*, 1974 ; Blanc-Pamard et Peltre, 1992), au Nigéria (Hopkins, 1993), en Centrafrique (Boulvert, 1990) et au Congo (Koechlin, 1961 ; de Foresta, 1990), ont évoqué une dynamique progressive de la forêt dense aux dépens des savanes préforestières sans pour autant donner d'estimations chiffrées. Dans la zone de mosaïque forêt-savane du Cameroun (Figures 1 et 2), une étude basée sur la comparaison de séries de photographies aériennes et d'une image satellitale a été menée autour du village Kandara, au sud de Bertoua. Cette région forme la plus profonde poche de savanes dans la forêt dense humide. On constate d'après les données de terrain et la comparaison avec les données de télédétection que, non seulement des espèces pionnières de forêt essaient dans toutes les savanes — ce qui confirme

une tendance à la conquête forestière — mais aussi que les formations ligneuses fermées ont sensiblement augmenté entre 1951 et 1990, ce qui montre l'extension régionale du phénomène.

Méthodes et outils de travail

Afin d'apprécier la dynamique forestière sur la savane, des analyses ont été menées conjointement sur les données de télédétection et sur le terrain. Les premières analyses sont basées sur une comparaison entre les photographies aériennes de 1951, 1952, 1987, et 1993 (AEF. M 30, 1951-1952 ; ONAADEF, 1987 et ORSTOM, 1993) et une image Landsat TM 1984. Cette étude diachronique a été réalisée, après une mise à l'échelle identique de tous les documents, en les superposant afin de cartographier les variations des limites forestières. Puis, une approche quantitative de ces changements a été tentée en appliquant sur la carte de synthèse une grille millimétrée pour effectuer un comptage systématique des points devenus forestiers. Cette approche est complétée par des relevés botaniques et des mesures stationnelles réalisées sous forme de transects de 10 m de large sur 500 à 1000 m de long et positionnés perpendiculairement à l'écotone forêt-savane et sous forme de placettes à la lisière et au coeur des savanes. La comparaison entre toutes ces données permet d'avoir un ordre de grandeur de la progression de la forêt sur la savane et d'appréhender les différents processus de reconquête.



La dynamique spatiale des contacts entre 1951 et 1990

Les observations sur les lisières et dans les savanes

L'étape qui précède la colonisation effective de la savane par la forêt se traduit par une densification du couvert ligneux des savanes. Elle se fait par essaimage d'espèces pionnières de la forêt dans les savanes. Les savanes originellement herbeuses dominées dans la région par *Imperata cylindrica* et *Aframomum latifolium* (taux de couverture ligneuse de moins de 5 %) ou pauvrement arbustives à *Bridelia ferruginea* (taux de couverture ligneuse de 5 à 9 %), peuvent se transformer localement près des lisières en savane arbustive avec une prolifération, sous forme de semis, plantules et jeunes tiges, de *Albizia zygia*, et *Albizia adianthifolia*, espèce reconnues par Letouzey (1968 et 1985) comme des pionnières de la forêt. Ces formations présentent alors un taux de couverture ligneuse variant entre 20 et 35 % et le nombre de jeunes tiges qui ont généralement moins de 5 cm de diamètre, augmente de la savane vers les lisières et peut passer de 40 à 100 tiges sur des surfaces de 400 m². Ces espaces qui annoncent la conquête forestière sont faci-

lement repérables sur une composition colorée de l'image Landsat TM, présentée en noir et blanc dans le texte (Figure 3), et identifiables par les variations de grisés. La forêt est représentée par des gris très foncés, la savane par des gris clairs, et les zones de reconquête par des gris intermédiaires. Il s'agit donc d'un faciès de transition.

D'après les observations de terrain et l'interprétation des photographies aériennes, le processus de progression de la forêt sur la savane se déroule suivant plusieurs modalités :

Progression du couvert forestier parallèlement aux lisières

On détecte une avancée irrégulière de la forêt le long des lisières. Lorsque celles-ci sont rectilignes, la progression est lente. En revanche, la progression est relativement rapide lorsque le tracé est échancré. Fait remarquable, la proximité d'un bosquet proche de la lisière, induit une jonction rapide entre la forêt et le bosquet par la formation d'un pédoncule ligneux. D'après des mesures effectuées tous les 200 m sur les lisières de la savane de Kandara, le rythme de progression de la forêt varie d'un point à l'autre entre 0,5 à 1,6 m par an, soit une moyenne de 50 à 150 m par siècle.

