

**La Forêt Dense Humide Africaine : principales caractéristiques des changements de végétation et de climat du Crétacé supérieur au Quaternaire.**  
par **Jean MALEY**

**Résumé.**

Ce chapitre tente de tracer un panorama historique de la forêt dense africaine depuis ses origines vers la fin du Crétacé. Le fond du Golfe de Guinée, particulièrement de la Côte d'Ivoire au Nigéria et surtout au Cameroun, Gabon et Congo, semble avoir été occupée dès cette époque par des formations forestières tropicales humides composées majoritairement par des Angiospermes qui prenaient alors leur essor, en même temps que les Gymnospermes déclinaient puis disparaissaient quasi complètement de ces régions. La domination des Angiospermes correspond à partir du Turonien (Crétacé supérieur) à l'apparition de l'archétype de la rain forest. Au cours du Tertiaire, la conjonction de l'équateur situé plus au nord qu'actuellement et de la phase de croissance de la calotte glaciaire de l'Antarctique, a facilité le développement des conditions tropicales humides sur une grande partie du nord de l'Afrique, permettant ainsi l'extension des forêts tropicales en divers points des bords de la Téthys. Divers taxons communs et des formations végétales semblables devaient alors exister du Golfe de Guinée aux rivages de la Téthys.

Vers la fin du Tertiaire, l'équateur ayant atteint sa position actuelle et des calottes glaciaires étant apparues sur l'Hémisphère Nord, ces phénomènes ont eu pour résultat de faire disparaître les formations forestières étalées sur le nord de l'Afrique et de les concentrer près de la zone équatoriale, autour du Golfe de Guinée et sur le bassin du Congo - Zaïre. Depuis environ 800.000 ans, les fortes variations glaciaires des latitudes moyennes et hautes des deux hémisphères, avec une périodicité d'environ 100.000 ans suivant un rythme lié aux variations orbitales de la terre autour du soleil, ont eu pour premier effet d'abaisser les températures en zone équatoriale et d'y introduire des climats arides lors des extensions glaciaires maximum. Les phases les plus arides se sont traduites par une fragmentation maximum du massif forestier, les biotopes forestiers et leur biodiversité se conservant alors dans une série de refuges. La baisse des températures a eu aussi pour effet de favoriser l'extension à basse altitude des formations montagnardes, avec des migrations de flore et de faune entre les grands massifs montagneux. Ces isolements ou, au contraire, à d'autres moments, ces migrations avec probablement des échanges géniques, ont dû être à l'origine de multiples phénomènes de spéciation. Ultérieurement, ces flores ou ces faunes montagnardes ont ensuite été isolées sur les montagnes durant les périodes de réchauffement maximum, et en dernier lieu au cours de l'Holocène, lorsqu'un vaste massif forestier s'est reconstitué de la Guinée à l'ouest et, vers l'est, jusque dans le secteur du lac Victoria. Alors que les phases de fragmentation maximum n'auraient concerné que les phases les plus froides - en dernier lieu durant les stades isotopiques 6 (de ca. 160 à 130.000 ans) et 2 (de ca. 24 à 12.000 ans) - qui n'ont affecté que moins de 10% du temps écoulé depuis 800.000 ans, les phases d'extension forestière maximum n'auraient couvertes elles aussi que moins de 10% du temps. Les 80 à 90% du temps restant ont correspondu à des "situations intermédiaires", variables suivant les époques. Ce sont ces situations d'extension intermédiaire qui semblent avoir été la norme de la majeure partie du Quaternaire et non l'état que nous connaissons actuellement, qui est proche d'un état d'extension maximum.

1) Introduction.

Pour étudier l'histoire de la forêt dense africaine qui s'étend actuellement autour du Golfe de Guinée et qui, dans ses strates arborées, est composée entièrement par des Angiospermes, il est nécessaire de remonter à l'époque où cet embranchement majeur a fait son apparition, ou tout au moins sa première expansion, c'est à dire durant le Crétacé. Au début de cette époque, les régions couvertes aujourd'hui par cette forêt se trouvaient au centre de l'immense continent de Gondwana, avant la séparation puis la dérive des plaques africaine et sud-américaine. La dérive des continents, concept fermement établi au cours des années 60, grâce au développement de la tectonique des plaques, a considérablement révolutionné la paléobiogéographie de l'Afrique (Axelrod & Raven 1978).

1,1) La dérive de la plaque africaine.

Depuis le Crétacé supérieur, la dérive des plaques africaine et sud-américaine est maintenant relativement bien reconstituée et l'on sait en particulier qu'elle s'est traduite pour la plaque africaine, par une remontée vers le nord et une rotation apparente du nord vers le sud, avec un pôle de rotation situé un peu au large du Sénégal actuel (Guiraud & Maurin 1991, fig.5). Vu la position de cet axe de rotation, ce sont surtout les parties orientales

de l'Afrique qui ont subi le plus grand déplacement, modifiant beaucoup leurs paléolatitudes. Ainsi à la fin du Crétacé, vers 70 millions d'années (Ma), l'équateur s'étendait sur le sud du Sahara actuel, puis remontait à l'est pour passer vers la frontière méridionale actuelle de l'Egypte (Fig.1). D'après les reconstitutions de Parrish et al. (1982), des pluies élevées (>2000 mm/an) s'étendaient jusque sur le nord de l'Egypte et sur l'Arabie rattachée alors à l'Afrique. Cette pluviosité élevée s'explique probablement par le fait que toute cette région était alors entourée par les eaux chaudes de la Téthys, largement ouverte vers l'est sur un vaste océan (Parrish et al., 1982).

Le déplacement des paléolatitudes s'est poursuivi ensuite et, par exemple à l'Eocène moyen, il y a environ 50 Ma, l'équateur était déjà relativement proche de sa position actuelle, en moyenne vers 5°N (Fig.1).

#### 1,2) Les changements climatiques durant le Tertiaire.

La répartition des végétations anciennes sur l'Afrique et leurs fluctuations au cours du temps apportent des informations paléoclimatiques, toutefois d'autres variables d'origine sédimentologique peuvent fournir aussi des précisions importantes et complémentaires.

Un vaste complexe sableux, rattaché au "Système du Kalahari", s'est déposé dès la fin du Crétacé dans les régions centrales de l'Afrique du Sud pour s'étendre jusque dans le bassin du Congo-Zaïre (sables Batéké); cette Formation a perduré jusque vers la fin du Néogène (Cahen, 1954; Lepersonne, 1961; Le Maréchal, 1966; De Ploey et al., 1968; Wright, 1978). Ces auteurs ont conclu que cette Formation s'était constituée au cours du Cénozoïque, et particulièrement du Néogène, sous des climats contrastés de type aride, à semi-aride (cf. Maley, 1980).

L'étude des argiles sédimentées en mer au large de l'Afrique, pour des sites DSDP implantées du nord au sud de l'Atlantique oriental et pour des périodes allant de l'Eocène au Plio-Pléistocène, apportent des informations originales sur l'évolution des paléoclimats tropicaux sur ce continent (Robert & Chamley, 1987). Alors que jusqu'à l'Eocène la smectite dominait quasi totalement, la kaolinite apparaît partout en faibles pourcentages vers la base de l'Oligocène. Un accroissement constant de ce minéral argileux intervient ensuite jusque vers la base du Miocène. Au cours du Miocène inférieur la kaolinite recule au profit de la smectite, puis au Miocène moyen la kaolinite s'accroît à nouveau considérablement pour diminuer vers la fin du Miocène et au cours du Pliocène, surtout au large de l'Afrique de l'Ouest; dans ce secteur les fluctuations de la kaolinite au cours du Miocène supérieur sont associées à des apports de sables éoliens, montrant que l'aridité s'installe alors progressivement sur le nord de l'Afrique (cf. Ruddiman & al., 1989). En se basant sur le fait que la majeure partie des particules argileuses qui se sédimentent actuellement en mer est d'origine détritique et que la kaolinite est particulièrement abondante dans les régions équatoriales affectées par des climats chauds et humides, Robert (1980) et Robert & Chamley (1987) associent les fluctuations de ce minéral au développement progressif des conditions tropicales humides depuis la base de l'Oligocène. Robert & Chamley (1987) ont clairement montré que les fluctuations de la kaolinite évoluent en phase avec le développement des conditions glaciaires sur l'Antarctique depuis la base de l'Oligocène.

Melguen (1978) a aussi montré par l'étude des microfossiles siliceux des sédiments marins de l'Atlantique sud (sites DSDP situés du Cap au nord de l'Angola), que le début du fonctionnement du courant de Benguela remonte à l'Eocène supérieur, mais que les remontées d'eau froide (upwellings) liées à son activité ont été importantes surtout à partir du Miocène supérieur (Siesser, 1978). Le fonctionnement précoce de ce courant permet de déduire que les alizés qui sont responsables de son activité ont commencé à souffler à l'Eocène supérieur. Ce phénomène est à associer au renforcement de l'anticyclone de Ste Hélène et aussi à l'apparition des conditions glaciaires sur l'Antarctique (cf. infra). Les causes de cette relation sont à rechercher dans les grands traits de la circulation atmosphérique sur l'Hémisphère sud, qui lie le renforcement des vents méridiens, en particulier les alizés, à l'accroissement du gradient thermique Pôle-Equateur. Ce gradient dépend surtout de la variation des températures de la troposphère polaire, car les variations de la troposphère équatoriale sont comparativement beaucoup plus réduites. Concernant ce gradient, il faut aussi rappeler qu'un déphasage important a existé au cours du Tertiaire entre l'apparition des conditions glaciaires sur l'Antarctique et l'Arctique car les premières glaces qui se sont formées au niveau de la mer sont apparues en Antarctique vers la limite Eocène-Oligocène, entre 38 et 36 Ma (Barron & al., 1988; De Robin, 1988; Miller & al., 1991), alors que le même phénomène ne s'est produit sur l'Arctique que depuis 3 à 4 Ma (Kennett, 1977; Mercer, 1983; De Robin, 1988). Des périodes de forte expansion de la calotte glaciaire Antarctique se sont produites durant l'Oligocène et le Miocène (Barron & al., 1988; Zachos & al., 1992).

Les conséquences paléoclimatiques de ce déphasage sont importantes. En effet le déplacement de l'équateur météorologique, matérialisé par la convergence des alizés boréaux et austraux (Zone de Convergence Intertropicale, ZCIT), est surtout contrôlé par le gradient thermique Pôle-Equateur sur les deux hémisphères, dont la conséquence principale est que la ZCIT est repoussée par l'Hémisphère en hiver vers l'Hémisphère en

été (Kraus,1977; Flohn,1978; Leroux,1993). Actuellement c'est d'abord le renforcement en hiver de l'Anticyclone de St. Hélène et des alizés de l'Hémisphère austral qui lui sont associés, qui entraîne la mousson des basses couches de l'atmosphère au nord de l'équateur (Citeau & al.,1994). En même temps, la pénétration de la mousson plus au nord sur l'Hémisphère boréal est renforcée du fait de son aspiration par les dépressions thermiques qui se développent sur les régions continentales de l'Afrique, alors en été. Ces différents phénomènes dépendent surtout des bilans d'énergie sur les deux Hémisphères et de l'activité des anticyclones subtropicaux qui leur est corréllé. A l'époque actuelle l'Antarctique est plus froid que l'Arctique de 11°C en moyenne annuelle (entre 700 et 300 mb), avec une différence maximum de 25°C durant l'hiver austral (Juillet), ce qui explique que l'équateur météorologique se situe toujours au nord de l'équateur géographique, avec une excursion maximum en Juillet (Lamb,1972; Flohn,1978,1984). Durant le Tertiaire le décalage de l'apparition des conditions glaciaires entre l'Antarctique et l'Arctique a été la cause d'un important déficit énergétique entre l'Hémisphère austral et l'Hémisphère boréal; ce déficit était nettement plus important qu'il ne l'est actuellement. Tout ceci permet donc de conclure que la mousson a dû s'installer sur l'Afrique dès l'Oligocène (cf. Maley,1980). Durant l'été, la masse continentale de l'Afrique centrale et septentrionale devait aussi créer, dans les basses couches de l'atmosphère, un système dépressionnaire favorable à l'attraction de la mousson vers le nord du continent. De plus, ce n'est que depuis la fin du Miocène que la surrection du Tibet et de l'Himalaya a été suffisante pour générer en été un puissant Jet Tropical d'Est dans les hautes couches de l'atmosphère (Ruddiman & al.,1989). Ce Jet qui acquiert sa vitesse maximum au niveau de l'Inde, décélère au-dessus de la mousson africaine, avec en particulier comme conséquence de déterminer une subsidence dynamique sur son flanc nord, limitant ainsi fortement les pluies sur le Sahel et le sud du Sahara (Flohn,1971). En l'absence de ce Jet, seul devait exister dans les basses couches un Jet d'Est régional, comparable au Jet Africain d'Est actuel. De plus, avant le développement des conditions désertiques sur le nord de l'Afrique, le contraste thermique devait être plus faible avec le Golfe de Guinée et l'océan Atlantique tropical au sud, d'où on peut déduire que ce Jet devait être plus lent que le Jet Africain d'Est actuel (cf. des synthèses sur les conditions actuelles dans Maley,1981; Fontaine,1991). En conclusion, il apparaît que les pluies de mousson ont dû alors s'étendre beaucoup plus au nord qu'actuellement et contrebalancer ou retarder le glissement vers le sud des climats tropicaux humides causé par la rotation vers le nord de la plaque africaine.

## 2) Eléments de paléobotanique pour une histoire des formations forestières africaines au cours du Crétacé supérieur et du Tertiaire.

La synthèse de Axelrod et Raven (1978) était surtout basée sur diverses études concernant des macrorestes végétaux (bois, fruits, empreintes de feuilles). Quinze ans après, il est nécessaire de compléter cette synthèse en résumant ici quelques nouvelles recherches importantes (ainsi que certaines plus anciennes ayant échappé à ces deux auteurs) dont les plus nombreuses sont basées sur la palynologie.

La persistance jusqu'au Miocène de climats de type tropical humide sur ce qui est actuellement le Sahara septentrional a été confirmée par des études menées en Libye sur des bois fossiles et des empreintes et en Egypte sur des pollens.

### 2,1) Une paléoflore tertiaire de Libye.

En Libye tout d'abord, de nombreux échantillons de bois fossiles ont été récoltés associés aux dépôts des mers épicontinentales tertiaires qui se sont largement étendues sur sa plateforme depuis l'Eocène inférieur, lorsque la transgression a été maximum, atteignant les contreforts du Tibesti (Louvet & Magnier,1971; Louvet,1973; Boureau et al.,1983; Dupéron-Laudouneix & Dupéron,1994).

Pour les taxons déterminés, les répartitions actuelles sont basées sur les travaux botaniques de Letouzey (1968,1985) au Cameroun et de Hall et Swaine (1981) au Ghana.

Pour l'**Eocène inférieur**, le gisement de Ouao en Namous (24°45'N - 18°E) a livré :

- *Combretoxylon (Anogeissuxylon) bussoni* rapproché d'*Anogeissus leiocarpus* (Combretaceae), espèce présente actuellement de la limite nord de la forêt dense humide (rain forest) aux savanes soudaniennes,
- *Detarioxylon libycum* rapproché de *Detarium microcarpum* (Caesalpiniaceae) espèce typique des savanes soudano-guinéennes,
- *Pterocarpoxyylon tibestiense* rapproché de *Pterocarpus erinaceus* (Papilionaceae) espèce présente en savane soudano-guinéenne.
- *Sterculioxylon freulonii* rapproché de *Sterculia oblonga* (Sterculiaceae) espèce de forêt dense humide.

Pour l'**Eocène supérieur**, le gisement de Graret el Gifa (30°08'N - 16°48'E) a fourni :

- *Sonneratioxylon aubrevillei* rapproché des *Sonneratia* qui vivent dans les mangroves des régions tropicales humides (Inde, Madagascar, Indonésie)(Louvet,1970).

Pour l'**Oligocène**, le Djebel Coquin et ses environs (vers 25°50'N - 20'E) a fourni :

- *Combretoxylon (Anogeissuxylon) bussoni* (cf.supra) et des empreintes de feuilles rattachées au genre *Nauclea* (Rubiaceae), *Detarium* (Caesalpiniaceae), *Milletia*, *Erythrina*, *Pterocarpus erinaceus* (Papilionaceae) présents en savanes boisées ou en forêt dense humide de type semi-décidu.

Plus au nord, vers Gehannen (29°15'N 18°48'E) un bois fossile nommé *Entandrophragmoxylon magnieri* a été rapporté à *Entandrophragma candollei* (Meliaceae) espèce typique de forêt dense humide de type semi-décidu.

Pour le **Miocène inférieur**, les sites explorés se situent dans la même région, de 28°20'N à 29°15'N et 18°45'E à 20'E ; ils ont fourni :

- *Xymaloxylon zeltenense*, rattaché au genre *Xymalos* (Monimiaceae), qui vit actuellement dans des forêts montagnardes proches de Bamenda (Ouest Cameroun) et en Afrique orientale,
- *Palmoxyylon aschersoni*, rapproché de *Borassus aethiopicum* (Palmae), typique des savanes soudano-guinéennes et soudaniennes,
- *Combretoxylon (Anogeissuxylon) bussoni* (cf.supra),
- *Bombacoxylon oweni*, rapproché des Bombacaceae (*Bombax* ?) présentes en forêts et savanes,
- *Caesalpinioxylon craense*, rapproché des Caesalpiniaceae présentes en forêts et savanes,
- *Pterocarpoxylon syrtense*, rapproché de *Pterocarpus erinaceus* (Papilionaceae)(cf.supra),
- *Pahudioxylon gehannemense*, rapproché de *Azelia africana* (Caesalpiniaceae) typique des savanes soudano-guinéennes et soudaniennes.

Si tous ces bois et empreintes, répartis de l'Eocène au Miocène inférieur, devaient être resitués, par exemple, dans le cadre de la végétation du Cameroun, ils se situeraient entre la partie nord de la forêt dense humide et le nord de la zone soudanienne, sur une bande large d'environ 6°. Toutefois, sur la Libye tertiaire, la végétation forestière devait se trouver plutôt proche des rivages marins et la végétation de savane vers l'intérieur des terres.

## 2,2) Une paléoflore tertiaire du nord de l'Egypte.

Dans la région voisine de l'Egypte, des bois ont été aussi décrits, soit associés à des forêts denses humides, comme *Nipa burtonii*, soit associés à des savanes avec des bois similaires à ceux déjà décrits en Libye (§ 2,1) (Bureau et al.,1983; Dupéron-Laudouneix & Dupéron,1994). De plus, des sondages pétroliers situés dans l'extrême nord, particulièrement ceux de Siqueifa 1 (31°10'N - 27°15'E) et Almaz 1 (30°55'N - 28°15'E) ont fourni des assemblages sporopolliniques allant de l'Eocène inférieur au Miocène moyen (El Sabrouty 1984). Parmi les pollens déterminés, nombreux ont pu être rattachés aux Léguminosae et surtout aux Mimosoideae : les genres et espèces suivantes ont été déterminés et situés dans le cadre actuel (Guinet et al.,1987).

Tribu des **Parkieae** :

- *Pentaclethra*, type *P.macrophylla*. Actuellement *P.macrophylla* est un grand arbre endémique de la forêt dense africaine, fréquent dans les groupements hygrophiles, de type forêt marécageuse.

Tribu des **Mimoseae** :

- type *Adenantha*, proche des genres *Adenantha* et *Pseudoprosopis*. Ces deux genres correspondent à des arbres vivant uniquement en forêts denses et pour *Pseudoprosopis*, uniquement africaines, alors qu'*Adenantha* se rencontre jusque dans les forêts de l'Asie tropicale.

