



Evolution des forêts des basses altitudes d'Afrique Occidentale Centrale au cours de l'Holocène

Judicaël Lebamba^{1,2*}, Annie Vincens², Alfred Ngomanda³, Bertrand M'Batchi¹

¹ Université des Sciences et Techniques de Masuku, Département de Biologie, Laboratoire de Biodiversité, Ecologie et physiologie végétale BP 913, Franceville, Gabon

² Centre Européen de Recherche et d'Enseignement de Géosciences de l'Environnement, UMR 7330 CNRS-Université Aix-Marseille-IRD-Collège de France, BP 80, 13545 Aix-en-Provence cedex 4, France

³ Institut de recherche en Ecologie Tropicale (IRET), CENAREST BP: 13354, Libreville Gabon

*Auteur correspondant : jlebamba@yahoo.fr

Mots clés : Palynologie, Forêt, Evolution, Afrique occidentale centrale, Paléo-végétation, Paléoclimat. Holocène.

Keywords: Palynology, Forest, Evolution, Central West Africa, Paleo-vegetation Paleoclimate. Holocene

1 SUMMARY

La reconstruction des paléo-végétations et des paléoclimats constituent un enjeu majeur dans la compréhension des futurs changements climatiques. Cet article fait ainsi, la synthèse différentes études palynologiques qui ont été réalisées dans les forêts des basses altitudes d'Afrique Centrale Ouest. Les échantillons pollinique actuels ont permis de mettre en évidence les différents fasciés forestiers et le leurs taxons marqueurs. Par ailleurs, les données fossiles ont mis en évidence les différentes phases des dégradations du massif forestier et les différents forçages qui y ont contribué.

Evolution of low altitude forests of central West Africa during the Holocene period

Abstract

The reconstruction of paleo-vegetation and paleoclimate is a major issue in the understanding of future climate change. This article thus shows the different synthesis of palynological studies conducted in the forests of the lower altitudes of West Central Africa. The modern pollen data helped to highlight the different forest Fascies and their taxa markers. Moreover, fossil data showed the different stages of degradation of this forest and various forces that contributed to the degradation.

2 INTRODUCTION

Les forêts du bassin du Congo constituent aujourd'hui le second poumon de la planète après celui de l'Amazonie (Puig, 2001). Elles jouent en effet un rôle important dans la séquestration dans Carbone. (IPCC, 2007) Toute fois, ce massif forestier a subi de nombreuses modifications en terme de composition floristique et de la distribution des espèces végétales (Walther *et al.*,

2002) au cours de l'holocène Pour suivre la dynamique de ce massif forestier dans le passé, les archives environnementales ont été utilisés, notamment les grains de pollen, de phytolithes, les macro-reste végétaux et isotopes de carbone, le charbon. En Afrique, comme d'ailleurs sur les autres continents (par exemple Thompson et Anderson, 2000 en Amérique du Nord; Marchant



et al., 2001 en Colombie; Takahara *et al.*, 2000 au Japon; Tarasov *et al.*, 1998 en Union Soviétique; Ortega-Rosa *et al.*, 2008 au Mexique), toutes les reconstructions paléoenvironnementales quantifiées effectuées à partir de l'analyse palynologique de sédiments, qu'il s'agisse de paléovégétations [par exemple par la méthode de biomisation (Prentice *et al.*, 1992, 1996); Jolly *et al.*, 1998a et b; Elenga *et al.*, 2000a; Ngomanda, 2005; Lebamba *et al.*, 2009b] ou de paramètres climatiques [par la méthode des « meilleurs analogues actuels » (Guiot, 1990) ou celle des « types fonctionnels de plantes (PFT) et des réseaux de neurones » (Davis *et al.*, 2003; Peyron *et al.*, 1998): par exemple Bonnefille *et al.*, 1992; Vincens *et al.*, 1993; Chalié, 1995; Peyron *et al.*, 2000, 2006; Bonnefille et Chalié, 2000; Ngomanda, 2005] sont basées sur l'analogie aux écosystèmes actuels, et sont donc calibrées sur des spectres polliniques actuels. En dehors de

l'Afrique de l'Est, ce sont les régions saharienne, sahélienne et soudanaise (Fig. 1) d'Afrique de l'Ouest et du Nord qui ont fait l'objet du plus grand nombre de travaux (Maley, 1972 au Tchad; Edoth, 1986 au Togo; Lézine, 1987 au Sénégal; Lézine et Edoth, 1991; El Ghazali et Moore, 1998 au Soudan; Ritchie, 1986 en Egypte) et une synthèse des données actuelles de ces régions a été récemment proposée par Lézine *et al.* (2009). Seul le centre d'endémisme guinéo-congolais (Fig. 1) reste le plus mal connu en ce qui concerne la relation pluie pollinique-végétation actuelle, en particulier dans le domaine de la forêt dense. Donc, les objectifs de ce papier est de :

- (i) Synthétiser toutes les études sur la pluie pollinique dans les forêts des basses altitudes en Afrique centrale Ouest.
- (ii) Synthétiser toutes les données palynologiques fossiles des forêts de basse altitude d'Afrique Centrale Ouest.