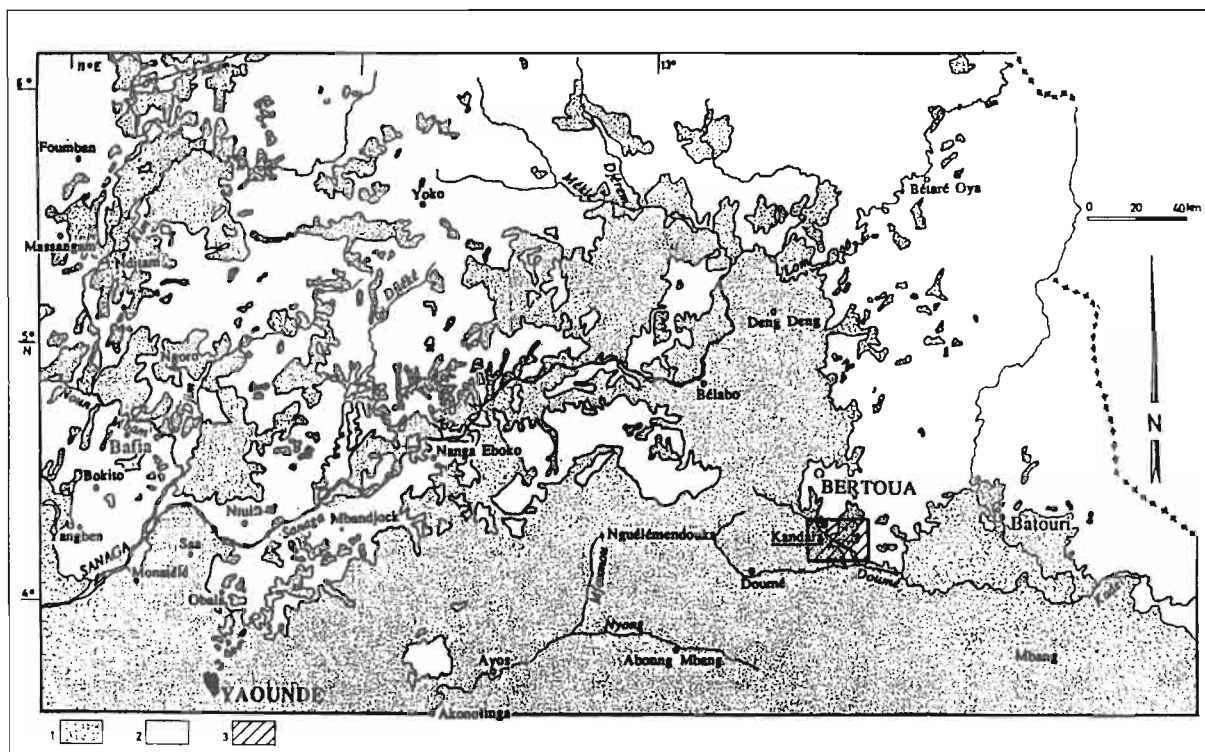


Figure 2 Localisation de la zone du contact forêt-savane du Cameroun. (Extrait de la carte topographique IGN au 1 / 1 000 000) 1. Forêt dense humide ; 2. Savanes préforestières ; 3. Secteur d'étude.

Etablissement spontané d'îlots forestiers au milieu des savanes

Entre 1951 et 1984 ou entre 1951 et 1993, des bosquets se sont installés spontanément en savanes : soit en petits bosquets dispersés en leur milieu, soit et plus fréquemment à proximité des lisières, à une distance comprise entre 50 et 200 m. Ces îlots se développent soit isolément, soit en grappes de tailles variables. Généralement, les éléments des grappes s'étalent sur place, émettant des pédoncules entre eux si bien que par coalescence, ils se rejoignent en formant une tache forestière plus importante.

Comblement partiel ou intégral des savanes incluses dans la forêt

Des étendues de savanes situées complètement dans la forêt ou limitées par un réseau de galeries forestières, ont diminué considérablement de surface ou ont été absorbées complètement par la forêt. Les enclaves de savane les plus isolées par rapport aux groupements humains sont celles qui se sont le plus rapidement refermées. C'est le cas de celles qui sont situées immédiatement au nord-ouest de Kandara. On observe aussi que celles qui ont des formes étroites ont été les plus vite colonisées par la forêt. Cependant, la taille des savanes ne semble pas jouer un rôle très déterminant puisqu'entre 1951 et 1984, des surfaces de quelque dizaines à plusieurs centaines d'hectares ont été envahies intégralement (Figure 3), mais à des vitesses différentes, les plus petites et les plus longiformes disparaissant les premiers (Figure 4 A).

Le bilan régional de la dynamique des contacts

À l'échelle de la région, on a pu, par des méthodes appropriées, évaluer l'ampleur de l'évolution du cou-

vert. La comparaison des couvertures aériennes de 1951 et 1984 (Figure 4B) met en évidence le même type de phénomènes que ceux qui viennent d'être décrits et permet de les quantifier en terme de conquête de la savane par la forêt. En 1951, une superficie de 168 km² de la région des contacts présentait la répartition suivante : forêt 108 km², savane 60 km², soit respectivement (4,2 % et 35,7 % du territoire. En 1984, la même superficie avait la distribution suivante : forêt 128, savane 40, soit 76,2 % contre 24,7 %. Ceci représente un gain de forêt de près de 20 km² en 33 ans, soit une augmentation de la superficie forestière de 11 %, aux dépens de la savane (Tableau 1). Cela donne pour la zone et, toutes choses égales par ailleurs, une progression de 0,6 km² par an, soit environ 60 km² par siècle.

