



HAL
open science

Structure de la végétation en Afrique centrale : rôles des forçages anthropiques et naturels

Julie Aleman

► To cite this version:

Julie Aleman. Structure de la végétation en Afrique centrale : rôles des forçages anthropiques et naturels. Biologie végétale. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 2013. Français. NNT : 2013MON20056 . tel-00998484

HAL Id: tel-00998484

<https://theses.hal.science/tel-00998484v1>

Submitted on 2 Jun 2014

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE MONTPELLIER 2 –
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THESE

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE MONTPELLIER 2

Ecole Doctorale SIBAGHE
Spécialité : **Ecologie, Evolution, Ressources Génétiques, Paléontologie**

Présentée par
Julie ALEMAN

*Structure de la végétation en Afrique centrale :
rôles des forçages anthropiques et naturels*

Soutenue publiquement le **22 Novembre 2013** devant le jury composé de

M. Martial BERNOUX, Directeur de Recherche, IRD,	Examineur
M. Laurent BREMOND, Maître de conférences, EPHE,	Invité
M. Christopher CARCAILLET, Directeur d'Etudes, EPHE,	Directeur
M. Charly FAVIER, Chargé de Recherche, CNRS,	Invité
M. Jacques GIGNOUX, Chargé de Recherche, CNRS,	Rapporteur
Mme Sylvie GOURLET-FLEURY, Chargée de Recherche, CIRAD,	Co-directrice
M. Neil ROBERTS, Professeur, Université de Plymouth,	Rapporteur
M. Bruno TURCQ, Directeur de Recherche, IRD,	Examineur

Résumé

La compréhension des facteurs qui déterminent la nature et la dynamique du couvert végétal en Afrique centrale représente un enjeu important face aux changements climatiques et à la pression sociale en cours. Forêt et savane sont souvent considérées comme deux états alternatifs stables et très contrastés, déterminés par de complexes interactions entre le couple sol-climat et les perturbations. Les liens actuels entre structure du couvert arboré et déterminants (déficit hydrique annuel, fréquence des feux, densité de population, intensité d'utilisation des terres et propriétés du sol) ont été caractérisés à l'aide d'images satellites, de bases de données mondiales et d'un modèle statistique. Il a ainsi été montré qu'il n'existe non pas un mais plusieurs états stables de savane. Pour les états de faible couvert arboré ($\leq 35\%$), ce sont principalement le type de sol et le climat qui déterminent leur présence et le passage de l'un à l'autre de ces états. Les savanes plus arborées ($> 35\%$) ainsi que les forêts semblent être les états les plus sensibles aux perturbations anthropiques. Cependant, ce modèle statistique ne décrit que les liens contemporains entre structure de la végétation et déterminants. En revanche, l'étude des bio-indicateurs environnementaux conservés dans des archives naturelles, et qui représente l'approche paléo-écologique, permet de reconstruire sur le temps long la végétation, les perturbations et certaines données climatiques, et ainsi obtenir une vision dynamique de leurs relations. Trois lacs, situés actuellement en forêt, en mosaïque de forêt et de savane, et en savane ont été étudiés. En comparant sédiments récents et images satellites, ainsi qu'en calibrant un modèle entre bio-indicateurs dans les sols et relevés de végétation, il a été possible de mieux comprendre ce qu'enregistrent les bio-indicateurs disponibles pour notre étude (phytolithes et charbons principalement) et donc d'estimer la structure de la végétation et l'activité de feux. Les résultats de ces études soulignent l'importance de bien cerner les processus taphonomiques pour reconstruire précisément les paléo-environnements. Les résultats préliminaires d'une paléo-séquence lacustre couvrant les 3000 dernières années sont présentés en discussion. Bien que l'environnement autour du lac soit resté une savane, cette dernière a subi des changements de structure important dus à la fois aux changements climatiques et aux modifications des régimes de feu. De plus, ces changements de structure ne semblent pas graduels, mais s'effectuent de façon abrupte, comme ils le sont actuellement le long du gradient climatique. Ces travaux prédisent donc une réponse critique des biomes tropicaux aux changements globaux en cours.

Mots clés : Savane, forêt, images satellites, climat, feux, indicateurs paléo-environnementaux, modèle statistique, méthodologie.

Centre de Bio-Archéologie et d'Ecologie (CBAE, UMR 5059), Institut de Botanique, 163 rue Auguste Broussonet, 34090 Montpellier, France.

Unité propre de recherche Biens et Services des Ecosystèmes Forestiers tropicaux (B&SEF), Département Environnements et Sociétés du CIRAD, TA C-105/D / Campus International de Baillarguet, 34398 Montpellier Cedex 5, France.

Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM, UMR 5554), Paléoenvironnements et Paléoclimats, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France.

Vegetation structure in Central Africa: impacts of anthropogenic and natural forcings

Abstract

Understanding the factors that determine vegetation nature and dynamics in Central Africa is an important issue given climatic changes and increasing human pressure. Forest and savanna are often considered as two alternative stable and highly contrasted states, driven by complex interactions between climate, soil and disturbances. The current relationships between tree cover and its determinants (annual water deficit, fire frequency, population density, intensity of land use and soil properties) were characterized using remote sensing data, large databases and a statistical model. It has been shown that there is not one, but several savanna stable states. For savanna states of low tree cover ($\leq 35\%$), it is mainly the soil type and the annual water deficit which determine their presence and the transition from one to another. The most wooded savannas ($> 35\%$) and the forests seem to be the most sensitive to anthropogenic disturbances. However, this statistical model can only describe the contemporary relationships between vegetation structure and its determinants. Conversely, studying environmental bio-proxies preserved in natural archives, which constitutes the paleo-ecological approach, enables reconstructing long-term vegetation, disturbances and some climatic features, in order to obtain a dynamic view of their relationships. Paleo-sequences from three lakes, currently located in a forest, in a savanna-forest mosaic, and in a savanna, were investigated. On the one hand bio-proxies from recent lake sediments were compared to satellite images, and on another hand a statistical model between bio-proxies from modern soils and vegetation surveys was calibrated. The results of these studies enabled to better understand the information carried by phytoliths and charcoals, and therefore to better estimate vegetation structure and fire history. Moreover, they emphasize the importance of precisely identifying taphonomic processes in order to accurately reconstruct paleo-environments. The preliminary results of a lacustrine paleo-sequence covering the last 3000 years are presented in discussion. Although the environment around the lake has remained a savanna, vegetation structure has undergone significant changes due to both climate change and modifications in fire regimes. Moreover, it seems that these structural changes were not gradual but happened abruptly, as it happens currently along the climatic gradient. This work therefore predicts a critical response of tropical biomes to global changes.

