

## Dynamique de la végétation d'altitude en Afrique centrale atlantique depuis 17 000 ans BP. Analyses préliminaires de la carotte de Bambili (Nord-Ouest du Cameroun)

Vegetation dynamics of Atlantic mountainous Central Africa since 17 000 years BP. Preliminary analysis of pollen records from lake Bambili, Northwestern Cameroon.

Chimène ASSI-KAUDJHIS<sup>1,2</sup>, Anne-Marie LÉZINE<sup>1</sup> et Emile ROCHE<sup>2</sup>

**Abstract:** This article presents the preliminary results of pollen analyses carried out on a 13.5m long core taken from the shore of the crater lake of Bambili, Cameroon (05°56'11.9N; 10°14' 31.6E; 2273m alt.). This allows us to reconstruct the history of montane forest ecosystems from Atlantic Central Africa since 17 000 years BP. Well diversified microflora, show several changes. At the base of the pollen sequence, the vegetation is dominated by herbaceous plant populations such as Poaceae, associated with "dry" plant types from Amaranthaceae/ Chenopodiaceae families and tree and shrub plant types from savannas and open forest formations types such as *Gnidia*, *Lannea*, Combretaceae, *Cussonia*... The montane forest expansion started from 14 080cal BP with the appearance of the pioneer taxon *Myrica*. This taxon is followed by *Schefflera*, *Podocarpus*, *Olea*, *Syzygium*... which widely expanded in the immediate surroundings of the lake from 12 310 to 4 590 cal BP. After this date, the montane forest was strongly reduced. However a short phase of forest regrowth is recorded around 2000 BP during which *Schefflera* dominated the forest assemblage.

Keywords: Cameroon - Lake Bambili - Palynology - Vegetation dynamics - Upper Quaternary

**Résumé:** Cet article présente les résultats préliminaires d'analyses de pollen effectuées sur une carotte de 13.5m de long prélevée près du lac de cratère de Bambili, Cameroun (05°56'11"N ; 10°14'31"E ; 2273m alt.). Les données obtenues ont permis de reconstruire l'histoire d'écosystèmes forestiers montagnards de l'Afrique Centrale Atlantique depuis 17000 ans BP. La microflore, bien diversifiée, montre plusieurs changements. À la base de la carotte sédimentaire, la végétation est dominée par les herbacées tels que Poaceae, associées à des plantes de milieux secs issues des familles Amaranthaceae-Chenopodiaceae ainsi que d'arbres et d'arbustes de savanes et de formations, forestières ouvertes comme *Gnidia*, *Lannea*, Combretaceae, *Cussonia* ... L'expansion forestière montagnarde a commencé à 14 080 cal BP avec l'apparition du taxon pionnier *Myrica*. Ce dernier est suivi par *Schefflera*, *Podocarpus*, *Olea*, *Syzygium* ... qui se sont largement étendus dans l'environnement immédiat du lac de 12 310 à 4 590 Cal BP. Après cette date, la forêt montagnarde a été fortement réduite. Cependant une courte phase de repousse forestière est enregistrée autour de 2000 BP, pendant laquelle *Schefflera* domine l'assemblage forestier.

Mots-clés: Cameroun - Lac Bambili - Palynologie - Dynamique de la végétation - Quaternaire supérieur

### INTRODUCTION

Depuis la dernière période glaciaire, l'Afrique tropicale a subi des variations très intenses du climat qui ont perturbé les systèmes hydrologiques (GASSE, F., 2000 ; SHANAHAN, T. et *al.*, 2006) et influencé la répartition et la composition des écosystèmes (e.g., MALEY, J., 1987 ; BRENAC, P. 1988 ; MALEY, J. et BRENAC, P., 1998 ; VINCENS, A., LEZINE, AM. et CAZET, JP., 2005 ; LEZINE, AM., 2007). Jusqu'à présent, l'histoire du domaine

[Chimene.Assi-Kaudjhis@lsce.ipsl.fr](mailto:Chimene.Assi-Kaudjhis@lsce.ipsl.fr), [Anne-Marie.Lezine@lsce.ipsl.fr](mailto:Anne-Marie.Lezine@lsce.ipsl.fr), [rocheemile@yahoo.fr](mailto:rocheemile@yahoo.fr)

<sup>1</sup>Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement, UMR 1572 CNRS-UVSQ, Orme des Merisiers, 91191 Gif-sur-Yvette, cedex, France.

<sup>2</sup> Université de Liège, UPPM, Sart Tilman - Allée du 6 Août, B18 / P40 B - 4000 Liège 1, Belgique.

forestier équatorial atlantique n'était documentée que par une seule série sédimentaire continue, recoupant la dernière déglaciation et l'Holocène, au lac Barombi Mbo localisé au pieds du Mont Cameroun (MALEY, J. et BRENAC, P., 1998). Cette série montrait que les forêts humides dense et semi-décidue de basse altitude étaient très réduites au cours de la dernière période glaciaire et probablement restreintes à des aires de refuges. Avec l'intensification des flux de la mousson atlantique au dessus de l'Afrique et le réchauffement général du climat, s'amorce ensuite, après 13 000 BP, une expansion forestière qui domine ensuite l'Holocène, jusqu'à 5000 BP. La forêt s'étend alors sur l'ensemble de l'Afrique intertropicale (CARATINI, C. et GIRESE, P., 1979 ; VINCENS, A., 1999 ; JOLLY, D., et *al.*, 1997). La phase de grande expansion forestière holocène prend fin aux alentours de 3 000 BP en réponse à la dernière dégradation importante du climat tropical (in VINCENS et *al.*, 1999 ; MARCHANT R. et HOOGHIEMSTRA, H., 2004).

La migration des plantes afro-montagnardes vers les basses altitudes et la formation de refuges forestiers déduites des données palynologiques du lac Barombi Mbo ont donné lieu à de nombreux scénarios paléoclimatiques (MALEY, J. et LIVINGSTONE, A., D., 1983 ; MALEY, J., 1984 ; MALEY, J., 1985 ; MALEY, J., 1987 ; MALEY, J. et BRENAC, 1998), mettant en jeu en particulier le rôle de l'orographie et de l'océan proche sur le climat local qui en favorisant la formation de nuages d'altitude stratiformes et peu précipitants, ont entretenu des conditions humides à moyenne altitude et des conditions sèches au pied des grands massifs. Cette hypothèse a été reprise par STAGER C, J., et ANFANG-SUTTER, R. (1999) qui voient, en altitude au Cameroun, des conditions climatiques plus humides que dans les basses terres en période glaciaire.

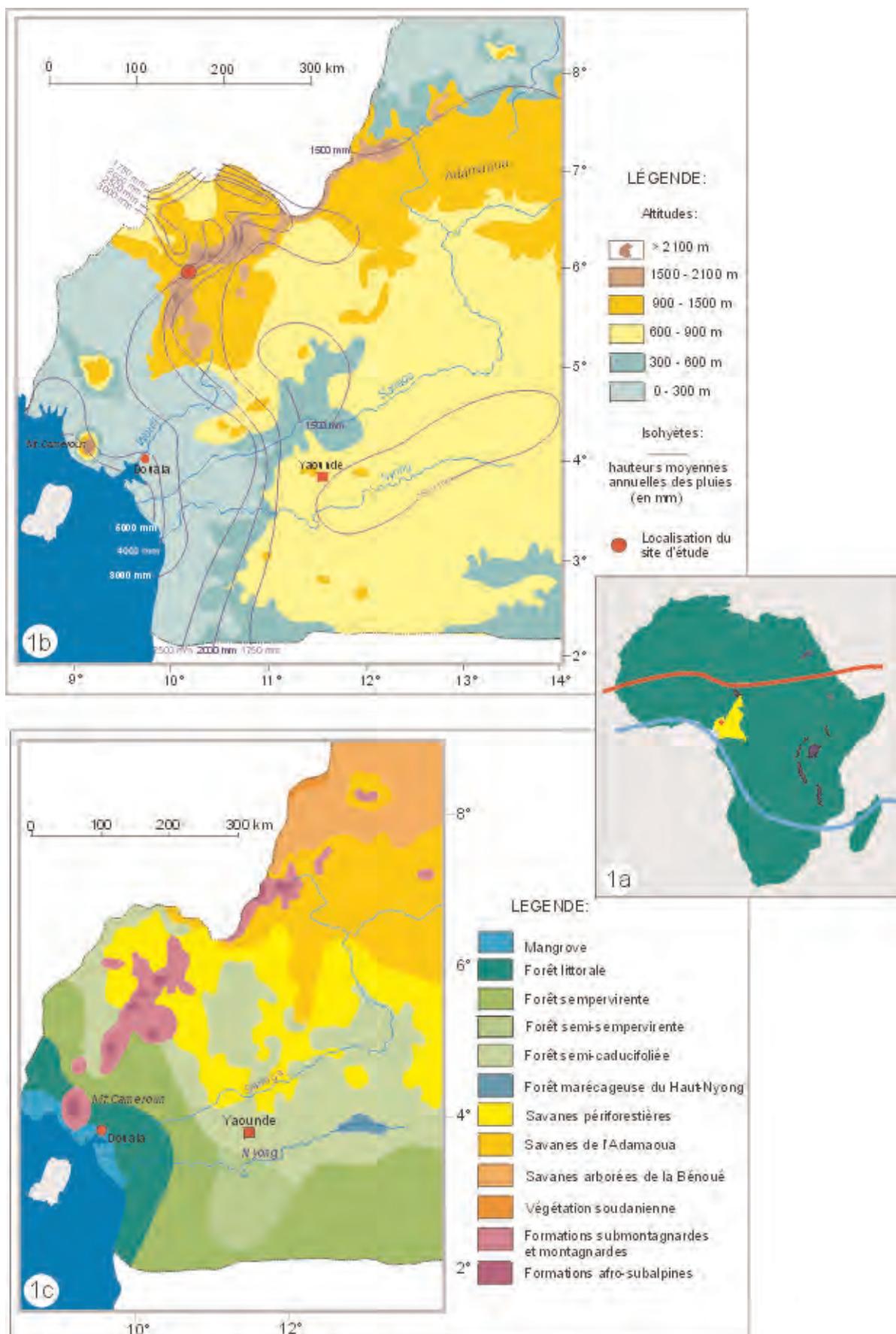
Le but de la recherche entreprise au lac Bambili (05°56'11.9N ; 10°14'31.6E ; 2273m alt.) est d'apporter des données palynologiques qui permettront, pour la première fois, de caractériser l'évolution de la végétation montagnarde depuis 17 000 ans au Cameroun et vérifier les hypothèses émises par STAGER C., J., et ANFANG-SUTTER, R., (1999) évoquées plus haut. Il s'agira également de tenter une comparaison avec l'évolution des formations forestières à différentes altitudes. Ce travail est mené dans le cadre d'un projet de recherche financé par l'Agence Nationale de la Recherche en France, le Programme IFORA (Iles FOREstières Africaines : modèles d'une nouvelle approche de la dynamique de structuration de la biodiversité).