Les facteurs explicatifs

La forêt et la savane coexistent ici sous des conditions identiques. La région enregistre en moyenne plus de 1 400 mm de pluie par an répartis sur un peu plus de 9 mois et il ne semble pas avoir de différence significative entre la forêt et la savane. La moyenne annuelle de température est de 24,5 °C avec une amplitude thermique par an de moins de 3 °C. Les sols ferrallitiques moyennement désaturés sont uniformément répartis. L'hypothèse d'une origine paléoclimatique des savanes de ce type peut être évoquée. Elles seraient l'héritage d'un climat plus sec qui aurait régné dans toute l'Afrique centrale atlantique entre 3 000 et 2 000 ans BP (Schwartz, 1992 ; Maley, 1992 ; Servant *et al.*, 1994). La forêt dense humide se serait fragmentée à cette époque alors que les savanes s'étendaient largement. Assiste-t-on actuellement à un épisode d'une lente reconquête de la savane par la forêt d'un espace qu'elle aurait occupé aupara-

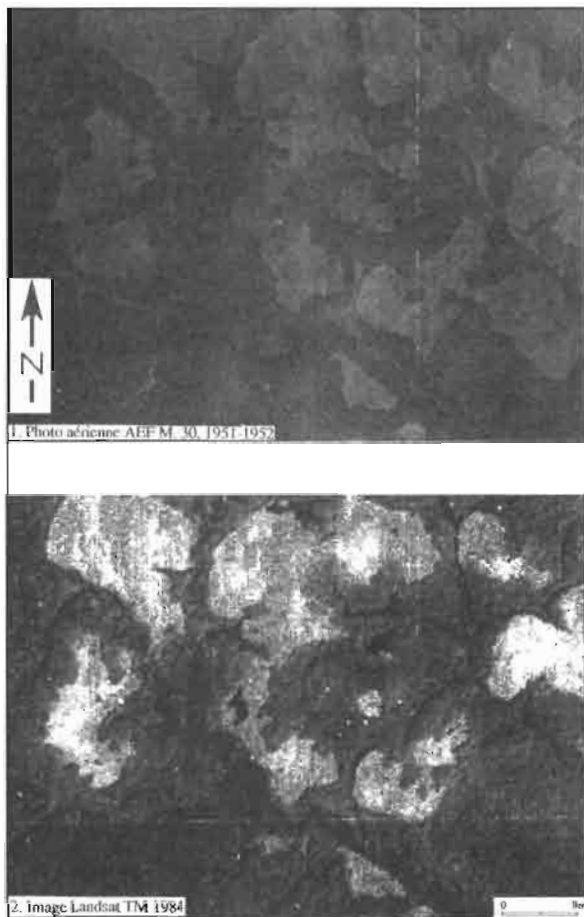


Figure 3 Évolution du couvert entre 1951 et 1984 au sud de Bertoua. Toutes les formes de colonisation des savanes herbeuses (en gris très clair) par la forêt (en gris très sombre pour la forêt ancienne et moyennement sombre pour le recrû) se trouvent ici réunies au NO de la savane de Kandara : augmentation du couvert ligneux des savanes, progression linéaire de la forêt par les lisières (NE de la scène) essaimage de taches de forêts dans les savanes, coalescence d'îlots forestiers (nord et centre), comblement de golfes de savanes, envahissement partiel ou total des savanes par la forêt (secteur SE). Les taches noires au milieu des savanes sont des traces de feux de brousse.

vant ? On peut, cependant se poser la question de savoir quel est le rôle des feux de savane dans le maintien des étendues graminéennes. Mais il semble bien que les feux, s'ils freinent épisodiquement l'avancée de la forêt, ne la stoppent pas complètement. Plus même, les secteurs où la forêt recule devant la savane sont très rarement repérés. Plusieurs raisons peuvent expliquer cet état de faits.

La faible pression démographique et le rôle limitant des feux

Les populations rurales présentent ici toujours des densités très faibles (moins de 5 habitants au km²). Cette faible densité se double d'un faible exode rural qui ne fait que diminuer les pressions sur les savanes. La probabilité que toutes les savanes brûlent chaque année, est faible. Plus on s'éloigne des implantations humaines et des axes de communication, moins les savanes sont mises à feu. La généralisation des armes à feu à partir des années 70 a fait s'éteindre progressivement la pratique fréquente et répétée en un même lieu des feux de chasse qui permettaient de rabattre et de cerner le gibier. Même s'ils sont moins fréquents, les feux de savane n'en subsistent pas moins. De nombreuses raisons sont évo-

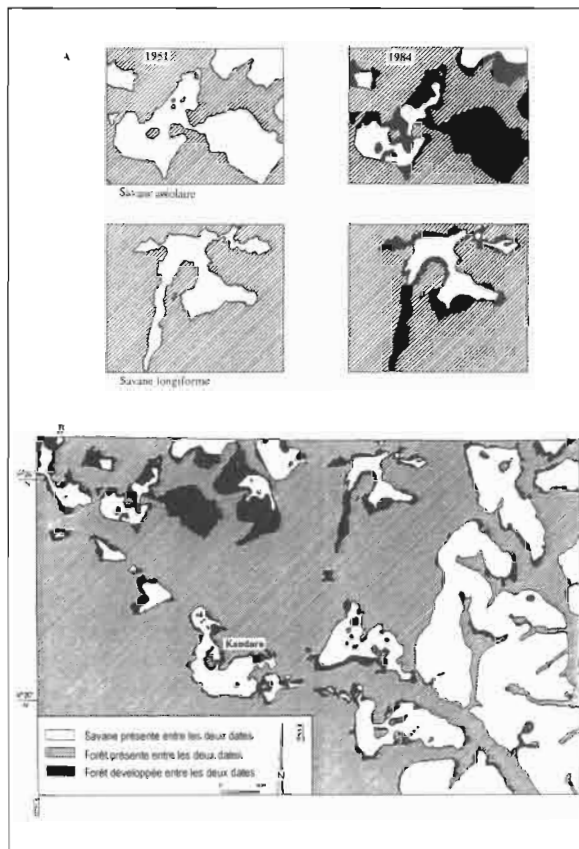


Figure 4 Évolution des contacts forêt-savane entre 1951 et 1984 dans la région autour de Bertoua. A. Gros plan sur deux secteurs au nord de Kandara. B. Vue globale de la région.

quées par les populations pour en expliquer la pratique : assainissement des alentours des villages, dégagements des sentiers et des vues lointaines, mauvais contrôle d'un feu de culture.