Keywords: Savanna, forest, remote sensing data, climate, fires, bio-proxies, statistical modeling, methodology.

Centre de Bio-Archéologie et d'Ecologie (CBAE, UMR 5059), Institut de Botanique, 163 rue Auguste Broussonet, 34090 Montpellier, France.

Unité propre de recherche Biens et Services des Ecosystèmes Forestiers tropicaux (B&SEF), Département Environnements et Sociétés du CIRAD, TA C-105/D / Campus International de Baillarguet, 34398 Montpellier Cedex 5, France.

Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM, UMR 5554), Paléoenvironnements et Paléoclimats, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France.

Remerciements

Après quatre années à arpenter les couloirs du CBAE, il est temps de conclure ce travail de thèse et de remercier les personnes que j'y ai rencontrées et qui m'ont aidée lors de ce parcours.

Je tiens à remercier en premier lieu mes encadrants, Laurent Bremond et Charly Favier, qui durant ces quatre années m'ont soutenue, guidée et formée à la recherche. L'ambiance toujours détendue dans laquelle nous avons travaillé à contribuer à rendre ce travail de thèse passionnant. Les missions de terrain ensemble ont été un réel plaisir, malgré les blattes et les moustiques ! Je leur témoigne également toute ma gratitude pour leurs encouragements et leur soutien dans les moments de doute, leur disponibilité et l'attention qu'ils ont porté à mon travail.

J'aimerais également remercier mes directeurs de thèse, Christopher Carcaillet et Sylvie Gourlet-Fleury, qui ont trouvé les financements pour ces travaux. Je les remercie de m'avoir fait confiance et permis de réaliser cette thèse.

Un grand merci aux membres de mon comité de thèse, Christelle Hély, Marie-Pierre Ledru, Valéry Gond et Jean-François Molino qui ont suivi mes travaux et m'ont apporté de judicieux conseils.

Je remercie les membres de mon jury, Dr. Jacques Gignoux, Pr. Neil Roberts, Dr Martial Bernoux et Dr. Bruno Turcq d'avoir accepté d'évaluer ces travaux de thèse.

Un grand merci à tous les membres du CBAE pour leur gentillesse, leur soutien et leur humour ; merci Chantal, Nicole, Walter, Christelle, Odile, Benoît (vive la Team Africa !), Lucie, Thierry, Paul, Adam, Jean-Fred, Loïc. Un merci particulier à Sandrine pour toute l'aide qu'elle m'a apportée durant les extractions de phytolithes et pour sa gentillesse ! Merci à Laurent Bouby pour ses blagues et sa bonne humeur, à Laure et Sarah pour leur soutien, leur gentillesse et leur aide pour l'accès au CBAE, à Isabel pour sa gentillesse et ses attentions, à Philippe pour sa bonne humeur et son soutien, à Bertrand pour sa bonne humeur et sa gentillesse, et à Vincent pour son humour et ses conseils.

Je remercie également les autres doctorants qui sont passés, et ceux qui y sont encore : Bérangère et Thomas, avec qui nous avons partagé pendant près de 2 ans l'« antichambre » de la bibliothèque !, Oriane, Sandrine, Clémence, Marc, Murielle, France. Un merci particulier à Samira grâce à qui la fin de thèse a été presque agréable ! Merci de ton amitié et

de tous nos moments partagés (kebabs, ciné, bières, skype !). Même si un océan nous sépare, on se serre toujours les coudes ! Merci également à tous les étudiants qui sont passés au CBAE au cours de cette thèse, et particulièrement à Margaux, tu reprends le flambeau du bureau !, et à Jordan. Merci à Jessica, Audrey et Roxane, travailler avec vous fut un réel plaisir.

Je tiens à remercier toutes les personnes que j'ai croisées à l'ISEM et qui m'ont encouragée, en ayant toujours un mot gentil : Brian, Séverine, Serge, Marie-Pierre, Ilham, Céline, Jean et Loïc.

Je remercie aussi les personnes que j'ai rencontrées et qui m'ont aidée lors de mes séjours au CIRAD : Guillaume, Charles, Vincent, Fred, Dakis. Un merci particulier à Valéry qui m'a formée en télédétection, pour sa patience et ses encouragements. Merci également à Evelyne pour son organisation et son efficacité hors pair, et surtout pour son soutien et toutes nos discussions.

Merci également aux personnes que j'ai croisées grâce au projet CoForChange : Rita, Adeline, Richard, Olga, Arnaud, Sabrina, Michael.

Un grand merci à toutes les personnes qui nous ont aidés sur le terrain, un merci particulier à Arnaud Kpolita pour son aide précieuse et ses identifications.

Je remercie chaleureusement toute l'équipe du bâtiment 4 qui m'a soutenue et conseillée durant mes trois années de monitorat : Sylvie, Olivier, Thierry, Colin, Nicolas, Sophie et tous ceux que j'oublie... Merci aux personnes avec qui j'ai enseigné et qui m'ont énormément appris : Marc-André, Laurence, Franck, Béatrice, Adam, Jean-Fred, Serge. Un merci très spécial à Christine Heinz pour son soutien, ses conseils et ses encouragements.