## CONTEXTE GEOMORPHOLOGIQUE ET LOCALISATION

### La ligne volcanique du Cameroun

La ligne volcanique du Cameroun (LVC) est une zone d'altitude élevée constituée d'une succession de massifs volcaniques et dominée par le mont Cameroun qui culmine à 4095m. Elle est orientée NE-SW et se situe à cheval entre les domaines continental et marin sur près de 1600 kms depuis Biu au NE (10°37' N et 12°12 E) à l'île de Pagalu au SW (1°25' S et 5°38' E).

Le lac Bambili se situe dans une zone de plateaux montagneux (Figure 1) localisée entre les monts Bamboutos (9° à 11° Est et entre 5° à 6° Nord) et la ville de Bamenda (06.03N et 10.07E entre 1239 et 1510m d'altitude). L'altitude moyenne de cette zone se situe autour de 1500m et s'élève jusqu'à 3011m (Mt Oku). Le lac appartient à un système complexe constitué de deux cratères adjacents situés à 50m d'altitude de différence et reliés par un exutoire depuis le cratère le plus haut aujourd'hui asséché (au Sud), jusqu'au cratère le plus bas (au Nord) où se trouve un lac de 4m de profondeur et d'une superficie de 28ha (VANDEN BOSSCHE, J., P., et BERNACSEK, G., M.,1990). L'ensemble se déverse par un second exutoire en direction du Nord-Est vers le village de Bambili (6°N et 10°15 E à 1500m d'altitude).

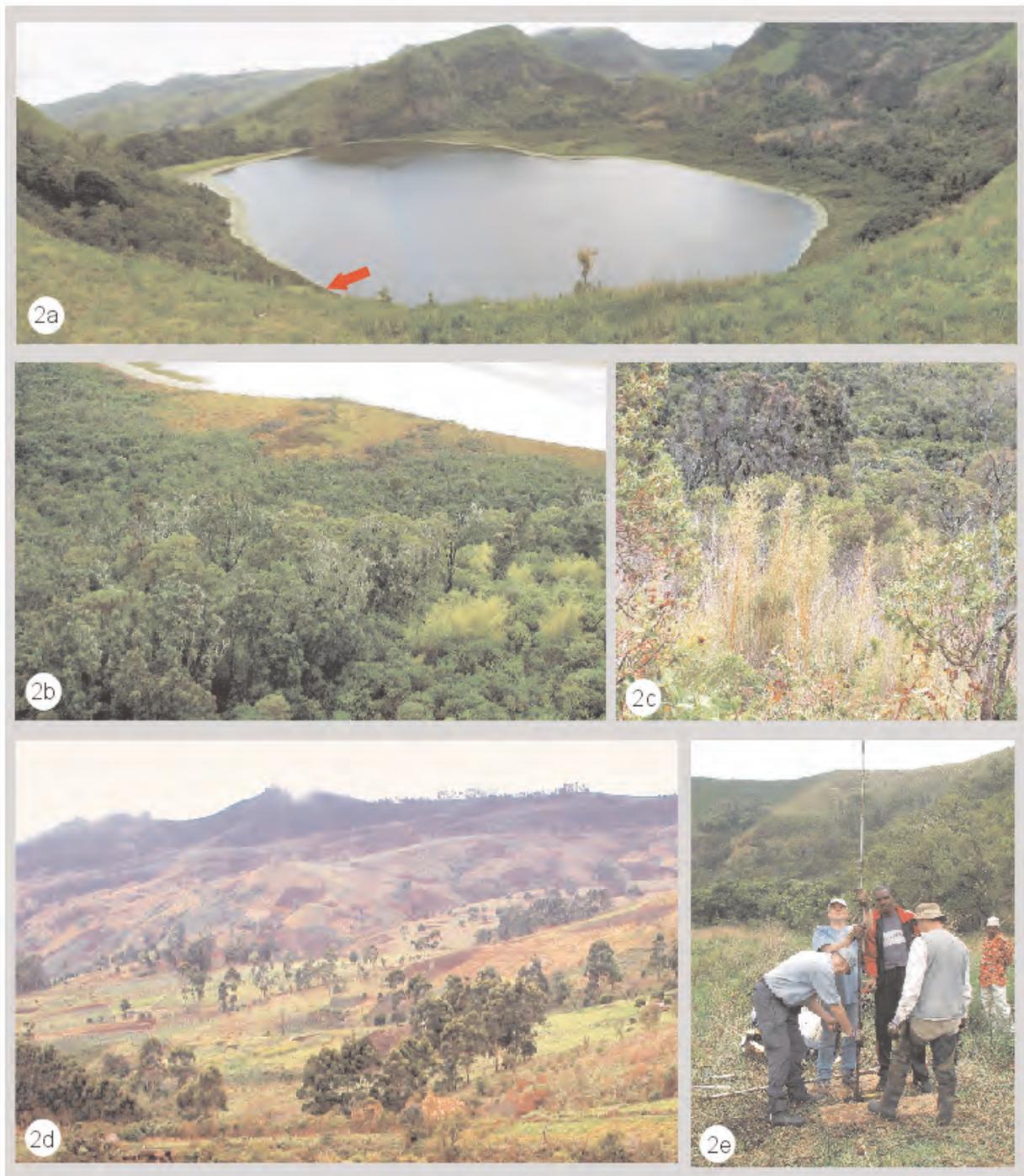


**Figure 1:** présentation du site d'étude

1a: localisation du Lac Bamili au Cameroun — ITCZ : été — ITCZ : hiver

1b: topographie et pluviosité de la région d'étude

1c: phytogéographie de la région d'étude (d'après LETOUZEY, 1968)



**Figure 2: différents paysages autour du site d'étude**

- 2a: vue générale du site       Emplacement du sondage
- 2b: la forêt submontagnarde
- 2c: la forêt de transition
- 2d: intensité de l'anthropisation sur les plateaux de Bambili
- 2e: le carottage manuel

## CLIMAT

Le climat régional est de type équatorial à précipitations élevées (3800mm à Douala au niveau de la mer). L'alternance saisonnière des deux flux atmosphériques, les flux humides de la *mousson atlantique* d'orientation SW-NE et les flux inverses (NE-SW), secs, de l'*Alizé continental*, induit la formation d'une longue saison humide de mars à octobre où les précipitations atteignent un maximum de 744 mm (Douala en Août) et une saison plus sèche où les précipitations diminuent jusqu'à environ 35 mm (Douala en Décembre et Janvier). L'influence de l'altitude et l'éloignement du littoral entraînent, aux environs de Bambili, des précipitations moins élevées qu'à Douala (2280 mm à Bamenda à 1370 m d'altitude et 2107 mm à Bafoussam à 1411 m d'altitude) et des températures moyennes plus basses (19°C à Bamenda et 20°C à Bafoussam contre 26°C à Douala). On note donc un abaissement des températures moyennes de 0,4° à 0,6°C et des précipitations de 150 mm tous les 100 m de dénivelé du niveau de la mer à 1400 m d'altitude. Il n'existe pas de stations météorologiques au dessus de 1400 m d'altitude mais les travaux anciens de HAWKINS et BRUNT (1965 - cités par CHEEK et *al.*, 2000) distinguent au Mont Oku trois secteurs climatiques: (a) la plus grande partie de la montagne est caractérisée par des températures moyennes maximales de 20-22°C et minimales de 13-14°C et des précipitations comprises entre 1780 et 2290 mm par an, plus abondantes de Juillet à Septembre. (b) Au sommet du Mont Oku les précipitations sont probablement supérieures à 3050 mm par an et l'humidité est renforcée par l'abondance des nuages et des brumes. Les températures maximales sont comprises entre 16,5 et 19° C et les minimales entre 9° et 10,5°C. (c) Sur les versants règne un climat peu différent du secteur (a) mais la topographie abrupte favorise l'accélération des vents.