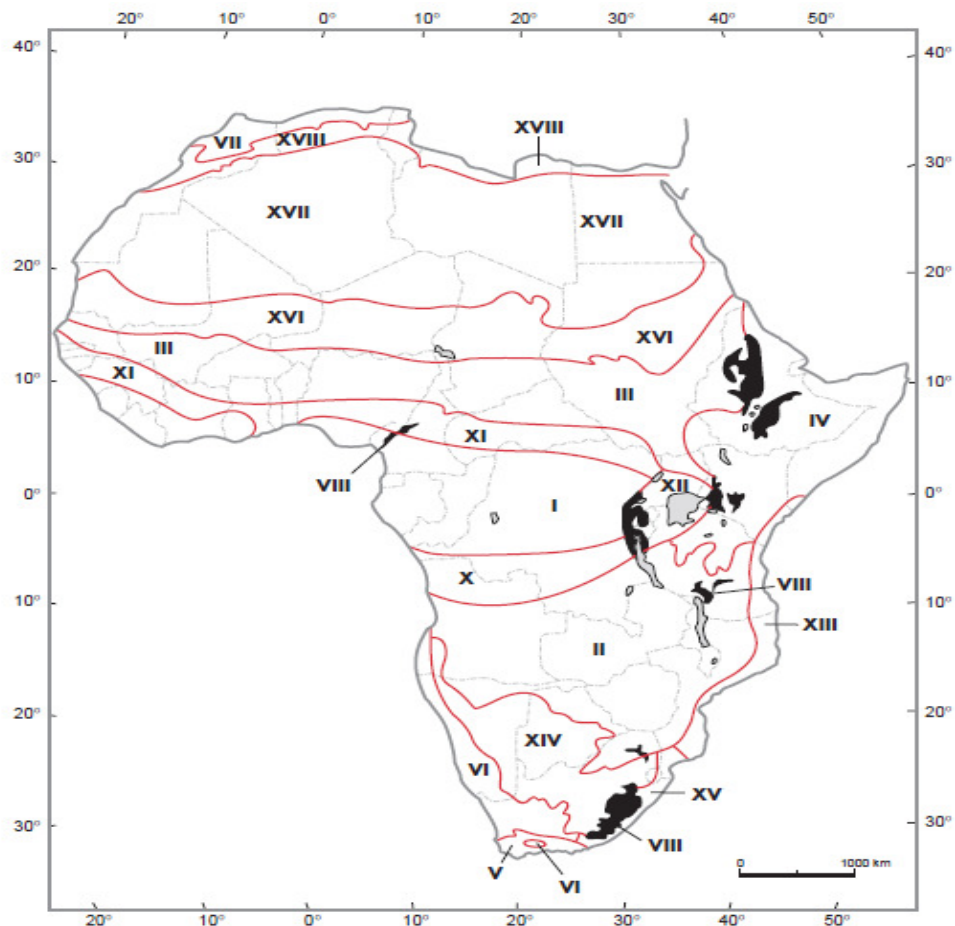


Figure 1 : Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique (d'après White, 1983).

I : Centre régional d'endémisme guinéo-congolais. **II :** Centre régional d'endémisme somalien. **III :** Centre régional d'endémisme zambézien. **IV :** Centre régional d'endémisme Somalia-Masai. **V :** Centre régional d'endémisme du Cap. **VI :** Centre régional d'endémisme du Karoo-Namib. **VII :** Centre régional d'endémisme méditerranéen. **VIII :** Centre régional d'endémisme morcelé afro-montagnard incluant **IX**, région morcelée afroalpine. **X :** Zone de transition régionale guinéo-congolaise/zambézienne. **XI :** Zone de transition régionale guinéo/soudanienne. **XII :** Mosaique régionale du lac Victoria. **XIII :** Mosaique régionale de Zanzibar-Inhambane. **XIV :** Zone de transition régionale Kalahari-Highveld. **XV :** Mosaique régionale du Togoland-Pondoland. **XVI :** Zone de transition régionale du Sahel. **XVII :** Zone de transition régionale du Sahara. **XVIII :** Zone de transition régionale méditerranéo-saharienne.

3 Les données sur la pluie pollinique dans la région guinéo-congolaise.

Dans le domaine des forêts denses humides de l'Afrique équatoriale, rattaché au centre d'endémisme guinéo-congolais (White, 1983), un certain nombre d'études a été menée, notamment dans le cadre du programme ECOFIT (CNRS-IRD-CEA) (Servant et Servant-Vildary, 2000) et le projet PRIMUS et REGAB (Jolly *et al.*, 2005). Cependant, celles-ci restent encore très localisées et sont loin d'être représentatives de tous les écosystèmes forestiers. Il s'agit des travaux de Elenga (1992), Elenga *et al.*, 2000b au Congo, de Reynaud-

Farrera, 1995 et Vincens *et al.*, 2000 au Cameroun et de Jolly *et al.*, 1996 au Gabon et de Lebamba *et al.*, 2009a au Cameroun et au Gabon (Fig. 2). Ces travaux sont essentiellement basés sur l'analyse d'échantillons actuels de sol. Ils ont montré que la pluie pollinique reflétait parfaitement la physionomie de la couverture végétale sous laquelle les échantillons avaient été prélevés, avec toujours une prédominance des taxons arborescents (Arboreal Pollen, AP) sur les taxons herbacés (Non Arboreal Pollen, NAP) en milieu forestier, et inversement en milieu savanicole. Cependant, les échantillons de surfaces analysés par

ces auteurs ont aussi montré que les taxons qui avaient une forte représentation pollinique ne correspondaient pas forcément à ceux qui avaient été inventoriés comme étant les plus abondants dans la végétation au lieu d'échantillonnage, en particulier lorsque des relevés botaniques détaillés étaient disponibles (par exemple Jolly *et al.*, 1996; Elenga *et al.*, 2000b). Par exemple, les travaux de Jolly *et al.*, 1996 menés dans la région de Makokou et Belinga au Gabon, ont montré une forte représentation

pollinique de taxons tels que : *Alchornea*, *Celtis*, *Dacryodes*, *Macaranga*, *Pausinystalia*, *Plagiosyles*, *Pycnanthus* alors que sur les relevés botaniques les taxons dominants étaient : les Fabaceae, *Scorodopbloeus zenkeri*, *Polyaltia*, *Baphia*, *Dialium*, *Pancovia* et *Dichostemma glaucescens*. Parmi les familles dont les espèces sont le plus généralement sous-représentées, on trouve les Leguminosae, en particulier les Caesalpinaceae et les Mimosaceae (Maley et Brenac, 1998).