Je souhaiterais également remercier tous mes amis qui m'ont soutenue au cours de cette thèse : Djin et Flo (mes normands préférés), Anne-So, Elise, Maxime et José, Anne et Micka, Steph et Michel, Audrey et Fred. Un merci particulier à Ingrid, qui m'a toujours soutenue, conseillée et remonté le moral dans les moments de doute ! Les réunions d'urgence du trio infernal devant un mojito place de la Canourgue me manqueront cruellement...

Je tiens à remercier ma famille sans qui rien n'aurait été possible, vous m'avez soutenue et donné la confiance nécessaire pour poursuivre jusqu'au doctorat. Merci à mes parents, Louis et Véronique, vous avez toujours cru en moi, m'encourageant quand je doutais, m'aidant à me relever quand je chutais. C'est grâce à vous que j'en suis là, vous m'avez aidée à me construire en m'orientant toujours dans la bonne direction, merci du fond du cœur. Merci à mon beau-père, Michel, à ma belle-mère, Véronique, et à mon frère et mes sœurs, Guig,

Aurèle et Lucie. Je remercie mes grands-parents, Camille et Michel, et Antoine et Gilberte pour leurs corrections orthographiques, leurs encouragements et leur confiance en mon travail et en mes qualités. Je souhaite également remercier ma marraine, Marie-Hélène, la « tête d'ampoule » de la famille (j'ai encore de la marge avant de te rattraper !), pour son soutien, ses conseils, sa disponibilité, son écoute ! Merci à sa petite famille qui m'a accueillie à diverses occasions pour de plus ou moins longs séjours : Tonton Jakez, Elouan, Klara et Eryn. J'en profite pour remercier Olivier et Béa, ainsi qu'Antoine, Johan et Gabriel, mon expérience dans leur exploitation restera gravée dans ma mémoire ! Je remercie également mon oncle Jean-Paul et Anne, ainsi que mon parrain Eric et sa famille, Marie, Hugo (mon petit filleul) et Baptiste. Un merci spécial à ma Tatie Claude, elle a vécu la fin de thèse de l'intérieur ! Merci pour son soutien indéfectible, son réconfort dans les moments de doutes et ses conseils ! Les mots seuls ne suffisent pas à exprimer ma gratitude... Merci également à ma cousine Alice, pour tous ses poèmes, dessins et autres scoubidous destinés à me remonter le moral et me soutenir, ainsi qu'à Tonton Fifi ! Je tiens également à remercier la nouvelle partie de ma famille : Renée et Jean-Luc. Merci pour votre soutien, votre réconfort et pour m'avoir accueillie dans votre famille, bras et cœurs ouverts ! Merci également à Marie et Margo !

Je remercie Syrah, ma fidèle compagne à quatre pattes, toujours présente dans les moments de solitude.

Enfin, Olivier, mon amour, aucun mot n'est assez fort pour exprimer tout ce que je te dois. Cette thèse m'aura permis de te rencontrer, et tu as changé ma vie.

Table des matières :

Chapitre I : Introduction générale	17
1. Définition, répartition, importance économique de la forêt et de la savane.....	17
1.1 Biomes et climats	17
1.2 Forêt et savane	23
1.2.1 Définitions, concepts et classifications.....	23
1.2.2 Importance économique	27
2. Les processus écologiques dans les savanes : une question d'échelle	28
2.1 La structure de la végétation : un marqueur des propriétés écologiques des savanes	29
2.2 Les savanes à micro-échelle (< 1 ha) : compétition et démographie.....	30
2.2.1 Les modèles de compétition	30
2.2.2 Les modèles de goulots d'étranglement démographique	32
2.3 Echelle du paysage : dynamique des taches et états stables alternatifs	33
2.3.1 Dynamique des taches	33
2.3.2 Etats stables alternatifs	34
2.4 Une théorie unificatrice : les systèmes hiérarchiques dynamiques.....	36
3. Les feux sous les tropiques.....	40
3.1 Base théorique.....	40
3.2 Effet du feu sur la végétation.....	42
3.3 Le feu, composante traditionnelle des systèmes agro-pastoraux tropicaux.....	45
3.3.1 Les feux pour l'agriculture	45
3.3.2 Les feux pour la chasse et l'élevage	47
3.3.3 Un équilibre fragile.....	47
4. Caractérisation des végétations et des processus actuels et passés	49
4.1 La télédétection pour caractériser la végétation et les régimes de feu à grande échelle	49
4.2 La paléo-écologie pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes	50
4.3 Les indicateurs paléo-environnementaux	53

4.3.1	Reconstruire la structure de la végétation.....	53
4.3.2	Inférer l’histoire des feux grâce aux charbons sédimentaires.....	55
4.3.3	Reconstructions climatiques	57
4.4	Histoire de la végétation en Afrique centrale	57
5.	Objectifs et démarche	58

Chapitre II : articles scientifiques 63

1.	Article 1 : Déterminants de la structure de la végétation en Afrique centrale.	63
1.1	Introduction.....	65
1.2	Materials and Methods.....	66
1.2.1	Study location, tree cover distribution and tree cover classes	66
1.2.2	Possible explanatory variables.....	67
1.2.3	Statistical framework.....	70
1.3	Results.....	72
1.3.1	Classes of vegetation structure	72
1.3.2	Ranking of the variables	73
1.3.3	Validation: maps of occurrence probabilities and evaluation of the model ...	75
1.3.4	Tree cover estimation	76
1.3.5	Responses to global change.....	77
1.4	Discussion.....	80
1.4.1	The savanna biome encompass several stable states	80
1.4.2	Tree cover classes determinants	81
1.4.3	Model precision	81
1.5	Conclusion	82
2.	Article 2 : Reconstruire le couvert arboré des savanes à partir de pollens, de phytolithes et d’isotopes stables du carbone.....	85
2.1	Abstract.....	88
2.2	Introduction.....	88
2.3	Material and methods.....	90