- type *Calpocalyx brevibracteatus* et type *Calpocalyx ngouniensis*.

Les *Calpocalyx* sont des arbres et plus rarement des lianes, présents uniquement dans les forêts denses africaines.

- type *Xylia torreana*. Cette espèce est un arbre des forêts denses humides de type semi-caducifolié, dont l'aire s'étend de l'Afrique de l'est à l'Afrique du sud.

Tribu des **Acacieae** :

- *Acacia*, type *A.aculeiferum* (sous-genre). Ce sous-genre pantropical comprend actuellement environ 250 espèces qui vivent dans des milieux variés, allant des savanes aux forêts denses. Dans ce dernier milieu il s'agit essentiellement de lianes du groupe *Acacia pennata*.

Tribu des **Ingeae** :

- type *Albizia*, proche de *Albizia coriaria*, largement répandu en Afrique tropicale (forêts et savanes) et *A.ferruginea*, espèce présente uniquement en forêt dense africaine.

Guinet et al. (1987), à la suite de cette étude détaillée, ont fait aussi remarquer que pour tous ces pollens de Mimosoideae, leur pollinisation ne se fait pas par le vent mais surtout par des insectes ou parfois des animaux et, de ce fait, sur de courtes distances. D'autre part, ces pollens étant des polyades, à l'exception de *Pentaclethra*, ils peuvent être dissociés par des actions mécaniques, par exemple lors d'un transport fluviatile, impliquant donc que cette hypothèse doit être écartée car les polyades observées étaient le plus souvent entières. Cette étude montre donc, d'une part, que l'assemblage décrit ici était bien régional, et d'autre part que

de l'Eocène au Miocène moyen il y avait une extension notable sur le nord-est de l'Afrique d'un élément actuellement répandu presque exclusivement en forêt dense humide africaine. On verra plus loin (§ 2.3) qu'un certain nombre des taxons polliniques observés sur le nord de l'Égypte ont été retrouvés dans des niveaux Oligocène et Miocène du sud Cameroun. L'étude pollinique de niveaux datés du Miocène et prélevés dans des forages venant du delta sous-marin du Nil, confirme une telle évolution, avec un Miocène moyen contenant de nombreux taxons tropicaux humides, tandis que le Miocène supérieur se caractérise par la domination des taxons de milieux ouverts et arides (Poumot & Suc, 1984).

En conclusion, sur le nord-est de l'Afrique (Libye et Égypte), on pourrait envisager une végétation en mosaïque, avec des îlots forestiers et des galeries forestières entourées par des savanes (cf. Boureau et al., 1983). De plus, au Sudan central (Gezira), Awad & Brier (1993) et Awad (1994) ont mis en évidence des assemblages palynologiques datés de l'Oligocène et du Miocène dont les affinités botaniques des principaux taxons se rattachent à des formations de forêt dense humide. Ces diverses données correspondent bien avec un équateur situé au Tertiaire plus au nord par rapport à l'actuel (§ 1,1)(Fig.1) et confirment aussi que des climats tropicaux humides (guinéen à soudanien) s'étendaient alors beaucoup plus loin de l'équateur (§ 1,2) qu'on ne l'observe actuellement (par exemple au Cameroun jusque vers 10°N et sur l'ouest de l'Afrique jusque vers 12° à 14°N).

### 2,3) L'origine des Angiospermes et les paléoflores Crétacé et Tertiaire du sud Cameroun et du Gabon.

Comme on l'a noté pour l'étude réalisée par Guinet & al.(1987), c'est grâce aux efforts de détermination des pollens fossiles et leur rattachement à des taxons actuels, que des interprétations floristiques et climatiques relativement précises ont pu être faites. Autrefois les pollens des sédiments crétacés et tertiaires étaient quasi exclusivement déterminés comme des formes (classification morphographique) et leur signification n'était que stratigraphique - comme cela est encore fréquemment utilisé par diverses Compagnies pétrolières. Mais depuis une vingtaine d'années, la constitution d'importantes collections de pollens actuels de référence (par exemple le Laboratoire de Palynologie de Montpellier possède aujourd'hui plus de 40.000 lames de toute provenance) et, corrélativement, le développement des recherches sur les pollens des plantes actuelles, a permis que de nombreuses formes polliniques fossiles soient rattachées ou étroitement comparées à des pollens de taxons actuels, comme cela est illustré par l'étude de Guinet et al.(1987)(§ 2,2).

Les recherches palynologiques sur les dépôts du Crétacé et du Tertiaire, suite aux prospections de diverses Compagnies pétrolières, se sont aussi développées dans le sud du Nigéria et du Cameroun, au Gabon et au Congo, là où aujourd'hui la forêt dense humide est la plus riche et la plus diversifiée. Ces recherches illustrent aussi les remarquables efforts de détermination réalisés par divers chercheurs, parmi lesquels on peut citer d'abord Germeraad et ses collègues (1968) et ensuite Salard-Cheboldaëff (1976,1977,1981) et ses collègues (Boltenhagen et al.,1985; Salard-Cheboldaëff & Dejax,1991; Salard-Cheboldaëff & Boltenhagen,1992)(cités ici respectivement G,68; SC,76,77,81; B,85; SC & D,91; SC & B,92), ainsi que Doyle et ses collègues (Doyle,1978; Doyle & al.,1977,1982,1990a,b,1991,1993)(cités ici D,77; D,78; D,82; D90a,b; D91; D93) sur le sujet plus particulier de l'origine des Angiospermes car les premiers pollens qui leur ont été rattachés ont été observés dans le Barrémien. Le Tableau I, rassemblant des données éparées venant du pourtour du Golfe de Guinée, présente une synthèse des résultats.

**Le Barrémien et l'Aptien inférieur** correspondent régionalement à la "Série anté-salifère" (B, 85) qui s'est déposée lorsque les continents africain et sud-américain étaient encore joints dans un ensemble appelé le continent de Gondwana. Toutefois un rift était déjà actif, initiant la séparation des deux futurs continents africain et sud-américain (Guiraud & Maurin,1991). Des analogies tectoniques, sédimentaires et climatiques existent entre ce paléo-Rift et le Rift actuel de l'Afrique orientale (Le Fournier,1980). L'équateur étant alors loin vers le nord (Fig.1), le climat devait être relativement sec (zone semi-aride subtropicale). La flore arborée était alors très largement composée de diverses Gymnospermes (Cheirolepidaceae avec *Classopollis*; Araucariaceae avec *Araucariacites*; Chlamydospermae avec *Ephedrites* et Cycadales) adaptées à des climats chauds et secs ou même arides (B, 85; S-C & D, 91; SC & B,92; cf. Aubréville, 1973b). Toutefois des pollens de type bisaccate appartenant aux Podocarpaceae (genres *Podocarpites* et *Vitreisporites*) (B,85) ont été observés en faibles pourcentages. Doyle et al. (D,82) ont émis l'hypothèse que les faibles fréquences de ces pollens bisaccates seraient dus à leur origine lointaine en provenance de milieux montagnards relativement frais situés sur des montagnes distantes ou des hautes collines. La présence régionale de Podocarpaceae est confirmée par une étude de Dupéron-Laudoueneix et Pons (1985) effectuée sur des bois fossiles qui ont été récoltés sur la partie nord du continent de Gondwana, en particulier vers le centre du Cameroun. Ces bois datés du Jurassique moyen au Crétacé moyen, surtout de l'Aptien-Albien, ont été rattachés à cette famille.

Le phénomène majeur de cette période, toujours largement dominée par les Gymnospermes, est l'apparition des premiers pollens d'Angiospermes. Grâce à l'étude de leurs pollens, Doyle et ses collègues (D,77,

82,91,93,96; Le Thomas & Doyle,1996) ont pu reconstituer les premières étapes de cette apparition sur ce qui était alors le nord du continent de Gondwana.

- Ils notent d'abord au Barrémien l'apparition puis la prolifération d'un pollen à un seul sillon (**phase monosulcate**), qui a été rapproché des pollens de certaines Magnolidae with herbaceous tendency comme les Chloranthaceae qui vivent surtout actuellement dans les sous-bois humides des forêts tropicales de l'Asie du sud-est (Blanc,1989), ou de certaines Nymphaeales rhizomateuses qui colonisent le bord des cours d'eau ou des étangs (D,82,91,93). Cette adaptation à des milieux humides est interprétée par Doyle & al. (D,93) "as evidence that angiosperms spent an initial phase in aquatic habitats where they diversified slowly and only later diversified rapidly as a result of reinvading the land".

- Vers la fin du Barrémien et à l'Aptien inférieur apparaissent les premiers pollens à trois sillons (**phase tricolpate**) qui est le type pollinique de base des Dicotylédones plus évolués. En même temps apparaissent d'autres formes polliniques, pouvant aussi dériver de formes monosulcate, comme par exemple *Walkeripollis* (pollen en tétrade) et *Afropollis* (solitary pollen) qui avaient chacun a reticulate exine relatively comparable in having tall muri and short columellae. Seuls quelques rares pollens de *Walkeripollis* ont été observés au Gabon, alors qu'*Afropollis* est beaucoup plus abondant, jusqu'à 5% au Gabon et entre 10 et 15% au Ghana, Côte d'Ivoire et Sénégal, ces trois derniers pays étant alors beaucoup plus près de l'équateur (D,82). C'était aussi le cas pour le sud d'Israël où *Walkeripollis* a été trouvé dans des niveaux Aptien-Albien (Walker & al.,1983). Ces deux formes polliniques ont été rapprochées des Winteraceae qui sont des Magnoliidae primitives dont la principale caractéristique est d'avoir du bois sans vaisseau (D,90a,b). Le fait que les pollens de ces Winteraceae primitives aient une ornementation de l'exine relativement marquée, pourrait s'expliquer par une pollinisation par les insectes. La rareté du pollen de *Walkeripollis* va bien dans ce sens, par contre la relative abondance du pollen d'*Afropollis* cadrerait mieux avec une pollinisation par le vent (D,90a,b). Les Winteraceae actuelles vivent essentiellement dans des forêts tempérées australes (Amérique du Sud, Madagascar, Australie et îles voisines, mais pas en Afrique), ou bien avec une extension sous les tropiques mais seulement en montagne où le climat est en même temps plus frais et relativement humide (D,90a,b). Une telle double répartition associée à ces mêmes conditions climatiques se retrouve aussi chez certaines Podocarpaceae actuelles, en particulier chez les *Podocarpus* africains (cf. Troll,1960; White,1981)(§ 3,1,3). Carlquist (1975, in D,90b) a estimé sur des bases fonctionnelles que les environnements humides et frais des montagnes tropicales ainsi que ceux des forêts tempérées australes sont plus favorables à des plantes sans vaisseaux comme les Winteraceae que les régions tropicales de plaine où les contrastes climatiques saisonniers peuvent être très marqués.

En comparant ces données polliniques avec d'autres venant d'Amérique du Nord, d'Europe et d'Asie qui formaient alors un autre bloc continental appelé Laurasie, Doyle et al. (D,82,91,93) ont montré que les premières étapes de l'évolution des Angiospermes se sont produites d'abord dans les milieux tropicaux de la partie nord du Gondwana où elles auraient pu constituer des plantes pionnières adaptées à des milieux perturbés, tels que les bords des cours d'eau ou bien des chablis formés dans des formations de Gymnospermes. En comparaison des milieux actuels, on pourrait dire que la plupart de ces premières Angiospermes constituait une sorte de végétation secondaire (D,78; Aubréville,1973a). Toutefois la diversité de forme et de structure de ces premiers pollens a conduit à admettre que le phénomène survenu au Barrémien serait la première expansion des Angiospermes, mais qu'il faudrait remonter beaucoup plus loin dans le temps pour trouver leur véritable début, peut-être au cours du Trias (Le Thomas,1981; Muller,1984; D,82,91,93).

Au cours de l'**Aptien supérieur**, les plaques africaine et sud-américaine commencent à s'écarter, permettant la formation de nombreuses lagunes (Guiraud & Maurin,1991). Le climat chaud et sec va entraîner des dépôts importants de sels ("Série salifère"). La fréquence des pollens de ces premières Angiospermes, particulièrement *Afropollis*, décline alors, peut-être pour des raisons climatiques ou édaphiques (sols salés), mais d'autres types persistent et se développent (D, 77, 82). Les pollens de Gymnospermes restent abondants, avec en particulier 70 à 80% de *Classopollis* (Cheirolepidaceae) (S-C et B, 92).

Durant l'**Albien** l'expansion des Angiospermes se dessine, soulignée par la diversification de leurs pollens : certains peuvent être rapprochés des Didymelaceae / Euphorbiaceae actuels (S-C & D, 91). Toutefois les Gymnospermes sont toujours dominants (Cheirolepidaceae, Chlamydospermae, Cycadales, Ginkgoales et Araucariaceae) avec diverses Fougères; les Podocarpaceae semblent disparaître à cette époque (B, 85; S-C & D, 91). Sous l'influence de la transgression marine qui s'amorce entre les deux plaques le climat devient plus humide (S-C & D, 91).

Le **Cénomani** (début du Crétacé supérieur) est caractérisée d'une part par la disparition d'*Afropollis* dans sa partie inférieure, et d'autre part par l'extension d'Angiospermes plus évolués avec l'apparition de types polliniques nouveaux qui ont été rattachés aux Proteaceae et aux Caryophyllaceae / Amaranthaceae. Toutefois le climat est encore très contrasté comme on peut le déduire de la lithologie ("Série rouge") et de la persistance de nombreux Gymnospermes (S-C & D, 91).

Concernant la disparition d'*Afropollis*, on doit noter qu'une association pollinique incluant des Winteraceae et d'autres pollens associés aux deux premières phases du développement des Angiospermes (Chloranthaceae, Palmae, Podocarpaceae, etc) a été retrouvée dans des niveaux du Miocène inférieur près du Cap à l'extrême sud de l'Afrique (Coetzee & Muller,1984). Dans les niveaux suivants du Miocène moyen les taxons les plus archaïques ont disparu (Chloranthaceae et Winteraceae) et au Miocène supérieur les Palmae disparaissent à leur tour (Coetzee,1978a). Cela implique probablement que le climat qui régnait du Barrémien à l'Albien dans notre région devait être assez semblable à celui du Miocène inférieur dans la région du Cap. L'histoire floristique du Cap au cours du Miocène semble avoir présenté en raccourci ce qui s'est produit dans notre région du Crétacé moyen au Tertiaire.

Au cours du **Turonien, Sénonien & Campanien**, les Gymnospermes sont en voie d'extinction et les pollens de *Classopollis* (Cheirolepidaceae) et Proteaceae (actuellement abondants dans la flore du Cap) disparaissent, pouvant indiquer une recrudescence des conditions tropicales dû à l'accroissement des étendues marines propices à l'évaporation. Les Angiospermes poursuivent leur diversification, comme le montre l'augmentation considérable des pourcentages de leurs pollens. Associé à ce climat chaud et humide **s'installe alors l'archétype de la forêt dense humide, dominée par les Angiospermes** (S-C & D, 91)(D,78)(S-C & D, 91), avec divers pollens rattachés à des Dicotylédones, mais surtout **un important développement des pollens de Palmae qui vont caractériser une vaste province s'étendant de l'Afrique à l'Amérique du Sud** (Herngreen & Chlonova,1981). Parmi les palmiers on remarque en particulier des formes proches du *Nypa* actuel qui ne vit plus qu'en Asie du sud-est (cf. Moore,1973). Plusieurs de ces formes ont disparu au début de l'Oligocène, dont *Nypa* (G 68; Salard,1976). Une autre étape de l'élimination des Palmiers est survenue au Miocène supérieur (Morley et Richards,1993)(§ 3). Alors que sur l'Afrique les Palmiers ont beaucoup décliné au cours du Tertiaire, ceux-ci ont persisté en grand nombre jusqu'à l'actuel dans les forêts tropicales de l'Amérique du Sud, dont ils sont une de leur originalité (Kahn,1993).

On constate donc qu'entre le début de l'Aptien, vers 120 Ma, où apparaissent les Angiospermes, environ 35 Ma d'années ont été nécessaire pour que ce nouveau groupe végétal occupe une place prépondérante dans la végétation tropicale.

Au **Maestrichtien** on note encore quelques pollens de Gymnospermes (Chlamydospermes et Cycadales). Les Angiospermes poursuivent leur diversification avec de nouveaux Palmae et Proteaceae, sous les mêmes conditions chaudes et humides (S-C & D, 91)(cf.Horrell,1991). **Les formations forestières denses et humides (rain forests) s'étendent alors très largement en Afrique**, attestées par la palynologie, depuis la périphérie du Golfe de Guinée jusqu'au au Niger central actuel (Boudouresque & al.,1982) et vers le centre et le sud du Sudan (Awad,1994)(Otto-Bliesner et Upchurch,1997).

**Le passage Maestrichtien - Paléocène** se caractérise par un renouvellement quasi-total des assemblages polliniques avec aussi une disparition complète des Gymnospermes (B, 85). Tout ceci est sans doute à associer aux extinctions et renouvellements survenus à l'échelle globale vers la limite Crétacé - Tertiaire (Upchurch & Wolfe,1987). Quelques hypothèses sont discutées plus loin (§ 3.1.3) pour expliquer le déclin historique des Gymnospermes depuis le Barrémien/Aptien et leur remplacement progressif par les Angiospermes qui ont dominé totalement à partir du début du Tertiaire, à l'exception peut-être de rares stations montagnardes marginales .

Le sondage de Kwa-Kwa, au nord de l'embouchure de la Sanaga, étudié en détails par S-C (77, 81), a apporté des informations nombreuses sur l'évolution floristique de la forêt de type équatorial. Cependant à **l'Eocène** existent encore des pollens à affinités botaniques inconnues qui disparaîtront à l'étage suivant, et contrairement à la forêt africaine actuelle, les Palmiers sont encore abondants. Les Gramineae disparaissent ici à **l'Eocène moyen**, indiquant probablement que la région était alors couverte par de la forêt dense et de la forêt marécageuse. L'équateur est maintenant proche de sa position actuelle (§ 1,2)(Fig.1).

Ce n'est qu'à **l'Eocène supérieur**, il y a environ 45 millions d'années, que la composition floristique de la végétation du sud Cameroun commence réellement à ressembler à l'actuelle. En effet, à cette époque apparaissent de nombreux genres présents encore actuellement (S-C, 81). Parmi les Mimosaceae, on peut citer *Pentaclethra*, *Calpocalyx*, *Acacia* : on a vu plus haut que ces genres ont été observés dans des sédiments d'âge voisin au nord de l'Egypte (§ 2,2). Apparaissent aussi les Caesalpiniaceae à pollens striés qui appartiennent presque tous à des arbres typiques des forêts sempervirentes. Chez les Euphorbiaceae, les genres *Amanoa* et *Alchornea* apparaissent, ainsi que *Symphonia globulifera* chez les Guttifères, *Petersianthus macrocarpus* chez les Lecythidaceae, *Bombax buonopozense* chez les Bombacaceae, *Mitragyna inermis* chez les Rubiaceae et *Ctenolophon* chez les Ctenolophoneae. Le groupe des Combretaceae/Melastomataceae avec *Combretum* et *Terminalia* apparaît aussi à cette époque. Les pollens striés typiques des Anacardiaceae s'observent alors.