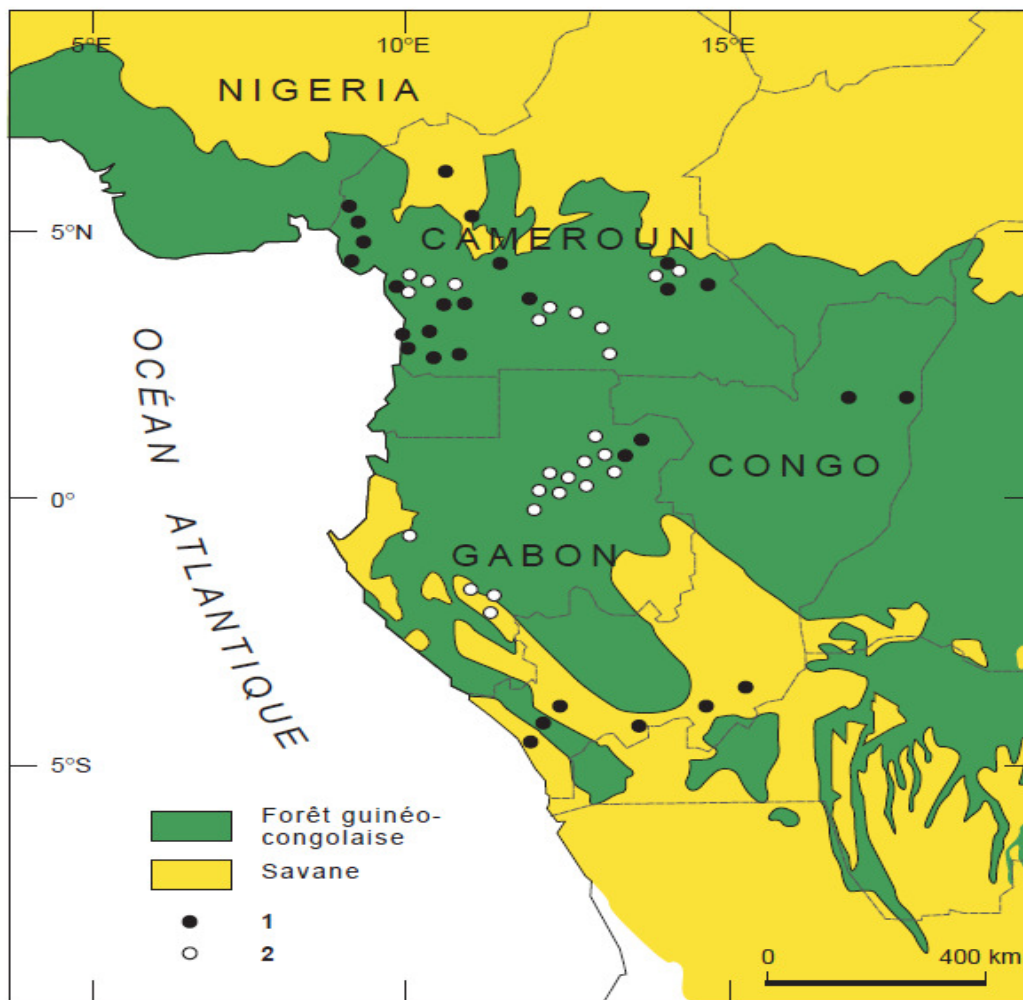


Figure 2 : Localisation des sites palynologiques actuels (échantillons de sol) en Afrique centrale atlantique.
1 : sites publiés (Congo: Elenga, 1992; Elenga *et al.*, 2000; Gabon: Jolly *et al.*, 1996; Cameroun: Reynaud-Farrera, 1995; Vincens *et al.*, 2000).
2 : nouveaux sites (Cameroun et Gabon: Lebamba *et al.*, 2009a; Cameroun: Vincens, non publié; Gabon: Ngomanda, non publié).



Une telle sous-représentation pollinique est due au fait que la grande majorité des arbres dominants des écosystèmes forestiers humides tropicaux correspondent le plus souvent à des espèces entomophiles, et donc à faible dispersion pollinique (Puig, 2001). De ce fait, la présence, même en faible quantité, de grains de pollen de ces espèces dans les spectres polliniques est donc aussi significative de la présence de celles-ci dans la végétation environnant le site d'échantillonnage que la surreprésentation de plantes anémophiles à forte dispersion. Hormis l'analyse d'échantillons de sol pour l'étude de la pluie pollinique actuelle, il faut noter également les travaux menés par Aoutin (1967) sur des vases du delta de l'Ogooué au Gabon, et ceux de Bengo (1992, 1996) sur des échantillons de vases actuelles de rivières et de

vases marines au Sud Cameroun. Parmi ces données obtenues dans le domaine guinéo-congolais, un certain nombre a fait l'objet d'analyses statistiques telles que des analyses factorielles des correspondances, des analyses canoniques ou des classifications ascendantes hiérarchiques (par exemple : Bengo, 1992; Reynaud-Farrera, 1995; Jolly *et al.*, 1996; Elenga *et al.*, 2000b; Lézine *et al.*, 2009). Ces analyses statistiques ont permis de mettre en évidence les taxons qui influençaient la répartition des spectres polliniques, de comprendre leur répartition et leurs affinités, et de déterminer quelles étaient les associations polliniques caractéristiques des différents types de végétation échantillonnés (par exemple savanes *versus* forêts).

4 Les Sequence Fossiles : Depuis une vingtaine d'années, de nombreuses études palynologiques sur des séquences fossiles ont été menées dans le domaine des forêts de basse altitude d'Afrique centrale et de l'Ouest, qui ont permis de reconstruire localement (cas de séquences prélevées dans des marécages ou des lacs de taille réduite) ou plus régionalement (cas de lac à large bassin versant) l'histoire de ces forêts au cours du Quaternaire récent, en particulier au cours des 5 derniers millénaires. Ces travaux ont été réalisés au Ghana (lac Bosumtwi : Maley, 1987, 1991), au Bénin (lac Sélé : Salzmann et Hoelzmann, 2005), à l'Ouest et au Sud du Cameroun (lac Mboandong : Richards, 1986; lac

Barombi Mbo : Maley et Brenac, 1998; lac Ossa : Reynaud et Maley, 1994; Reynaud-Farrera, 1995; Reynaud-Farrera *et al.*, 1996; Nyabessan Swamp : Ngomanda *et al.*, 2008), à l'Ouest et au centre du Gabon (lacs Nguène, Maridor et Kamalété : Ngomanda, 2005; Ngomanda *et al.*, 2005, 2007; Gïresse *et al.*, 2009) et au Sud-Ouest du Congo (dépression de Bilanko et marécage de Ngamakala, sur les plateaux Batéké : Elenga *et al.*, 1991, 1994; Elenga, 1992; lac Sinnda dans la vallée du Niari : Vincens *et al.*, 1994, 1998; lac Kitina, dans le Mayombe : Elenga *et al.*, 1996; et sur le littoral congolais, sites de Coraf et de Songolo : Elenga, 1992; Elenga *et al.*, 1992, 2001) (Fig. 3).