2.3.1	Study sites for calibration	90
2.3.2	Field sampling design	92
2.3.3	Pollen analyses (AP/NAP).....	92
2.3.4	$\delta^{13}\text{C}$ isotopic composition	93
2.3.5	Phytolith analyses (D/P)	93
2.3.6	Statistical analyses: error estimations.....	94
2.3.7	Univariate and multivariate analyses.....	94
2.3.8	Application to palaeosequences.....	95
2.4	Results.....	95
2.4.1	Bio-proxies and LAI along the plots	95
2.4.2	A model for reconstructing vegetation structure from bio-proxies	96
2.4.3	Application to palaeosequences: an illustration	98
2.5	Discussion	101
2.5.1	Calibration of the model: temporal and spatial scales in soil samples	101
2.5.2	Model applicability to palaeosequences	103
2.6	Conclusion	104
2.7	Appendix S1: Confidence interval computation.....	105
2.8	Appendix S2: Derivation of LAI anomalies in palaeosequences.	106
3.	Article 3 : les charbons sédimentaires tropicaux permettent de retracer l'utilisation des terres autour du lac.	109
3.1	Abstract	112
3.2	Introduction.....	112
3.3	Materials and methods	114
3.3.1	Study sites.....	114
3.3.2	Sampling and sediment dating.....	116
3.3.3	Charcoal analysis	116
3.3.4	Remote sensing data analysis	117
3.3.5	Statistical analysis.....	118
3.4	Results.....	118

3.4.1	Age~depth models	118
3.4.2	CHAR	119
3.4.3	Mean charcoal fragment size	120
3.4.4	W/L ratio.....	121
3.4.5	Land-cover transformation	122
3.4.6	W/L ratio versus land-cover	123
3.5	Discussion	124
3.5.1	Sedimentary charcoal and land-cover change	125
3.5.2	Interpreting charcoal records	126
3.6	Conclusion	128
3.7	Appendix 1: Supervised classification of remote sensing images	129
4.	Article 4 : Estimer l'influx de phytolithes dans des sédiments lacustres.	133
4.1	Abstract	136
4.2	Introduction.....	136
4.3	Material	138
4.3.1	Lake sediments	138
4.4	Method	140
4.4.1	Phytolith extraction protocol	140
4.4.2	Phytolith counting.....	143
4.4.3	Phytolith influx computation.....	144
4.4.4	Statistical analyses	144
4.5	Results and discussion	145
4.6	Conclusion	150
4.7	Supplementary material	151
5.	Article 5 : Aspects taphonomiques de l'enregistrement des phytolithes dans des sédiments lacustres africains.	153
5.1	Abstract	156
5.2	Introduction.....	156
5.3	Material and Methods	157
5.3.1	Study sites and samples	157

5.3.2	Sampling and sediment dating.....	159
5.3.3	Phytolith extraction and counting.....	159
5.3.4	Phytoliths classification and indices.....	160
5.3.5	Land-cover analysis.....	165
5.3.6	Statistical analysis.....	166
5.4	Results.....	166
5.4.1	Phytolith concentration and accumulation rates.....	166
5.4.2	PAR and CHAR.....	169
5.4.3	Phytoliths assemblages and indices.....	169
5.4.4	Assemblages' signature for the three lakes.....	172
5.4.5	D/P values versus land-cover transformation.....	173
5.5	Discussion.....	173
5.5.1	The phytolith assemblages for the three lakes.....	174
5.5.2	Phytolith transportation modes depend on the lake's local environment.....	175
5.5.3	Phytolith influxes.....	175
5.5.4	Effect of the local environments of deposition sites.....	176
5.5.5	Phytolith source area.....	176
5.6	Appendix 1: Age~depth models of the three lakes.....	178
5.7	Appendix 2: Land-cover analysis around the three lakes.....	179
5.8	Appendix 3: Boxplots of phytoliths' morphotypes.....	180

Chapitre III : Synthèse et discussion..... 181

1.	Approfondir les processus taphonomiques pour mieux reconstruire.....	182
1.1	Phytolithes et pollens, deux outils complémentaires de description des communautés herbacée et arborée.....	182
1.2	Importance de l'environnement local du site d'enregistrement.....	183
1.3	La conservation des bio-indicateurs.....	185
2.	Les charbons sédimentaires tropicaux : indicateurs du type de combustible.....	186
3.	Les savanes africaines : états stables multiples.....	189

3.1	Relations actuelles	189
3.2	Apports de la paléo-écologie	191
3.3	Quel futur pour les biomes tropicaux ?.....	194
	Références	197

Chapitre I : Introduction générale

Avant-propos

Cette thèse porte sur l'étude des déterminants responsables de la structure des savanes tropicales. La forêt est étudiée corrélativement à la savane et utilisée comme référence car elle représente un état totalement fermé de la végétation. L'Afrique centrale est utilisée comme région de test essentiellement du fait du gradient progressif de précipitations depuis l'équateur jusqu'au désert et de l'existence d'une unique saison sèche. De plus, l'impact humain dans cette zone n'est pas aussi prononcé que dans d'autres zones de savane ; les savanes d'Afrique centrale sont moins perturbées que les savanes d'Amérique latine par exemple. L'approche originale de cette thèse consiste en l'utilisation à la fois de modèles statistiques utilisant des données satellites et des bases de données planétaires pour décrire les relations qu'il existe actuellement entre couvert arboré d'une part et climat, feux, impact anthropique et sol d'autre part, et d'indicateurs paléo-environnementaux pour étudier la dynamique de ces écosystèmes sur le temps long. Peu d'études se sont concentrées jusqu'ici sur la calibration de certains de ces bio-indicateurs en les comparant à la végétation en place, ou à ses transformations à court terme. C'est ce que nous avons fait, notamment avec les charbons sédimentaires et leurs relations avec l'histoire des feux, et les phytolithes et leurs relations avec la structure de la végétation.