A **l'Oligocène**, les apports fluviatiles s'intensifient dans le secteur de Kwa-Kwa, liés à l'activité des fleuves régionaux (paléo-Sanaga et Wouri). Ces écoulements plus importants s'inscrivent dans le cadre d'une

phase d'érosion généralisée (Séranne & al.,1992). Le grand développement des Ptéridophytes à cette époque (Salard,1976) est un exemple supplémentaire de la relation qui existe en palynologie entre une phase érosive et un fort accroissement des Spores (cf. Poumot,1989). Cette phase érosive a probablement résulté d'un changement climatique majeur qu'on peut associer en premier à l'extension de l'Antarctique (§ 1,2) et plus localement à une modification de la mousson avec un accroissement des nuages convectifs et des "lignes de grain". Ces changements climatiques ont beaucoup affecté la végétation régionale avec, en particulier, une forte régression des Palmiers (Germeraad & al.,1968; Salard,1976). On note aussi l'apparition massive de formes végétales nouvelles, comme chez les Mimosaceae (Guinet & Salard-Cheboudeff,1975) avec les genres *Sindora*, *Fillaeopsis*, *Amblygonocarpus*, *Tetrapleura*, *Pseudoprosopis*, *Calpocalyx*, *Xylia*, *Adenantha* et même *Leucaena* qui a disparu de la flore spontanée actuelle. Chez les Caesalpiniaceae apparaissent des pollens réticulés qui pourraient se rapprocher d'*Azelia* et de *Brachystegia*, chez les Euphorbiaceae, *Klaineanthus* s'observe alors en compagnie de divers *Merremia* chez les Convolvulaceae et de *Pentadesma* chez les Guttifères. Les Rubiaceae se diversifient avec *Randia*, *Macrosphyra* et *Mitragyna*. De nouvelles familles apparaissent, telles les Chrysobalanaceae avec *Parinari* et *Hirtella*, les Goodeniaceae avec *Scaevola*, les Asclepiadaceae avec *Tacazzea*, les Annonaceae avec *Annona*, les Meliaceae avec *Lovoa* et *Trichilia*, les Hippocrateaceae avec *Hippocratea*, *Campylostemon*, etc. (S-C,81,91).

Au **Miocène**, toutes les familles d'Angiospermes précédemment reconnues se maintiennent. Certaines se développent davantage, telles les Papilionaceae, les Hippocrateaceae, les Rubiaceae avec les genres *Gardenia*, *Oligodon* et *Morelia*, les Bombacaceae avec *Rhodognaphalon brevicuspe*, les Sapotaceae avec *Mimusops* ou *Manilkara*, les Meliaceae avec *Melia*, les Lythraceae avec *Crenea* ou *Rotala*, les Myristicaceae avec *Pycnanthus angolensis*, les Icacinaceae avec *Iodes africana*, etc. Au Miocène supérieur le genre *Rhizophora* apparaît pour la première fois dans cette région, indiquant le développement de la mangrove ((S-C,81,91; B,85).

#### 2,4) Conclusions .

Ces recherches paléobotaniques permettent de caractériser diverses végétations tropicales qui se sont développées sur l'Afrique centrale et septentrionale, du Crétacé à la fin du Tertiaire, illustrant en particulier plusieurs stades du développement de la forêt dense humide.

Bien que les points d'observation soient peu nombreux, le fait que pour certaines familles, comme les Mimosoideae, on observe tout un ensemble de genres communs entre le nord de l'Egypte et le sud Cameroun, de l'Eocène moyen au Miocène moyen, permet de penser qu'au moins à certaines périodes les aires avaient été continues et qu'en conséquence, au moins durant les périodes les plus humides, la forêt dense s'était étendue entre ces deux régions. Pour l'Afrique orientale, des études sur les faunes du Néogène indiquent que les milieux de forêt dense étaient largement répandus à la fin de l'Oligocène et au Miocène inférieur (Denys & al.,1985). Diverses données paléobotaniques permettent ensuite de conclure que c'est à partir du Miocène moyen que les milieux deviennent plus ouverts, avec des paysages de type mosaïque forêt - savane (Boureau et al.,1983; Bonnefille,1984; Denys & al.,1985; Van Zinderen Bakker & Mercer,1986; Gros,1990; Hamilton,1991; Harris,1993).

Le déséquilibre climatique entre les deux Hémisphères qui a permis surtout à partir de l'Oligocène une fort développement des climats tropicaux humides liés à la mousson (§ 1.2), s'est traduit en Afrique par une extension prononcée de la forêt dense vers le nord, et non vers le sud où les sables de la Formation du Kalahari se déposaient sous des conditions relativement arides et cela jusque dans la région actuelle du Congo (§ 1.2). Au nord de l'Afrique et plus particulièrement en Espagne, un climat plus aride a caractérisé la fin de l'Eocène et surtout l'Oligocène inférieur avec l'installation d'une forêt de type sclérophyle (Cavagnetto & Anadon,1996). Par ailleurs, à l'extrême sud de l'Afrique, la région du Cap a abrité durant une grande partie du Tertiaire, jusqu'au Miocène moyen, une végétation forestière riche en Palmiers et avec des Angiospermes primitives (Coetzee & Muller,1984), qui avait des analogies avec les végétations qui se sont succédées dans notre dition du Crétacé moyen au Paléocène (§ 2.3). Une partie de cette végétation d'origine Gondwanienne se retrouve aujourd'hui dans la flore du Cap et dans la flore Afromontagnarde (Coetzee,1978a).

La comparaison des flores tropicales humides à l'échelle du Globe fait apparaître un net appauvrissement de l'Afrique. Cette "disjonction" de l'Afrique est particulièrement évidente par rapport à l'Amérique du Sud. Ainsi les familles abondantes dans les milieux humides et les sous-bois forestiers comme les Lauraceae, Palmae, Araceae, Piperaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae et Urticaceae, sont représentées par de nombreux genres et espèces en Amérique du Sud et aussi en Asie du sud-est, mais par seulement quelques genres et espèces en Afrique (Aubréville,1955, 1975; Richards,1973; Blanc,1989,1996). Cette pauvreté de la flore africaine aurait des causes climatiques et résulterait de phases arides qui auraient frappé beaucoup

plus durement l'Afrique tropicale que les autres continents, et cela après la séparation de l'Afrique de l'Amérique du Sud au Crétacé.

Les études polliniques permettent de repérer les grandes étapes de cet appauvrissement de l'Afrique tropicale. Cependant les familles énumérées ci-dessus sont, d'une manière générale, pauvrement représentées dans les analyses polliniques (faible production de pollen, altération précoce, etc). Toutefois la famille des Palmae échappe à ces difficultés car elle produit généralement de nombreux pollens relativement résistants, c'est pourquoi elle peut être un guide pour repérer les phases de cet appauvrissement (cf. Moore,1973).

Les variations des pollens de Gramineae, marqueurs typiques des milieux ouverts, apportent des informations complémentaires. Ces pollens sont présents dans le sud Cameroun et au Gabon dès le Paléocène (SC,81). De plus, au Maestrichtien ont été aussi observés des pollens de Restionaceae (B,85) qui correspondent à un groupe de plantes herbacées proches des Gramineae et d'origine Gondwanienne. De ce fait, on doit envisager dans ces régions la coexistence d'une flore xérique à côté d'une flore forestière plus humide (SC,81). Sur le nord-est de l'Afrique (Egypte : Kedves,1971) c'est à partir de l'Eocène inférieur que les pollens de Gramineae deviennent relativement fréquents, avec une forte recrudescence vers la limite Eocène - Oligocène, indiquant donc dans cette région des phases d'extension des savanes.

En conclusion et en se basant sur l'évolution des Monocotylédones (Gramineae et Palmae), **les principales étapes de l'appauvrissement de la flore hygrophile africaine seraient la limite Crétacé/Tertiaire, la fin de l'Eocène et le début de l'Oligocène et la fin du Miocène**, auxquelles il faudrait ajouter celles survenues durant le Plio-Pléistocène (§ 4)(cf. Blanc,1996). Ces étapes principales correspondent en fait aux grandes phases de détérioration climatique à l'échelle globale qui ont du aussi frapper les zones tropicales de l'Amérique du Sud et de l'Asie du sud-est. C'est pourquoi il faudrait estimer que ces phases arides auraient été beaucoup plus intenses en Afrique que pour ces deux autres vastes provinces tropicales.

### 3) Les grandes variations du climat et de la forêt dense à partir de la fin du Néogène.

Les informations existantes sur le Miocène supérieur du nord de l'Afrique sont plus éparées, mais elles convergent pour indiquer l'apparition d'éléments floristiques et faunistiques d'origine asiatique et européenne, adaptés à des climats contrastés et parfois nettement arides (Maley,1980; Boureau et al.,1983). L'accroissement très marqué des flux de poussières éoliennes à partir de 4,5 - 4 Ma (Ruddiman et al.,1989), ainsi que, par exemple, la récolte sur le nord du Tchad de bois fossiles adaptés à des conditions arides (*Tamarix* et *Retama cf. raetam*) dans une série datée entre 5 et 4 Ma indique que l'apparition du Sahara est intervenue dès le Pliocène inférieur (Maley,1980). Par contre, sur le sud du bassin du Tchad, des conditions humides ont permis l'accumulation durant le Pliocène d'une puissante série lacustre (Chad Formation)(Burke,1976; Servant-Vildary,1973) et la formation d'une épaisse cuirasse ferrugineuse (Maley,1980) dans un environnement végétal proche de l'Actuel (cf. l'étude palynologique et les empreintes foliaires du site d'Anloua sur le Plateau de l'Adamoua : Salard-Cheboldaef et al.,1992). Une zonalité climatique proche de l'actuelle semble s'être alors installée. Par rapport aux époques antérieures, la forêt dense humide s'est contractée et son aire aurait pu être alors voisine de celle estimée pour les optimum pluviothermiques du Quaternaire supérieur (§ 4,3,2).

Des données polliniques allant de 10,5 Ma (Miocène supérieur) à 2 Ma (Pliocène moyen) ont été publiées pour le Delta du Niger au Nigeria (Poumot,1989), montrant la variation des groupements forestiers et, durant certaines périodes, le développement des formations herbacées (Fig.2). En effet, les spectres polliniques du Miocène supérieur comportent de 30 à 40% de pollens de Gramineae qui constituent un bon indicateur de l'ouverture des paysages et de l'importance relative des savanes (cf. Bonnefille & Vincens,1977; Maley,1981; Brenac,1988). Etant donné que les pollens qui se déposent dans les milieux deltaïques tropicaux, comme le delta du Niger, résultent surtout d'apports fluviaux plus ou moins lointains (Muller,1959; Sowunmi, 1981) et que des pourcentages similaires de Gramineae ont été obtenus pour des niveaux holocènes de ce delta (Sowunmi,1981), on peut en déduire qu'au Miocène supérieur des savanes relativement importantes existaient déjà au nord d'une zone forestière bordant le Golfe de Guinée. Une telle interprétation est confirmée par une étude récente de Morley et Richards (1993) qui présentent les variations en parallèle des pollens et des cuticules de Gramineae obtenues sur les dépôts du Cénozoïque supérieur du delta du Niger. Ils montrent aussi pour le Miocène supérieur un fort accroissement des pollens de Gramineae, avec deux pics d'environ 50%, et des cuticules de Gramineae qui résultent des feux de brousse (§ 2.4).

Cette importante phase d'extension des savanes en Afrique tropicale vers la fin du Miocène se corrèle bien avec un phénomène plus général détecté en Inde et en Amérique du Nord entre 7 et 5 Ma par Cerling & al. (1993), grâce à l'étude de la composition isotopique ( $\delta^{13}C$ ) de carbonates fossiles, montrant une extension des plantes caractérisées par une photosynthèse de type C-4 qui affectent toutes les herbacées des savanes tropicales : en région tropicale de basse altitude, la discrimination est très tranchée entre les plantes herbacées des milieux ouverts, qui sont de type C-4, et les arbres qui sont de type C-3 ( cf. Giresse & al.,1994). De la

même manière, Cerling (1992) a aussi détecté ce phénomène en Afrique orientale vers la fin du Miocène (ca. 8-9 Ma).

### 3,1) Les extensions de végétations montagnardes associées aux refroidissements de la fin du Néogène et du Quaternaire.

#### 3,1,1) Les périodes d'extension de la fin du Néogène.

Les analyses polliniques de la fin du Néogène dans le delta du Niger (Poumot,1989) révèlent un taxon nouveau, *Podocarpus*, très réduit ou absent auparavant, qui se manifeste par des variations notables de ses pollens (Fig.2). *Podocarpus* est une Gymnosperme arborée qui se développe actuellement dans les forêts montagnardes de divers sommets de la Dorsale volcanique du Cameroun occidental, à des altitudes comprises entre 1600-1800m et 2200-2500m (Letouzey, 1968). Des Podocarpaceae avaient été notés dans les dépôts du Crétacé supérieur (§2,3), mais après la disparition des Gymnospermes vers la fin du Crétacé, on peut penser que des représentants de cette famille s'étaient réfugiés en montagne dans des biotopes marginaux, ou bien que de nouvelles migrations sont intervenues vers la fin du Tertiaire et durant le Quaternaire, en provenance des montagnes de l'Afrique orientale (cf. White,1981; Maley,1989,1991). Sur la colonne sédimentaire étudiée, les deux pics principaux de pollens de *Podocarpus* correspondent à deux phases d'extension de formations montagnardes, conséquence régionale d'une baisse des températures. Il est intéressant de remarquer que ces deux phases à *Podocarpus* interviennent justement au cours des deux régressions marines les plus marquées de cet intervalle de temps (Haq & al.,1987) : entre 10,5 et 9,2 Ma (Miocène supérieur) et entre 2,9 et 2 Ma (Pliocène moyen). Ces régressions marines sont associées à de fortes extensions de la calotte glaciaire de l'Antarctique, surtout la première, avec en plus pour la seconde, le premier grand développement des calottes glaciaires de l'Hémisphère Nord qui ont culminé vers 2,5 Ma (Mercer,1983; Barker & al.,1988). Les oscillations eustatiques de la fin du Miocène, entre 8 et 5 Ma, se sont traduites par de plus faibles extensions des *Podocarpus*. Ainsi les changements de végétation de la fin du Néogène peuvent être interprétés dans un contexte global de variation des températures car ces changements ont été synchrones des principales variations eustatiques (Fig.2)(Poumot,1989) en réponse aux variations des calottes glaciaires sur les hautes latitudes des deux Hémisphères (Broecker & Denton,1989).

La phase de développement des *Podocarpus* survenue au cours du Pliocène moyen est très importante car elle se manifeste par des pics très nets sur plusieurs autres forages dans le delta du Niger (Knaap,1971; Maley,1980). En même temps que survenait ce pic de *Podocarpus*, s'est produite une forte augmentation des pollens de Gramineae, allant jusqu'à 60% (Fig.2), ce qui traduit un fort accroissement des savanes et autres milieux ouverts sur le bassin du Niger. Corrélativement à ces pics de *Podocarpus* et de Gramineae, la lithologie des dépôts a changé de manière drastique, passant d'une formation plutôt argileuse (Agbada Formation) à une autre nettement sableuse (Benin Formation)(Knaap,1971), cette dernière ayant dû correspondre à un climat plus contrasté et plus érosif sur la majeure partie du bassin du Niger. Les assemblages polliniques caractéristiques des milieux forestiers ont régressé au profit de ceux des savanes et des milieux plus secs, traduisant donc une diminution des surfaces couvertes par la forêt dense. En Afrique orientale (sud-ouest de l'Ethiopie) est intervenue aussi entre 2,5 et 2,2 Ma une transition vers des végétations plus arides en plaine et plus fraîches et arides en altitude (Bonnefille,1980,1983).

#### 3,1,2) Les conditions climatiques et écologiques du développement des Formations montagnardes caractérisées par des Conifères tropicaux : les forêts de nuage.

D'un point de vue climatique, le lien entre les forts refroidissements survenus aux hautes latitudes et l'abaissement des températures près de l'équateur, réside dans l'augmentation du gradient thermique Pôle/Equateur et dans l'accélération de la circulation atmosphérique générale qui en a résulté (§ 1,2). En effet, l'augmentation du gradient thermique P/E se traduit par un renforcement des anticyclones subtropicaux, qui ont pour premier effet de générer des alizés plus puissants qui vont favoriser la pénétration de masses d'air relativement fraîches vers les basses latitudes (Leroux,1993). Outre ces refroidissements directs, l'intensification des alizés provoque en mer la recrudescence des upwellings (ou remontées d'eau froides venant de 50 à 100 m de profondeur) qui peuvent abaisser considérablement les températures marines de surface (Flohn,1982,1987). Ainsi, par exemple, lors du dernier maximum glaciaire, les eaux de surface du Golfe de Guinée se sont abaissées de 4° à 9°C (Prell & al.,1976; Mix & al.,1986). L'abaissement des températures marines a, sur le continent proche, un double effet climatique régional de refroidissement et d'aridification (Maley,1987,1989; Maley & Elenga, 1993). En effet, lorsque la température de surface de la mer devient inférieure à celle du flux de mousson qui la survole, une stabilisation de ce flux et une forte diminution de la quantité de vapeur d'eau en résultent (Mahé & Citeau,1993). Tout ceci étant aussi associé à l'accroissement des conditions anticycloniques en altitude, seuls des nuages stratiformes peuvent apparaître. Ces nuages à évolution lente sont très persistants

mais par contre très peu précipitants. Sur le continent voisin il en résulte d'abord une quasi suppression des pluies, mais aussi un refroidissement des basses couches de l'atmosphère, due à la persistance de ces manteaux nuageux qui interceptent le rayonnement solaire (Aspliden & Adefolalu,1976). Actuellement dans la zone équatoriale africaine, la période la plus froide de l'année est celle dominée par les nuages stratiformes (Maley,1987,1989,1991).

Les nuages stratiformes s'accrochent souvent au sommet des collines ou au flanc des montagnes et se transforment aussi en brouillard vers le sol (Fig.3). De cette manière ils favorisent le développement des conditions propres aux forêts de nuage dans lesquelles se développent abondamment des Gymnospermes tropicaux, tels *Podocarpus* et *Juniperus* (Kerfoot,1968; Moll,1972), mais aussi des Angiospermes comme *Olea*, *Ilex*, *Erica*, etc, qui sont tous des taxons typiques de diverses formations montagnardes africaines (Coetzee,1978b; White,1983; Hall,1984). Les arbres et arbustes de ces formations ont des feuillages denses, composés de nombreuses petites feuilles rigides, sclérifiées, souvent allongées et pointues, ce qui leur permet de condenser l'humidité atmosphérique et, grâce à de faibles différences de potentiel électrique, de capter les fines gouttelettes d'eau qui constituent le brouillard et les nuages bas (Troll,1956). Les arbres isolés illustrent bien ce phénomène car c'est de leur canopée que tombent les gouttes d'eau qui vont permettre le développement de luxuriants tapis herbacés (Troll,1956)(cf. aussi les arbres "fontaines" utilisées comme capteurs d'eau : Gioda & al.,1992). Kerfoot (1968) a montré que certaines forêts montagnardes de l'Est Africain peuvent, de cette manière, accroître de plus de 25% les précipitations annuelles. Parfois même, dans des situations exceptionnelles comme sur Table Mountain au-dessus de la ville du Cap en Afrique du Sud, les précipitations dues au brouillard surpassent celles liées aux pluies. Ainsi durant une année les brouillards ont fourni 3294 mm tandis que les pluies seulement 1940 mm. Les quantités d'eau ainsi précipitées peuvent donc être très importantes (cf. Bruijnzeel & Proctor,1993), même pour des secteurs régionalement arides : on parle alors d'oasis de brouillard (Kasas, 1956).