Le cloisonnement des savanes et le moindre effet des feux

La configuration même des formations végétales, disposées en mosaïque de forêts et de savanes permet de moins en moins — puisque les étendues herbeuses sont émietées — le passage des feux sur de grandes étendues. En effet, il faut quelque distance, pour qu'un feu de savane puisse prendre de l'ampleur et créer lui-même les conditions aérologiques qui lui donnent toute sa puissance.

À une échelle plus générale, les vents d'est dominants pendant la saison sèche poussent les feux constamment dans la même direction si bien que les portions de savane situées à l'ouest des bosquets ou des forêts galeries sont plus rarement atteintes. Il en résulte une avancée sélective des lisières sur les savanes en direction de l'ouest. Lorsque les savanes sont complètement cernées par la forêt elles se résorbent très rapidement car elles sont environnées de tous côtés par les portes graines d'espèces pionnières de la forêt comme *Albizia* spp.

L'envahissement par *Chromolaena odorata*, un pare-feu pour la forêt

Dernier élément et non des moindres, l'irruption dans la région à partir de 1970 d'une espèce envahissante, *Chromolaena odorata*, Asteraceae suffrutescente pérenne

qui résiste bien au passage des feux. Elle ne présente jamais un appareil végétatif desséché, et conserve dans sa partie basse une certaine humidité, même en fin de saison sèche, ce qui freine encore l'extension du feu (Youta Happi *et al.*, 1994). Cette plante considérée encore comme une peste végétale par les agronomes et les éleveurs, s'installe en éliminant les graminées le long des lisières sous forme d'une bande de 1 à 40 m de large et s'interpose comme le pare-feu entre les savanes et la forêt. Elle envahit également tous les champs qui ont été défrichés en savane comme en forêt et, dans le premier cas, rend la parcelle inattaquable par le feu. D'autre part, elle accueille sous son couvert des semences de ligneux qui peuvent alors germer (Achoundong *et al.*, 1996).

Conclusion

La reconquête de la forêt est certes lente mais continue puisque nous la constatons dans les quarante dernières années. Elle a pour résultat l'installation, dans cette fourchette de temps, d'une forêt moins dense et moins diversifiée que la forêt ancienne. Plusieurs questions restent en suspens : jusqu'où et pendant combien de temps se poursuivra cette reconquête ? À la première question, nous pouvons fournir quelques éléments de réponse : l'existence d'une bande de savane faiblement arbustive sur une centaine de km au nord de la lisière actuelle avant les savanes arborées de l'Adamaoua est-elle la trace sur le terrain de l'ancienne emprise de la forêt et doit-on imaginer qu'elle réoccupera ce domaine qui était le sien ? Quant à savoir pendant combien de temps une tendance amorcée il y a plus de 2 000 ans BP se poursuivra, la question reste entière.