## VEGETATION

La végétation des Plateaux de Bamenda s'inscrit dans le contexte général de l'étagement des ceintures de végétation au Cameroun (Figures 2a, 2b et 2c). Elle correspond à la forêt de montagne qui s'étend entre 1600-1800m et 2200-2500m d'altitude (LETOUZEY, R., 1968). Cette forêt se compose d'*Allophylus bullatus* (Sapindaceae), *Bambusa* spp. (Poaceae), *Bersama abyssinica* (Melianthaceae), *Bridelia speciosa* (Euphorbiaceae), *Clausena anisata* (Rutaceae), *Ficus* spp. (Moraceae), *Erythrococca hispida* (Euphorbiaceae), *Gnidia glauca* (Thymelaeaceae), *Ilex mitis* (Aquifoliaceae), *Ixora foliosa* (Rubiaceae), *Macaranga occidentalis* (Euphorbiaceae), *Myrica arborea* (Myricaceae), *Olea capensis* (Oleaceae), *Pittosporum mannii* (Pittosporaceae), *Podocarpus milanjanus* (Podocarpaceae), *Prunus africanum* (Rosaceae), *Schefflera barteri* (Araliaceae), *Strombosia scheffleri* (Olacaceae), *Syzygium staudtii* (Myrtaceae), *Zanthoxylum rubescens* (Rutaceae)... Au dessus, se situe l'étage afro sub-alpin (2400 et 2750 m) qui est caractérisé par la présence d'Ericaceae, associées à *Hypericum* spp. (Hypericaceae), *Maesa lanceolata* (Myrsinaceae), *Rapanea neutrophylla* (Myrsinaceae). Puis, au sommet du mont Oku (Etage afro alpin : au-delà de 2750 m) se trouve une pelouse constituée en grande partie de Graminées (*Hyparrhenia* spp., *Paspalum*...) et d'*Alchemilla* spp. (Rosaceae).

La forêt de montagne surmonte un étage de transition constitué d'une forêt dense humide de basse altitude, l'étage submontagnard de la forêt à Ulmaceae et Sterculiaceae (LETOUZEY, R., 1968 ) et de la savane. La forêt à Sterculiaceae et Ulmaceae se compose, notamment, de *Sterculia* sp. (Sterculiaceae), *Strombosia grandifolia* (Olacaceae), *Celtis* sp. (Ulmaceae), *Eugenia gilgii* (Myrtaceae), *Clausena anisata* (Rutaceae), *Lannea kertingii* (Anacardiaceae) auxquelles s'ajoutent des espèces de forêt de montagne précédemment citées : *Allophylus bullatus* (Sapindaceae), *Clematis* sp. (Renonculaceae), *Hypoestes* sp. (Acanthaceae), *Bridelia speciosa* (Euphorbiaceae), *Polyscias fulva* (Araliaceae), *Ficus* spp. (Moraceae), *Macaranga occidentalis* (Euphorbiaceae). Les savanes sont principalement composées d'*Annona senegalensis* (Annonaceae), *Bridelia ferruginea* (Euphorbiaceae), *Cussonia djalonensis* (Araliaceae), *Piliostigma thonningii* (Caesalpiniaceae), *Terminalia avicennioides* (Combretaceae), *Vernonia turbinata* (Compositae), *Hymenocardia acida* (Euphorbiaceae), *Leonotis nepetifolia*

(Lamiaceae), *Entada abyssinica* (Mimosaceae), *Mussaenda arcuata* (Rubiaceae), *Protea madiensis* (Proteaceae), *Vitex doniana* (Verbenaceae) ...

Aux alentours du lac Bambili, la forêt est confinée aux bords du cratère et dans des talwegs. On y retrouve les espèces suivantes : *Schefflera mannii*, *Schefflera abyssinica*, *Syzygium staudtii*, *Nuxia congesta*, *Prunus africana*, *Podocarpus latifolius*, *Rapanaea melanoneura*, *Carapa grandiflora*, *Bersama abyssinica*, *Albizia gummifera*, *Croton macrostachyus*, *Bridelia speciosa*, *Arundinaria alpina*. En bordure du lac, la répartition des plantes herbacées reflète l'éloignement de la zone d'eau libre permanente : après les *Nymphaea* sur l'eau libre, se trouve une ceinture de Cyperaceae puis, sur le sol sec apparaissent les Poaceae.

## MATERIELS ET METHODES

Une carotte de sondage de 13,5 m a été prélevée en bordure du lac inférieur en Février 2007 (Figures 2a et 2e). Elle a été échantillonnée selon une maille de 10 cm et analysée pour son contenu palynologique entre 10 et 50 cm.

Au total, 13 datations AMS au radiocarbone (Tableau 1) ont été effectuées à un intervalle de 1 m. Elles montrent que la séquence sédimentaire couvre 17 000 ans calendaires, sans interruption. Le taux de sédimentation interpolé à partir des niveaux datés varie entre 0,036 et 0,39 cm/an.

Tableau 1: Datations au radiocarbone et Modèle d'âge calendaire des sédiments de la carotte de Bambili. Les mesures au radiocarbone ont été converties en âge calendaire à l'aide du logiciel CALIB version 5. 0. (STUIVER, M., et al., 2005).

| Numéro de laboratoire | Profondeur de l'échantillon | nature | $\delta^{13}\text{C}$ | âge radiocarbone BP |   |    | Cal âge- | Cal âge+ | Age Calendaire moyen |
|-----------------------|-----------------------------|--------|-----------------------|---------------------|---|----|----------|----------|----------------------|
|                       |                             |        |                       |                     | ± |    |          |          |                      |
| SacA 8485             | 199-200                     | tourbe | -25.90                | 1125                | ± | 30 | 980      | 1037     | 1008,5               |
| SacA 8486             | 299-300                     | tourbe | -26.00                | 1745                | ± | 30 | 1615     | 1704     | 1659,5               |
| SacA 8487             | 399-400                     | tourbe | -27.80                | 2170                | ± | 30 | 2124     | 2301     | 2212,5               |
| SacA 8488             | 499-500                     | tourbe | -26.90                | 2315                | ± | 30 | 2329     | 2352     | 2340,5               |
| SacA 8489             | 599-600                     | tourbe | -30.90                | 2485                | ± | 30 | 2491     | 2707     | 2599,0               |
| SacA 8490             | 699-700                     | tourbe | -25.80                | 3175                | ± | 30 | 3370     | 3442     | 3406,0               |
| SacA 8491             | 799-800                     | tourbe | -28.40                | 5515                | ± | 30 | 6284     | 6318     | 6301,0               |
| SacA 8492             | 899-900                     | tourbe | -24.70                | 7255                | ± | 35 | 8014     | 8156     | 8085,0               |
| SacA 8493             | 999-1000                    | tourbe | -28.90                | 8160                | ± | 45 | 9015     | 9135     | 9075,0               |
| SacA 8494             | 1099-1100                   | tourbe | -25.90                | 10050               | ± | 45 | 11404    | 11705    | 11554,5              |
| SacA 8495             | 1198-1199                   | tourbe | -28.90                | 11560               | ± | 50 | 13323    | 13439    | 13381,0              |
| SacA 10870            | 1249-1248                   | tourbe | -23.00                | 12550               | ± | 50 | 14605    | 14946    | 14775,5              |
| SacA 10872            | 1349 - 1348                 | tourbe | -21.70                | 14330               | ± | 60 | 16950    | 17387    | 17168,5              |

Les échantillons ont été traités chimiquement par HCl et HF selon la méthode classique décrite par FAEGRI et IVERSEN (1975) précédée d'un tamisage à 250  $\mu$  et suivie d'une filtration à 5 $\mu$ . Des grains de pollen exotiques (*Alnus*) ont été ajoutés à chaque échantillon traité afin de pouvoir calculer les concentrations (nombre de grains de pollen par cm<sup>3</sup> de sédiment) et l'influx (nombre de grains de pollen par cm<sup>2</sup> par an). Les grains ont été déterminés à l'aide de la collection de lames de référence du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris et du Laboratoire de Géologie du Quaternaire du CEREGE de Aix-en-Provence, d'atlas et d'iconographies de grains de pollen de l'Afrique tropicale (APLF, 1974 ; BONNEFILLE, R., 1971a, 1971b ; BONNEFILLE, R., et RIOLLET, G., 1980 ; CERCEAU-LARRIVAL, M., T., et HIDEUX, M., 1983; FREDOUX, A., 1977; LOBREAU-CALLEN, D., 1977

; MALEY, J., 1970 ; SALARD-CHEBOLDAEFF, M., 1980-1993 ; SOWUNMI, M., A., 1973, 1995 ; STRAKA, H. et al., 1964-1983 ; YBERT, J., P., 1979) et de la collection iconographique de la Banque Africaine de Données Polliniques (APD). Leur nomenclature suit les règles de la Banque Africaine de Données Polliniques (APD) (VINCENS, A., et al., 2007) basé sur l'inventaire des plantes à fleurs de l'Afrique tropicale de LEBRUN, J., P., et STORK, A., (1991-1997). Les comptages ont porté sur 500 à 1500 grains selon les échantillons et 151 taxons polliniques ont été identifiés. Ils ont été classés selon l'écologie, l'affinité phytogéographique (savane, forêt dense humide semi-décidue, forêt de montagne, étage afro sub-alpin) et l'altitude des plantes correspondantes (LETOUZEY, R., 1968 ; CHEEK, M., et al. 2000 ; HARVEY, H., et al., 2004). Les données sont présentées sous forme d'un diagramme établi sur base des pourcentages (calculés sur une somme excluant les Cyperaceae, les spores et les plantes aquatiques). Le logiciel CONISS, option de Tilia (GRIMM, E., 1987) a été utilisé pour la subdivision du diagramme pollinique en zones principales.