Au cours du Quaternaire récent certaines époques semblent avoir été plus favorables au développement de telles conditions, comme par exemple vers la fin de l'Holocène dans les montagnes de la zone équatoriale africaine. En effet, le climat qui était chaud et humide à l'Holocène moyen (ca. 6500 à 4000 ans BP), est devenu nettement plus sec au début de l'Holocène récent, à partir de 3800/3500 ans BP, marqué par une baisse généralisée des lacs, et en même temps, par exemple en Afrique orientale, par une forte extension des forêts montagnardes à *Podocarpus* (Perrott 1982; Hamilton 1982; etc), mais aussi au Cameroun (Maley,1997; Maley & Brenac, à paraître) et au Nigéria (Sowunmi,1981). Cette concomitance entre la baisse des lacs, à associer en premier à une diminution des pluies, et l'extension des *Podocarpus*, traduit très probablement le développement des forêts de nuage. Il faut toutefois noter que toutes les phases de refroidissement ne s'accompagnent pas systématiquement de tels phénomènes (Maley & Elenga, 1993). En effet ceux-ci résultent de l'extension de conditions anticycloniques d'où découle un développement des nuages stratiformes, au détriment des nuages à forte extension verticale, de type cumuliforme, qui génèrent la majorité des pluies (cf. Maley,1982)(Fig. 3). Ce modèle climatique peut aussi s'appliquer aux phases de développement de *Podocarpus* décrites ci-dessus vers la fin du Néogène ou au cours du Quaternaire, par exemple durant les stades isotopiques 5d, 5b, 4, etc (Maley & Elenga,1993)(§ 4.3.1). Ces conditions nuageuses stratiformes semblent pouvoir aussi expliquer le dynamisme et les fluctuations de certains taxons arborés des régions méditerranéenne, tel *Cedrus atlantica* (H.Le Houérou, commun. pers.), ou plus tempérée, tel *Fagus sylvatica* (Thiebaut,1982). En effet ces deux arbres ont été aussi en forte extension à l'Holocène récent, le cèdre à partir d'environ 4000 ans BP dans le Moyen Atlas au Maroc (Lamb & al.,1989) et le hêtre dans le Massif Central français à partir d'environ 4500 ans pour culminer entre 4000 et 3000 ans BP (De Beaulieu & al.,1988; Lallier-Vergès & al.,1993).

Une persistance saisonnière des nuages de type stratiforme, en apportant un surplus de fraîcheur et d'humidité, semblent aussi devoir favoriser certaines formations forestières de plaine, comme les enclaves de forêt dense du nord de l'Angola ("Dembos"), nettement isolés au sud du bloc forestier principal (White,1979,1983), ou comme certaines forêts sempervirentes à Caesalpiniaceae qui se rencontrent de préférence au sommet des collines (voir des exemples dans le sud du Cameroun : Letouzey,1985; Achoundong,1985; ou au Gabon et au Congo, avec des formations à *Monopetalanthus*, cf. Maley & al.,1990), ou encore de certaines forêts isolées au nord du bloc forestier, tels les Niayes du Sénégal (Trochain,1939), qui font pendant des forêts du nord de l'Angola. La persistance de ces nuages peut aussi expliquer le maintien actuel en divers sites relictuels situés à des altitudes comprises entre 500 et 900 m - témoins actuels d'extensions passées - d'associations de quelques taxons typiquement montagnards, tels *Podocarpus*, *Olea*, *Ocotea*, etc, avec des taxons forestiers de plaine (White,1981; Letouzey,1985; Thomas,1986; Maley *et al.*,1990; etc).

3,2) Les contraintes écologiques responsables du déclin des Gymnospermes tropicaux et, au contraire, de l'essor des Angiospermes au cours du Crétacé.

Pour expliquer le déclin puis la quasi disparition des Gymnospermes tropicaux vers la fin du Crétacé, phénomène qui s'est accompagné de l'essor et finalement de la domination des Angiospermes (§ 2.3), des auteurs comme Midgley et Bond (1989) et Bond (1989) ont fait appel essentiellement à la compétition entre ces deux groupes, en se basant surtout sur la grande rapidité de régénération des Angiospermes par rapport aux Gymnospermes. Toutefois pour expliquer le déclin des Gymnospermes et l'essor des Angiospermes, on ne doit pas négliger l'influence des variations climatiques et écologiques.

En effet, comme on l'a montré ci-dessus, la préférence écologique marquée qui est manifestée par des Gymnospermes comme *Podocarpus* et *Juniperus* pour les conditions nuageuses qui caractérisent certaines forêts montagnardes tropicales et subtropicales, pourrait conduire à une nouvelle hypothèse expliquant le déclin et la quasi disparition de notre région vers la fin du Crétacé de nombreux Gymnospermes. En effet, le fait que les régions chaudes et arides du vaste continent du Gondwana étaient occupées surtout par des Gymnospermes jusqu'au début du Crétacé (Aubréville, 1964; Dupéron-Laudouneix & Dupéron, 1994) (§ 2.3), pourrait s'expliquer par leur adaptation à compenser la faiblesse des pluies en captant l'humidité atmosphérique qui est apportée par la rosée, le brouillard ou, d'une manière plus générale, par les nuages bas stratiformes (§ 3.1.2) (Figure 3). Cette humidité atmosphérique pourrait expliquer le mécanisme très particulier de la pollinisation chez les Podocarpaceae où une goutte d'eau entourant le micropyle accroît considérablement l'efficacité de la capture des pollens (Tomlinson & al., 1991). Par contre à partir de l'Aptien supérieur, l'ouverture de l'Atlantique et la réorganisation de la circulation atmosphérique qui en a résultée (§ 2.3), ont eu pour conséquence probable d'augmenter les pluies, en particulier les pluies orageuses, au détriment des formations nuageuses stratiformes. Ces bouleversements climatiques semblent avoir été très favorables aux Angiospermes, mais par contre défavorables aux Gymnospermes. De plus, alors que les Gymnospermes ont disparu quasi complètement durant le Turonien des régions qui étaient situées sous les Tropiques, par contre aux latitudes moyennes et hautes de l'Hémisphère nord, seule une faible diminution de ce groupe végétal a été constatée durant le Crétacé supérieur (Lidgard & Crane, 1990). Ces données montrent clairement que, sauf de rares exceptions, les Gymnospermes n'ont pas pu supporter le climat tropical qui s'est installé à basse altitude vers la fin du Crétacé. En conclusion, pour des raisons essentiellement écologiques, on pourrait ainsi opposer les Gymnospermes, qui étaient adaptés à l'aridité et à la chaleur des climats continentaux du fait de leur capacité à capter l'humidité atmosphérique (§ 3.1.2), aux Angiospermes qui se sont développés ensuite sous l'influence de climats chauds et humides de type tropicaux, avec des pluies surtout orageuses qui se transformèrent progressivement durant le Tertiaire en systèmes pluvieux de type mousson (§ 1.2).

On pourrait donc envisager que ces changements climatiques et écologiques aient joué un rôle majeur au cours du Crétacé en contrôlant plus étroitement les premières étapes du développement des Angiospermes et en orientant les processus évolutifs. En effet, les études polliniques de Doyle & al. (1982, 1991, 1993) (§ 2.3) ont mis en évidence deux étapes principales, la première caractérisée par des pollens de type monosulcate rattachés à des Magnoniales plutôt herbacées, la seconde par des pollens de type tricolpate associés à d'autres formes polliniques dont certaines ont été rattachées aux Winteraceae, avec *Walkeripollis* et surtout *Afropollis*, ce dernier étant alors relativement abondant. On a aussi montré plus haut (§ 2.3) que les biotopes actuels des Winteraceae sont similaires à ceux des Podocarpaceae, comme par exemple pour le genre *Podocarpus* en Afrique. Ces biotopes sont d'une part les forêts tempérées australes et d'autre part certaines montagnes de la zone tropicale où l'altitude, grâce aux condensations nuageuses, permet de retrouver des conditions humides et fraîches comparables à celles des forêts australes de basse altitude (cf. Troll, 1960). Une autre similitude importante apparaît dans le fait que les pollens de *Podocarpus* et d'*Afropollis* disparaissent presque en même temps à la fin de l'Albien ou au début du Cénomaniens (§ 2.3). Cela implique encore probablement un même contrôle climatique et écologique. Si cette dernière hypothèse est fondée, deux conclusions peuvent être tirées :

- La première concernerait en quelque sorte "la sortie des eaux". En effet Doyle & al. (1993) (§ 2.3) estiment qu'après la première phase pollinique de type monosulcate, effectuée en milieu aquatique, la seconde phase en partie Wintéroïde aurait été la conquête de la terre ferme. La transition délicate entre ces deux milieux aurait donc pu être facilitée par l'ambiance climatique humide apportée par les brouillards qui peuvent ainsi compenser une absence saisonnière de pluie. Ces plantes Wintéroïdes auraient eu peut-être une écologie plus proche de celle de certains Gymnospermes comme les Podocarpaceae, que de celle des Angiospermes plus évolués qui apparaîtront puis se développeront au cours de la phase suivante.

- La seconde conclusion résulte de la disparition quasi simultanée d'*Afropollis* et de *Podocarpus*. La disparition d'*Afropollis* des régions tropicales nord-gondwaniennes marquerait ainsi la fin d'une part d'une étape importante de la diversification des Angiospermes et d'autre part d'une phase climatique particulière qui a été évoquée ci-dessus, laissant la place à des conditions nettement plus tropicales caractérisées surtout par un fort accroissement des pluies orageuses. Cette phase suivante qui s'établit à partir du Turonien a été marquée pour la première fois par la domination des Angiospermes sur les Gymnospermes, **phénomène qui s'est**

**accompagné de l'installation de l'archétype de la forêt dense.** Cette forêt était cependant d'un type assez archaïque car caractérisée par de nombreux Palmiers qui ont été éliminés progressivement des forêts africaines au cours du Tertiaire, mais qui, par contre, ont subsisté dans les forêts Amazoniennes (§ 2.3). Les diverses hypothèses présentées dans ce paragraphe devront être discutées et confrontées à de nouvelles données.

#### 4) Les grandes variations de température durant le Quaternaire et leur répercussion sur la Forêt Dense africaine.

On a vu plus haut (§ 3) que les principales variations de végétation enregistrées dans le delta du Niger pour la fin du Néogène (Fig. 2) pouvaient s'interpréter dans un contexte global de variation des températures et en particulier de variation des calottes glaciaires sur les zones polaires arctique et antarctique.

La figure 4 présente un schéma des grandes étapes et des périodicités principales des calottes glaciaires sur l'hémisphère nord, dont on sait qu'elles commandent, par le lien des variations eustatiques, les fluctuations de la calotte antarctique (cf. Broecker & Denton, 1989). Cette figure montre un accroissement progressif de l'amplitude des variations glaciaires, avec deux étapes principales, la première survenue vers 2,5 Ma et la seconde il y a environ 800.000 ans. L'étude de carottes marines a montré que depuis 800.000 ans environ était intervenu un accroissement de la variabilité climatique, avec en particulier des phases de refroidissement plus intenses suivant une périodicité dominante de 100.000 ans (Start & Prell, 1984). La première recrudescence glaciaire vers 2,5 Ma a affecté la forêt dense en réduisant son aire au profit des savanes (Poumot, 1989; Morley & Richards, 1993) (§ 3) et, de ce fait, il est probable que les autres extensions glaciaires du Quaternaire ont eu des effets similaires. Des informations indirectes sur l'histoire de la forêt dense et ses fluctuations pourraient être apportées par la biogéographie (Maley, 1987).

#### 4,1) La Biogéographie et l'histoire de la forêt dense africaine.

Les conditions climatiques qui règnent dans la zone équatoriale couverte par la forêt dense étant relativement homogènes en ce qui concerne la température et l'importance ou la distribution des pluies au cours de l'année (White, 1983), on pourrait s'attendre à ce que la répartition des espèces soit homogène, ou tout au moins qu'elle soit affectée uniquement par des coupures géographiques importantes (chaîne de montagnes, grands fleuves, etc). Cependant lorsqu'on étudie, par exemple, la grande "coupure du Dahomey", qui voit les savanes de type soudanien s'étendre jusqu'à la mer, interrompant le bloc forestier sur environ 200 km au niveau du Togo et du Bénin, on constate que cette coupure joue un rôle mineur dans la répartition géographique des plantes typiquement forestières (Léonard, 1965; Brenan, 1978; White, 1979; etc) ou de divers animaux : petits mammifères (Robbins, 1978; Grubb, 1982), oiseaux (Moreau, 1963, 1966; Crowe & Crowe, 1982), batraciens (Amiet, 1987), insectes (Carcasson, 1964; Lachaise et al., 1988), etc. Ce faible rôle de la "coupure du Dahomey" pourrait résulter de sa fermeture durant l'Holocène inférieur et moyen, ayant permis des migrations, et de sa réouverture plus récente, au début de l'Holocène récent, vers 3800/3700 ans BP (Maley, 1991, 1997). En effet, peu d'espèces typiquement forestières terminent leur répartition au niveau de cette coupure, mais, par contre, l'examen des mêmes données, montre que la Cross River, à l'est du Nigéria, constitue la coupure majeure du bloc forestier guinéo-congolais. Ainsi pour la végétation, Brenan (1978, fig.2) a défini le Domaine Guinéen à l'ouest de la Cross River et le Domaine Congolais à l'est. Il n'y aurait donc pas de rapport immédiat entre l'importance d'une coupure géographique et son impact biogéographique. En effet, la coupure géographique occasionnée par le cours de la Cross River est infime par rapport à l'ampleur du phénomène biogéographique constaté, et inversement pour la coupure du Dahomey, c'est pourquoi la plupart des auteurs qui ont discuté ces questions (voir les auteurs cités dans ce paragraphe), ont considéré que la coupure biogéographique de la Cross River, comme d'autres coupures moins importantes repérées en d'autres points (cf. White, 1979; Mayr & O'Hara, 1986; Maley, 1987, 1991), seraient la résultante des fragmentations anciennes du bloc forestier sous l'effet des changements climatiques.

#### 4,2) Fragmentation de la Forêt dense. Refuges et Spéciation : quelques données et hypothèses.

Comme l'avaient noté Mayr & O'Hara (1986), le fait que les coupures biogéographiques actuelles de la forêt dense africaine ne soient pas étalées dans l'espace (lorsque la maille de l'échantillonnage est suffisamment petite), mais plutôt limitées à des secteurs restreints, telle la coupure de la Cross River, permettait de réfuter l'explication proposée par Endler (1982), suivant laquelle ces coupures résulteraient uniquement de spéciations parapatriques (dans des aires se recouvrant partiellement) et que la nécessaire isolation pour l'émergence d'espèces nouvelles serait à associer à la diversité et au grand nombre des niches écologiques présentes dans le milieu forestier (cf. Fedorov, 1966; Richards, 1969; etc). Toutefois, il semble que ces deux explications :

- spéciation dans des milieux seulement isolés écologiquement (niches),

- spéciation dans des milieux isolés géographiquement (vicariance), en particulier du fait des variations climatiques, ne sont pas incompatibles et paraissent même plutôt complémentaires (cf. Haffer,1982,1993,1997; Gentry,1989).

La difficulté à aboutir à des conclusions précises concernant ces phénomènes de spéciation est due surtout à la grande difficulté de déterminer l'époque d'apparition des différents taxons qui vivent actuellement dans les biotopes forestiers. Cependant, il est intéressant de noter que plusieurs études concernant les Légumineuses, en particulier les Caesalpiniaceae et certaines Mimosoideae, ont permis d'établir des hypothèses concernant l'apparition des principaux genres. On a montré plus haut (§ 2,2) que, sur des bases palynologiques, certaines Mimosoideae actuelles typiquement forestières se comparent étroitement avec des taxons qui ont vécu sur le nord de l'Egypte durant l'Eocène, l'Oligocène et le Miocène (Guinet & al.,1987; Salard-Cheboldaeff & Dejax,1991), ce qui implique que ces taxons existent au moins depuis le Néogène. D'une manière plus générale, le fait que de nombreux genres et espèces de Légumineuses existent à travers l'ensemble du Domaine forestier africain, y compris le secteur forestier rélictuel de Zanzibar-Inhambane qui borde l'Océan Indien, montre clairement que tout cet ensemble était uni autrefois dans une vaste aire commune (Aubréville,1968; White,1993; Van Rompaey & Oldeman,1996). De ce fait, Polhill & al. (1981) estiment que de nombreux genres de Mimosoideae et de Caesalpiniaceae qui vivent dans le Domaine forestier africain, remonteraient au Paléogène (entre 65 et 23 Ma). Lorsqu'on examine la liste des Caesalpiniaceae répertoriées par Cowan et Polhill (1981) **dans les quatre grands secteurs forestiers de forte biodiversité** (1, Zanzibar-Inhambane; 2, Centre et Est Zaïre; 3, Ouest Cameroun et Gabon; 4, Ouest Côte d'Ivoire et Libéria)(cf. infra) et lorsqu'on se réfère plus particulièrement à la liste des grands arbres que Van Rompaey (1993, Appendix 1) a compilé pour les forêts du sud-est du Libéria et du sud-ouest de la Côte d'Ivoire, secteur correspondant à l'aire estimée du Refuge occidental (Van Rompaey,1996), il apparaît que pour un total d'ensemble de 43 à 45 espèces de Caesalpiniaceae, 23 à 25 sont considérées comme endémiques du secteur occidental, c'est à dire de 53 à 55% (chiffres provisoires en l'attente de révisions ultérieures). On peut donc estimer qu'une partie de ces espèces endémiques remonterait au moins au Néogène ou même au Paléogène. Bien qu'il soit certain que les phases arides survenues au cours du Tertiaire et du Quaternaire ont dû détruire de nombreux taxons forestiers, on peut aussi conclure qu'aucune phase d'aridité extrême - qui aurait complètement éradiqué les biotopes forestiers - ne s'est produite. La très grande richesse actuelle de la forêt africaine serait alors le résultat de deux phénomènes complémentaires :

- d'une part de la conservation d'un large stock de genres et d'espèces dont l'émergence remonterait au début du Tertiaire et même, pour certains genres, à la séparation du continent de Gondwana durant le Crétacé supérieur. Suite à cette première fragmentation majeure, de nombreuses autres sont intervenues, surtout sous l'effet des changements climatiques. Toutefois la persistance d'un large stock très ancien implique obligatoirement l'existence d'aires rélictuelles ayant servi de refuges aux biotopes forestiers. Du fait de la très lente dérive de la plaque africaine, les principales aires rélictuelles ont dû se déplacer très lentement à l'échelle des millions d'années, et toujours se situer approximativement dans les mêmes régions, en particulier près du Golfe de Guinée et de l'Océan Indien.

- d'autre part, sous l'effet même de ces fragmentations et de la présence d'aires rélictuelles qui ont servi de refuges, de nouveaux taxons dérivant des plus anciens seraient apparus par spéciation.