Références

- Achoundong, G. ; Bonvallot, J. ; Youta Happi, J. 1996. Le contact forêt-savane dans l'est du Cameroun et *Chromolaena odorata* : considérations préliminaires. *Agri. Exper. Sta, Uni. Of Guam, USA*, Orstom-Icraf, **202**, 99-108.
- Adjanohoun, E. J. 1964. *Végétation des savanes et des rochers découverte en Côte-d'Ivoire Centrale*. Mem. ORSTOM, Paris, **7**, 219 p.
- Alexandre, Y. 1993. La survie des forêts tropicales. *La Recherche*, **23** (244), 693-702.
- Avenard, J. M. ; Bonvallot, J. ; Latham, M. ; Renard-Dugerdil, M. ; Richard, J. 1974. *Aspects du contact forêt-savane dans le Centre et l'Ouest de la Côte-d'Ivoire : études descriptives*. TD ORSTOM, Paris, **35**, 254 p.
- Blanc-Pamard, C. ; Peltre, P. 1992. Dynamique des paysages préforestières et pratiques culturelles en Afrique de l'Ouest (Côte d'Ivoire Centrale). Dans : C. Blanc-Pamard *et al.*, (dir. publ.), *Le développement rural en question ?* Mem. ORSTOM, Paris, **106**, 53-74.
- Bonvallot, J. ; Dugerdil, L. M. ; Duviard, D. 1970. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : répartition de la végétation dans la savane préforestière. *La terre et la vie*, **24**, 3-21.
- Boulvert, Y. 1990. Avancée ou recul de la forêt centrafricaine. Changements climatiques, influences de l'homme et notamment des feux. Dans : Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages Quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. Didactiques ORSTOM, Paris, p. 353-366.
- Foresta, E. 1990. Origine et évolution des savanes intramayombiennes (R.P. Congo). Apport de la botanique forestière. Dans : Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. Didactiques ORSTOM, Paris, p. 326-335.
- Fournier, F. ; Sasson, A. 1983. *Écosystèmes forestiers intertropicaux d'Afrique*. Paris, ORSTOM/UNESCO, 473 p.
- Hopkins, A. 1992. Ecological processes at the forest-savanna boundary. Dans : Furley *et al.*, (dir. publ.), *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Londres, Chapman & Hall, p. 21-34.
- Hotyat, A. 1992. Dynamique forestière et scénarios du futur. *Coll. Phytosociologiques*, **XX**, Bailleux, p. 283-291.
- Koechlin, J. 1961. *La végétation des savanes dans le sud de la République du Congo*. Mém. ORSTOM, Paris, **97**, 310 p.
- Letouzey, R. 1968. *Étude phytogéographique du Cameroun*. Paris, Lechevalier, 511 p.
- . 1985. *Notices de la carte phytogéographique du Cameroun au 1:500 000*, Toulouse, IRA/Institut de la carte internationale de la végétation, **1 à 5**.
- Maley, J. 1992. Mise en évidence d'une péjoration climatique entre ca. 2 500 et 2 000 ans BP en Afrique tropicale humide. *Bull. Soc Géol. France*, **3** (163), 363-365.
- Rougerie, G. 1990. Forêts denses, friches et « poumon vert ». Dans : Richards (dir. publ.), *La dégradation actuelle des paysages en Afrique de l'Ouest*. AUFELF-UICN-ORSTOM, Dakar, p. 77-90.
- Schwartz, D. 1992. Assèchement climatique vers 3 000 ans BP et expansion Bantou en Afrique centrale atlantique : quelques réflexions. *Bull. Soc. Géol. France*, **3** (63), 353-361.
- Servant, M. ; Maley, J. ; Turcq, B. ; Absy, M. L. ; Brenac, P. ; Fournier, M. ; Ledru, M. P. 1994. Tropical forest changes, during the late Quaternary in African and South American lowlands. *Global and planetary change*, **7**, 25-40.
- Youta Happi, J. ; Bonvallot, J. ; Achoundong, G. 1994. Le rôle de *Chromolaena odorata* dans la dynamique actuelle de l'avancée de la forêt sur la savane Kandara (Est Cameroun). Séminaire atelier ECOFIT sur la *Dynamique à long terme de la limite forêt-savane*, Yaoundé, 14-15 nov., p. 8.

Index des auteurs

Abernethy, Kate	399	Aravena, Ramon	251
Centre international de recherches médicales de Franceville (CIRMF) BP 769, Franceville, Gabon Dept. of Biological and Molecular Sciences University of Stirling, FK9 4LA., Royaume Uni		Quaternary Research Institute and Waterloo Center for Groundwater Research University of Waterloo Waterloo, Ontario, Canada N2L3G1	
Absy, Marie-Lucia	71	Bartoli, Francis	183
Laboratoire d'Écologie, INPA, CP 478 69000 Manaus (AM), Brésil		CNRS Centre de pédologie biologique 17, rue N.-D. des pauvres, BP 5 54500 Vandœuvre-les-Nancy cedex, France	
Achoundong, Gaston	19, 31, 169, 175, 289, 325	Belingard, Christelle	325
Herbier National, BP 1601 Yaoundé, Cameroun		IMEP, boîte 451 Faculté des sciences St-Jérôme avenue Normandie-Niemen 13397 Marseille cedex 207, France	
Albuquerque, Ana Luiza	413	Bertaux, Jacques	43, 325, 375, 381
UFSCAR, DEBE, 13 656-090, São Carlos, S.P., Brésil		IRD, Laboratoire des formations superficielles Centre de recherche Ile de France 32, avenue Henri Varagnat 93143 Bondy cedex, France	
Alexandre, Anne	325, 381	Bigot, Sylvain	51, 205, 267
CNRS, LGQ-CEREGE Géosciences de l'environnement BP 80, 13545 Aix en-Provence cedex 04, France		Centre de recherches en climatologie Université de Bourgogne 6, boulevard Gabriel, BP 138 21004 Dijon, France	
Andreux, Francis	183		
Centre des sciences de la terre Université de Bourgogne 6, boulevard Gabriel, BP 138 21004 Dijon, France			