## DESCRIPTION DU DIAGRAMME POLLINIQUE

Le diagramme pollinique montre des variations des pourcentages des taxons d'arbres comprises entre 14,3% (au bas de la séquence) et 93% (Zone II). Un certain nombre d'entre eux, appartenant aux forêts de montagne et forêts denses de moyenne altitude sont présents dans la quasi totalité des échantillons analysés. Il s'agit de *Podocarpus*, *Schefflera*, *Alchornea*, *Celtis*, *Embelia*, *Maesa*, *Macaranga*, *Olea*, *Rapanea* et *Syzygium*. Leurs pourcentages sont toutefois variables : entre 0,2 et 45%. Sur base de ces variations ainsi que sur celle de l'apparition et la disparition d'autres taxons caractéristiques (*Aerva*, *Alchemilla*, *Artemisia*, *Farsetia*, *Ficus*, *Hypericum*, *Ilex*, *Myrica*) six grandes zones polliniques ont pu être distinguées du bas au haut de la séquence :

**Zone I:** de 13,50 m (17 400 cal BP) à 11,40 m (12 311 cal BP)

Cette zone est caractérisée par des pourcentages élevés de plantes herbacées, notamment des Poaceae, qui diminuent régulièrement de la base (73%) au sommet (13%). Dans le détail, deux sous-zones ont été identifiées :

- **sous-zone Ia** (13,5 m - 17 400 cal BP à 12,40 m - 14 776 cal BP). Cet ensemble est marqué par la présence de taxons herbacés ou arbustifs de milieux ouverts de savanes ou de lisières forestières (Amaranthaceae/Chenopodiaceae, Astearceae, Solanaceae, Combretaceae, *Clematis*...) qui apparaissent en pourcentages faibles, souvent à l'unité à l'exception d'*Aerva* (5.5%) et des Asteraceae undiff. (4.5%). Ces taxons sont associés à des taxons sub-montagnards et des taxons afro-subalpins tels qu'*Artemisia* (0,5%) et des Ericaceae (1,2%). La fin de cette sous-zone (14 776 cal BP) se caractérise par la progression de *Myrica* qui atteint 17%. Dans cette sous-zone, d'abondants charbons de taille variable entre 1 et 100  $\mu\text{m}$  ont été également observés.

- **sous-zone Ib** (12,40 m - 14 776 cal BP à 11,40 m - 12 311 cal BP). Cette sous-zone enregistre l'augmentation des pourcentages d'arbres, notamment *Podocarpus* (7,3%), *Schefflera* (10,42%), *Maesa* (4,15%), *Olea* (3,03%), *Rapanea* (4,5%), *Celtis* (4,04%), *Macaranga* (3,5%) et *Ficus* (8%). De nombreux taxons des forêts montagnardes et sub-montagnardes apparaissent mais en faibles pourcentages allant de 0,3 à 3,7% ; parmi les plus significatifs, nous pouvons citer d'abord, le taxon pionnier *Myrica* qui apparaît autour de 14 080 cal BP ; ensuite, *Anthocleista*, *Bridelia*, *Ilex*, *Myrianthus*, *Myrsine*, *Prunus*, *Strombosia*, *Sapindaceae* undiff.. Des taxons de savanes sèches ou steppiques sont toujours présents : Solanaceae (11,9%), *Gnidia* (1,0%) et *Aerva* (1,0%),

**Zone II:** de 11,40 m (12 311 cal BP) à 7,40 m (4 593 cal BP).

Dans cette zone, on remarque la domination quasi totale des taxons d'arbres dont les pourcentages varient entre 50,0 et 94,9%. Les taxons herbacés qui représentaient encore 47,6% dans la zone précédente, diminuent considérablement :

- **sous-zone IIa** : (11,40 m - 12 311 cal BP à 10,50 m - 10 340 cal BP). Les taxons des arbres voient leurs pourcentages augmenter tandis que les herbacées régressent fortement (à 10 %). Le pourcentage le plus élevé des taxons d'arbres, est celui de *Schefflera* (36%). D'autres éléments de la forêt montagnarde progressent, mais plus modestement : *Podocarpus* (3,5%), *Maesa* (3,1%), *Olea* (7,0%), *Rapanea* (3,5%), *Syzygium* (10,7%) tandis que l'étage sub-montagnard de la forêt claire est surtout représenté par *Alchornea* (4,5%), *Embelia* (4,0%), *Ficus* (6,0%) et les éléments de savane, par *Cussonia* (5,0%), et *Gnidia* (2,5%). On note un pic d'Urticaceae à 8,9%.

- **sous-zone IIb**: (10,50 m - 10 340 cal BP à 8,50 m - 7 211 cal BP). Le nombre de taxons d'arbres atteint dans cette sous-zone sa meilleure représentation. *Schefflera* (35,0%) reste à son niveau de la sous-zone précédente mais on assiste à une progression sensible de *Podocarpus* (22,8% à 8,90 m) et d'*Olea* (entre 11 et 16%). *Syzygium* se maintient aux alentours de 10% et *Maytenus* de 5%. Si, globalement, l'avancée des éléments montagnards est la plus importante, des éléments submontagnards sont aussi bien représentés dans l'assemblage pollinique, notamment *Alchornea* (7,4%), *Celtis*, *Embelia* et un élément de savane, *Cussonia* s'y distingue par sa progression (11,5%).

- **sous-zone IIc**: (8,50 m - 7 211 cal BP à 7,40 m - 4 593 cal BP). Dans cette partie de la séquence, *Schefflera* atteint son maximum d'expansion (45,7%) ; celle-ci étant concomitante d'une chute sévère de *Podocarpus* (5,8%). On perçoit une progression d'*Ilex* et le maintient d'*Olea* et de *Syzygium* aux alentours des 5% tandis que des éléments de milieux plus ouverts, *Celtis* (5,5%) mais surtout *Alchornea* (9,7%) et *Cussonia* (10,2%) ont toujours une présence marquée.

**Zone III**: de 7,40 m (4 593 cal BP) à 6,80 m (3 253 cal BP).

Cette courte période se signale par un phénomène marquant : la chute brutale de *Schefflera* sous les 5% (4,2%) alors que *Podocarpus* passe à 32,7%. Excepté *Olea* (12,5%) et *Syzygium* (10,8%), tous les autres ligneux, montagnards, submontagnards et de savanes, ont des taux de représentation faibles. *Maesa* (3,2%), *Alchornea* (4,9%), *Embelia* (3,3%) se distinguant quelque peu de l'ensemble. A noter : une progression de *Gnidia* (3%), genre de savane sèche ou steppique, et des Poaceae à 17,2%.

**Zone IV**: de 6,80 m (3 253 cal BP) à 3,60 m (1 997 cal BP)

La zone IV atteste une reprise forestière soulignée principalement par la progression de *Schefflera*, mais aussi d'*Ilex* et de *Syzygium*. Par contre, on note un recul quasi continu de *Podocarpus* et une présence réduite d'*Olea*. Les submontagnards, *Alchornea*, *Celtis*, *Embelia*, *Ficus* notamment, s'affirment davantage dans un paysage plus ouvert. L'évolution du milieu s'effectue en trois phases :

-**sous-zone IVa**: (6,80 m - 3 253 cal BP à 6,00 m - 2 607 cal BP). Cette première phase enregistre le début du recul de *Podocarpus* (10,7%) et de la reprise de *Schefflera* (15,8%). Le milieu forestier apparaît plus hétérogène avec la présence plus marquée d'*Ilex* (7,7%), *Rapanea* (6,4%), *Syzygium* (5,5%), *Embelia* (3,7%). On note une progression sensible des Poaceae (33,5%), un pic d'Asteraceae (15,7%) et une poussée de *Gnidia* (4,1%).

-**sous-zone IVb**: (6,00 m - 2 607 cal BP à 4,90 m - 2 329 cal BP). Cette sous-zone voit une chute importante de *Podocarpus* à 2,5% alors que *Schefflera* repart à la hausse jusqu'à 24%. *Ilex* (10,9%) et *Syzygium* (7,6%) l'accompagnent dans sa progression. L'élément submontagnard est plus affirmé que précédemment avec *Alchornea* (6,6%), *Celtis* (4,0%), *Ficus* (3,1%) et *Polyscias* (4,2%) dans un ensemble forestier apparemment moins diversifié. *Gnidia* (6,9%), élément de milieux ouverts secs, est présent en continu dans cette partie de séquence alors que les Poaceae (34,5%) sont toujours en expansion. Globalement, les afro-alpins apparaissent comme plus présents dans l'environnement.