1. Définition, répartition, importance économique de la forêt et de la savane

1.1 *Biomes et climats*

Un biome est un ensemble d'écosystèmes situé dans une zone biogéographique, et caractérisé par une composition floristique et faunistique d'espèces adaptées à leur environnement (Olson et al., 2001). La distribution géographique des biomes est fondamentalement définie par le climat qu'ils subissent, et notamment par la distribution des précipitations annuelles et des températures moyennes (Figure 1.1.a). D'autres conditions abiotiques peuvent également

intervenir telles l'altitude, le type de sol (Olson et al., 2001), ou encore de l'effet des sociétés (Ellis, 2011).

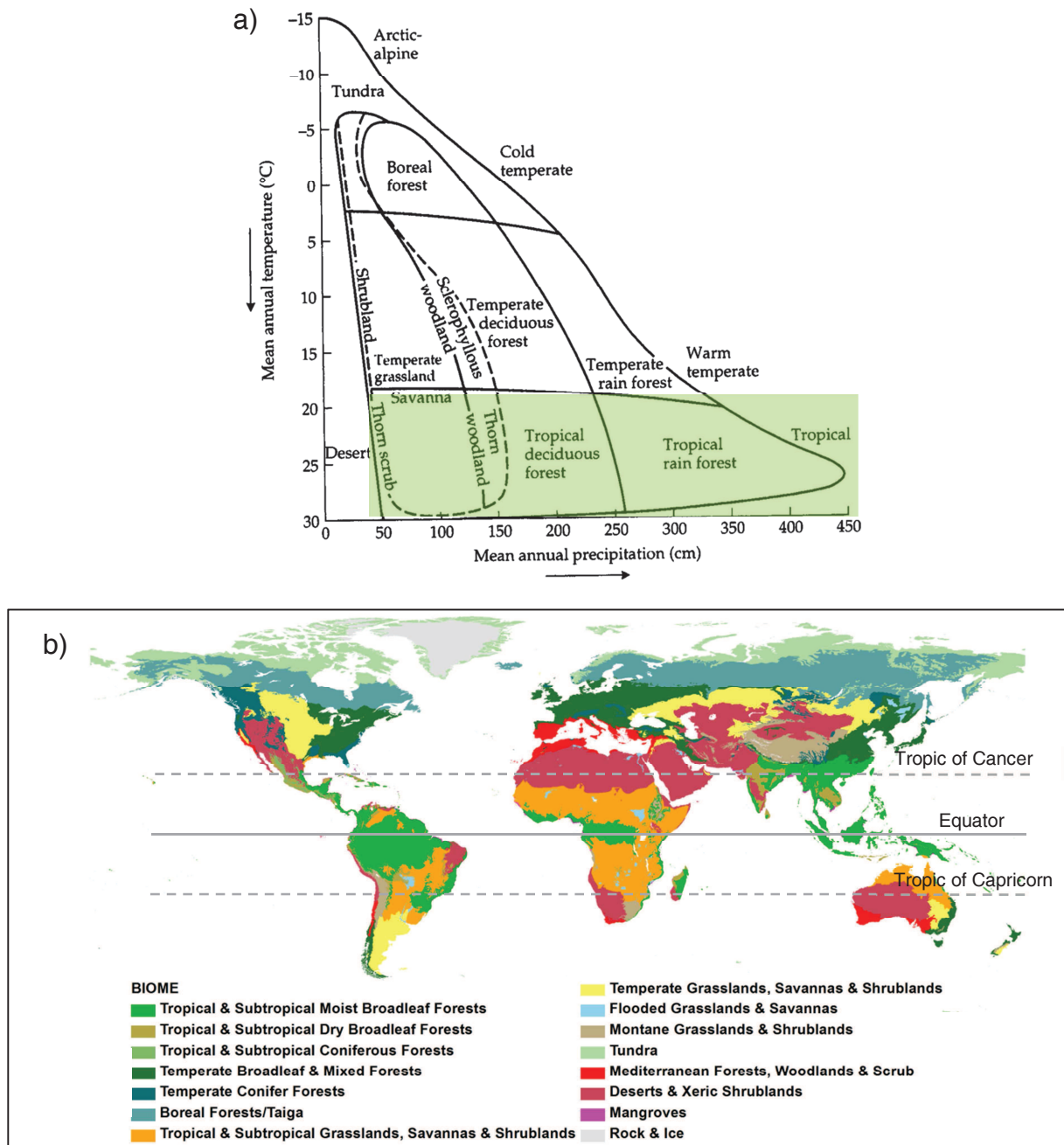


Figure 1.1 : Distribution fonctionnelle des principaux biomes terrestres en fonction de la précipitation annuelle moyenne et de la température moyenne, d'après Whittaker (1975), a) et répartition géographique simplifiée de ces biomes, d'après Olson (2001), b).