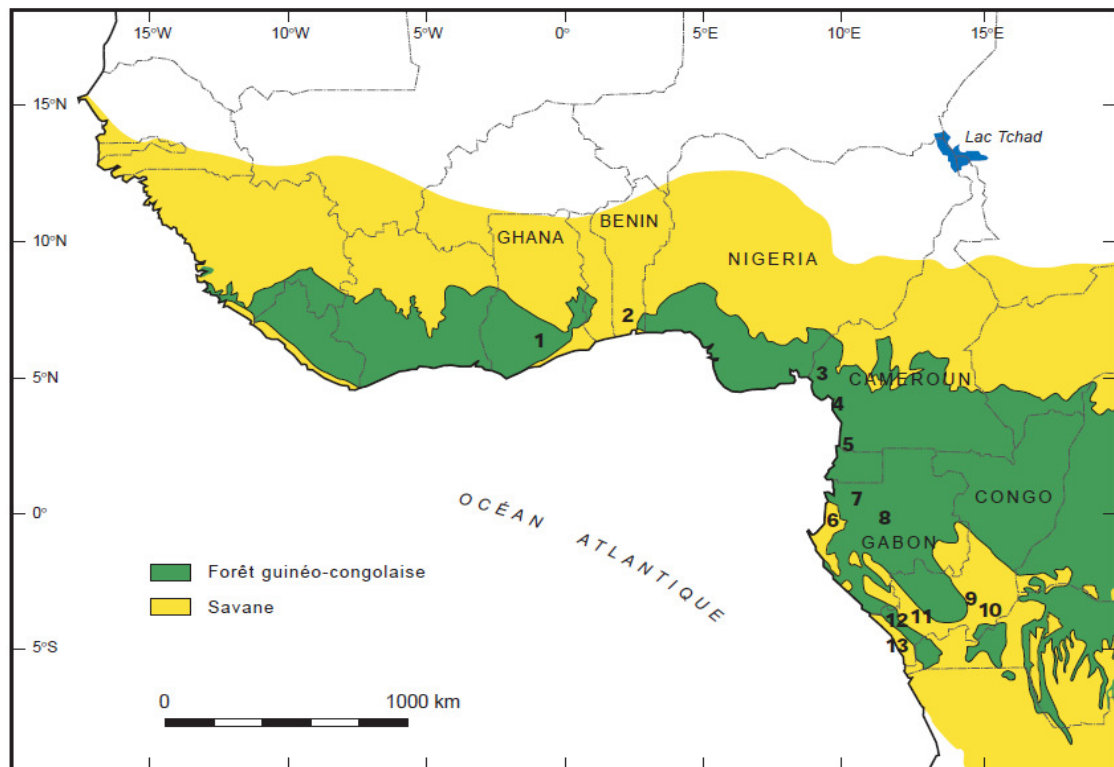


Figure 3 : Localisation des sites palynologiques fossiles en Afrique centrale atlantique (carte d'après Ngomanda *et al.*, 2009, modifiée et complétée).

1: Bosumtwi. 2: Sélé. 3: Barombi Mbo/Mboandong. 4: Ossa. 5: Nyabessan. 6: Maridor. 7: Nguène. 8: Kamalété. 9: Bilanko. 10: Ngamakala. 11: Sinnda. 12: Kitina. 13: Coraf/Songolo.

Différentes synthèses ont été proposées pour les derniers 4000 ans, basées à ce jour essentiellement sur les études palynologiques réalisées au Ghana, Cameroun et Congo (Vincens *et al.*, 1999; Elenga *et al.*, 2004; Marchant et Hoogheismtra, 2004) et plus récemment complétées par Lézine (2007, 2009) au Gabon et Bénin, et plus largement en Afrique de l'Ouest. Ces synthèses ont montré que les forêts de basse altitude d'Afrique centrale atlantique avaient subi de nombreuses modifications au cours de

l'holocène moyen et supérieur en relation avec des fluctuations climatiques et pour les périodes les plus récentes par l'action anthropique. La synthèse proposée par Vincens *et al.* (1999) pour les 4 derniers millénaires est ici complétée sur la Figure 4, avec les données plus récemment obtenues par Salzmann et Hoelzmann (2005), Ngomanda *et al.* (2005, 2007, 2008) et (Giresse *et al.*, 2009), ainsi que pour la période 5000-4000 BP (âges 14C B.P.).

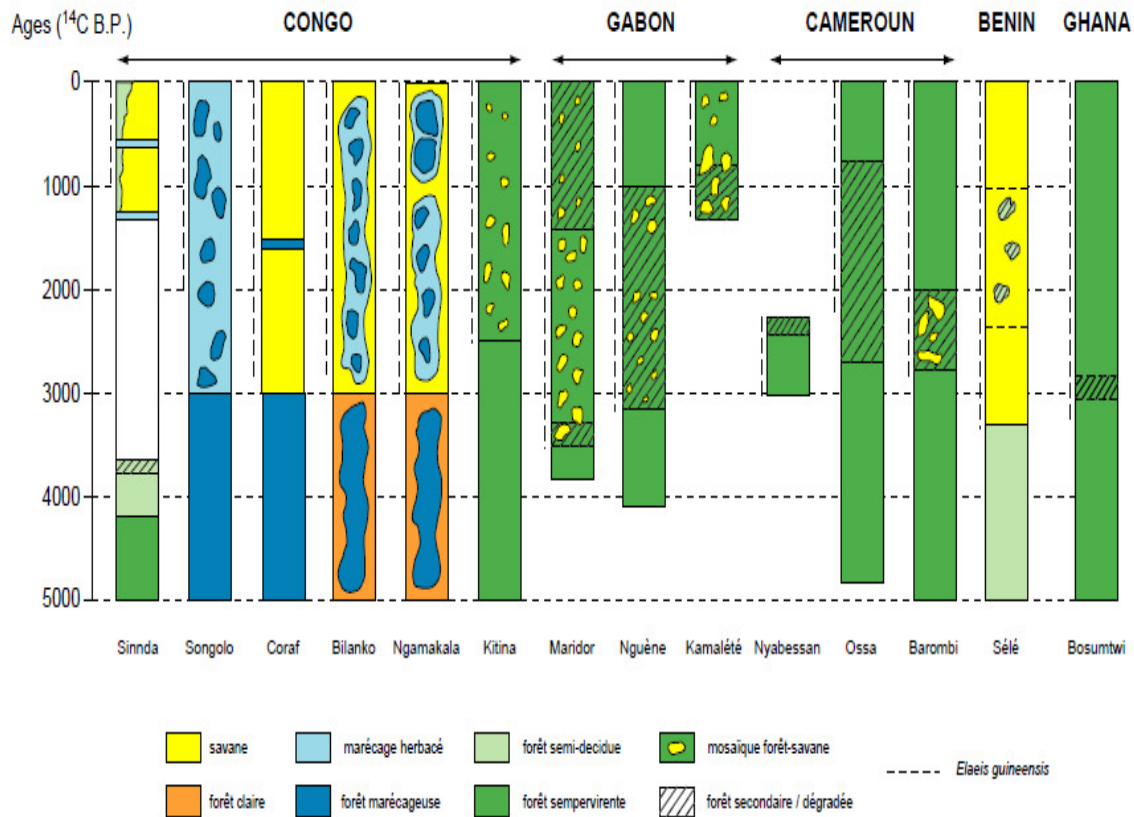


Figure 4 : Synthèse des données palynologiques et des macroflore en Afrique centrale et reconstitution des paléovégétations au cours des derniers 5000 ans (âges ¹⁴C B.P.)