Les biogéographes qui ont étudié la répartition de la flore ou de la faune en forêt africaine (voir les auteurs cités en § 4,1), ont abouti à la conclusion que certains secteurs étaient beaucoup plus riches en espèces et en taxons endémiques que d'autres. Quatre secteurs principaux ont été ainsi mis en évidence et ont été énumérés ci-dessus. Le secteur le plus riche est celui qui englobe les milieux forestiers biafréens (proches de la Baie du Biafra, c'est à dire le fond du Golfe de Guinée) qui vont d'une part de la Cross River à la Sanaga (Ouest Cameroun s.lato) et d'autre part plus au sud, des forêts sempervirentes du sud-ouest du Cameroun à ceux de l'ouest du Gabon (Aubréville,1968; Brenan,1978; Breteler,1990). Un autre secteur un peu moins riche se trouve tout à fait à l'ouest du bloc forestier, il englobe le sud-est de la Dorsale de Guinée (Guinée et Libéria) et s'étend du sud-est du Libéria à l'extrême ouest de la Côte d'Ivoire dans la région de Grabo (Guillaumet,1967; Van Rompaey,1993,1996). Le sud-ouest forestier du Ghana et le secteur adjacent de Côte d'Ivoire sont aussi remarquables par la présence de divers endémiques (Hall & Swaine,1981; Swaine & Hall,1986; Hawthorne, pers. commun.). Enfin, la partie centrale de la cuvette du Congo-Zaïre, grâce à des données biogéographiques obtenues d'une part sur divers groupes de Mammifères, particulièrement sur les Primates simiens (Colyn 1987,1991; Colyn & al.,1991) et d'autre part sur les plantes vasculaires (Ndjélé,1988), s'est révélée relativement riche en taxons endémiques. Le secteur côtier de Zanzibar-Inhambane (White,1979) doit être mentionné à part car sa séparation du bloc forestier principal est intervenu au cours du Tertiaire, peut-être dès l'Oligocène ou au Miocène inférieur (Denys & al.,1985)(Fig.1).

Tous ces biogéographes ont conclu que cette richesse spécifique et l'importance des taxons endémiques pouvaient s'expliquer par le fait que ces secteurs se trouvaient à l'emplacement d'anciens refuges. Aubréville a publié les premières cartes schématiques de tels refuges (1949, p.66; 1962,p.62). Les études botaniques détaillées de P.W.Richards (1963) dans l'Ouest Cameroun l'ont amené à conclure que ce secteur pouvait avoir été un refuge; de plus, par exemple, l'étude récente des *Begonia* vivant dans le domaine forestier Guineo-Congolais, a aussi fait conclure que les aires occupées actuellement par diverses espèces endémiques pourraient correspondre à des anciens refuges (Sosef,1991,1994). Il faut aussi signaler pour l'ensemble de la forêt africaine les schémas de Moreau (1969), Hamilton (1976) et Mayr & O'Hara (1986) et, pour la cuvette zaïroise, celui de Colyn (1987, 1991). De plus, la subdivision des Pygmées de l'Afrique centrale en trois groupes principaux - un occidental (sud Cameroun et Gabon : les Kola - Gyeli), un central (cuvette du Zaïre : les Twa) et un oriental (Ituri, NE Zaïre : les Mbuti et les Baakaa, ces derniers ayant migré vers l'ouest dans le nord du Congo et le sud-est Cameroun, peut-être suite à la péjoration climatique survenue entre 3000 et 2000 ans BP : Maley 1992, § 4.3.2) - a été considérée par l'ethnologue Bahuchet (1993, fig.4.6) comme pouvant être associé aux refuges du Cameroun et du Gabon, au refuge central digité de la cuvette zaïroise (Fig.4) où ces populations anciennes auraient pu subsister durant la dernière période aride de fragmentation maximum entre ca. 20.000 et 15.000 ans BP (pour le refuge central, il serait possible que les Pygmées de l'Ituri aient occupé la branche nord-est et les Twa le secteur sud et central).

Les recherches récentes de Colyn (1987,1991) ont pu aussi mettre en évidence des refuges de forêts montagnardes sur le flanc occidental de la Dorsale Congo - Nil, ainsi que sur son prolongement vers le Tanganyika. Cette hypothèse paraît confortée par des analyses polliniques effectuées en Uganda, au lac Mobutu Sese Seko (Sowunmi, 1991), et au Burundi (Bonnefille & Riollet, 1988). Ces refuges forestiers auraient probablement bénéficié de conditions de type forêt de nuage (§ 3.1).

La combinaison de ces diverses données et conclusions, associées à des informations sur les paléoenvironnements a conduit à établir une nouvelle carte schématique des refuges possibles en Afrique forestière (Fig.5).

La répartition des climats étant largement conditionnée par les facteurs géographiques, qui ont été stables à l'échelle du Quaternaire, la répétition dans le passé des changements climatiques, avec leurs différentes nuances, a probablement affecté les mêmes régions de manière comparable et répétitive. Il apparaît ainsi que les principales coupures du bloc forestier ont dû se reproduire de nombreuses fois avec une relative constance géographique depuis la fin du Pliocène. L'examen des données disponibles pour le dernier cycle climatique, c'est à dire depuis environ 140.000 ans, pourrait fournir un modèle des principales fluctuations qui ont affecté la forêt dense africaine au cours du Quaternaire étant donné la cyclicité des grands événements climatiques mondiaux (Fig. 4), dont on sait aussi, grâce à des enregistrements sédimentaires et micropaléontologiques obtenus dans le Golfe de Guinée (Prell et al.,1976; Jansen et al.,1984,1986; Ruddiman et al.,1989; Bonifay & Giresse,1992), qu'ils ont affecté régulièrement et d'une manière intense la zone équatoriale africaine.

#### 4,3) Les données polliniques disponibles pour les derniers 140.000 ans.

Vers le milieu de cette période a débuté une longue phase relativement froide qui s'est terminée il y a environ 10.000 ans avec le début de l'Holocène, et qui avait commencé vers 70.000 ans ("stades isotopiques" 2, 3 & 4). Auparavant est intervenue une longue période relativement chaude ou interglaciaire (stade 5 daté d'environ 75.000 à 128.000 ans), entrecoupée de deux phases principales de refroidissement (stades 5b et 5d), et ayant débuté par une phase nettement chaude (stade 5e) appelée Eémien en Europe, dont la durée a été d'environ 10.000 ans, comme pour l'Holocène, et qui est datée d'environ 118.000 à 128.000 ans (cf. la chronologie de Martinson et al.,1987). La période située entre 128.000 et 140.000 ans a constitué la fin d'une autre période froide (fin du stade 6). La succession de ces différentes périodes a été surtout étudiée dans les sédiments marins, dont la chronologie est basée sur les fluctuations du rapport isotopique de l'Oxygène O16/O18 obtenu sur les carbonates des Foraminifères trouvés dans ces sédiments. On utilise couramment les "stades isotopiques" ainsi définis et datés par des corrélations à l'échelle globale (Martinson et al.,1987).

#### 4,3,1) Les sédiments marins du Golfe de Guinée.

Trois carottes marines prélevées dans le Golfe de Guinée ont fait l'objet d'analyses polliniques assez détaillées pour la période considérée, l'une à l'ouest de la Guinée (Hooghiemstra & Agwu,1988), une seconde au large de la Côte d'Ivoire (Fredoux & Tastet,1993; Frédoux,1994) et la dernière au large du Gabon, sur le flanc nord du cône sous-marin du fleuve Congo-Zaïre (Bengo & Maley,1991) qui retracent les grandes fluctuations de la végétation sur son bassin versant (d'autres carottes sont en cours de publication par Dupont et Jahns). Les

résultats obtenus sur ces trois carottes sont cohérents entre eux. Pour la dernière carotte, les points principaux sont les suivants (Fig. 6):

- la fin du stade 6 présente une forêt très réduite,
- le stade 5e, le plus chaud (Eémien) montre un développement maximum de la forêt dense (pic des pollens de *Caesalpinaceae* et *Euphorbiaceae*, deux familles importantes dans ce milieu), comparable probablement à l'extension forestière maximale de l'Holocène moyen (§ 4,3,2),
- le stade 5d, phase de refroidissement, correspond en particulier à une forte extension des *Podocarpus* montagnards (§ 3,1), associée au recul très net des taxons forestiers,
- les stades 5c et 5a sont deux périodes moins chaudes que le 5e : elles présentent un développement plus faible des taxons forestiers (pic modéré des *Caesalpinaceae*),
- le stade 5b est une période intermédiaire plus fraîche qui présente un développement plus réduit des *Podocarpus*,
- le stade 4 (ca. 75.000 à 60.000 ans) est une période de refroidissement comparable au stade 5d, marquée par l'extension des *Podocarpus* et le recul de la plupart des taxons forestiers.
- Le stade 3 (ca. 60.000 à 24.000 ans) est le plus mal connu. On peut seulement dire que les pollens des taxons forestiers fluctuent avec des pourcentages nettement inférieurs à ceux de l'Eémien ou de l'Holocène.

#### 4,3,2) Les sédiments lacustres de basse altitude.

L'histoire de la forêt africaine est beaucoup mieux connue pour les 28.000 derniers millénaires, grâce aux études polliniques effectuées sur les sédiments des lacs Bosumtwi au Ghana et Barombi Mbo dans l'ouest Cameroun. Les sédiments étudiés au Bosumtwi remontent à environ 28.000 ans BP (Maley & Livingstone, 1983; Maley, 1987, 1989, 1991 et en prépa.) et au Barombi Mbo à une date similaire (Maley & Brenac, 1987; Brenac, 1988; Maley, 1989, 1991; Giresse & al., 1994; Maley & Brenac, à paraître). On a ainsi des informations assez précises pour la fin du stade 3, le stade 2 qui a comporté le dernier maximum glaciaire et enfin le stade 1 qui correspond essentiellement à l'Holocène.

En résumé, d'après les publications citées ci-dessus, au Ghana, dans la région du Bosumtwi où les collines entourant le lac culminent entre 500 et 600 m, les phénomènes suivants ont été mis en évidence (Fig.7):

- entre 28.000 et 24.000 ans BP (fin stade 3) existait une forêt avec un élément montagnard (*Olea capensis*, syn. *O. Hochstetteri*), sous un climat relativement humide et frais,
- de 24.000 à 19 / 20.000 ans cette forêt régresse progressivement,
- de 19.000 à 15.000 ans, sous l'effet d'un climat très aride, disparition de la forêt (les pollens arborés étaient alors inférieurs à 5%), remplacée par une formation très ouverte, qu'on pourrait comparer, non à une savane de basse altitude, mais à une prairie de moyenne altitude comportant des bouquets d'arbres épars constitués de taxons montagnards et de quelques taxons forestiers dont l'aire s'étend aussi en plaine (cf. Schnell, 1977; Letouzey, 1968, 1985)(§ 3.1).
- Ensuite, après 15.000 ans, le climat s'améliorant, la forêt recolonise la région avec une première pulsation positive vers 13.500 ans BP. Un retour à des conditions plus sèches se note entre 12.000 et 10.000 ans BP : cette phase pourrait correspondre en partie au "Dryas récent" des plus hautes latitudes (Talbot & Johannessen, 1992).
- Entre 9500 et 8500 ans BP, en même temps que l'élément montagnard disparaît, la forêt se réinstalle complètement puis se maintient jusqu'à l'Actuel.

Dans l'ouest du Cameroun, pour le Barombi Mbo, lac situé vers 300 m d'altitude et avec des collines voisines culminant entre 400 et 600 m, les faits et interprétations principales sont les suivantes (Fig.7):

- Entre 24 / 29.000 ans (la sédimentation est perturbée vers la base de la carotte, cf. Giresse et al., 1991) et 20.000 ans BP existait une forêt riche en *Caesalpinaceae* qui incluait aussi un élément montagnard (essentiellement *Olea capensis* syn. *O. Hochstetteri*). L'importance de cet élément montagnard pourrait s'expliquer par un milieu de type forêt de nuage sur les collines qui dominent le lac (§ 3,1)(Brenac, 1988; Maley, 1987, 1989, 1991). On peut rappeler ici qu'au Congo, sur les Plateaux Batéké, dans un site à une altitude d'environ 600 m, Elenga (1992) a mis en évidence avant l'Holocène une phase forestière largement dominée par une association de type afro-montagnard, avec environ 60% des spectres polliniques composés par *Podocarpus*, qui était dominant (50%), avec *Ilex mitis* et *Olea capensis*; le développement de cette association montagnarde a été expliqué par l'importance des couvertures nuageuses (Elenga & al., 1991; Maley & Elenga, 1993).
- Au Barombi Mbo, une phase sèche est intervenue brutalement vers 20.000 ans BP, faisant régresser la forêt au profit de végétations plus ouvertes. Cette situation perdure jusque vers 14.000 ans, toutefois les pourcentages des pollens arborés oscillant autour de 40%, on en déduit que le climat était beaucoup moins aride qu'au Ghana, où les pollens arborés étaient inférieurs à 5%, et que des îlots forestiers importants avaient subsisté dans cette région. Cette interprétation est confirmée par des études isotopiques effectuées sur la matière organique

détritique, venant du bassin versant, et conservée dans les sédiments de cette époque : les mesures du  $\delta C^{13}$  présentent des valeurs situées en moyenne vers la limite inférieure des valeurs typiquement forestières (Giresse & al.,1994).

- Entre 14.000 et 9500 ans BP on assiste à une phase de recolonisation forestière, avec, entre 11.500 et 10.400 ans BP, une phase plus aride qui pourrait correspondre en partie à la période du "Dryas récent" (Giresse & al.,1994; Maley & Brenac, à paraître), situé classiquement entre 11.000 et 10.000 ans BP.

- A partir de cette date et jusque vers 3000 ans BP, la forêt a présenté son extension maximum (les pollens d'herbacées, essentiellement des Gramineae, oscillent entre 0 et 3 %).

- A partir de 3000 ans BP survient un fort accroissement des pollens de Gramineae, qui culmine entre 2500 et 2000 ans BP avec des valeurs de près de 40%, témoignant d'une phase brutale d'ouvertures et de recul de la forêt, associée à une érosion intense (Maley,1992). Ces phénomènes, dont on retrouve des témoins synchrones en d'autres points de l'Afrique tropicale humide (Uganda, Zaïre central et oriental, nord Ethiopie, sud du bassin du Tchad, etc), mais aussi jusqu'au Sahel (Maley,1981; Lézine,1989), du fait de leurs caractères généralisés, résultent d'une importante variation climatique (Maley,1992). Ces ouvertures et ce recul de la forêt, survenus au moment du 1er Age du Fer, auraient probablement facilité la pénétration du massif forestier par des Bantous porteurs du Fer (Schwartz,1992). Il faut aussi remarquer que ces ouvertures survenues brutalement dans la forêt dense africaine, constituent un début de fragmentation qui s'est produit durant un interglaciaire, c'est à dire durant une période globalement chaude. En forêt Amazonienne une phase comparable de destruction est survenue dans sa partie orientale à l'Holocène moyen, entre ca. 8.000 et 4.000 ans BP, et a été mise en évidence dans les sédiments lacustres de Carajas par la présence de nombreux débris de charbons de bois (Absy & al.,1991; Servant & al.,1993; Martin & al.,1993). D'un point de vue chronologique, ce recul de la forêt Amazonienne est déphasé par rapport à l'Afrique équatoriale. **On peut donc conclure que les forêts tropicales peuvent se fragmenter durant des phases froides ou des phases chaudes et, de ce fait, sous l'influence de mécanismes climatiques différents.**

- Après 2000 ans BP la forêt transgresse à nouveau en regagnant une partie du terrain perdu, sans atteindre toutefois la forte extension de l'Holocène inférieur et moyen. Les pollens d'*Elaeis guineensis* (Palmier à huile) ont augmenté alors rapidement durant cette nouvelle phase d'extension. La première apparition du pollen de ce palmier, avec de faibles pourcentages, se produit vers le début de l'Holocène, en même temps que la forêt se réinstalle. En fait ce palmier appartient à la végétation forestière africaine : son pollen est signalé tout d'abord à l'Eocène en Guinée, près de Konakry (Zaklinskaya & Prokofyev,1971) et au Miocène dans le delta du Niger avec des pourcentages qui peuvent atteindre 10% (Zeven,1964). Le palmier à huile est un arbre pionnier qui se développe naturellement vers la périphérie de la forêt et aussi dans les ouvertures intervenant en forêt, quelque soit leurs origines (Letouzey,1978,1985; Maley & Brenac, à paraître). Au cours de l'Holocène, sa première grande extension, survenue entre ca. 3000 et 2500 ans BP, s'est effectuée en parallèle de celle d'*Alchornea type cordifolia*, autre pionnier important (Fig. 8). Des analyses polliniques effectuées au Barombi Mbo et pour d'autres sites à l'intérieur du bloc forestier ou à la périphérie, indiquent aussi une seconde phase d'accroissement significatif de ce palmier entre ca. 1200 et 700 ans BP (Reynaud-Farrera & al.,1996; Zogning & al., à paraître; Maley & Brenac, à paraître). Il semblerait donc que ces diverses extensions survenues au cours de l'Holocène récent aient eu un caractère tout à fait naturel. Ce ne serait peut-être qu'au cours du dernier millénaire que le Palmier à huile aurait été parfois favorisé par l'Homme pour conduire assez récemment à sa véritable domestication (Zeven,1967; Maley & Brenac, à paraître).

- Les derniers 500 ans (estimation) manquent sur la carotte étudiée au Barombi Mbo.

La comparaison des deux sites est importante (Fig.9). Tout d'abord les points similaires sont :

- avant ca. 20.000 ans, la fin, plus ou moins progressive, d'une phase forestière de type montagnard,

- entre 19 - 20.000 ans et 14 - 15.000 ans, une régression forestière maximum, sauf pour une série de refuges forestiers où la biodiversité a pu se conserver,

- de 14 - 15.000 ans à ca. 9.500 ans BP, une phase de recolonisation forestière entrecoupée d'une oscillation négative qu'on pourrait rapprocher du "Dryas récent" (Maley & Brenac, à paraître),

- de ca. 9.500 ans BP à l'Actuel, d'abord une phase d'extension forestière maximum, puis à partir d'environ 4.000 ou 3000 ans BP, suivant les secteurs, une régression progressive, avec une phase particulièrement brutale entre 2500 et 2000 ans BP.

- depuis environ 2000 ans BP est intervenue une nouvelle phase d'extension qui a conduit progressivement aux limites actuelles du massif forestier.

Ce qui différencie surtout les deux sites est en premier lieu la disparition de la forêt dans la région du Bosumtwi au cours du dernier maximum glaciaire et, au contraire, son maintien dans l'ouest du Cameroun. Ces données confirment bien les conclusions des biogéographes sur la présence d'un important Refuge forestier dans cette dernière région (Fig.5), ce qui expliquerait la coupure de la Cross River, si on estime que la forêt avait

disparu plus à l'ouest. La seconde différence notable est le maintien de la forêt dans la région du Bosumtwi durant l'Holocène supérieur, car on n'y observe pas, comme au Barombi Mbo, de régression forestière brutale entre ca. 2500 - 2000 ans BP. Par contre, au Bosumtwi, Talbot et al. (1984) ont mis en évidence une forte régression lacustre vers 3700 ans BP qui n'a pas correspondu à un recul de la forêt autour de ce lac, mais qu'on doit probablement associer à la réouverture de la coupure du Dahomey (cf. une discussion de l'évolution climatique dans Maley, 1991). En effet, les hauts niveaux lacustres de l'Holocène inférieur et surtout de l'Holocène moyen ont correspondu à un climat nettement plus humide que celui de l'Holocène récent (après 3700 ans BP) et surtout de l'Actuel (Maley, 1989, 1991). De ce fait, il est très probable que la reconquête forestière du début de l'Holocène ait complètement submergé la coupure du Dahomey et que la forêt ait largement transgressé au delà de ses limites actuelles, particulièrement à l'Holocène moyen qui a été la période la plus humide. A ce propos, on peut signaler que des souches d'arbres fossiles, typiques d'une forêt dense, ont été trouvées sur le littoral du Congo, dans un secteur actuellement couvert de savanes, et datées de l'Holocène moyen, confirmant ainsi pour cette époque une extension forestière au delà de sa limite actuelle (Schwartz et al., 1990).