Les variations climatiques sont largement déterminées par la latitude et l'altitude. Contrairement aux régions de moyennes et hautes latitudes, la zone intertropicale (23°28'N – 23°28'S, Figure 1.1.b) est caractérisée par l'absence de saison froide en dehors des zones d'altitude. Les températures annuelles y dépassent 18°C et les variations de température au cours de l'année sont faibles (Osborne, 2000). C'est la circulation atmosphérique qui détermine le climat dans une zone donnée, car elle est responsable de la répartition des masses d'air autour de la Terre en fonction de l'énergie thermique provenant du Soleil et de la circulation océanique. L'atmosphère reçoit de la chaleur du Soleil soit par rayonnement direct soit par l'intermédiaire du sol, puis en perd par rayonnement. La Terre étant sphérique, tous les points au sommet de l'atmosphère n'interceptent pas l'énergie solaire de la même manière. L'intensité du rayonnement solaire en un point donné dépend de l'angle d'incidence des rayons du soleil avec la normale de la surface réceptrice. Ainsi, plus les rayons sont inclinés, plus la surface sur laquelle l'énergie solaire se répartie est grande et moins l'énergie reçue par unité de surface est importante. Dans la zone tropicale la chaleur reçue est plus importante que partout ailleurs sur le globe et la masse d'air est toujours chaude (Osborne, 2000). Au niveau des pôles, l'énergie solaire reçue est moins importante et les masses d'air y sont plus froides. Il existe donc une inégalité de répartition du bilan radiatif suivant la latitude, et c'est ce qui constitue le moteur des circulations atmosphérique et océanique à l'échelle planétaire (Beucher, 2010). Le bilan radiatif est positif jusqu'aux latitudes 35° nord et sud et négatif au-delà. Ce déséquilibre thermique a pour conséquence la création d'un type particulier de circulation d'air (Beucher, 2010). Dans cette zone, des vents réguliers soufflent du nord-est dans l'hémisphère nord et du sud-est dans l'hémisphère sud ; ce sont les alizés. Ces vents de basses couches sont chauds et secs s'ils sont continentaux, mais peuvent se charger d'humidité après un parcours océanique. Provenant de chacun des hémisphères, ils convergent l'un vers l'autre et forcent l'air à s'élever dans leur zone de rencontre : c'est l'équateur météorologique (EM). Les régions équatoriales constituent donc une zone de basses pressions (associée au réchauffement atmosphérique). Les masses d'air humides soulevées par convergence génèrent des nuages de type cumulonimbus et des précipitations intenses (condensation en altitude libérant de la chaleur latente) : c'est l'EM vertical, encore appelé Zone de Convergence Intertropicale (ZCIT). La ZCIT se caractérise par une ceinture de hauts nuages pouvant atteindre 300 à 500 km de large, siège de précipitations abondantes et régulières. A la tropopause (~15 km d'altitude), ces masses d'air ont perdu une grande partie de leur humidité sous forme de précipitations, elles divergent (sous l'action des courants jets) et redescendent aux latitudes 30° (Beucher, 2010). Lors de la descente, l'air se

réchauffe et son humidité relative diminue, les précipitations sont très faibles. Les régions subtropicales ont donc un régime anticyclonique générant un climat chaud et sec, c'est d'ailleurs à ce niveau que se retrouve la ceinture des grands déserts chauds. Le contact entre les zones anticycloniques tropicales et la zone de dépression équatoriale est à l'origine des alizés (Beucher, 2010). Ces boucles de circulation forment les cellules de Hadley (Figure 1.2). Dans les régions polaires, l'air froid et lourd descend et entretient des hautes pressions au niveau du sol. Ces masses d'air froides divergent au sol vers les latitudes tempérées. Les océans traversés leur cèdent chaleur et humidité, ce qui augmente leur température et provoque une ascendance. Un système de basse pression s'installe autour de 60° de latitude (Figure 1.2). La cellule d'air polaire donne naissance à une dépression. En altitude, la convergence vers le pôle des masses d'air boucle la circulation au sein de la cellule polaire ainsi créée. Dans cette zone, la force de Coriolis déplace l'air vers l'ouest. Enfin, à des niveaux de latitudes moyennes (30 à 60°) la rencontre des masses d'air polaires et tropicales forme le front polaire. Ces masses d'air ne se mélangent pas car elles ont une température et une humidité différentes. L'air chaud s'élève au-dessus de l'air froid qui favorise la condensation de l'humidité contenue dans l'air tropical maritime. Dans la zone de front se forment des nuages qui se déplacent d'ouest en est. C'est ce qu'on appelle des cellules de Ferrel (Figure 1.2). L'ensemble de ces cellules de convection transporte de l'énergie depuis les régions excédentaires (zone convective du centre de l'Afrique) vers les régions déficitaires des deux hémisphères (Beucher, 2010).

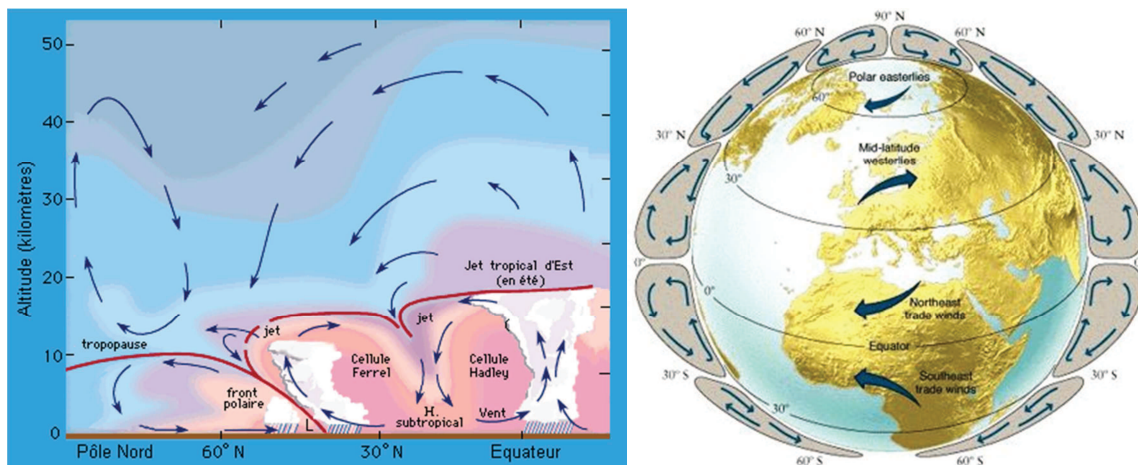


Figure 1.2 : Schéma de la circulation atmosphérique dans l'hémisphère nord (a) et au niveau du globe (b). Source : <http://www.astrosurf.com>.