Les premiers enregistrements de changements de végétation au cours de l'holocène moyen ont été observés au lac Sinnda (Vincens *et al.*, 1998), au lac Maridor (Ngomanda, 2005 ; Giresse *et al.*, 2009) et au lac Sélé (Salzmann et Hoelzmann (2005), trois sites actuellement localisés en savane, savane du Niari au Congo, savane côtière du Gabon, et « Dahomey Gap », respectivement. Ils mettent en évidence le remplacement de forêts de type sempervirent par des forêts plus au moins clairsemées ou des savanes aux alentours de 4200 B.P. Dans la vallée du Niari, la composition floristique de la forêt évolue à ce moment là vers un faciès typiquement semi-décidu, caractérisé par le développement de *Celtis*. Dans le domaine côtier du Gabon, les forêts sempervirentes matures dominées essentiellement par des Caesalpiniaceae, des Sapindaceae et des Mimosaceae laissent la place, ca. 3500 B.P., à une

mosaïque de jeunes forêts secondaires dominées par des espèces héliophiles telles que *Elaeis guineensis*, *Alchornea*, *Musanga* et *Macaranga*, et de savanes comme en témoigne l'abondance de Poaceae. Au lac Sélé, les forêts semi-décidues sont remplacées dès cette époque par des savanes. Conjointement aux analyses palynologiques, des études minéralogiques effectuées sur la séquence du lac Sinnda montrent dès 4200 B.P. une diminution progressive du quartz et de la kaolinite et une augmentation de la calcite et du talc indiquant que l'évolution floristique de la forêt qui environnait ce site est bien liée à une diminution progressive des précipitations entraînant, postérieurement à l'installation des formations semi-décidues, un assèchement complet mais temporaire du lac (Bertaux *et al.*, 1996). Des analyses de phytolithes montrent également au lac Sinnda, une fragmentation de la forêt avec un début d'extension



des savanes (Alexandre *et al.*, 1997). Plus au Nord-Ouest, une régression importante du lac Bosumtwi est enregistrée entre 4000 et 3600 B.P. (Maley, 1991; Shanaham *et al.*, 2006) et sur les plateaux Batéké, au Congo, la séquence sédimentaire du marécage de Ngamakala semblerait enregistrer un hiatus (Elenga *et al.*, 1994). Selon Maley (1991) et Salzmann et Hoelzmann (2005), cette dégradation du massif forestier d'Afrique centrale atlantique dès 4500 B.P. serait due à un refroidissement des températures océaniques de surface accompagné d'une remontée d'eaux froides le long des côtes (Weldeab *et al.*, 2007). Ces phénomènes auraient été responsables d'une forte extension de la grande saison sèche estivale, un fort développement de nuages stratiformes non précipitant, ce qui expliquerait la baisse des précipitations. Ce n'est qu'autour 3000-2500 B.P. que les sites situés actuellement en domaine forestier ont vu leur composition floristique et leur structure se modifier. Les séquences polliniques des lacs Ossa (Reynaud-Farrera *et al.*, 1996), Nguène (Ngomanda *et al.*, 2007) Barombi-M'bo (Maley et Brenac, 1998), Kitina (Elenga *et al.*, 1996) et Nyabessan (Ngomanda *et al.*, 2008) montrent une quasi-disparition des taxons marqueurs de forêts primaires tels que les Caesalpiniaceae, au profit des espèces héliophiles de forêt secondaire. Plus particulièrement sur les sites des lacs Barombi M'bo, Maridor et Kitina, la forêt se fragmente et des savanes se développent comme l'indique une augmentation des Poaceae dans les séquences polliniques. C'est autour de cette même période qu'au site du lac Ossa, l'étude des diatomées montre une baisse du niveau lacustre associée à un apport significatif de poussières venues du Sahara (Nguetsop *et al.*, 2004). Un léger décalage temporel est observé entre les sites de Nguène, Barombi Mbo et Kitina avec ceux de Ossa et Nyabessan, ces derniers sites enregistrant des modifications environnementales seulement à partir de 2500-2300 B.P. Un tel décalage est probablement dû à un problème de résolution chronologique des données. Ces données montrent que les forêts qui existaient au cours de l'Holocène inférieur en Afrique centrale atlantique ont subi des modifications importantes, tant floristiques que structurales, à l'Holocène moyen, en relation avec l'installation de conditions climatiques plus arides qu'antérieurement et d'une saison sèche plus marquée, liée d'après Ngomanda *et al.*, 2008 à une position plus au Sud de la zone de convergence

intertropicale durant l'hiver de l'hémisphère nord. Cependant, ces forêts n'ont pas réagi d'une façon synchrone à ce changement climatique qui a débuté vers 4200-4000 B.P. et s'est terminé vers 1300-900 B.P. Ceci est à mettre en relation avec les conditions locales existant sur chacun des sites étudiés (par exemple la permanence de sols hygromorphes) ou la stabilité (ou instabilité) de la forêt (seuil de tolérance à une diminution de la pluviosité atteint plus ou moins rapidement) (Richards, 1981; Maslin, 2004).

Les données archéologiques obtenues en Afrique centrale atlantique montrent que cet épisode climatique aride centré autour de 2800-2500 B.P., et qui s'est traduit par une ouverture de la forêt, a créé des conditions favorables à l'agriculture entraînant une expansion vers le Sud de populations Bantu (Schwartz, 1992; Ngomanda, 2005; Ngomanda *et al.*, 2008). L'existence d'une saison sèche plus marquée qu'antérieurement associée à une plus faible humidité atmosphérique à cette époque est témoignée en particulier par la présence, dans des sites archéologiques du Sud Cameroun, de millet cultivé (*Pennisetum glaucum*) (Eggert *et al.*, 2006). Toute fois, l'installation de conditions plus arides avec une saisonnalité plus marquée à l'Holocène moyen été également enregistrée dans d'autres régions d'Afrique. Par exemple, au Tchad, sur les sites du lac Tchad (Servant et Servant-Vildary, 1980) et du lac Yoa (Kröpelin *et al.*, 2008; Lézine, 2009). En Afrique centrale orientale, la synthèse des données palynologiques proposée par Jolly *et al.* (1997) sur les plateaux du Burundi, Rwanda et Ouganda montrent le remplacement de forêts montagnardes humides par des forêts à caractère plus sec et saisonnier dans lesquelles se développent *Celtis*, *Podocarpus* et *Olea*. Au lac Albert, ca. 3000-2500 B.P. des savanes se développent largement au détriment de la forêt (Ssemmanda et Vincens, 1993). Au même moment, au nord du lac Tanganyika, Les forêts claires zambéziennes deviennent plus ouvertes comme l'indique une importante augmentation des Poaceae (Vincens, 1989, 1993). En Afrique de l'Est, et plus particulièrement au Kenya, les forêts à caractère humide sont remplacées par des forêts à conifères dominants tels que *Podocarpus* et *Juniperus* (Vincens *et al.*, 1986). Ce changement climatique vers des conditions plus arides avec une saisonnalité plus marquée est également enregistré dans d'autres régions du monde telles que l'Inde (Bryson et Swain,



1981; Swain *et al.*, 1983), le Tibet (Gasse *et al.*, 1996) ou le Pakistan (Ivory et Lézine, 2009) indiquant le caractère global de celui-ci dans les domaines de la mousson atlantique et de la mousson indienne, et donc non lié à l'action anthropique.