# BAMBILI

Coordonnées: 05°58' N 10°14' E  
Altitude: 2273 m

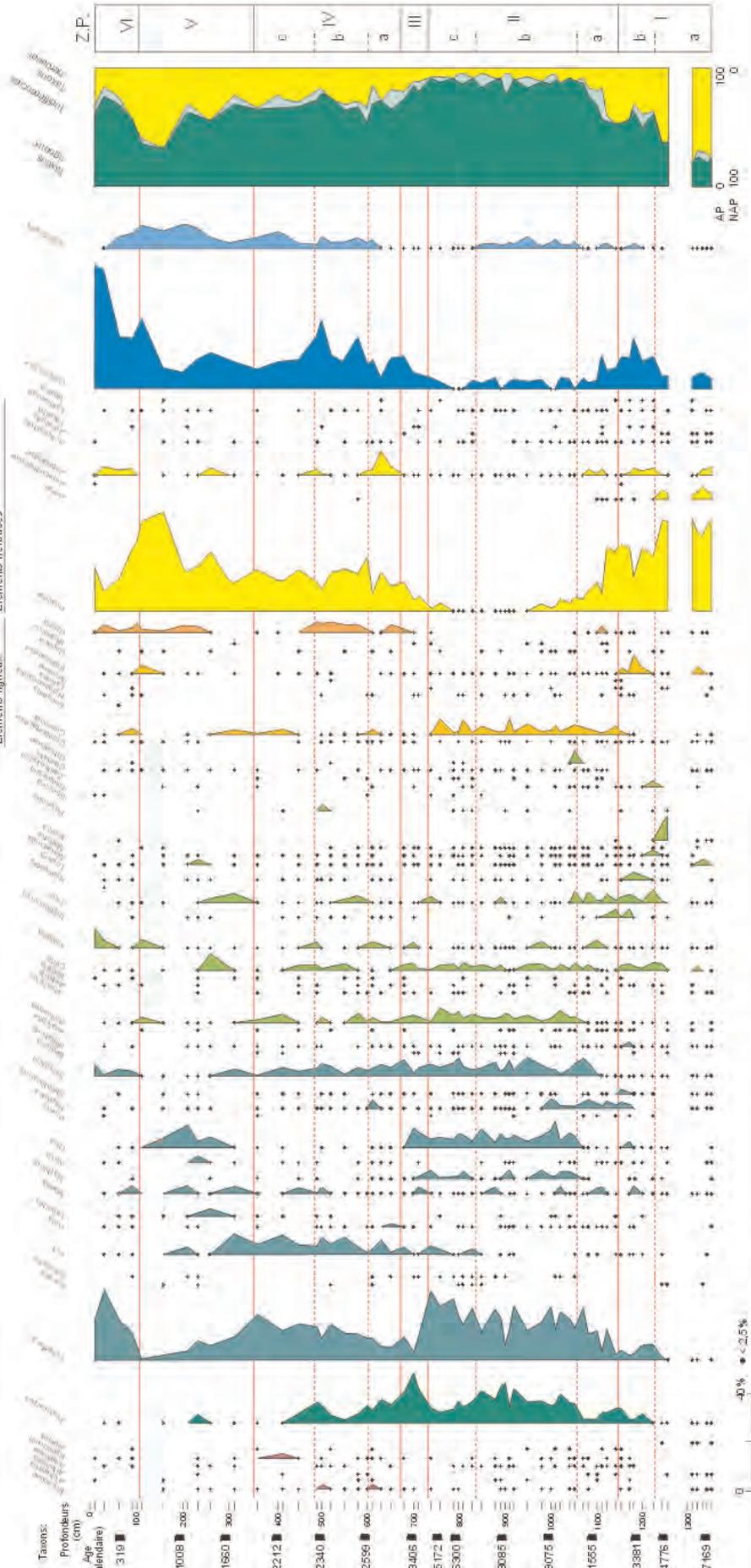
## Flore régionale

Milieu: Forêt montagnarde afro-subalpines

## Forêt submontagnarde

## Milieux ouverts de savane

## Flore locale



**Figure 3: Diagramme pollinique simplifié des principaux taxons de la séquence du Lac Bambili.**

Cette figure montre, de gauche à droite, en fonction de la profondeur, les pourcentages des taxons de l'étage afro-sub-alpin, de la forêt de montagne, de l'étage submontagnard, des milieux ouverts de savane et de la flore locale. A la fin du diagramme, une dernière colonne fait la synthèse en présentant les pourcentages du total des arbres (AP) à gauche et des plantes herbacées (NAP), à droite. À l'extrémité droite du diagramme figurent les différentes subdivisions polliniques; la délimitation des zones principales a été basée sur le dendrogramme réalisé à l'aide du logiciel COMISS (GRIMM, E., 1991). Les pourcentages des taxons terrestres sont calculés sur la somme des grains déterminés à l'exclusion des Cyperaceae, des plantes aquatiques et des fougères. Les pourcentages de ces trois derniers groupes sont calculés sur le total de tous les grains comptés.

**-sous-zone IVc:** (4,90 m - 2 329 cal BP à 3,60 m - 1 997 cal BP). On enregistre ici une progression continue de *Schefflera* (jusqu'à 30%), genre très largement dominant du milieu forestier. *Ilex* poursuit également son avancée (12,2%) alors que *Podocarpus* poursuit son retrait sous les 2%. Par ailleurs, les Poaceae régressent légèrement à 27,3%.

**Zone V:** de 3,60 m (1 997 cal BP) à 1,10 m (533 cal BP)

Dans cette zone, le spectre pollinique révèle un milieu forestier sérieusement appauvri où les pourcentages de *Podocarpus* baissent, sauf un petit pic à 4% au milieu de la période, et où *Schefflera* connaît une régression continue de 30% jusqu'à 1%. En début de période, on note une présence non négligeable d'*Ilex* (12%), de *Celtis* (11%) et de *Ficus* (5%) alors qu'en fin de période s'y substituent *Maesa* (5%), *Nuxia* (4,3%), *Olea* (12,4%), *Embelia* (5,5%), *Gnidia* (3,8%) et des Solanaceae (5,5%) en même temps que progressent de façon significative les Poaceae (65,7%), attestant ainsi une importante d'ouverture du milieu. Au niveau de la flore locale on note cependant une progression des aquatiques (autres que les Cyperaceae).

**Zone VI:** de 1,10 m (533 cal BP) à 0 (subactuel)

Le diagramme suggère ici une évolution subrécente de la végétation qui se traduit par une nouvelle expansion de *Schefflera* (45,2%), élément forestier majeur (et le seul) de cette période. *Syzygium* progresse toutefois à 7,4%, *Embelia* à 11,6% et *Gnidia* reste présent à 3,2%. Les Poaceae régressent à 28,5% alors que les Cyperaceae connaissent un optimum à plus de 50% du total pollinique.

## INTERPRETATION ET DISCUSSION

Le diagramme pollinique du lac Bambili suggère que les zones d'altitude de l'Afrique équatoriale atlantique ont subi une histoire végétale complexe, quelque peu différente, mais pas foncièrement, de celle des montagnes de l'Est africain (LIVINGSTONE, D., A., 1967 et HAMILTON, A., 1973).

### La fin de la dernière période glaciaire

Les reconstitutions paléoenvironnementales et paléoclimatiques en Afrique tropicale atlantique ont démontré que la Période Humide Holocène (PHH) avait débuté il y a 15 500 ans avec l'augmentation des débits du fleuve Niger (LEZINE, A-M., et CAZET, J-P., 2005) et l'arrêt du transport des poussières sahariennes à l'océan (DEMENOCAL, P., et al., 2000). Pendant le dernier maximum glaciaire, les données paléoclimatiques suggèrent, par rapport aux actuelles, des températures plus froides d'environ 5°C (FARRERA, I., et al., 1999) ou des valeurs de CO<sub>2</sub> atmosphérique plus faibles entre 190 et 200  $\mu$ atm, influençant la répartition altitudinale des plantes (STREET-PERROTT, A., F., et al., 1997 ; WU, et al., 2007). D'autre part, le développement des glaciers afro-alpins en Afrique orientale a provoqué l'abaissement de la limite supérieure des arbres de près de 1000 m (JOLLY, D., et HAXELTINE, A., 1997 ; OSMATSON, H., A., et HARRISON, S., P., 2005). La présence de plantes supra-montagnardes (*Artemisia*, *Hypericum*, *Rumex*, *Isoglossa* et *Ericaceae*) à Bambili aux alentours de 17 000 cal BP va dans le sens de l'abaissement de la limite supérieure des arbres mais les pourcentages qu'elles représentent sont trop bas pour pouvoir témoigner de leur proximité immédiate du lac. La forêt de montagne est par ailleurs toujours présente, bien que très réduite avec ses principaux constituants actuels : *Schefflera*, *Podocarpus*, *Olea*... L'abondance des plantes herbacées, notamment des Poaceae et des Apiaceae, et la présence d'arbustes héliophiles (*Gnidia*, *Myrica*, *Solanaceae*) confirment l'ouverture générale de l'environnement forestier d'altitude. Mais ce qui est plus original à Bambili est l'apparition entre 17 000 et 14 000 BP de plantes de milieux secs de savanes voire de steppes (*Aerva*, *Lannea*, *Boscia*...) remontant des altitudes inférieures. La présence de charbons de bois, témoins de feux courants, dans les