La position de l'EM n'est cependant pas fixe au cours de l'année. En effet, du fait de la rotation de la Terre autour du Soleil, il existe des variations de flux de chaleur au cours de l'année, notamment au niveau des pôles (Osborne, 2000). Cela provoque des changements au niveau des réservoirs froids et modifie la circulation atmosphérique dans chaque hémisphère, induisant un déplacement de l'axe de symétrie des masses d'air et donc de l'EM. Il se déplace vers le nord pendant l'été boréal, et reflue vers le sud pendant l'hiver (Figure 1.3). En effet, durant l'été boréal, la température des continents dans l'hémisphère nord s'élève rapidement et dépasse celle des océans, créant des vents soufflant de l'océan vers les terres qui renforcent le déplacement de la ZCIT vers le Tropic, et inversement au cours de l'hiver boréal. Les alizés peuvent alors traverser l'équateur géographique, subir le changement de sens de la force de Coriolis et se transformer en courants d'Ouest : c'est la mousson (Nicholson, 2000). Les variations de la ZCIT ont donc un effet important sur la climatologie des régions intertropicales car le balayage de cette zone de fortes précipitations constitue la saison des pluies. Le climat de la région intertropicale est donc caractérisé par l'alternance d'une saison sèche (éloignement de la ZCIT) et d'une ou plusieurs saisons des pluies (passage de la ZCIT).

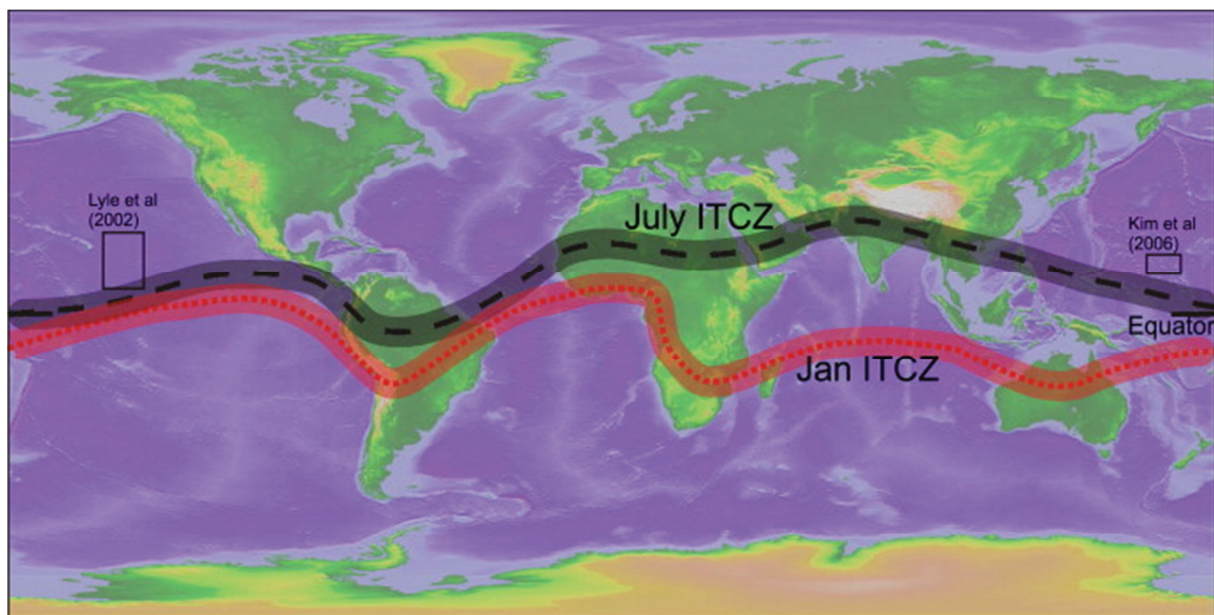


Figure 1.3 : Oscillation de la ZCIT (ou Intertropical Convergence Zone, ITCZ) au cours de l'année, d'après Allen et al. (2012).

La durée et l'importance de la saison sèche dépendent de l'éloignement de l'Equateur et de certaines conditions locales particulières. Le climat équatorial (Leroux, 1996) est caractérisé par des conditions climatiques relativement uniformes tout au long de l'année (précipitations abondantes et basses pressions, Figure 1.4.a). Le climat tropical humide (Leroux, 1996) est quant à lui caractérisé par deux saisons clairement distinctes : une saison humide (> 3 mois) et

une saison sèche (> 2 mois ; Figure 1.4.b). Enfin, quand la saison sèche est très longue, on parle de climat tropical sec (Figure 1.4.c).

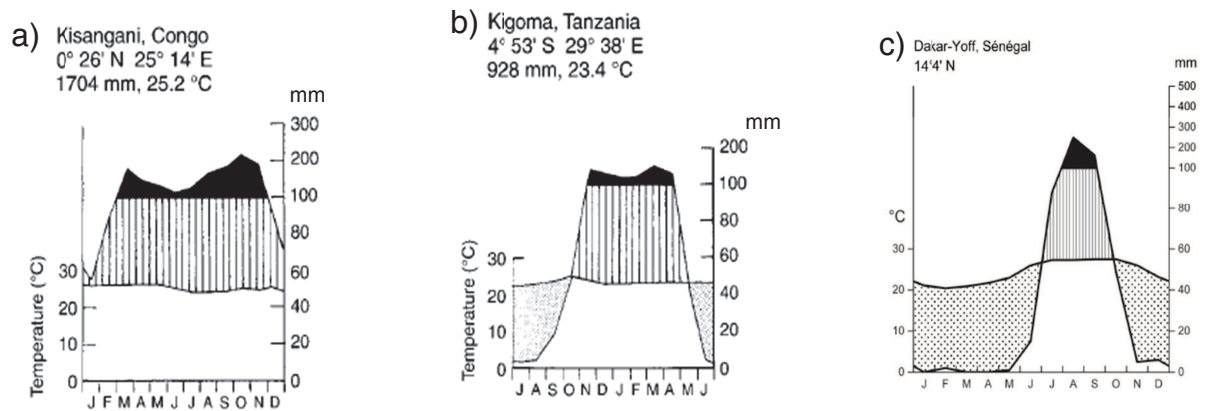


Figure 1.4 : Diagrammes climatiques correspondant au climat équatorial (a), au climat tropical humide (b) et au climat tropical sec (c). Les points correspondent aux mois secs, les hachures verticales aux mois humides et les zones noires aux mois perhumides (plus de 100 mm de précipitation mensuelle). Les données sont tirées de Osborne (2000) et illustrent la relation entre temps de passage de la ZCIT et quantité de précipitation annuelle.