Le dernier millénaire en Afrique Centrale Atlantique est caractérisé par une nouvelle expansion du massif forestier en relation avec le rétablissement de conditions humides qui s'est poursuivi jusqu'à la période actuelle comme en témoignent les travaux menés au niveau du contact forêt-savane (par exemple au Cameroun : Youta Happi, 1998; Guillet *et al.*,

2001). Cependant, une période aride a été détectée vers 650 B.P. au lac Sinnda (Vincens *et al.*, 1994, 1998) marquée par une nouvelle régression du lac mais sans assèchement complet, avec extension de prairies marécageuses à Cyperaceae. Au lac Kamalété (Ngomanda *et al.*, 2005) une mosaïque de savane et forêt est présente avec de nombreux taxons héliophiles tels que *Musanga*, *Elaeis guineensis* et *Macaranga*. Cette épisode aride a été considéré par certains auteurs comme étant, en Afrique centrale atlantique, contemporain du « Petit Age Glaciaire » (Vincens *et al.*, 1999; Ngomanda *et al.*, 2005)

5 CONCLUSION

Ce travail a permis d'avoir une image globale des différentes études palynologies qui ont été faites sur les forêts de plaines du bassin du Congo, notamment :

- Les données polliniques actuelles caractérisent très bien les différents faciès des écosystèmes et ces données sont en nette augmentation au cours de ces dix dernières années, toute fois, cette matrice reste encore insuffisante. Les échantillons actuels doivent être augmentés dans les forêts dites matures pour avoir des meilleures reconstitutions des paléo-végétations et paléoclimats.

6 REMERCIEMENTS

Ce travail a été bénéficié du soutien financier des projets PRIMUS (PNEDC-INSU-CNRS) et REGAB (ECLIPSE-INSU-CNRS).

7 RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aoutin, J., 1967. Les pollens et les spores des sédiments du delta de l'Ogoué (république du Gabon). Mémoire de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris, 190 p.
- Bengo, M.D., 1992. Etude palynologique et statistique de quelques échantillons fluviatiles actuels du bassin de la Sanaga: Caractérisation du transport fluviatile des pollens. Diplôme d'Etudes Approfondies, Paléontologie, Université Montpellier II, 42 p.
- Bengo, M.D., 1996. La sédimentation pollinique dans le sud Cameroun et sur la plateforme marine, à l'époque actuelle et au Quaternaire récent. Etudes des paléoenvironnements. Unpublished PhD thesis, Université Montpellier II, 220 p.
- Bertaux, J., Siffeddine, 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). In: Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux, pp. 213-215, CNRS-OSTROM, Bondy.
- Bonnefille, R., Chalié, F., Guiot, J., Vincens, A., 1992. Quantitative estimates of full glacial temperature in equatorial Africa from palynological data. *Climate Dynamics*, 6, 251-257.
- Bonnefille, R., Chalié, F., 2000. Pollen inferred precipitation time-series from equatorial mountains, Africa, the last 40 kyr BP. *Global and Planetary Change*, 26, 25-50.
- Bryson, R.A., Swain, M.A., 1981. Holocene variations of Monsoon rainfall in Rajasthan. *Quaternary Research*, 23, 275-286.



- Chalié, 1995. Paléoclimats du bassin Tanganyika sud au cours des 25 derniers mille ans: reconstitutions quantitatives par le traitement de données polliniques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 320, 3, 206-208.
- Davis, B.A.S., Brewer, S., Stevenson, A.C., Guiot, J., 2003. The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data. *Quaternary Science Reviews*, 22, 1701-1716.
- Edorh, T., 1986. Végétation et pluie pollinique actuelle au Togo. Unpublished PhD thesis, Université Aix-Marseille II, France, 146 p.
- Eggert, M.K.H., Höhn, A., Kahlheber, S., Meister, C., Neumann, K., Schweizer, A., 2006. Pits, graves and grains: archaeological and archaeobotanical research in southern Cameroun. *Journal of African Archaeology*, 4, 273-298.
- 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., 1992. Végétation et climat du Congo depuis 24 000 ans B.P. Analyse palynologique de séquences sédimentaires du pays Batéké et du littoral. Unpublished PhD thesis, Université Aix-Marseille III, France, 238 p.
- 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, 83-90.
- 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., 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*, 2a, 323, 345-356.
- Elenga, H., Peyron, O., Bonnefille, R., Jolly, D., Cheddadi, R., Guiot, J., Andrieu, V., Bottema, S., Buchet, G., de Beaulieu, J.-L., Hamilton, A., Maley, J., Marchant, R., Perez-Obiol, R., Reille, M., Riollet, G., Scott, L., Straka, H., Taylor, D., Van Campo, E., Vincens, A., Laarif, F., Jonson, H., 2000a. Pollen-based biome reconstruction for southern Europe and Africa at 18,000yr BP. *Journal of Biogeography*, 27, 621-634.
- Elenga, H., de Namur, C., Vincens, A., Roux, M., Schwartz, D., 2000b. Use of plots to define pollen-vegetation relationships in densely forested ecosystems of Tropical Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 112, 79-96.
- Elenga, H., Vincens, A., Schwartz, D., Fabing, A., Bertaux, J., Wirrmann, D., Martin, L., Servant, M., 2001. Le marais estuarien de la Songolo (Sud Congo) à l'Holocène moyen et récent. *Bulletin de la Société géologique de France*, 3, 359-366.
- Elenga, H., Maley, J., Vincens, A., Farrera, I., 2004. Palaeoenvironments, palaeoclimates and landscape development in Central Equatorial Africa. A review of major terrestrial keys sites covering the last 25 kyrs. In: *Past climate variability through Europe and Africa*, Battarbee R.W. *et al.* (eds), pp. 181-198, Springer.
- El Ghazali, G.E.B., Moore, P.D., 1998. Modern lowland pollen spectra and contemporary vegetation in the eastern Sahel vegetation zone, Sudan. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99, 235-246.
- Gasse, F., Fontes, J., 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., Mvoutou, M., Maley, J., Ngomanda, A., 2009. Late-Holocene equatorial environments inferred from deposition processes, carbon isotopes of organic matter, and pollen in three shallow lakes of Gabon, West-Central Africa. *Journal of Paleolimnology*, 41, 2, 369-392.
- Guiot, J., 1990. Methodology of the last climatic cycle reconstruction in France from pollen data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 80, 49-69.