échantillons de la même période renforce l'hypothèse d'un milieu ouvert et sec. Il apparaît donc que la période immédiatement postérieure au dernier maximum glaciaire à Bambili, devait être plus sèche que froide. Ce résultat vient à l'appui des hypothèses, déjà anciennes, de l'expansion pré-Holocène des savanes soudano-zambéziennes en Afrique (VAN ZINDEREN BAKKER, E., M., 1976 ; RUNGE, J., 2007) et confirme les observations de STAGER, C., J., et ANFANG-SUTTER, R., (1999) qui notent un minimum du rapport P/E (Précipitation sur l'Evaporation) au niveau du lac Bambili, à cette période. Il s'inscrit dans le contexte général des conditions climatiques, très sèches, au cours de la période correspondant à l'événement de Heinrich (H1 : 18 000 ans cal. BP (MIX,A.C. et al, 2001)

## **L'expansion forestière au cours de la dernière transition glaciaire-interglaciaire et l'Holocène**

On peut dater le début de l'expansion de la forêt de montagne à Bambili de la courte phase à *Myrica* qui se situe à 14 080 cal BP. Ce genre, résistant au feu, qui se développe dans les clairières d'altitude, marque également le début de l'expansion forestière post-glaciaire dans les montagnes est-africaines (LIVINGSTONE, D., A., 1967). L'expansion de *Myrica* est immédiatement suivie de celle de *Schefflera*, *Celtis*, *Ficus*, *Macaranga*, *Maesa* et *Podocarpus*. Le début de l'expansion forestière à Bambili est contemporain de celui observé en bordure du Golfe de Guinée (carotte KW31) par LEZINE, A-M., et CAZET, J-P., (2005) et correspond, comme le notent STAGER, C., J., et ANFANG-SUTTER, R., (1999), à l'augmentation des conditions humides en altitude. Le schéma ainsi décrit diffère de celui du lac Barombi Mbo où la forêt est encore dégradée au cours de cette période.

La forêt régresse légèrement entre 12 311 cal BP et 11 332 cal BP, avec, principalement, le recul de *Schefflera*, *Macaranga*, *Podocarpus* tandis que *Cussonia*, *Gnidia*, les Solanaceae et les Poaceae progressent, enregistrant l'ouverture du paysage. Cette brève phase de dégradation forestière, assimilable à l'épisode du Dryas récent des hautes et moyennes latitudes (ALLEY,R.E. et al., 1993 ; SEVERINGHAUS, J.P. et al., 1998 ; PISSART, A., 2002) est également enregistrée dans KW31 (LEZINE, A-M., et CAZET, J-P., 2005). Elle correspond à des conditions plus sèches qui ont abouti à l'abaissement du niveau des lacs en Afrique tropicale (LIVINGSTONE, D., A., 1967 ; SHANAHAN, T., M., et al., 2006). Ensuite, entre 11 332 cal BP et 10 587 cal BP, les taxons montagnards (*Schefflera*, *Olea*, *Podocarpus*, *Rapanea*...) augmentent peu à peu associés à des éléments submontagnards (*Alchornea*, *Celtis*, *Ficus*, *Macaranga*, *Cussonia*...), ce qui suggère l'interpénétration d'écosystèmes d'altitude au sens strict et de formations héliophiles ou pionnières d'extension altitudinale plus large constituant un ensemble hétérogène encore peu différencié.

## **L'optimum forestier holocène**

Entre 10 339 cal BP et 4593 cal BP, le milieu forestier dans lequel *Schefflera* et, dans une moindre mesure, *Podocarpus* et *Olea* occupent une place prépondérante, est en progression constante. Avec ces taxons, on note aussi la progression de *Rapanea* (précocement), *Maesa*, *Maytenus*, *Syzygium*, *Ilex* (tardivement) mais aussi de genres submontagnards tels *Alchornea*, *Celtis*, *Cussonia*. Ce dernier est le seul représentant significatif des savanes qui étaient développées à Bambili au cours la période antérieure.

Cette phase forestière est également remarquablement marquée à Barombi Mbo où s'étendent les éléments de forêt semi-décidue et de forêt dense humide. L'extension massive des forêts au cours de l'holocène répond à l'augmentation des flux de mousson au dessus de l'Afrique tropicale (MALEY, J., et BRENAC, P., 1998). Dans ce contexte, les conclusions de STAGER C., J., et ANFANG-SUTTER, R., (1999) qui voient à Bambili la réduction drastique du rapport P/E au cours de l'Holocène pose le problème des conditions climatiques spécifiques aux écosystèmes d'altitude qu'il conviendra d'approfondir.

Durant cette période forestière couvrant quelque 6 000 ans, deux événements particuliers sont à souligner :

- le bref recul forestier enregistré à 9,10 m (8194 cal BP) pourrait être la conséquence de la pulsation sèche due au ralentissement de la circulation thermohaline de l'évènement 8.2 dans l'Atlantique (PISSART, A. 2002).
- le retrait assez sensible de *Podocarpus* compensé par une avancée de *Schefflera* et des autres genres ligneux entre -8,50 m et -7,30 m soulignerait la phase optimale d'expansion en altitude de la forêt ombrophile se situant entre 7 032 cal BP et 4883 cal BP.

### La crise climatique de ca 4000 BP

Entre 4300 cal BP et 3400 cal BP, la configuration de la flore régionale montagnarde change brutalement avec une expansion de *Podocarpus* et un recul drastique de *Schefflera*. Tous les autres éléments de cette flore sont d'ailleurs en recul, sauf *Olea* qui se maintient à une valeur élevée. La progression conjointe de *Podocarpus* et d'*Olea (capensis)* suggère l'installation au niveau du site de conditions climatiques froides et humides entretenues par des brouillards, conditions auxquelles ces deux taxons sont plus aptes à répondre que les autres composantes de la forêt afro-montagnarde (COETZEE, J.A., 1967).

La dégradation forestière enregistrée au cours de cette période est le reflet d'une phase sèche généralisée qui a marqué l'ensemble de l'Afrique ca 4000 ans BP et qui a produit les mêmes effets sur l'ensemble du domaine afromontagnard de la zone équatoriale (in MARCHANT R. et HOOGHMSTRA, H., 2004). C'est ce qu'on observe notamment sur la dorsale Congo-Nil bordière des lacs Kivu et Tanganyika (ROCHE, E. et BIKWEMU, G. 1989 ; ROCHE, E. et NTAGANDA, C., 1999) et en Afrique de l'Est (e.g., COETZEE, J.A., 1967). Cet effet climatique qui se manifeste par un abaissement généralisé des plans d'eau, a été observé en Afrique occidentale à Bosumtwi au Ghana (SHANAHAN, T.M., et al., 2006) et à Sinnnda au Sud du Congo (VINCENS et al., 1998). Il se traduit par une expansion d'espèces héliophiles en forêt dense guinéenne comme le montre le diagramme du Lac Ossa dans le sud-ouest du Cameroun (REYNAUD-FARRERA et al, 1996) ou par une extension des savanes incluses dans les forêts du Mayumbe (Congo) comme le révèle le diagramme de Kitina (ELENGA, H. et al., 1996).

### L'évolution du milieu, après 3000 ans BP

Après la phase climatique sèche relativement brève culminant ca 4 000 ans BP, un ensemble forestier hétérogène d'où *Podocarpus* et *Olea* finissent par disparaître reprend place, entre 3 252 cal BP et 1 996 cal BP aux environs du site. Cette progression forestière s'effectue en trois phases : dans un premier temps, de 3 252 cal BP à 2 607 cal BP, *Podocarpus* et *Schefflera* sont également représentés dans un environnement où l'élément montagnard est encore prépondérant. Mais la situation évolue entre 2 607 cal BP et 2 328 cal BP, l'hétérogénéité forestière se renforçant avec l'intrusion, d'une part d'éléments afro-subalpins globalement mieux représentés qu'antérieurement et, d'autre part, d'éléments submontagnards attestant une ouverture du milieu soulignée par ailleurs par une progression des Poaceae. Ce milieu plus ouvert était aussi plus sec comme semble l'indiquer l'avancée de *Gnidia* et des Cyperaceae, ces dernières représentant une zone marécageuse en expansion qui résulterait d'un atterrissement progressant au détriment de la surface d'eau libre.

La troisième phase qui se situe entre 3 253 cal BP et 1 997 cal BP, est marquée par la continuité de l'expansion de *Schefflera*, suivi d'*Ilex*, alors que les Poaceae se tassent légèrement donnant plutôt l'impression d'un milieu boisé appauvri pendant que les conditions d'humidité semblent s'améliorer avec un retrait des Cyperaceae par rapport aux aquatiques vraies. La progression forestière, post 4000 ans BP, s'inscrit dans l'évolution générale des milieux boisés africains (ROCHE, E., 1991). Toutefois, la « péjoration climatique » que MALEY, J., (1992) perçoit entre ca 2 500 et 2 000 ans BP du Congo au Cameroun et en d'autres points de l'Afrique tropicale humide ne semble pas claire ici. Peut-être correspond-elle à la deuxième phase décrite ci-dessus, entre 2 607 cal BP et 2 328 cal BP où le milieu semble accuser une certaine sécheresse, le rendant plus ouvert.