Blanc, Patrick	199	Darracq, Sonia	81
CNRS, Laboratoire de Botanique générale, 12, rue Cuvier 75005 Paris, France		Institut Français de Pondichéry 11, Saint-Louis str., BP 33 Pondichery, 605 001 Inde	
Bonvallot, Jacques	31, 423	de Namur, Christian	121, 281, 289, 325, 375
IRD Centre de recherche Ile de France 32, avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy cedex, France		IRD-Laboratoire de Biomathématiques Faculté des Sciences de St-Jérôme Case 462, av. Normandie-Niemen 13397 Marseille cedex 13, France	
Boulet, René	251	Dechamps, Roger	375
USP, Instituto de Geociências DGG Cidade Universitaria CP 20899, CEP 01498, Sao Paulo, SP Brésil		Anatomie des bois tropicaux Musée Royal de l'Afrique Centrale 3080 Tervuren, Belgique	
Brenac, Patrice	205	Dounias, Edmond	85
Robertson Res. Intern. Ltd. Llandudno Gwynedd, Royaume Uni		IRD BP 1857 Yaoundé, Cameroun	
Brou Yao, Telesphore	57	Doutrelepont, Henri	389
Antenne Hydrologique IRD BP 1203 Abidjan 06, Côte d'Ivoire		Universität Paderborn FB1 : Physische Geographie 33095 Paderborn, Allemagne	
Burtin, Gérard	183	Dubois, Marc	103
CNRS Centre de pédologie biologique 17, rue N.-D. des pauvres, BP 5 54500 Vandœuvre-les-Nancy cedex, France		SPEC CEN Saclay L'Orme des Merisiers 91191 Gif-sur-Yvette, France.	
Camberlin, Pierre	51, 267	Dubroeuq, Didier	109
Centre de recherches en climatologie Université de Bourgogne 6, Boulevard Gabriel, BP 138 21004 Dijon, France		IRD Centre de recherche Ile de France 32, avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy cedex, France	
Charles-Dominique, Pierre	63, 71, 199	Dumont, Jean-François	115
Laboratoire d'écologie générale Muséum National d'Histoire Naturelle 4, avenue du Petit-Château 91800 Brunoy, France		IRD Laboratoire de géodynamique sous-marine BP 48 06230 Villefranche-sur-Mer, France	
Choné, Thérèse	183	Ekodeck, Georges E.	175
CNRS Centre de pédologie biologique 17, rue N.-D. des pauvres, BP 5 54500 Vandœuvre-les-Nancy cedex, France		Institut de recherches Géologiques et Minières (IRGM) BP 4110 Yaoundé Cameroun	
Cocquyt, Christine	413	Elenga, Hilaire	43, 121, 289, 325, 375, 381
Universiteit Gent, Vakgroep MSE Laboratorium Plantkunde K.L. Ledeganckstraat 35 9000 Gent, Belgique		CNRS LGQ- CEREGE Géosciences de l'environnement BP 80 13545 Aix-en-Provence cedex 04, France	
Daget, Philippe	77	Elouga, Martin	133
CNRS/CIRAD-EMVT BP 5053 34032 Montpellier Cedex, France		Université de Yaoundé I Département des Arts et Archéologie Yaoundé, Cameroun	

Fontaine, Bernard	267, 349	Guillot, Bernard	353
Centre de recherches en climatologie Université de Bourgogne 6, boulevard Gabriel, BP 138 21004 Dijon, France		Antenne IRD Centre de météorologie spatiale BP 147 22300 Lannion, France	
Fournier, Marc	43, 115, 199, 339, 343, 375	Hotyat, Micheline	423
CEA, IPSNI-LMRE Bat. 501, Bois des Rames 91400 Orsay Cedex, France		Université de Paris IV - Sorbonne et UMR 180 CNRS/ENS	
Frédoux, Ariane	139	Kamgang Beyala, Véronique	31, 175
CRPAA, Maison de l'Archéologie Université de Bordeaux 3 33405 Talence, France		Institut de recherches géologiques et minières (IRGM) BP 4110 Yaoundé, Cameroun	
Girardin, Cyril	169, 325	Koutika, Lydie Stella	183
Université Pierre et Marie Curie Laboratoire de biogéochimie isotopique Case 120, 4, place Jussieu 75252 Paris, France		CNRS Centre de pédologie biologique 17, rue N.-D. des pauvres, BP 5 54500 Vandœuvre-les-Nancy cedex, France	
Giresse, Pierre	149	Lahuec, Jean-Paul	353
Laboratoire de sédimentologie et géochimie marines Université de Perpignan 66860 Perpignan, France		Antenne IRD Centre de météorologie spatiale BP 147 22300 Lannion, France	
Gomes, Maria B. M.	251	Larpin, Denis	71, 189
University of Rondonia Campus of Ji-Paraná and Porto Velho Rondonia, Brazil		Laboratoire de biologie végétale Museum National d'Histoire Naturelle 61, rue Buffon 75005 Paris, France	
Gouveia, Susy E. M.	251	Ledru, Marie-Pierre	71, 109, 199
¹⁴ C Laboratory - CENA/USP 13400-970 Piracicaba, SP, Brésil.		Laboratoire des Formations superficielles IRD Centre de recherche Ile de France 32, avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy cedex, France	
Grimaldi, Catherine	159	Lengue-Fobissie, Béatrice	353
IRD - Laboratoire des sciences du sol CNRA Route de Saint Cyr 78000 Versailles, France		Département de géographie Université de Yaoundé I BP 755 Yaoundé, Cameroun	
Grimaldi, Michel	159	Leprun, Jean Claude	343
IRD - Laboratoire des sciences du sol CNRA Route de Saint Cyr 78000 Versailles, France		607 Institut de géologie, 1, rue Blessig 67084 Strasbourg	
Guelly, Kutso-Atsu	77, 257	Maley, Jean	139, 149, 205, 325, 399
Laboratoire d'écologie terrestre BP 4403 13 av. du Colonel Roche 31405, Toulouse cedex 04, France		IRD - Laboratoire de palynologie USTL Université de Montpellier 2 place E. Bataillon 34095 Montpellier cedex 5, France	
Guillet, Bernard	31, 169, 325		
CNRS Université d'Orléans Laboratoire de Géochimie organique BP 6759 45067 Orléans cedex 2, France			