- IPCC., 2007. Climate change: synthesis Report (<http://www.ipcc.ch>)
- Ivory, S.Y., Lézine, A.-M., 2009. Climate and environmental change at the end of the Holocene Humid Period: a pollen record off Pakistan. *Comptes Rendus Géoscience*, Paris. doi:10.1016/j.crte.2008.12.009
- Jolly, D., Bonnefille, R., Burcq, S., Roux, M., 1996. Représentation pollinique de la forêt dense humide du Gabon, tests statistiques. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série 2a, 322, 63-70.
- Jolly, D., Taylor, D., Marchant, R., Hamilton, A., Bonnefille, R., Buchet, G., Riollet, G., 1997. Vegetation dynamics in central Africa since 18,000 yr BP: pollen records from the interlacustrine highlands of Burundi, Rwanda and western Uganda. *Journal of Biogeography*, 24, 495-512.
- Jolly, D., Prentice, I.C., Bonnefille, R., Ballouche, A., Bengo, M., Brenac, P., Buchet, G., Burney, D., Cazet, J.-P., Cheddadi, R., Eдорh, T., Elenga, H., Elmoutaki, S., Guiot, J., Laarif, F., Lamb, H., Lézine, A.-M., Maley, J., Mbenza, M., Peyron, O., Reille, M., Reynaud-Farrera, I., Riollet, G., Ritchie, J.C., Roche, E., Scott, L., Ssemmanda, I., Straka, H., Umer, M., Van Campo, E., Vilimballo, S., Vincens, A., Waller, M., 1998a. Biome reconstruction from pollen and plant macrofossil data for Africa and Arabian Peninsula at 0 and 6000 years. *Journal of Biogeography*, 25, 1007-1027.
- Jolly, D., Harrison, S.P., Damnati, B., Bonnefille, R., 1998b. Simulated climate and biomes of Africa during the Late Quaternary: comparison with pollen and lake status data. *Quaternary Science Reviews*, 17, 629-657.
- Kröppelin, S., Verschuren, D., Lézine, A.-M., Eggermont, H., Cocquyt, C., Francus, P., Cazet, J.-P., Fagot, M., Rumes, B., Russell, J.M., Conley, D.J., Schuster, M., von Suchodoletz, H., Engstrom, D.R., 2008. Climate-driven ecosystem succession in the Sahara: the last 6000 years. *Science*, 320, 765-768.
- Lebamba, J., Vincens, A., Jolly, D., Ngomanda, A., Schevin, P., Maley, J., Bentaleb, I., and REGAB members, 2009a. Modern pollen rain in savanna and forest ecosystems of Gabon and Cameroon, Central Atlantic Africa. *Palaeobotany and Palynology*, 153, 34-45.
- Lebamba, J., Ngomanda, A., Vincens, A., Jolly, D., Favier, C., Elenga, H., Bentaleb, I., 2009b. A reconstruction of Central Atlantic African biomes and forest succession stages derived from modern pollen data and plant functional types. *Climate and the Past*, Discussion, 5, 1-50.
- Lézine, A.-M., 1987. Paléoenvironnements végétaux d'Afrique nord tropical depuis 12000 ans B.P. Analyse pollinique de séries sédimentaires continentales (Sénégal-Mauritanie). Unpublished PhD Thesis, Université d'Aix-Marseille II, France, 180 p.
- Lézine, A.-M., Eдорh, T.M., 1991. Modern pollen deposition in West African Sudanian Environnements. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 67, 41-58.
- Lézine, A.-M., 2007. Postglacial pollen records of Africa. In: *Encyclopaedia of Quaternary Sciences*, 4, pp. 2682-2698, Scott A. Elias ed., Elsevier.
- Lézine, A.-M., 2009. Timing of vegetation changes at the end of the Holocene Humid Period in desert areas at the northern edge of the Atlantic and Indian monsoon systems. *Comptes Rendus Géoscience*, Paris. doi:10.1016/j.crte.2009.01.001
- Lézine, A.-M., Watrin, J., Vincens, A., Hély, C. and contributors, 2009. Are modern pollen data representative of West African vegetation? *Review of Palaeobotany and Palynology*. Doi: 10.1016/j.revpalbo.2009.02.001
- Maley, J., 1972. La sédimentation pollinique actuelle dans la zone du lac Tchad (Afrique Centrale). *Pollen et Spores*, 14, 3, 263-307.
- Maley, J., 1987. Fragmentation de la forêt dense humide ouest-africaine et extension d'une végétation montagnarde à basse altitude au Quaternaire récent: nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecology of Africa*, 18, 307-334.
- Maley, J., 1991. The African rain forest vegetation and palaeoenvironments during the Late Quaternary. *Climatic Change*, 19, 79-98.



- Maley, J., Brenac, 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.
- Marchant, R., Taylor, D.A., 2000. Pollen representativity of montane taxa in southwest Uganda. *New Phytologist*, 146, 515-525.
- Marchant, R.A., Berrio, J.C., Cleef, A., Duivenvoorden, J., Helmens, K., Hooghiemstra, H., Kuhry, P., Melief, B., Schreve-Brinkman, E. Van Geel, B., Van Reenen, G., Van der Hammen, T., 2001. A reconstruction of Colombian biomes derived from modern pollen data along an altitude gradient. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 117, 79-92.
- Marchant, R., Hooghiemstra, H., 2004. Rapid environmental change in African and South American tropics around 4000 years before present: a review. *Earth-Science Reviews*, 66, 217-260.
- Maslin, M., 2004. Ecological versus climatic thresholds. *Science*, 306, 2197-2198.
- Ngomanda, A., 2005. Dynamique des écosystèmes forestiers du Gabon au cours des cinq derniers millénaires. Unpublished PhD thesis, Université Montpellier II, France.
- Ngomanda, A., Chepstow-Lusty, A., Makaya, M., Schevin, P., Maley, J., Fontugne, M., Oslisly, R., Rabenkogo, N., Jolly, D., 2005. Vegetation changes during the past 1300 years in Western Equatorial Africa: a high-resolution pollen record from Lake Kamalété, Lopé Reserve, Central Gabon. *The Holocene*, 15, 1021-1031.
- Ngomanda, A., Jolly, D., Bentaleb, I., Chepstow-Lusty, A., M'Voubou Makaya, Maley, J., Fontugne, M., Oslisly, R., Rabenkogo, N., 2007. Lowland rainforest response to hydrological changes during the last 1500 years in Gabon, Western Equatorial Africa. *Quaternary Research*, 67, 411-425.
- Ngomanda, A., Neumann, K., Scheizer, A., Maley, J., 2008. Seasonality change and the third millennium BP rainforest crisis in southern Cameroon (Central Africa). *Quaternary Research*, 71, 307-318. doi:10.1016/j.yqres.2008.12.002
- Nguetsop, V.F., Servant-Vildary, S., Servant, M., 2004. Late Holocene climatic changes in West Africa, a high resolution diatom record from equatorial Cameroon. *Quaternary Science Reviews*, 23, 591-609.
- Ortega-Rosa, C.I., Guiot, J., Penalba, M.C., Ortiz-Acosta, M.E., 2008. Biomization and quantitative climate reconstruction techniques in northwestern Mexico, with an application to four Holocene pollen sequences. *Global and Planetary Change*, 61, 3-4, 242-266.
- Peyron, O., Guiot, J., Cheddadi, R., Tarasov, P., Reille, M., de Beaulieu, J.-L., Bottema, S., Andrieu, V., 1998. Climatic reconstruction in Europe for 18,000 yr B.P. from pollen data. *Quaternary Research*, 49, 183-196.
- Peyron, O., Jolly, D., Bonnefille, R., Vincens, A., Guiot, J., 2000. Climate of East Africa 6000 ¹⁴C Yr B.P. as inferred from pollen data. *Quaternary Research*, 54, 90-101.
- Peyron, O., Jolly, D., Braconnot, P., Bonnefille, R., Guiot, J., Wirmann, D., Chalié, F., 2006. Quantitative reconstructions of annual rainfall in Africa 6000 years ago: model-data comparison. *Journal of Geophysical Research*, 111, D241110.
- Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S. P., Leemans, R., Monserud, R. A., Solomon, AM., 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, 19, 117-134.
- Prentice, I.C., Guiot, J., Huntley, B., Jolly, D., Cheddadi, R., 1996. Reconstructing biomes from palaeoecological data: a general method and its application to European pollen data at 0 and 6 ka. *Climate Dynamics*, 12, 185-194.
- Puig, H., 2001. *La Forêt Tropicale Humide*. Belin, Paris.
- 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*, 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.