A partir de ca 2 000 ans BP et jusqu'à aujourd'hui, le milieu forestier subit une dégradation qui se traduit par une chute généralisée de tous les taxons, montagnards et submontagnards. Certains résistent mieux, dans un premier temps, comme *Ilex* puis *Olea* pour finalement suivre *Schefflera* qui chute entre 1 998 cal BP et 533 cal BP de 30% à moins de 2% alors que les Poaceae passent la barre des 60%. Ceci suggère une action anthropique sur l'environnement naturel qui aurait commencé à se manifester dès avant 2 000 ans BP. A la suite de l'aridification qui a frappé le Sahara et le Sahel à la fin de la Période Humide Holocène, des populations ont pu émigrer vers le Sud et provoquer des défrichements en lisières du massif forestier comme c'est le cas au Nigeria (SOWUNMI, M., A., 1985). L'acquisition de la technologie du fer dès le 5<sup>ème</sup> siècle avant J.-C. (ESSOMBA, J.M., 1989) puis, plus récemment l'installation de pasteurs bororo dans la région (BOUTRAIS, J., 1981) ont progressivement aggravé la dégradation forestière.

## REMARQUES CONCLUSIVES

L'étude palynologique préliminaire de la carotte lacustre de Bambili documente pour la première fois l'histoire des paléoenvironnements montagnards d'Afrique Centrale Atlantique au cours des 17 derniers mille ans. En première analyse, les résultats révèlent que les relations entre les conditions de surface océanique et l'environnement d'altitude au Cameroun sont plus complexes que précédemment décrites par MALEY, J., (1987) ou STAGER C., J., et ANFANG-SUTTER, R. (1999). Le site de Bambili montre, au cours de la période glaciaire, une formation forestière très dégradée où dominent les éléments héliophiles, dans un environnement sec soumis aux feux. La conquête forestière, très dynamique dès le début de l'Holocène, aboutit à l'installation d'une forêt de montagne dominée par *Schefflera*, *Podocarpus* et *Olea*. Elle ne peut s'expliquer sans l'intervention de conditions climatiques favorables avec, notamment, des précipitations abondantes. Cette forêt perdure pendant une grande partie de l'Holocène tout en enregistrant des modifications dans sa composition floristique. Sa régression aux alentours de 3 000 cal BP s'inscrit dans le contexte général d'évolution des écosystèmes forestiers équatoriaux en réponse, d'une part à l'aridification de la fin de la Période Humide Holocène et, d'autre part, à l'intensification des activités anthropiques dès le début de notre ère.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions tout particulièrement l'Agence Nationale Française de la Recherche pour avoir accordé le financement du projet de recherche IFORA (Iles FOrestières Africaines : modèles d'une nouvelle approche de la dynamique de structuration de la biodiversité), S. Ivory, M. Giraldo, G. Buchet et J.-P. Cazet pour leur aide, ainsi que le LSCE pour avoir facilité l'accès au laboratoire à C. Assi-Kaudjhis., l'IRD (Institut de Recherche pour le Développement), l'IRAD (Institut de Recherche Agricole pour le Développement), l'Université de Yaoundé 1 et les autorités compétentes du Cameroun pour avoir fourni les autorisations de recherche ainsi que la logistique de terrain. C. Assi-Kaudjhis remercie particulièrement M. B. Digbehi (Université de Cocody, Côte d'Ivoire), P. Gerrienne (Université de Liège, Belgique), G. Achoundong (IRAD, Cameroun) et M. Veuille (EPHE, Paris) pour leur aide et leurs conseils, ainsi que l'UMS ARTEMIS (Saclay) où les datations AMS ont été effectuées.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLEY, R.B., MEESE, D.A., SCHUMAN, C.A., GOW, A.J., TAYLOR, K.C., GROOTES, P.M., WHITE, J.W.C., RAM, M., WADDINGTON, E.D., MAYEWSKI, P.A. & ZIELINSKI, G.A. 1993. Abrupt increase in Greenland snow accumulation at the end of the Younger Dryas event. *Nature*, 362: 527-529.
- Association des Palynologues de Langue Française (APLF), 1974. Pollen et spores d'Afrique tropicale. CNRS, Talence. *Travaux et Documents de Géographie Tropicale*, 16, 282 p.

- BONNEFILLE, R., 1971a. Atlas des pollens d'Ethiopie, principales espèces des forêts de montagne. *Pollen et Spores* 13, 1 : 15-72.
- BONNEFILLE, R. 1971b. Atlas des pollens d'Ethiopie. Pollens actuels de la basse vallée de l'Omo, récoltes botaniques 1968. *Adansonia*, (2), 11/3 : 463-518.
- BONNEFILLE, R. & RIOLLET, G., 1980. Pollens des savanes d'Afrique orientale. CNRS Editions, Paris, 140 p.
- BOUTRAIS, J., 1981. L'expansion des éleveurs peul dans les savanes humides du Cameroun. *Cah. ORSTOM, sér. Sci. Hum.*, XVIII, 1 : 31-45.
- BRENAC, P., 1988. Evolution de la végétation et du climat dans l'Ouest-Cameroun entre 25000 et 11000 ans BP. *Inst. Fr. Pondichéry, trav. Sec. Sci. Tech.*, XXV : 91-103. Actes Xè Symposium APLF Bordeaux, 28 sept.-2 oct. 1987.
- CARATINI, C. & GIRESSE, P., 1979. Contribution palynologique à la connaissance des environnements continentaux et marins du Congo à la fin du Quaternaire. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 288 D : 379-382.
- CERCEAU-LARRIVAL, M-T. & HIDEUX, M., 1983. Pollens de quelques plantes médicinales du Rwanda. Agence de Coopération culturelle et technique, 75015 Paris ; 58p.
- CHEEK M., J.-M. ONANA, B. & POLLARD, J. 2000. The plants of Mount Oku and the Ijim Ridge, Cameroon, a conservation checklist. Royal Botanic Gardens, Kew; 211p.
- COETZEE, J.A. 1967 Pollen analytical studies in East and Southern Africa. *Palaeoecology of Africa*, 3 : 1-146.
- DEMENOCAL P., ORTIZ J., GUILDERSON T., ADKINS J., SARNTHEIN M., BAKER L. & YARUSINSKY M., 2000. Abrupt onset and termination of the African Humid Period: rapid climate responses to gradual insolation forcing. *Quaternary Science Review*, 19: 347-361.
- ELENGA, H., SCHWARTZ, D., VINCENS, A., BERTAUX, J., de NAMUR, C., MARTIN, L., WIRRMANN, D. & SERVANT M., 1996. Diagramme pollinique holocène du lac Kitina (Congo): mise en évidence de changements paléobotaniques et paléoclimatiques dans le massif forestier du Mayombe. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 323, série II a : 403-410.
- ESSOMBA, J.M. 1989. Dix ans de recherches archéologiques au Cameroun méridional (1979-1989). *NSI*, 6 : 33-57.
- FAEGRI K. & IVERSEN, J., 1992. Textbook of Pollen Analysis. IV Edition. Printed and bound in Great Britain by Courier International Limited, East Kilbride; 328p.
- FARRERA, I., HARRISON, S., P., PRENTICE, I., C., RAMSTEIN, G., GUIOT, J., BARTLEIN, P., J., BONNEFILLE, R., BUSH, M., CRAMER, W., GRAFENSTEIN, VON, U., HOLMGREN, K., HOOGHIEMSTRA, H., HOPE, G., JOLLY, D., LAURITZEN, S.-E., ONO, Y., PINNOT, S., STUTE, M. & YU, G. 1999. Tropical climates at the last Glacial Maximum: a new synthesis of terrestrial palaeoclimate data. I. Vegetation, lake-levels and geochemistry. *Climate dynamics* 15 : 823-856.
- FREDOUX, A. 1977. Etude morphologique des pollens de 32 espèces des formations périlagunaires de basse Côte d'Ivoire (lagune Adjinn). CODEN : CNDLAR, 32 (2); 281p.
- GASSE, F. 2000. Hydrological changes in the African tropics since the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews*, 19, 1-5 : 189-211.
- GRIMM, E., 1987. CONISS: a fortran 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers and Geosciences*, 13, 1 : 13-35.
- HAMILTON A., 1973. The history of the vegetation. Reprinted from "The vegetation of East Africa" by E. M. Lind and M. E. S. Morrison, Longman ; 188-209.
- HARVEY H., POLLARD, B., J., DARBYSHIRE, I., ONANA, J.-M. & CHEEK, M. 2004. The plants of Bali Ngemba Forest Reserve, Cameroon, a Conservation Checklist. Royal Botanic Gardens, Kew; 154 p.
- JOLLY, D., & HAXELTINE, A., 1997. Effet of Glacial Atmospheric CO<sub>2</sub> on Tropical African Montane Vegetation. *Science*, 276 : 786-788.
- LEBRUN, J-P. & STORK A., L., 1991-1997. Enumération des plantes à fleurs d'Afrique tropicale, Vol. I : 249 p. Vol. II : 257 p. Vol. III : 341 p. Vol. IV : 712 p. Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève.
- LETOUZEY, R., 1968. Etude Phytogéographique du Cameroun. P. Lechevalier, Paris ; 511 p.
- LEZINE, A-M. & CAZET, J-P., 2005. High-resolution pollen record from core KW31, Gulf of Guinea, documents the history of the lowland forests of West Equatorial Africa since 40 000 yr ago. *Quaternary Research* (in press)
- LIVINGSTONE, D. A., 1967. Postglacial vegetation of the Rwenzori Mountains in Equatorial Africa. *Ecological Monographs*, 37, 1 : 25-52.
- LOBREAU-CALLEN, D., 1977. Les pollens des Célastrales (Illustrations, commentaires). Mémoires et travaux de l'Institut de Montpellier, N°3. Ecole Pratique des Hautes Etudes (3è section) : 117.