#### 4,4) Conclusions.

Le fait, d'une part, que la dernière période de fragmentation maximum du bloc forestier ait été associée à la dernière grande extension glaciaire du stade isotopique 2 (entre 20 et 15.000 ans BP) et d'autre part, que la phase d'extension forestière la plus forte ait été corrélative de l'optimum thermique de l'Holocène moyen, fournit un modèle des fluctuations extrêmes du bloc forestier africain, qu'on pourrait appliquer aux périodes antérieures du Quaternaire, tout au moins aux derniers 800.000 ans (Pléistocène supérieur) (§ 4). Les "périodes intermédiaires" de refroidissement (comparables à la période d'environ 28.000 à 20.000 ans BP) ou de réchauffement (comparables à la période d'environ 15.000 à 9500 ans BP) semblent avoir correspondu, respectivement, à des diminutions où à des accroissements des surfaces couvertes par la forêt.

Ainsi, lorsqu'on se réfère au schéma de la figure 4, on pourrait conclure que depuis 800.000 ans, les phases d'extension forestière de type Holocène (l'ensemble des surfaces couvertes actuellement par la forêt dense est déjà en net retrait par rapport à l'extension maximum de l'Holocène moyen : § 4,3) ont dû correspondre à environ 10% du temps écoulé. Les phases de fragmentation maximum, comparables à l'état qu'on a essayé de reconstituer pour la phase aride et fraîche située entre 20 et 15.000 ans BP, avec les biotopes forestiers conservés dans une série de refuges (fig.5), ont correspondu aussi probablement à moins de 10% du temps écoulé.

Toutefois des études polliniques effectuées récemment par Dupont & Agwu (1992) sur une carotte marine prélevée au large de la Guinée occidentale (19° 5' W - 9° 34' N) et qui remonte à environ 800.000 ans, montrent que les grandes fluctuations de la végétation forestière n'auraient débuté que durant le stade 7, soit depuis environ 250.000 ans. Toutefois, pour une carotte située à environ 500 km du continent, il est difficile de faire la part dans les variations polliniques de ce qui est effectivement dû aux variations de la végétation et particulièrement des limites entre différents domaines, de celles dues aux variations des agents de transport des pollens (vents et courants marins de différentes origines) qui ont pu être déphasés par rapport aux conditions actuelles qui servent de référence (Hooghiemstra & Agwu, 1986, 1988; Dupont & Agwu, 1991; Calleja & al. 1993). De plus, on peut noter que pour tous les dépôts du Cénozoïque supérieur, à partir du début du Miocène, qui ont été examinés par Morley et Richards (1993) dans le delta du Niger, c'est vers la base du Pléistocène qu'ils ont noté les pourcentages les plus élevés du pollen de Gramineae, mettant en évidence une forte aridité avec déjà probablement une fragmentation importante de la forêt dans ce secteur. Concernant le cône sous-marin du fleuve Congo-Zaïre, Jansen & al. (1986) ont montré que, contrairement aux résultats de Dupont & Agwu (1991), la période allant de ca. 800.000 à 300.000 ans aurait été plus aride sur le bassin versant de ce fleuve, qui est actuellement recouvert en grande partie par la forêt dense, et relativement plus humide de ca. 250.000 ans à l'Actuel. Des déphasages climatiques entre les zones nord tropicale et équatoriale auraient donc pu exister par périodes (Jansen & al., 1986). L'étude d'autres carottes marines et surtout de longues carottes prélevées dans des lacs de la zone forestière, comme les lacs Bosumtwi et Barombi Mbo qui sont situés dans des cratères âgés d'environ 1 Ma, permettront d'avoir des données plus précises sur l'histoire de la forêt africaine au Pléistocène moyen. Avant 800.000 ans et en remontant jusqu'au début des premières grandes glaciations sur l'Hémisphère Nord vers 2,5 Ma (Fig. 4), l'amplitude des variations climatiques n'était pas aussi grande, ce qui permet de penser que les fluctuations du bloc forestier africain n'ont pas dû être aussi fortes.

Finalement, en se basant sur les données disponibles, il semble donc que l'état le plus commun, celui ayant occupé de 80 à 90% du temps au Pléistocène supérieur, serait celui des "périodes intermédiaires", avec des massifs forestiers relativement fragmentés, mais avec cependant des surfaces nettement plus importantes que celles des refuges postulés pour les phases arides des stades isotopiques 6 et 2. Les stone-lines qui sont constitués par une concentration de cailloutis plus ou moins grossiers à la base de la plupart des sols forestiers,

pourraient être des indices de l'extension de vastes secteurs anciennement déforestés. En effet, ces stone-lines ont été interprétées par de nombreux auteurs comme d'anciens pavages d'érosion formés sous des climats de type semi-aride et associés à des végétations très ouvertes (cf. Vogt, 1966; Lanfranchi & Schwartz, 1991). Par exemple, dans le nord du Congo (région de la Sangha), des stone-lines ont été observées recouvertes d'ateliers préhistoriques en place du Sangoen, permettant ainsi à Lanfranchi et Schwartz (1991) de situer une phase semi-aride au "Maluékien", entre environ 70.000 et 40.000 ans, illustrant ce qu'on appelle ici une "période intermédiaire". En d'autres secteurs une autre stone-line s'est formée à l'extrême fin du Pléistocène lors d'une forte reprise de l'érosion (Giresse & al., 1982; J. & F. Runge, 1995).

Les associations forestières des "périodes intermédiaires" définies ci-dessus, auraient aussi comporté des pourcentages plus ou moins importants de taxons montagnards, comme on l'a noté ci-dessus pour le Bosumtwi, le Barombi Mbo et sur les Plateaux Batéké (§ 4,3,2). Du fait de l'abaissement des températures, les formations montagnardes ont été entraînées à plus basse altitude, où elles ont pu entrer en contact avec des formations forestières de plaine, au gré des accidents topographiques et des conditions climatiques locales. Les conditions climatiques déterminées par les couvertures nuageuses ou les brouillards auraient facilité de tels phénomènes (§ 3.1). C'est probablement durant ces longues "périodes intermédiaires" qu'ont eu lieu des migrations de taxons montagnards (Maley, 1987, 1989, 1991; Maley & Brenac, à paraître), expliquant par exemple pourquoi les montagnes du Cameroun et de l'Est Africain ont en commun de nombreuses espèces ou des espèces très proches, tant dans la flore : 53% des espèces de la forêt montagnarde et 49% de celles des prairies montagnardes sont communes entre le Mont Cameroun et l'Est Africain (Hall, 1973), que dans la faune (Eisentraut, 1963, 1970). Les périodes durant lesquelles des végétations montagnardes ont cotoyé des végétations de basse altitude ont dû être très favorables à des échanges géniques et à des phénomènes de spéciation (cf. Gentry, 1989).

### References

- Absy, M.L., Cleef, A.L., Fournier, M., Martin, L., Servant, M., Sifeddine, A., Da Silva, M.F., Soubies, F., Suguio, K., Turcq, B. & Van der Hammen, Th. 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. *Comptes Rend. Acad. Sc.*, Paris, II, **312**:673-678.
- Achoundong, G. 1985. Etude écologique et floristique de la végétation des collines de Yaoundé au-dessus de 1000m. Thèse Ecologie Végétale, Univ. Yaoundé, 301 pp.
- Amiet, J.L. 1987. Aires disjointes et taxons vicariants chez les Anoures du Cameroun : implications paléoclimatiques. *Alytes* **6**, 99-115.
- Aspliden, C.I. & Adefolalu, D. 1976. The mean troposphere of West Africa. *J. Appl. Meteor* **15**, 705- 716.
- Aubréville, A. 1949. Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale. *Soc. Edif. Géogr. Marit. et Colon.* 99 p. Paris.
- Aubréville, A. 1955. La disjonction africaine dans la flore forestière tropicale. *C.R. Soc. Biogéographie* **278**, 42-49.
- Aubréville, A. 1962. Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia* **2**, 16-84.
- Aubréville, A. 1964. Vues d'ensemble sur la géographie et l'écologie des Conifères et Taxacées - à propos de l'ouvrage de Rudolf Florin. *Adansonia* **4**, 8-18.
- Aubréville, A. 1968. Les Césalpinioïdées de la flore Camerouno-Congolaise. Considérations taxinomiques, chorologiques, écologiques, historiques et évolutives. *Adansonia* **8**, 147-175.
- Aubréville, A. 1973a. Déclin des genres de Conifères tropicaux dans le temps et l'espace. *Adansonia* **13**, 5-35.
- Aubréville, A. 1973b. Distribution des Conifères dans la Pangée, essais. *Adansonia* **13**, 125-133.
- Aubréville, A. 1975. Essais sur l'origine et l'histoire des flores tropicales africaines. Application de la théorie des origines polytopiques des Angiospermes tropicales. *Adansonia* **15**, 31-56.
- Awad, M.Z. & Breir, F.A. 1993. Oligo-Miocene to Quaternary palaeoenvironment in Gezira area, central Sudan. In *Geoscientific Research in Northeast Africa*, Thorweihe & Schandemeier (eds), 465-470. A.A. Balkema, Rotterdam Publ.
- Awad, M.Z. 1994. Stratigraphic, palynological and paleoecological studies in the east-central Sudan (Khartoum & Kosti basins), late Jurassic to Mid-Tertiary. *Berliner Geow. Abh.*, **A**, 161.
- Axelrod, D.I. & Raven, P.H. 1978. Late cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. In *Biogeography and Ecology of Southern Africa*, Werger, M.J.A & Van Bruggen, A.C. (eds), 77-130, W. Junk Publ., The Hague.
- Bahuchet, S. 1993. History of the inhabitants of the central African rain forest : perspectives from comparative linguistics. In *L'alimentation en forêt tropicale : interactions bioculturelles et applications au développement.*, C. Hladik & al. (eds), 37-54, Parthenon/ UNESCO, Publ. Paris.

- Barker, P.F., Kennett, J.P. & al. (les 25 participants du ODP Leg 113) 1988. Résultats préliminaires de la campagne 113 du Joides-Resolution (Ocean Drilling Program) en mer de Weddell : histoire de la glaciation Antarctique. *C.R.Acad.Sc.*, Paris, II, **306**, 73-78.
- Barron, J., Larsen, B., Baldauf, J.G. & al. 1988. Early glaciation of Antarctica. *Nature*, **333**, 303-304.
- Bengo, M.D. & Maley, J. 1991. Analyses des flux polliniques sur la marge sud du Golfe de Guinée depuis 135 000 ans. *C.R.Acad.Sc.*, Paris, II, **313**, 843-849.
- Blanc, P. 1989. Biologie des plantes de sous-bois tropicaux. *Thèse Sc.*, Université de Paris VI.
- Blanc, P. 1995. Disjonctions et singularités dans les flores hygrophiles de sous-bois en Afrique. *Actes Coll.Intern.PhytogéographieTropicale*, Paris, Publ. ORSTOM, 26-38.
- Boltenhagen, E., Dejax, J. & Salard-Cheboldaef, M. 1985. Evolution de la végétation tropicale africaine du Crétacé à l'Actuel d'après les données de la palynologie. *Bull.Sect.Sc.*, Paris, **8**, 165-194.
- Bond, W.J. 1989. The tortoise and the are : ecology of Angiosperm dominance and Gymnosperm persistence. *Biol.J.Linnean Soc.* **36**, 227-249.
- Bonifay, D. & Giresse, P. 1992. Middle to late Quaternary sediment flux and post-depositional processes between the continental slope off Gabon and the mid-Guinean margin. *Marine Geology* **106**, 107-129.
- Bonnefille, R. 1980. Vegetation history of savanna in East Africa during the Plio-Pleistocene. *IV nt.Palynol.Conf.*, Lucknow **3**, 75-89.
- Bonnefille, R. 1983. Evidence for a cooler and drier climate in the Ethiopian uplands towards 2.5 Myr ago. *Nature* **303**, 487-491.
- Bonnefille, R. 1984. Cenozoic vegetation and environments of early hominids in East Africa. *The evolution of the East Asian environment-Palaeobotany, Palaeozoology and Palaeoanthropology* **3**, R.O. Whyte (ed), 579-612. Centre Asian Studies Publ., Univ. Hong Kong.
- Bonnefille, R. & Riollet, G. 1988. The Kashiru pollen sequence (Burundi) : palaeoclimatic implications for the last 40,000 yr B.P. in tropical Africa. *Quat.Res.* **30**, 19-35.
- Bonnefille, R. & Vincens, A. 1977. Représentation pollinique d'environnement arides à l'est du lac Turkana (Kenya). *Bull.Ass.Fr.Et.Quat.* **50**, supplm., 235-247.
- Boudouresque, L., Dubois, D., Lang, J. & Trichet, J. 1982. Contribution à la stratigraphie et à la paléogéographie de la bordure occidentale du bassin des lullemeden au Crétacé supérieur et au Cénozoïque (Niger et Mali, Afrique de l'Ouest). *Bull. Soc. Géol. France*, (7) **24**, 685-695.
- Boureau, E., Cheboldaef-Salard, M., Koeniguer, J.C. & Louvet, P. 1983. Evolution des flores et de la végétation tertiaires en Afrique au nord de l'équateur. *Bothalia* **14**, 355-367.
- Brenac, P. 1988. Evolution de la végétation et du climat dans l'Ouest Cameroun entre 25.000 et 11.000 ans BP. *Actes Xème Symposium Ass.Palynologues Langue Française*, *Trav.Sect.Sci. & Tech.Inst. Français Pondichéry* **25**, 91-103.
- Brenan, J.P.M. 1978, Some aspects of the phytogeography of tropical Africa. *Ann.Missouri Bot. Gard.* **65**, 437-478.
- Breteler, F.J. 1990. Gabon's evergreen forest : the present status and its future. *Mitt.Inst.Allg. Botan. Hamburg* **23**, 219-224.
- Broecker, W.S. & Denton, G.H. 1989. The role of ocean-atmosphere reorganization in glacial cycles. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **53**, 2465-2501.
- Bruijnzeel, L.A. & Proctor, J. 1993. Hydrology and biochemistry of tropical montane cloud forests : what do we really know ? In *Tropical montane cloud forests*. L.S.Hamilton, J.O.Juvik & F.N. Scatena (eds), East-West Center, Hawaiï, Publ., 25-46.
- Burke, K. 1976. Neogene and Quaternary tectonics of Nigeria. In *Geology of Nigeria*, C.A.Kogbe (ed) Elizabethan Publ., Lagos, 363-369.
- Cahen, L. 1954. Géologie du Congo Belge. Le Cénozoïque **13**, 323-332. Liège, Vaillant-Carmanne.
- Calleja, M., Rossignol-Strick, M. & Duzer, D. 1993. Atmospheric pollen content off West Africa. *Rev.Palaeobota.& Palyno.* **79**, 335-368.
- Carlquist, S. 1975. Ecological strategies of xylem evolution. Univ. California Press, Berkeley.
- Carcasson, R.H. 1964. A preliminary survey of the zoogeography of African butterflies. *East Afr. Wild Life J.* **2**, 122-157.
- Cavagnetto, C. & Anadon, P. 1996. Preliminary palynological data on floristic and climatic changes during the Middle Eocene-Early Oligocene of eastern Ebro basin, northeast Spain. *Rev. Palaeobota. & Palyno.* **92**, 281-305.
- Cavalli-Sforza, L.L., Menozzi, P. & Piazza, A. 1993. Demic expansions and human evolution. *Science* **259**, 639-646.

- Cerling, T.E. 1992. Development of grasslands and savannas in East Africa during the Neogene. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., Global & Planetary Change*, **97**, 241-247.
- Cerling, T.E., Wang, Y. & Quade, J. 1993. Expansion of C4 ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene. *Nature* **361**, 344-345.
- Cheek, M. & Cable, S. 1994. Mapping plant biodiversity on Mount Cameroon. *14 th Congress Ass. Et. Tax. Flore Afrique Trop.*, Univ. Wageningen, Abstract & Poster, p. 33 & 138.
- Citeau, J., Carn, M., Fongang, S. & Sagna, P. 1994. Relationships between western Africa ITCZ and St. Helena Anticyclone suggested by a watch of Meteosat-WV Channel. Proc. Intern. Conf. on Monsoon Variability & Prediction. *World Meteo Org. TD* **619**, 1: 93-98.
- Coetzee, J.A. 1978a. Climatic and biological changes in south-western Africa during the Late Cainozoic. *Palaeoecology of Africa*, **10**, 13-29.
- Coetzee, J.A. 1978b. Phytogeographical aspects of the chain of mountains on the eastern side of Africa. in *Geocological relations between the southern temperate zone and the tropical mountains*. C. Troll et W. Lauer ed., 482-496. Steiner, Wiesbaden.
- Coetzee, J.A. & Muller, J. 1984. The phytogeographic significance of some extinct Gondwana pollen types from the Tertiary of the southwestern Cape (South Africa). *Ann. Missouri Bot. Gard.* **71**, 1088-1099.
- Colyn, M.M. 1987. Les Primates des forêts ombrophiles de la cuvette du Zaïre : interprétations zoogéographiques des modèles de distribution. *Revue Zool. afr.* **101**, 183-196.
- Colyn, M.M. 1991. L'importance zoogéographique du bassin du fleuve Zaïre pour la spéciation : le cas des Primates Simiens. *Annales Musée R. Afr. Cent., Sc. Zool.*, Tervuren, **264**, 250 p.
- Colyn, M.M., Gautier-Hion, A. & Verheyen, W. 1991. A re-appraisal of palaeoenvironmental history in Central Africa : evidence for a major fluvial refuge in the Zaire basin. *J. Biogeography* **18**, 403-407.
- Cowan, R.S. & Polhill, R.M. 1981. Taxonomic part. Detarieae & Amherstieae. in *Advances in Legume systematics*. R.M. Polhill & P.H. Raven eds., Royal Botanic Gardens, Kew, 1, 117-142.
- Crowe, T.M. & Crowe A.A. 1982. Patterns of distribution, diversity and endemism in Afrotropical birds. *J. Zool., London* **198**, 417-442.
- De Beaulieu, J.L., Pons, A. & Reille, M. 1988. Histoire de la flore et de la végétation du Massif Central français depuis la fin de la dernière glaciation. *Cahier Micropal., CNRS*, **3(4)**, 5-36.
- Denys, C., Chorowicz, J. & Jaeger, J.J. 1985. Tectogenèse et évolution des faunes de rongeurs et autres mammifères du rift est-africain au Mio-Pliocène. Mise en évidence de corrélations. *Bull. Soc. Géol. France*, **(8)**, 381-389.
- De Ploey, J., Lepersonne, J. & Stoops, G. 1968. Sédimentologie et origine des sables de la série des Sables Ocre et de la Série des "Grès Polymorphes" (Système du Kalahari) au Congo Occidental. *Musée Roy. Afr. C., Tervuren, Annales in 8°, Sc. Géol.*, **61**, 72 p.
- De Robin, 1988. The Antarctic ice sheet, its history and response to sea level and climatic changes over the past 100 million years. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **67**, 31-50.
- Doyle, J.A. 1978. Fossil evidence on the evolutionary origin of tropical trees and forests. In *Tropical trees as living systems*. Tomlinson, P.B. & Zimmermann, M.H. (eds), Cambridge Univ. Press, 3-30.
- Doyle, J.A., Biens, P., Doerenkamp, A. & Jardiné, S. 1977. Angiosperm pollen from the pre-Albian lower Cretaceous of equatorial Africa. *Bull. Cent. Rech. Explor. Prod. Elf-Aquitaine*, **1**, 451-473
- Doyle, J.A., Jardiné, S. & Doerenkamp, A. 1982. Afropollis, a new genus of early Angiosperm pollen, with notes on the Cretaceous palynostratigraphy and paleoenvironments of northern Gondwana. *Bull. Centres Rech. Explor. Prod. Elf-Aquitaine* **6**, 39-117.
- Doyle, J.A., Hotton, C.L. & Ward, J.V. 1990a. Early Cretaceous tetrads, zonosulculate pollen, and Winteraceae. I. Taxonomy, morphology and ultrastructure. *American J. Bota.* **77**, 1544-1557.
- Doyle, J.A., Hotton, C.L. & Ward, J.V. 1990b. Early Cretaceous tetrads, zonosulculate pollen, and Winteraceae. II. Cladistic analysis and implications. *American J. Bota.* **77**, 1558-1568.
- Doyle, J.A. & Hotton, C.L. 1991. Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context. In *Pollen and Spores. Patterns of diversification*. Blackmore S. & Barnes S.H. (eds), *The Systematics Assoc.*, **44**, 169-195, Clarendon Press, Oxford.
- Doyle, J.A. & Donoghue, M.J. 1993. Phylogenies and angiosperm diversification. *Paleobiology* **19**, 141-167.
- Doyle, J.A. & Le Thomas, A. 1996. Phylogenetic analysis and character evolution in Annonaceae. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Adansonia*, **18**, 279-334.
- Dupéron-Laudouneix, M. & Dupéron, J. 1995. Inventory of Mesozoic and Cenozoic woods from equatorial and north equatorial Africa. *Rev. Palaeobotany & Palyno.* **84**, 439-480.