- Unpublished PhD thesis, Université de Montpellier II, 198 p.
- Reynaud-Farrera, I., Maley, J., Wirrmann, D., 1996. Végétation et climat dans les forêts du sud-ouest Cameroun depuis 4770 ans B.P: analyse pollinique des sédiments du lac Ossa. Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série 2a, 322, 749-755.
- Richards, K., 1986. Preliminary results of pollen analysis of a 6,000 year core from Mboandong, a crater lake in Cameroon. Hull University, Geography Department, Miscellaneous Series 32, 14-28.
- Richards, P.W., 1981. The tropical forest. An ecological study. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ritchie, J.C., 1986. Modern pollen spectra from Dakhleh Oasis, western Egyptian Desert. Grana, 25, 177-182.
- Salzmann, U., Hoelzmann, P., 2005. The Dahomey Gap: an abrupt climatically induced rain forest fragmentation in West Africa during the Late Holocene. The Holocene, 15, 190-199.
- Schwartz, D., 1992. Assèchement climatique vers 3000 B.P. et expansion Bantou en Afrique centrale atlantique: quelques réflexions. Bulletin de la Société géologique de France, 163, 3, 353-361.
- Servant, M., Servant-Vildary, S. (eds), 1980. L'environnement quaternaire du bassin du Tchad. In: The Sahara and the Nile, Williams M.A.J. et Faure H. (eds), pp. 133-162, Balkema, Rotterdam.
- Servant, M., Servant-Vildary, S., 2000. Dynamique à long terme des écosystèmes intertropicaux. Mémoire UNESCO, Paris.
- Shanahann, T.M., Overpeck, J.T., Wheeler, C.W., Beck, J.W., Pigati, J.S., Talbot, M.R., Scholz, C.A., Peck, J., King, J.W., 2006. Paleoclimatic variations in West Africa from a record of Late Pleistocene and Holocene lake level stands of Lake Bosumtwi, Ghana. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 242, 287-302.
- Ssemmanda, I., 1991. Histoire des végétations et du climat dans le Rift occidental ougandais depuis 13 000 ans B.P. Etude palynologique de séquences sédimentaires des lacs Albert et Edouard. Mémoire de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Bordeaux, 125 p.
- Swain, M.A., 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.
- Takahara, H., Sugita, S., Harrison, S. P., Miyoshi, N., Morita, Y., Uchiyama, T., 2000. Pollen-based reconstructions of Japanese biomes at 0, 6000 and 18,000 ¹⁴C yr B.P. Journal of Biogeography, 27, 665-683.
- Tarasov, P.E., Webb III., T., *et al.*, 1998. Present-day and Mid-Holocene biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from the Former Soviet Union and Mongolia. Journal of Biogeography, 25, 1029-1053.
- Thompson, R.S., Anderson, K.H., 2000. Biomes of western North America at 18,000, 6000 and 0 ¹⁴C yr B.P. reconstructed from pollen and packrat midden data. Journal of Biogeography, 27, 3, 555-584.k
- Vincens, A., Casanova, J., Tiercelin, J.-J., 1986. Palaeolimnology of lake Bogoria (Kenya) during the last 4500 B.P. high lacustrine phase. In: Sedimentation in the African Rifts, Frostick L.E. *et al.* (eds), pp. 323-330, Geological Society Publications, Londres, 25.
- Vincens, A., 1989. Paléoenvironnements du bassin Nord-Tanganyika (Zaire, Burundi, Tanzanie) au cours des 13 derniers mille ans: apport de la palynologie. Review of Palaeobotany and Palynology, 61, 69-88.
- 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.
- Vincens, A., Chalié, F., Bonnefille, R., Guiot, J., Tiercelin, J.-J., 1993. Pollen derived rainfall and temperature estimates from the Lake Tanganyika and their implication for the Late Pleistocene water levels. Quaternary Research, 40, 343-350.
- 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, 2a, 318, 1521-1526.
- Vincens, A., Ssemmanda, I., Roux, M., Jolly, D., 1997. Study of the modern pollen rain in Western Uganda with a numerical approach. Review of Palaeobotany and Palynology, 96, 145-168.
- 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., Schwartz, D., Elenga, H., Reynaud-Farrera, I., Alexandre, A., Bertaux, J., Mariotti, A., Martin, L., Meunier, J.-D., Nguetsop, F., Servant, M., Servant-Vildary, S., Wirrmann, D., 1999. Forest response to climate changes in Atlantic Equatorial Africa during the last 4000 years BP and inheritance on the modern landscapes. Journal of Biogeography, 26, 879-885.
- Vincens, A., Dubois, M. A., Guillet, B., Achoundong, G., Buchet, G., Kamgang Kabeyene Beyala, V., de Namur, C., Riéra, B., 2000. Pollen-rain-vegetation relationships along a forest savanna transect in southeastern Cameroon. Review of Palaeobotany and Palynology, 110, 3-4, 191-208.
- Walther, G-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecology response to recent climate. Nature, 416, 389-395.
- White, F., 1983. Vegetation of Africa. UNESCO/AETFAT/UNSO, Paris.
- Youta Happi, J., 1998. Arbres contre graminées. La lente invasion de la savane par la forêt au Centre-Cameroun. Unpublished PhD thesis, Université Paris IV, France.