- MALEY, J., 1970. Contributions à l'étude du bassin tchadien. Atlas de pollens du Tchad. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique*, 40 : 29-48.
- MALEY, J., 1984. Influence des nuages sur les paléoenvironnements : quelques exemples pris dans le Quaternaire récent. *Bothalia*, Prétoria, 14 : 377-389.
- MALEY, J., 1985. Histoire de la forêt dense au Quaternaire récent et reconstitution des paléoclimats en Afrique de l'ouest par les analyses polliniques. Coll. PNEDC, 16-18 Sept. 1985, Meudon : 15-16.
- 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 chronologiques et biogéographiques. *Paleoecology of Africa*, 18 : 307-334.
- MALEY, J., 1992. Mise en évidence d'une péjoration climatique entre ca 2 500 et 2 000 ans B.P. en Afrique tropicale humide. *Bull. Soc. géol. France*, 163, 3 : 363-365.
- MALEY, J. & LIVINGSTONE, A., D., 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*, 296, Série II : 1287-1292.
- MALEY, J. & BRENAC, P., 1998. Vegetation dynamics, palaeoenvironments and climatic changes in the forests of western Cameroon during the last 28 000 years BP. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99 : 157-187.
- MARCHANT & HOOGHIEMSTRA, 2004 - Rapid environmental change in Africa and South American tropics around 4 000 years before present: a review. *Earth Science Reviews*, 66 ; 217-260.
- MIX, A., C., BARD E & SCHNEIDER, R., 2001. Environmental processes of the ice age: land, oceans, glaciers (EPILOG). *Quaternary Science Reviews*, 20 : 627-657.
- OSMASTON, H.A. & HARRISON, S. P. 2005. The Late Quaternary glaciation of Africa : A regional synthesis. *Quaternary International*, 138-139: 32-54
- PISSART, A. 2002. Concernant la disparition du Gulf Stream pendant la dernière glaciation et le danger de voir se reproduire ce phénomène catastrophique pour l'Europe. *Bulletin de la Société Géographique de Liège*, 42 : 79-83.
- REYNAUD-FARRERA, I., MALEY, J. & WIRRMANN, D., 1996. Végétation et climat dans les forêts du Sud-Ouest Camerounais depuis 4 770 ans BP : analyse pollinique des sédiments du lac Ossa. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 322, série II a : 749-755.
- ROCHE E., 1991. Evolution des paléoenvironnements en Afrique centrale et orientale au Pléistocène supérieur et à l'Holocène. Influences climatiques et anthropiques. *Bulletin de la Société géographique de Liège*, 27 : 187-208.
- ROCHE, E. & BIKWEMU, G., 1989. Palaeoenvironmental change on the Zaïre-Nile ridge in Burundi: the last 20 000 years: an interpretation of palynological data from the Kashiru core, Ijenda, Burundi. In: *Quaternary and Environmental Research on East African Mountains*: 231-242; Ed: W.C.MAHANEY. *York University, Toronto*. A.A.Balkema / Rotterdam/Brookfield
- ROCHE, E. & NTAGANDA, C. 1999. Analyse palynologique de la séquence sédimentaire Kiguhu II (Région des Birunga, Rwanda). Evolution du paléoenvironnement et du paléoclimat dans le domaine afro-montagnard du Rwanda au cours de l'Holocène. *Geo-Eco-Trop.*, 22 : 71-82. Actes du 4<sup>ème</sup> Symposium de Palynologie africaine (Sousse, Tunisie / avril 1999)
- RUNGE, J., 2007 : Des déserts et des forêts, histoire du paysage et du climat de l'Afrique Centrale au Quaternaire Supérieur. *Geo-Eco-Trop*, 2007, 31 :1-18.
- SALARD-CHEBOLDAEFF, M., 1980-1987. Palynologie camerounaise. Congrès national des Sociétés savantes, *Sciences*, 105, 1 : 233-247; 106, 1 : 125-136; 108, 1 : 117-129; 109, 2 : 19-35; 110, 5 : 231-248; 111, 2 : 59-80; 112, 3 : 47-63;
- SALARD-CHEBOLDAEFF, M., 1993. Palynologie camerounaise. *Palynosciences*, 2: 189-208.
- SEVERINGHAUS, J.P., SOWERS, T., BROOK, E.J., ALLEY, R.B. & BENDER, M.L. 1998. Timing of abrupt climate change at the end of the Younger Dryas interval from thermally fractionated gases in polar ice. *Nature*, 391 : 141-146.
- SHANAHAN, T., M., OVERPECK, J., T., WHEELER, C., W., BECK, J., PIGATI, W., J. S., TALBOT, M. R., SHOLZ, C. A., PECK, J. & KING, J. W., 2006. Paleoclimatic variations in West Africa from a record of late Pleistocene and Holocene lake level stands of Lake Bosumtwi, Ghana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 242 : 287-312.
- STAGER C.J. & ANFANG-SUTTER, R. 1999. Preliminary evidence of environmental changes at Lake Bambili (Cameroon, West Africa) since 24 000 BP. *Journal of Paleolimnology*, 22: 319-330.
- SOWUNMI, M.A., 1973. Pollen grains of Nigerian plants. *Grana*, 13: 145-186.
- SOWUNMI, M.A. 1985. The beginnings of Agriculture in West Africa: botanical evidence. *Current Anthropology*, 26, 1 : 127-129

- SOWUNMI, M.A., 1995. Pollen of Nigerian plants. *Grana*, 34 : 120-141.
- STREET-PERROTT, F., A., HAUANG, Y., PERROTT, A., R., EGLINTON, G., BARKER, P., KHELIFA, B., L., HARKNESS, D. & OLAGO, O., D., 1997. Impact of lower atmospheric carbon dioxide on tropical mountain ecosystems. *Science*, 278: 1422-1426.
- STRAKA, H. (Editor), 1964-1983. Palynologia madagassica & mascarenica. *Pollen et Spores* 6, 1 : 239-288; 6, 1 : 289-300; 7, 1 : 27-33; 7, 2 : 303-312; 7, 2 : 491-507; 8, 2 : 241-264; 9, 1 : 59-70; 9, 3 : 427-466; 11, 2 : 299-332; 17, 1 : 11-57; 20, 1 : 157-166; 22, 1/4 : 343-353; 22, 3/4 : 355-423; 24, 1 : 65-91; 25, 1 : 49-73.
- STUIVER, M., REIMER, P.J., & REIMER, R., W., 2005. CALIB 5.0. [program and documentation]. <http://calib.qub.ac.uk/calib/>
- VINCENS, A., SCHWARTZ, D., BERTAUX, J., ELENGA, H. & de NAMUR, C. 1998. Late Holocene Climatic Change in Western Equatorial Africa Inferred from Pollen from lake Sinnda, Southern Congo. *Quaternary Research*, 50: 34-45.
- VINCENS, A., SCHWARTZ, D., ELENGA, H., REYNAUD-FARRERA, I., ALEXANDRE, A., BERTAUX, J., ARIOTTI, A., MARTIN, L., MEUNIER, J.-D., NGUETSOP, F., SERVANT, M., SERVANT-VILDARY, S. & WIRRMANN, D., 1999. Forest response to climate changes in Atlantic Equatorial Africa during the last 4000 years BP and inheritance on the modern landscapes. *Journal of Biogeography*, 26: 879-885.
- VINCENS, A., LEZINE, A., M., BUCHET, G., LEWDEN, D. & LE THOMAS, A., and Contributors. 2007. African pollen database inventory of tree and shrub pollen types. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 145: 135-141.
- VANDEN BOSSCHE J., P. & BERNACSEK, G., M., 1990. Source book for the inland fishery resources of Africa, volume 2, *CIFA Technical Paper*. No. 18.2. Rome, FAO. 1990. 411p.
- WU, H., GUIOT, J., BREWER, S., GUO, Z., & PENG, C, 2007. Dominant factors controlling glacial and interglacial variations in the treeline elevation in tropical Africa. *PNAS*, 104, 23 : 9721-9724.
- YBERT, J.P., 1979. Atlas des pollens de Côte d'Ivoire. ORSTOM, Paris. Initiations, Documentation. Technique N° 40 ; 40 p.