Maman, Ousmane	169	Page, Susanne E.	339
CNRS, Université d'Orléans, Laboratoire de Géochimie organique, BP 6759, 45067 Orléans cedex 2, France		University of Leicester University Road Leicester LE1 7RH, Royaume Uni	
Mansour, Majid	43	Paturel, Jean Emmanuel	57
Université de Paris VII, Environnement et développement, 4, place Jussieu, 75252 Paris cedex 05, France		Antenne IRD BP 1203 Abidjan 06, Côte d'Ivoire	
Mariotti, André	43, 169, 325, 381	Pessenda, Luis Carlos	251, 343
Laboratoire de Biogéochimie Isotopique, Université Paris Pierre et Marie Curie, Paris VII, case 120, 4 place Jussieu, 75252 Paris cedex 05, France		¹⁴ C Laboratory - CENA/USP 13400-970, Piracicaba, SP, Brésil	
Martin, Louis	43, 199, 381	Philippy, René	183
IRD Centre de recherche Ile de France 32, avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy cedex, France		CNRS Centre de pédologie biologique 17, rue N.-D. des pauvres, BP 5 54500 Vandœuvre-les-Nancy cedex, France	
Mélice, Jean-Luc	221	Prevost, Marie-Françoise	159
Centre de recherches en climatologie Université de Bourgogne 6, boulevard Gabriel, BP 138 21004 Dijon, France		Centre IRD BP 165 97323 Cayenne Cedex	
Meunier, Jean-Dominique	381	Puig, Henri	257
CNRS, LGQ-CEREGE Géosciences de l'environnement BP 80 13545 Aix-en-Provence cedex 04, France.		Laboratoire d'écologie terrestre UMR 5552 BP 4403 13, av. du Colonel Roche 31405, Toulouse cedex 04, France	
Moron, Vincent	51, 205, 267, 349	Reynaud-Farrera, Isabelle	233, 289, 325, 381
Centre de recherches en climatologie Université de Bourgogne 6, boulevard Gabriel, BP 138 21004 Dijon, France		Laboratoire de palynologie USTL, Université de Montpellier 2 Place E. Bataillon 34095 Montpellier cedex 5, France	
Neumer, Marion	311	Ribeiro, Adauto S.	251
University of Paderborn FBI: Physical Geography 33095 Paderborn, Allemagne		University of Rondonia Campus of Ji-Paraná and Porto Velho Rondonia, Brésil	
Ngos, Simon	149	Richard, Yves	51, 267
Département des sciences de la terre Université de Yaoundé I BP 755 Yaoundé, Cameroun		Centre de recherches en climatologie Université de Bourgogne 6, boulevard Gabriel, BP 138 21004 Dijon, France	
Nguetsop, François	225, 233, 381	Rieley, Jack O.	339
IRD - Laboratoire de géologie Muséum National d'Histoire Naturelle 43, rue Buffon 75005 Paris, France		Department of Life Science University of Nottingham University Park Nottingham NG7 2RD, Royaume Uni	
Oslisly, Richard	241, 399	Riéra, Bernard	71, 103, 199
Institut de Paléontologie Humaine Muséum National d'Histoire Naturelle 1, rue René Panhard 75013 Paris, France		Laboratoire d'écologie générale Muséum National d'Histoire Naturelle 4, avenue du Petit-Château 91800 Brunoy, France	

Rollet, Bernard	81	Servant, Michel	13, 43, 63, 71, 233, 343, 381
Institut Français de Pondichéry 11 Saint-Louis str., P.B. 33 Pondichéry, 605 001 Inde		IRD Centre de recherche Ile de France 32, avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy cedex, France	
Ronchail, Josyane	267	Servant-Vildary, Simone	225, 233, 381
Laboratoire de météorologie dynamique Université Paris 7 4, place Jussieu 75005 Paris, France.		IRD - Laboratoire de géologie Museum National d'Histoire Naturelle 43, rue Buffon 75005 Paris, France	
Roucou, Pascal	51, 221, 267	Servat, Eric	57
Centre de recherches en climatologie Université de Bourgogne 6, boulevard Gabriel, BP 138 21004 Dijon, France		Antenne hydrologique IRD BP 1203 Abidjan 06, Côte d'Ivoire	
Roux, Maurice	121, 233, 281, 289	Sieffermann, Gaston	339
Laboratoire de biomathématiques Faculté des sciences St-Jérôme Case 462 avenue Normandie-Niemen 13397 Marseille cedex 13, France		IRD Centre de recherche Ile de France 32, avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy cedex, France	
Runge, Freya	297	Sifeddine, Abdelfettah	43, 343
FB 1: Physical Geography University of Paderborn 33095 Paderborn, Allemagne		IRD Centre de recherche Ile de France 32, avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy cedex, France	
Runge, Jürgen	311	Simonneaux, Vincent	81
FB 1: Physical Geography University of Paderborn 33095 Paderborn, Allemagne		IRD Centre de recherche Ile de France 32, avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy cedex, France	
Sabatier, Daniel	159	Solari, Maria Eugena	343
Institut de Botanique 163, rue Auguste Broussonet 34 000 Montpellier, France.		Laboratoire de paléobotanique Faculté des sciences Place Eugène Bataillon 34000 Montpellier, France	
Santiago, Laurent	319	Soubiès, François	343
École universitaire d'informatique de Grenoble Université Joseph Fourier 38000 Grenoble, France		IRD Centre de recherche Ile de France 32, avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy cedex, France	
Santiago-Jegaden, Armelle	267, 319	Suchel, Jean-Bernard	319, 353
Centre de recherches de climatologie Université de Bourgogne 6, boulevard Gabriel, BP 138 21004 Dijon, France		24 rue André Ruel 42000 Saint-Étienne, France	
Sarthou, Corinne	71, 189	Tardy, Christophe	71, 189, 199, 343
Laboratoire de biologie végétale Museum National d'Histoire Naturelle 61, rue Buffon 75005 Paris, France		Laboratoire de paléobotanique Institut de botanique Case 502 163, rue Auguste Broussonet 34000 Montpellier, France	
Schwartz, Dominique	43, 169, 325, 375, 381		
IRD-CEREG Université Louis Pasteur 3 rue de l'Argonne 67083 Strasbourg cedex, France			