- Dupéron-Laudouneix, M. & Pons, D. 1985. Nouvelle étude de *Mesembrioxylon libanoticum* Edwards (Conifère du Mésozoïque supérieur) ; intérêts paléogéographique, biostratigraphique et paléoclimatique. *Giornale Bot. Ital.* **119**, 151-166.
- Dupont, L.M. & Agwu, C.O.C. 1991. Environmental control of pollen grain distribution patterns in the Gulf of Guinea and offshore NW-Africa. *Geologische Rundschau* **80**, 567-589.
- Dupont, L.M. & Agwu, C.O.C. 1992. Latitudinal shifts of forest and savanna in NW Africa during the Brunhes chron : further marine palynological results from site M 16415 (9°N-19°W). *Veget.Hist.Archaeobot.* Springer, **1**, 163-175.
- Eisentraut, M. 1963. *Die Wirbeltiere des Kamerungebirges*. Hamburg, Parey. 353 pp.
- Eisentraut, M. 1970. Eiszeitklima und heutige Tierverbreitung im tropischen Westafrika. *Umschau Wiss. & Techn., Frankfurt a.M.*, **3**, 70-75.
- Elenga, H. 1992. Végétation et climat du Congo depuis 24.000 ans BP. Analyse palynologique de séquences sédimentaires du pays Batéké et du littoral. *Thèse Sc., Univ. Aix-Marseille*.
- 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.
- El Sabrouty, N. 1984. Palynological studies on some Tertiary sedimentary rocks from the NW desert of Egypt. *Thèse Géol., Univ.Sohag Assiut*.
- Endler, J.A. 1982. Pleistocene forest refuges: fact or fancy. In *Biological diversification in the tropics*, (ed.) G.T.Prance, 641-657, Columbia Univ.Press, New-York.
- Fedorov, A.A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *J.Ecology* **54**, 1-11.
- Flohn, H. 1971. Tropical circulation pattern. *Bonner Meteo. Abh.* **15**, 55 p.
- Flohn, H. 1978. Comparison of Antarctic and Arctic climate and its relevance to climatic revolution. In *Antarctic glacial history and world palaeoenvironments*. (ed) Van Zinderen Bakker, E.M. 3-13, Balkema Publ., Rotterdam.
- Flohn, H. 1982. Oceanic upwelling as a key for abrupt climatic change. *J. Meteo. of Japan* **60**, 268-273.
- Flohn, H. 1984. Climate evolution in the Southern Hemisphere and the equatorial region during the Late Cenozoic. In *Late Cainozoic palaeoclimates of the Southern Hemisphere*. (ed.) J.C.Vogel, A.A. Balkema Publ., Amsterdam, 5-20.
- Flohn, H. 1987. The role of large-scale ice sheets in climatic history. In *The physical basis of ice sheet modelling*. *Int.Ass.Hydrol.Sc.Publ.* **170**, 231-241.
- Fontaine, B. 1991. Variations pluviométriques et connexions climatiques : l'exemple des aires de mousson indienne et ouest-africaine. *Sécheresse* **2**, 259-264.
- Frédoux, A. & Tastet, J.P. 1993. Analyse pollinique d'une carotte marine au large de la Côte d'Ivoire. Variations de la végétation et du climat depuis 225.000 ans. *Palynosciences*, **2**, 173-188.
- Frédoux, A. 1994. Pollen analysis of a deep-sea core in the Gulf of Guinea : vegetation and climatic changes during the last 225,000 years B.P. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **109**, 317-330.
- Gentry, A.H. 1989. Speciation in tropical forests. In *Tropical forests. Botanical dynamics, speciation and diversity*. (eds.) Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C. & Balslev, H. 113-134. Academic Press, London.
- Germeraad, J.H., Hopping, C.A. & Muller, J. 1968. Palynology of Tertiary sediments from tropical areas. *Rev. Palaeobotan. Palyno.*, **6**, 189-348.
- Gioda, A., Acosta Baladon, A.N., Fontanel, P., Hernandez Martin, Z. & Santos, A.. 1992. L'arbre fontaine. *La Recherche* (n° 249) **23**, 1400-1408.
- Giresse, P., Bongo-Passi, G., Delibrias, G. & Duplessy, J.C. 1982. La lithostratigraphie des sédiments hémipélagiques du delta du fleuve Congo et ses indications sur les paléoclimats de la fin du Quaternaire. *Bull.Soc. Géol.France*, **24**: 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.
- 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.
- Gros, J.P. 1990. Etudes xylotomiques et systématiques de bois fossiles cénozoïques de la basse vallée de l'Omo, Ethiopie. Leurs apports à la connaissance des Bignoniaceae, Irvingiaceae, Mimosaceae, Rubiaceae fossiles et à la reconstitution des flores et végétations ligneuses passées. *Thèse Sc., Univ. Cl. Bernard, Lyon I*, 2 t., 560 p.

- Grubb, P. 1982, Refuges and dispersal in the speciation of African mammals. In *Biological diversification in the tropics*,(ed) Prance, G.T. 537-553. Columbia Univ.Press, New York.
- Guillaumet, J.L. 1967. Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire). *Mémoire ORSTOM*, **20**, 247 p.
- Guinet, P., El Sabrouy, N., Soliman, H.A. & Omran A.M. 1987. Etude des caractères du pollen des Légumineuses - Mimosoideae des sédiments Tertiaires du nord-ouest de l'Egypte. *Mém. Trav. Ecole Pratiq.Htes Et., Inst.Montpellier* **17**,159-171.
- Guinet, P. & Salard-Cheboldaeff,M. 1975. Grains de pollen du Tertiaire du Cameroun pouvant être rapportés aux Mimosacées. *Boissiera* **24**, 21-28.
- Guiraud, R. & Maurin, J.C. 1991. Le rifting en Afrique au Crétacé inférieur : synthèse structurale, mise en évidence de deux étapes dans la genèse des bassins, relations avec les ouvertures océaniques péri-africaines. *Bull.Soc.Géol.France* **162**, 811-823.
- Haffer, J. 1982. General aspects of the Refuge theory. In *Biological diversification in the tropics*, (ed.) G.T.Prance, Columbia Univ.Press, New-York, 641-657.
- Haffer, J. 1993. Time's cycle and time's arrow in the history of Amazonia. *Biogeographica (C.R. Soc. Biogeographie)* Paris, **69**, 15-45.
- Haffer, J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia : an overview. *Biodiversity and Conservation*, **6**, 451-476.
- Hall, J.B. 1984. Juniperus excelsa in Africa : a biogeographical study of an Afromontane tree. *J. Biogeography* **11**, 47-61.
- Hall, J.B. 1973. Vegetational zones on the southern slopes of Mount Cameroon. *Vegetatio* **27**,49-69
- 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., The Hague, 383 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.
- Hamilton, A.C. 1982. Environmental history of East Africa. A study of the Quaternary. Academic Press, London, 311 p.
- Hamilton, A.C. 1991. History of climate and forests in tropical Africa during the last 8 million years. *Climatic Change* **19**, 65-78.
- Haq, B.U., Hardenbol, J. & Vail, R.P. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science* **235**, 1156-1167.
- Harris,J. 1993. Ecosystem structure and growth of the African savanna. *Global & Planet. Change*, **8**: 231-248.
- Herngreen, G.F.W. & Chlonova, A.F. 1981. Cretaceous microfloral provinces. *Pollen & Spores*, **23**, 441-555.
- Hooghiemstra, H. & Agwu C.O. 1988. Changes in the vegetation and trade winds in equatorial northwest Africa 140,000 - 70,000 yr B.P. as deduced from two marine pollen records. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol.,Palaeoecol.* **66**, 173-213.
- Hooghiemstra, H. & Agwu C.O. 1986. Distribution of palynomorphs in marine sediments : a record for seasonal wind patterns over NW Africa and adjacent Atlantic. *Geologische Rundschau*, **75**, 81-95.
- Horrell, M.A. 1991. Phytogeography and paleoclimatic interpretation of the Maestrichtian. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol.,Palaeoecol.* **86**, 87-138.
- Jansen, J.H.F., Van Weering, T.C., Gieles,R. & Van Iperen, J. 1984. Middle and late Quaternary oceanography and climatology of the Zaire-Congo fan and the adjacent eastern Angola basin. *Netherlands J. Sea Res.* **17**, 201-248.
- Jansen, J.H.F., Kuijpers, A. & Troelstra, S.R. 1986. A mid-Brunhes climatic event : long-term changes in global atmosphere and ocean circulation. *Science* **232**, 619-622.
- Kahn, F. 1993. Richesse générique et spécifique des Palmiers en Amazonie : phytogéographie, diversité et spéciation. In *Phytogéographie tropicale : réalités et perspectives*, Colloq. Intern., Paris, Résumé 1 p.
- Kasas, M. 1956. The mist oasis of Erkwit, Sudan. *J.Ecology*, **44**, 180-194.
- Kedves, M. 1971. Présence de types sporomorphes importants dans les sédiments préquaternaires égyptiens. *Acta Bota.Acad.Sc.Hungarica*, **17**(3-4), 371-378.
- Kendall, R.L. 1969. An ecological history of the lake Victoria basin. *Ecol.Monogr.* **39**, 121-176.
- Kennett, J.P. 1977. Cenozoic evolution of Antarctic glaciation, the circum-Antarctic ocean and their impact on global paleoceanography. *J.Geophys.Res.* **82**(27), 3843-3860.
- Kerfoot, O. 1968. Mist precipitation on vegetation. *Forestry Abstracts* **29**, 8-20.
- Knaap, W.A. 1971. A montane pollen species from the upper Tertiary of the Niger delta. *J.Mining & Geol.* **6**,23-29.

- Kraus, 1977. The seasonal excursion of the Intertropical Convergence Zone. *Mon. Weather Rev.* **105**, 1052-1055.
- Lachaise, D., Cariou, M.L., David, J.R., Lemeunier, F., Tsacas, L. & Ashburner, M. 1988. Historical biogeography of the *Drosophila melanogaster* species subgroup. In *Evolutionary Biology* **22**, 159-225. (eds) Hecht, M.K., Wallace, B. & Prance, G.T. Plenum Publ. Corp.
- Lallier-Vergès, E., Sifeddine, A., De Beaulieu, J.L., Reille, M., Tribouvillard, Bertrand, P., Mongenot, T., Thouveny, N. et Guillet, B. 1993. Sensibilité de la sédimentation organique aux variations climatiques du Tardi-Würm et de l'Holocène; le lac du Bouchet (Haute-Loire, France). *Bull. Soc. Géol. France*, **164**, 661-673.
- Lamb, H.H. 1972. Climate : present, past and future. I, Fundamentals and climate now. Methuen, London.
- Lamb, H.F., Eicher, U. & Switsur, V.R. 1989. An 18,000-year record of vegetation, lake-level and climatic change from Tigalmamine, Middle Atlas, Morocco. *J. Biogeography*, **16**, 65-74.
- Lanfranchi, R. & Schwartz, D. 1991. Les remaniements de sols pendant le Quaternaire supérieur au Congo. Evolution des paysages dans la région de la Sangha. *Cah. ORSTOM, série Pédologie*, **26**, 11-24.
- Le Fournier, J. 1980. Dépôts de préouverture de l'Atlantique Sud. Comparaison avec la sédimentation actuelle dans la branche occidentale des Rifts Est-Africains. *Recherches Géologiques en Afrique*, CNRS, **5**, 127-130.
- Le Maréchal, A. 1966. Contribution à l'étude des Plateaux Batékés. Géologie, Géomorphologie, Hydrogéologie. *Rapport ORSTOM*, Brazzaville, MC 137, 43 p.
- Le Thomas, A. 1981. Ultrastructural characters of the pollen grains of African Annonaceae and their significance for the Phylogeny of primitive Angiosperms (*second part*). *Pollen & Spores*, **23**, 5- 36.
- Le Thomas, A. & Doyle, J.A. 1996. Implications d'une analyse cladistique dans l'histoire géographique des Annonaceae, Famille d'Angiospermes primitives. *Actes Coll. Intern. Phytogéographie Tropicale*, Paris, Publ. ORSTOM, 171-180.
- Léonard, J. 1965. Contribution à la subdivision phytogéographique de la région guinéo-congolaise d'après la répartition géographique d'Euphorbiacées d'Afrique tropicale. *Webbia* **19**, 627-649.
- Lepersonne, J. 1961. Quelques problèmes de l'histoire géologique de l'Afrique au sud du Sahara, depuis la fin du Carbonifère. *Ann. Soc. Géologiq. Belgique* **84**, 21-85 (cf. p.62-63).
- Leroux, M. 1993. The mobile polar high : a new concept explaining present mechanisms of meridional air-mass and energy exchanges and global propagation of palaeoclimatic changes. *Global Planet. Change* **7**, 69-93.
- Letouzey, R. 1968. Etude phytogéographique du Cameroun. *Encyclopédie Biologique* **49**, 508 p.
- Letouzey, R. 1985. Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1/500.000. *Inst. Carte Intern. Végétation*, Toulouse & *Inst. Rech. Agron.*, Yaoundé.
- Lézine, A.M. 1989. Late Quaternary vegetation and climate of the Sahel. *Quaternary Res.*, **32**: 317-334.
- Lidgard, S. & Crane, P.R. 1990. Angiosperm diversification and Cretaceous floristic trends : a comparison of palynofloras and leaf macrofloras. *Paleobiology* **16**, 77-93.
- Louvet, P. 1970. *Sonneratioxylon aubrevillei*, n.sp. *C.R. Acad. Sc.*, Paris **D**, **270**, 2268-2271.
- Louvet, P. 1973. Sur les affinités des flores tropicales ligneuses africaines tertiaire et actuelle. *Bull. Soc. Bot. France* **120**, 385-396.
- Louvet, P. & Magnier, P. 1971. Confirmation de la dérive du continent africain au Tertiaire par la paléobotanique. *96è Cong. Nat. Soc. Sav.*, Sc. **5**, 177-189.
- Mc Intyre, A., Ruddiman, W.F., Karlin, K. & Mix, A.C. 1989. Surface water response of the equatorial Atlantic ocean to orbital forcing. *Paleoceanography* **4**, 19-55.
- Mahé, G. & Citeau, J. 1993. Relations Ocean - Atmosphère - Continent dans l'espace Africain de la mousson Atlantique. Schéma général et cas particulier de 1984. *Veille Clim. Satel.*, Lannion, **44**, 34-54.
- Maley, J. 1980. Les changements climatiques de la fin du Tertiaire en Afrique : leur conséquence sur l'apparition du Sahara et de sa végétation. In *The Sahara and the Nile*, (eds) Williams, M.A.J. & Faure H. 63-86, A.A. Balkema Publ., Rotterdam.
- Maley, J. 1981. Etudes palynologiques dans le bassin du Tchad et paléoclimatologie de l'Afrique nord-tropicale de 30.000 ans à l'époque actuelle. *Travaux & Documents ORSTOM* **129**, 586 p.
- Maley, J. 1982. Dust, clouds, rain types and climatic variations in tropical North Africa. *Quat. Res.* **18**, 1-16.
- 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. 1989. Late Quaternary climatic changes in the African rain forest : the question of forest refuges and the major role of sea surface temperature variations. In *Paleoclimatology and Paleometeorology : modern and past patterns of global atmospheric transport*. (eds) Leinen, M. & Sarnthein, M. *NATO Adv. Sc. Inst.*, Ser. C, *Math. & Phys. Sc.*, **282**, 585-616, Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.

- Maley, J. 1990. Synthèse sur le domaine forestier africain au Quaternaire récent. In *Paysages Quaternaires de l'Afrique centrale Atlantique*, (eds) Lanfranchi, R. & Schwartz, D., 383-389, *Didactiques*, ORSTOM, Paris.
- Maley, J. 1991. The African rain forest vegetation and palaeoenvironments during late Quaternary. *Climatic Change* **19**, 79-98.
- Maley, J. 1992. Mise en évidence d'une péjoration climatique entre ca. 2500 et 2000 ans BP en Afrique tropicale humide. *Bull.Soc.Géol.France* **163**, 363-365.
- Maley, J. 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*. H.N.Dalfes, G.Kukla & H.Weiss eds., 611-640, NATO ASI Series, Global Environmental Change, Springer-Verlag, Berlin.
- Maley, J. & Brenac, P. 1987. Analyses polliniques préliminaires du Quaternaire récent de l'Ouest Cameroun : mise en évidence de refuges forestiers et discussion des problèmes paléoclimatiques. *Mém.Trav.Ecole Pratiq.Htes Et., Inst.Montpellier* **17**, pp.129-142.
- Maley, J. & Brenac, P., à paraître. Vegetation dynamics, palaeoenvironments and climatic changes in the forests of West Cameroon during the last 28,000 years BP. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 29 p.
- Maley, J., Caballé, G. & Sita, P. 1990. Etude d'un peuplement résiduel à basse altitude de *Podocarpus latifolius* sur le flanc Congolais du Massif du Chaillu. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. Etude de la pluie pollinique actuelle. In *Paysages Quaternaires de l'Afrique centrale Atlantique*, (eds) Lanfranchi, R. & Schwartz, D., 336-352, *Didactiques*, ORSTOM, Paris.
- Maley, J. & Elenga, H. 1993. Le rôle des nuages dans l'évolution des paléoenvironnements montagnards de l'Afrique tropicale. *Veille Climatique Satellitaire*, Lannion, **46**, 51-63.
- 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., Paris*, 2, **296**, 1287-1292.
- 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 7000 years. *Quaternary Res.*, **3**, 338-346.
- Martinson, D.G., Pisias, N.G., Hays, J.D., Imbrie, J., Moore, T.C. & Shackleton, N.J. 1987. Age dating and the orbital theory of the Ice Ages : development of a high-resolution 0 to 300,000-year chronostratigraphy. *Quaternary Res.* **27**, 1-29.
- Mayr, E. & O'Hara, R.J. 1986. The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution* **40**, 55-67.
- Melguen, M. 1978. Facies evolution, carbonate dissolution cycles in sediments from the eastern south Atlantic (DSDP Leg 40) since the early Cretaceous. *Initial Rep.Deep Sea Dril.Proj.* **40**, 981-1024.
- Mercer, J.H. 1983. Cenozoic glaciation in the Southern Hemisphere. *Ann.Rev.Earth Planet.Sc.* **11**, 99-132.
- Midgley, J.J. & Bond, W.J. 1989. Evidence from southern african Coniferales for the historical decline of the Gymnosperms. *South Afr.J.of Sc.* **85**, 81-84.
- Miller, K.G., Wright, J.D. & Fairbanks, R.G. 1991. Unlocking the Ice House : Oligocene - Miocene oxygen isotopes, eustasy and margin erosion. *J.Geophys.Res.* **96**, 6829-6848.
- 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 B.P. *Paleoceanography* **1**, 339-353.
- Moll, E.J. 1972. The current status of the mistbelt mixed Podocarpus forests in Natal. *Bothalia* **10**, 595-598.
- Moore Jr. H.E. 1973. Palms in the tropical forest ecosystems of Africa and South America. in *Tropical forest ecosystems in Africa and South America : a comparative review*. (eds) Meggers, B.J., Ayensu, E.S. & Duckworth, W.D., 63-88, Smithsonian Inst.Press.
- Moreau, R.E. 1963. The distribution of tropical African birds as an indicator of past climatic changes. in *African ecology and Human evolution* (eds) Howell, F.C. & Bourlière, F., 28-42, Aldine Press, Chicago.
- Moreau, R.E. 1966. The bird faunas of Africa and its islands. Academic Press, New-York, 424 p.
- Moreau, R.E. 1969. Climatic changes and the distribution of forest vertebrates in West Africa. *J.Zool. London* **158**, 39-61.
- Morley, R.J. & Richards, K. 1993. Gramineae cuticle : a key indicator of Late Cenozoic climatic change in the Niger delta. *Rev. Palaeobotan. Palyno.* **77**, 119-127.
- Muller, J. 1959. Palynology of recent Orinoco delta and shelf sediments. *Micropaleontology* **5**, 1-32.
- Muller, J. 1984. Significance of fossil pollen for Angiosperm history. *Ann.Missouri Bot.Gard.*, **71**: 419-443.
- Ndjelé, M. 1988. Principales distributions obtenues par l'analyse factorielle des éléments phytogéographiques présumés endémiques dans la flore du Zaïre. *Monogr.Syst.Bot.Missouri Bot.Gard.* **25**, 631-638.