Trzaska, Sylwia	267, 349	Vrydaghs, Luc	389
Centre de recherches en climatologie Université de Bourgogne 6, boulevard Gabriel, BP 138 21004 Dijon, France		Laboratoire d'anatomie du bois Section d'économie agricole et forestière. MRAC ch. de Louvain, 13 3080 Tervuren. Belgique	
Tsalefac, Maurice	353	Wengler, Luc	343
Département de géographie Université de Yaoundé I BP 755 Yaoundé, Cameroun		Institut de botanique, laboratoire de paléobotanique 163, avenue Broussonnet 34000 Montpellier	
Turcq, Bruno	71, 343, 413	White, Lee	241, 399
IRD Centre de recherche Ile de France 32, avenue Henri Varagnat, 3143 Bondy cedex, France		The Wildlife Conservation Society New York 10460-1099 États Unis d'Amérique Station d'études sur les gorilles et les chimpanzés BP 7847 Libreville, Gabon	
Van Dulmen, Arthur	363	Wirrmann, Denis	43, 233, 381
Hugo de Vries Laboratory The Netherlands Centre for Geo-ecological research, ICG University of Amsterdam Kruislaan 318, 1098 SM Amsterdam, Pays-Bas		IRD Centre de recherche Ile de France 32, avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy cedex, France	
Van Rompaey, Renaat	367	Ybert, Jean-Pierre	413
Université de Wageningen - Projet ECOSYN Laboratoire de phytotaxonomie Postbus 8010 6700 ED Wageningen, Pays-Bas (adresse électronique : renaat@pi.net)		IRD Centre de recherche Ile de France 32, avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy cedex, France	
Vernet, Jean Louis	343	Youta-Happi, Joseph	31, 169, 325, 423
Laboratoire de paléobotanique Institut de Botanique case 502 163, rue Auguste Broussonnet 34000 Montpellier, France		Département de géographie Université de Yaoundé I BP 755 Yaoundé, Cameroun	
Vincens, Annie	43, 289, 325, 375, 381		
CNRS, LGQ-CEREGE Géosciences de l'environnement BP 80 13545 Aix-en-Provence cedex 04, France			

La forêt tropicale, avec la fascinante complexité biologique qui la caractérise, est-elle soumise, en raison de multiples et intenses contraintes anthropiques, à une crise majeure comparable aux bouleversements qui ont ponctué l'histoire reculée de la biosphère ? Le taux rapide d'extinction des espèces semble en être un indicateur. Peut-on s'attendre à ce que les dysfonctionnements du système planétaire puissent entraîner dans l'avenir des modifications drastiques de l'environnement dans les régions équatoriales ? Cela n'est pas invraisemblable : déjà dans le passé les savanes se sont largement développées au détriment de la forêt, il y a 5000 ans dans le sud-est de l'Amazonie et il y a 2500 ans dans le sud du Congo. Est-ce que la forêt pourrait à brève échéance être soumise à des changements climatiques assez marqués pour amplifier considérablement les effets des actions de l'homme ? Les sécheresses qui ont facilité récemment la propagation des incendies comme ce fut le cas en 1998 en Indonésie et en 1987 au Brésil en sont peut-être un signe avant-coureur. Qu'elles puissent devenir plus fréquentes n'apparaît pas invraisemblable au regard des informations dont nous disposons sur les derniers millénaires : les charbons de bois fossiles abondamment présents dans les sols d'Amazonie, notamment en Guyane, attestent que des incendies répétés ont eu lieu à différentes époques et suggèrent une forte variabilité à court terme du climat. Plus près de nous, une oscillation humide a débuté il y a un siècle ou deux, entraînant des conditions optimales pour les écosystèmes forestiers. Faut-il lui attribuer la progression de la forêt, maintenant bien mise en évidence durant les dernières décennies dans toutes les régions où la pression anthropique reste modérée ? Cela paraît probable, mais sans doute faut-il attribuer aux actions de l'homme la vitesse, souvent lente et inégale selon les régions, de cette progression.

Telles sont quelques-unes des questions qui sont abordées dans ce volume au travers de cinquante articles fondés sur une large gamme d'approches méthodologiques. Le lecteur y trouvera l'opportunité d'appréhender la forêt tropicale selon les éclairages propres à chaque discipline. L'originalité de cette étude est de rassembler des observations qui se situent pour certaines au niveau d'un diagnostic quasi instantané, où la déforestation est le phénomène prépondérant, et pour d'autres au niveau des évolutions séculaires ou millénaires, où le climat apparaît comme la contrainte majeure de la dynamique des écosystèmes.

ISBN 92-3-203753-X



9 789232 037534