- Otto-Bliesner, B.L. & Upchurch, G.R. 1997. Vegetation-induced warming of high-latitude regions during the Late Cretaceous period. *Nature*, **385**, 804-807.
- Parrish, J.T., Zirgler, A.M. & Scotese, C.R. 1982. Rainfall patterns and the distribution of coals and evaporites in the Mesozoic and Cenozoic. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* **40**, 67-101.
- 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.
- Polhill, R.M., Raven, P.H. & Stirton, C.H. 1981. Evolution and systematics of the Leguminosae. in *Advances in Legume Systematics*, R.M. Polhill & P.H. Raven eds., R. Bot. Gardens, Kew, 1, 1-34.
- Poumot, C. 1989. Palynological evidence for eustatic events in the tropical Neogene. *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine* **13**, 437-453.
- Poumot, C. & Suc, J.P. 1984. Flore pollinique de la fin du Néogène en Méditerranée sud-orientale. *Paléobiol. Contin.*, **14**, 397-401.
- Prell, W.L., Gardner, J.V., Be, A.W.H. & Hays, J.D. 1976. Equatorial Atlantic and Caribbean foraminiferal assemblages, temperatures and circulation : interglacial and glacial comparisons. *Geological Soc. America Memoir* **145**, 247-266.
- 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. Sc., Série 2a*, **322**, 749-755.
- Richards, P.W. 1963. Ecological notes on West African vegetation. II. Lowland forest of the southern Bakundu Forest Reserve. *J. Ecology* **51**, 123-149.
- Richards, P.W. 1969. Speciation in the tropical rain forest and the concept of the niche. *Biol. J. Linn. Soc.* **1**, 149-153.
- Richards, P.W. 1973. Africa, the "Odd man out". in *Tropical forest ecosystems in Africa and South America : a comparative review* (eds) Meggers, B.J., Ayensu, E.S. & Duckworth, W.D., 21-26, Smithsonian Inst. Press.
- Robert, C. & Chamley, H. 1987. Cenozoic evolution of continental humidity and paleoenvironment, deduced from the kaolinite content of oceanic sediments. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* **60**, 171-187.
- Robbins, C.B. 1978. The Dahomey Gap. A reevaluation of its significance as a faunal barrier to West African high forest mammals. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* **6**, 168-174.
- Robbrecht, E. 1994. Geography of African Rubiaceae with reference to glacial rain forest refuges. *14 th Congress Ass. Et. Tax. Flore Afrique Trop.*, Univ. Wageningen, Abstract, p.104 (& manuscrit to be published in Congress Proceed.)
- Ruddiman, W.F., Sarnthein, M. & Leg 108 shipboard scientific party. 1986. Palaeoclimatic linkage between high and low latitudes. *Nature* **322**, 211-212.
- Ruddiman, W.F., Sarnthein, M., Backman, J., Baldauf, J.G., Curry, W., Dupont, L.M., Janecek, T., Pokras, E.M., Raymo, M.E., Stabell, B., Stein, R. & Tiedemann, R. 1989. Late Miocene to Pleistocene evolution of climate in Africa and the low-latitude Atlantic : overview of Leg 108 results. *Proceed. Ocean Drill. Prog., Sc. Res.*, **108**, 463-484.
- Runge, J. & Runge, F. 1995. Late Quaternary palaeoenvironmental conditions in eastern Zaire (Kivu) deduced from remote sensing, morpho-pedological and sedimentological studies (phytoliths, pollen, C-14 data). *Actes 2ème Symposium Palynologie Africaine, Tervuren*. A. Le Thomas et E. Roche eds., Publ. Centre Intern. Form. & Ech. Géologiq., Orléans, 109-122.
- Salard, M. 1976. Présence de l'Oligocène dans le bassin sédimentaire côtier du Cameroun. *Rev. Micropal.* **18**, 236-245.
- Salard-Cheboldaëff, M. 1977. Paléopalynologie du bassin sédimentaire littoral du Cameroun dans ses rapports avec la stratigraphie et la paléoécologie. *Thèse Sc., Univ. Paris VI*, 262 pp.
- Salard-Cheboldaëff, M. 1981. Palynologie Maestrichtienne et Tertiaire du Cameroun. Résultats botaniques. *Rev. Palaeobot. Palyno.* **32**, 401-439.
- Salard-Cheboldaëff, M. & Dejoux, J. 1991. Evidence of Cretaceous to recent West African intertropical vegetation from continental sediment spore-pollen analysis. *J. Afric. Earth Sc.* **12**, 353-361.
- Salard-Cheboldaëff, M. & Boltenhagen, E. 1992. La palynologie des évaporites d'Afrique équatoriale et ses rapports avec le paléoenvironnement. *J. Afric. Earth Sc.* **14**, 191-195.
- Salard-Cheboldaëff, M., Mouton, J. & Brunet, M. 1992. Paléoflore tertiaire du bassin d'Anloua, Plateau de l'Adamaoua, Cameroun. *Rev. Espanola Micropal.* **24**, 131-162.
- Schnell, R. 1977. Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. 4 : La flore et la végétation de l'Afrique tropicale. Gauthier-Villars, Paris, 378 p.
- Schwartz, D. 1992. Assèchement climatique vers 3000 B.P. et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique : quelques réflexions. *Bull. Soc. géol. France* **163**, 353-361.

- Schwartz, D., Guillet, B. & Dechamps, R. 1990. Etude de deux flores forestières mi-Holocène (6000-3000 BP) et subactuelle (500 BP) conservées in situ sur le littoral Pontenegrin (Congo). In *Paysages Quaternaires de l'Afrique centrale Atlantique* (ed) Lanfranchi, R. & Schwartz, D., 283-297, *Didactiques*, ORSTOM, Paris.
- Séranne, M., Séguret, M. & Faucher, M. 1992. Seismic super-units and post-rift evolution of the continental passive margin of southern Gabon. *Bull.Soc.géol.France* **163**, 135-146.
- 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 Planet.Change* **7**, 25-40.
- Servant-Vildary, S. 1973. Le Plio-Quaternaire ancien du Tchad: évolution des associations de diatomées, stratigraphie, paléocologie. *Cah. ORSTOM, Géologie* **5**, 169-216.
- Siesser, W.M. 1978. Aridification of the Namib desert : evidence from oceanic cores. In *Late Cainozoic palaeoclimates of the Southern Hemisphere*. (ed.) J.C.Vogel, A.A. Balkema Publ., Amsterdam, 105-113.
- Sosef, M.S.M. 1991. New species of Begonia in Africa and their relevance to the study of glacial rain forest refuges. *Wageningen Agric.Univ.Papers* **91-4**, 120-151.
- 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. Thesis Univ.Wageningen & *Wageningen Agric.Univ.Papers, Studies in Begoniaceae*, **5**, 306 p.
- Sowunmi, M.A. 1981. Late Quaternary environmental changes in Nigeria. *Pollen & Spores* **23**, 125-148.
- Sowunmi, M.A. 1991. Late Quaternary environments in equatorial Africa : palynological evidence (Lake Mobutu Sese Seko). *Proceed. First Symp. African Palynology.*, Ballouche A. & Maley J. (eds), *Palaeoecology of Africa*, **22**, 213-238.
- Start, G.G. & Prell, W.L. 1984. Evidence for two Pleistocene climatic modes : data from DSDP site 502. In *New perspectives in climate modelling*. (eds) Berger A.L. & Nicolis C. *Developments in Atmospheric Science* **16**, 3-22. Elsevier Publ.
- Swaine, M.D. & Hall, J.B. 1986. Forest structure and dynamics. *Plant ecology in West Africa*. Lawson G.W. (ed), 47-93. J.Wiley, Chichester.
- 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. Sci.Lett.* **100**, 23-37.
- Tardy, Y., Kolbisek, B. & Paquet, H. 1991. Mineralogical composition and geographical distribution of African and Brazilian periatlantic laterites. The influence of continental drift and tropical paleoclimates during the past 150 million years and implications for India and Australia. *J. Afric. Earth Sc.* **12**, 283-295.
- Thiébaud, B. 1982. Existe-t-il une hêtraie Méditerranéenne distincte des autres forêts de hêtre en Europe occidentale. *Vegetatio* **50**, 23-42.
- Thomas, D.W. 1986. Vegetation in the montane forests of Cameroon. In *Conservation of Cameroon Montane Forests* (ed) Stuart, S.N., 20-27. *Report of Int. Council Bird Preservation*, Cambridge, UK.
- Tomlinson, P.B., Braggins, J.E. & Rattenbury, J.A. 1991. Pollination drop in relation to cone morphology in Podocarpaceae : a novel reproductive mechanism. *American J. Botany* **78**: 1289-1303.
- Trochain, J. 1939. La flore et la végétation des Niayes (Sénégal). *C.R. Sommaire Séances Soc. Biogéographie* **132-133**, 10-18.
- Troll, C. 1956. Das Wasser als pflanzengeographischer Faktor. In *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. (ed) Ruhland W. 750-786. Springer-Verlag, Berlin.
- Troll, C. 1960. The relationship between the climates, ecology and plant geography of the southern cold temperate zone and the tropical high mountains. *Proc.R.Soc.,B*, **152**: 529-532.
- Tyson, P.D. 1969. Atmospheric circulation and precipitation over South Africa. *Occasional Paper*, 2, Dept. Geography & Env.Studies, Univ. Witwatersrand.
- Upchurch, G.R. & Wolfe, J.A. 1987. Mid-Cretaceous to Early Tertiary vegetation and climate: evidence from fossil leaves and woods. In *The origins of Angiosperms and their biological consequences*. (eds) Friis E.M., Chaloner W.G. & Crane P.R. 75-105. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Van Rompaey, R.S.A.R. 1993. Forest gradients in West Africa : a spatial gradient analysis. *Doctoral thesis, Wageningen Agric. Univ.*, 142 pp.
- Van Rompaey, R.S.A.R. 1996. Rain forest refugia in Liberia. in *The Biodiversity of African Plants*, L.J.G. Van der Maesen & al. eds, Kluwer Acad. Publ., 624-628.

- Van Rompaey, R.S.A.R. & Oldeman, R.A. 1996. Analyse spatiale du gradient floristique arborescent dans les forêts de plaine du SE Libéria et SW Côte d'Ivoire. *Actes Coll. Intern. Phytogéographie Tropicale*, Paris, Publ. ORSTOM, 353-364.
- Van Zinderen Bakker, E.M. & Mercer, J.H. 1986. Major late Cainozoic climatic events and Palaeoenvironmental changes in Africa viewed in a world wide context. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* **56**, 217-235.
- Vogt, J. 1966. Le complexe de la stone-line. Mise au point. *Bull. Bur. Rech. Géol. & Minier* **4**, 3-51.
- Walker, J.W., Brenner, G.J. & Walker, A.G. 1983. Winteraceous pollen in the Lower Cretaceous of Israel: early evidence of a magnolialean angiosperm family. *Science* **220**, 1273-1275.
- White, F. 1979. The Guineo-Congolian Region and its relationships to other phytocoria. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* **49**, 11-55.
- White, F. 1981. The history of the Afromontane archipelago and the scientific need for its conservation. *Afr. J. Ecology* **19**, 33-54.
- White, F. 1983. The vegetation of Africa. UNESCO/AETFAT/UNSO, Maps & Memoir, 356 p.
- Wright, E.P. 1978. Geological studies in the northern Kalahari. *Geogr. J.*, **144**, 235-249.
- Zachos, J.C., Breza, J.R. & Wise, S.W. 1992. Early Oligocene ice-sheet expansion on Antarctica : stable isotope and sedimentological evidence from Kerguelen Plateau, southern Indian Ocean. *Geology*, **20** : 569-573.
- Zaklinskaya, Y.D. et Prokofyev, S.S. 1971. New data on the Cenozoic flora of the southeast coast of the Republic of Guinea (translation). *Doklady Akad. Nauk SSSR*, **201**, 1171-1173.
- Zeven, A.C. 1964. On the origin of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Grana Palynologica* **5**, 121-123.
- Zeven, A.C. 1967. The semi-wild oil palm and its industry in Africa. *Agricult. Res. Rep.*, 689, Wageningen Univ., 178 p.
- Zogning, A, Giresse, P., Maley, J. & Gadel, F. (à paraître) - Late Holocene palaeoenvironments in the Lake Njupi (West Cameroon) : geomorphological, sedimentological, palynological and biogeochemical evidences; implications to the Lake Nyos history. *J. African Earth Sc.*, 17 p.

### Remerciements.

P. Blanc, P. Brenac, M. Colyn, A. Dejax, J. Doyle, M. Dupéron-Laudouneix, D. Duzer, P. Giresse, P. Guinet, T. et J. Hart, W. Hawthorne, A. Le Thomas, C. Poumot, M. Salard- Cheboldaëff, S. Sénése, M. Sosef & R.S.A.R. Van Rompaey sont remerciés pour leur aide dans l'établissement de ce chapitre.

### Légende des Figures.

- Figure 1** - Reconstitution des paléolatitudes de l'Afrique pour le Crétacé supérieur (A) et l'Eocène moyen (B) (cf. Guiraud & Maurin, 1991; Parrish & al., 1982) et estimation de l'extension géographique des bauxites (grisé) et des croûtes ferrugineuses (ferricretes) (pointillés), comparaison avec l'Actuel (C) (extrait de Tardy & al., 1991, fig.4).
- Figure 2** - Variations des principales associations polliniques pour le delta du Niger (Nigeria) du Miocène moyen au Pliocène Moyen et comparaison avec les variations eustatiques; marqueurs stratigraphiques: \* *Globorotalia miocenica* - 2,2 Ma ; \*\* Nanofossiles, Assemblages N15 - ca. 10 Ma (d'après Poumot, 1989, fig.9).
- Figure 3** - Effet de l'ascendance forcée de l'air par un relief dans un air stable et instable. Dans l'air stable (en haut) des nuages stratiformes se forment, mais quasiment sans pluie directe. Les brouillards sont par contre abondants et associés à des précipitations indirectes par condensation sur la végétation (conditions des forêts de nuage). Dans l'air instable (en bas) des nuages épais de type cumuliforme se forment en donnant des pluies abondantes de type orageux (figure adaptée de Tyson, 1969, fig.19).
- Figure 4** - Schéma des grands cycles de variation des calottes glaciaires sur l'Hémisphère nord, avec indication des principales périodicités. Les deux étapes majeures sont l'installation des conditions glaciaires vers 2,5 Ma et l'accroissement de l'amplitude des cycles vers 800.000 ans (extrait de Ruddiman & al., 1989, fig.8-B).
- Figure 5** - Schéma des Refuges forestiers durant la dernière grande phase aride (ca. 18.000 ans BP), adapté et complété de Maley, 1987, fig.1, d'après Van Rompaey, 1993, 1994 pour le Libéria et la Côte d'Ivoire, Sosef, 1994 pour le Gabon et Congo et Colyn, 1987, 1991 pour la cuvette du Congo - Zaïre. Dans l'encadré : 1, 18.000 ans BP; 2, Actuel.

*Remarques* : Le refuge du Libéria pouvait être relié à celui autour du Mont Nimba. Van Rompaey (1994) et Robbrecht(1994) considèrent que le refuge secondaire du SW Ghana/SE Côte d'Ivoire devait être relié au refuge principal du Libéria. Pour le Mont Cameroun, Cheek & al. (1994) ont montré que ce secteur était très riche en plantes endémiques : on pourrait donc conclure à un refuge secondaire à rattacher au refuge principal de l'Ouest Cameroun/Oban. Pour le Zaïre oriental, vu en particulier la grande richesse faunique, un refuge forestier de plaine serait aussi possible (T. & J.Hart, pers. commun.)

**Figure 6** - Carotte **KW-23** prélevée au large du Gabon (3°46'5" S - 9°17'5" E) à la profondeur de 2330 m, sur le cône sous-marin du fleuve Congo-Zaïre. Les apports terrigènes en provenance de ce fleuve constituent plus de 90% des sédiments de cette carotte (Bonifay & Giresse, 1992). Variation isotopique ( $\delta^{18}O$ ) du foraminifère benthique *Melonis barleanum* et stades isotopiques (ibid.); chronologie d'après Martinson & al.(1987). Variations des pollens de Caesalpiniaceae, Euphorbiaceae et *Podocarpus* (extrait de Bengo & Maley, 1991)

**Figure 7** - Principaux résultats des analyses polliniques pour le lac Bosumtwi, Ghana (Maley, 1989, 1991) et le lac Barombi Mbo, Ouest Cameroun (détail de la partie inférieure de la carotte : P.Brenac, 1988).

**Figure 8** - Comparaison des spectres polliniques synthétiques des lacs Bosumtwi (Ghana) (J.Maley,1989,1991) et Barombi Mbo (Ouest Cameroun)(Brenac & Maley, en préparation). Courbes des pollens des plantes arborées par rapport à ceux des plantes herbacées (AP/NAP).

**Tableau I** - Distribution des principales familles botaniques suivant l'âge des sédiments ayant fourni les pollens et les spores déterminés au Cameroun et au Gabon (d'après Salard-Cheboldaef & Dejax, 1991, tab. 1).