Encadré 1 : climat d'Afrique centrale

Dans le cas de l'Afrique centrale, l'onde de pluie décroît à la fois en fonction de la latitude mais également de la continentalité du fait de la masse du continent Africain. Le gradient de répartition des précipitations en Afrique centrale est donc très régulier, et dépend moins de l'influence du Golfe de Guinée que la répartition annuelle des précipitations de l'Afrique de l'Ouest (une seule saison sèche) par exemple.

La région inter-tropicale est caractérisée par la présence de quatre principaux biomes : les forêts (semi-décidue et sempervirente) majoritairement localisée autour de l'Equateur, les savanes, les prairies et les déserts. Les savanes occupent une zone climatique intermédiaire entre forêts et prairies/déserts (Figure 1.1).

1.2 Forêt et savane

1.2.1 Définitions, concepts et classifications

Depuis les années 50, plusieurs tentatives ont été faites afin de trouver un consensus dans la définition du concept de ‘savane’ et dans la classification des différents types existants. Ainsi, la savane est définie comme un type de végétation caractérisé par la présence d’arbres dispersés, et présents en quantité variable, dans une matrice continue d’herbacées : “*Savanna is a vegetation type characterized by scattered woody plants, in varying proportion, dispersed in a herbaceous ground layer or matrix*” (Hills and Randall, 1968). De plus, on trouve des savanes sur de grands gradients de précipitations, de températures et de conditions édaphiques des zones tropicales aux régions tempérées (Figure 1.5, Solbrig et al., 1996). Ainsi, il existe des savanes en Amérique du Nord, en passant par l’Afrique (50% de sa surface), l’Amérique latine (45%, Cerrados du sud de l’Amazonie et Llanos du nord de l’Amazonie), l’Australie (30%), l’Inde (10%) et l’Asie du sud-est (10%) (Scholes and Archer, 1997).

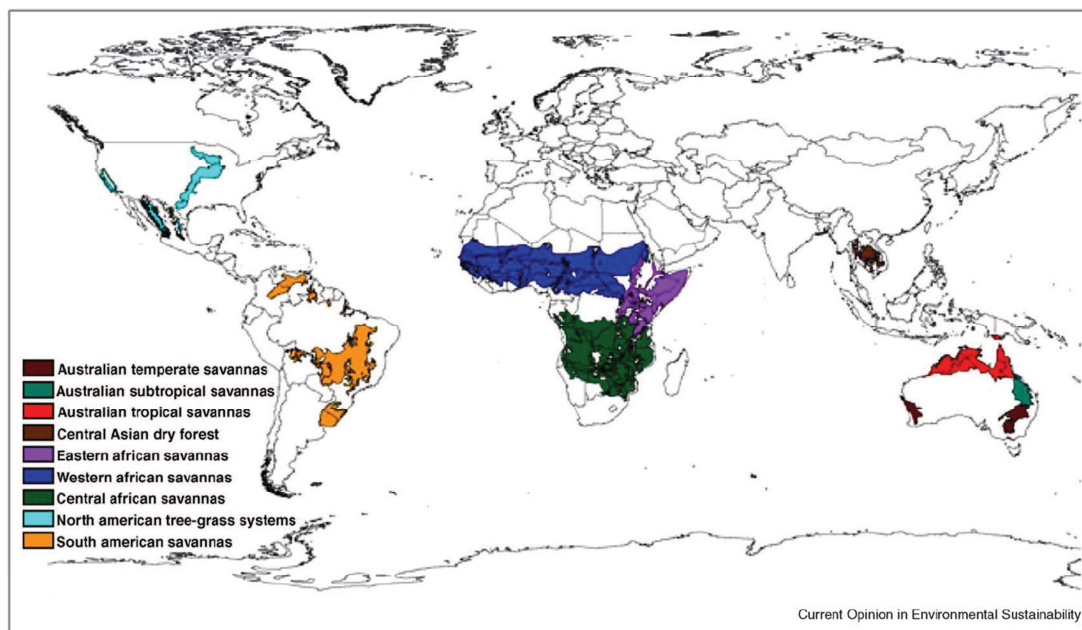


Figure 1.5 : Carte représentant la distribution des systèmes arbres-herbes dans les zones tempérées et tropicales, d’après Marchant et al. (2010).

Une étude récente (Ratnam et al., 2011) définit les savanes tropicales comme des écosystèmes caractérisés par la coexistence d’une strate discontinue d’arbres, et d’une strate continue d’herbacées dont la photosynthèse s’effectue en C₄ (Scholes and Archer, 1997; Ratnam et al., 2011), constituant une adaptation à la sécheresse. Ce sont souvent des graminées pérennes. Les communautés d’arbres aussi bien que celles de graminées sont résistantes aux incendies

et intolérantes à l'ombrage (Hoffmann et al., 2004; Sage and McKown, 2006). La canopée des arbres de savane est également moins dense et plus perméable à la lumière que celle des forêts (Hoffmann et al., 2005), ce qui permet aux graminées en C₄ et aux plantules d'arbres de savanes, intolérantes à l'ombre, de s'installer sous les arbres adultes. Par opposition, les forêts sont caractérisées par un environnement fermé où les herbacées en C₄ ne peuvent se développer en sous-bois, et donc celles qui sont présentes effectuent la photosynthèse en C₃ (Ratnam et al., 2011). Les espèces de forêt, arbres et herbes, sont très sensibles aux incendies mais tolérantes à l'ombrage (Uhl and Kauffman, 1990; Cochrane et al., 1999; Barlow and Peres, 2008; Gignoux et al., 2009). Il s'y établit un microclimat favorisant des conditions très humides. Il existe cependant des espèces forestières qui possèdent un taux de croissance important et des traits fonctionnels proches des arbres de savane (Hoffmann and Franco, 2003) : ce sont les arbres « pionniers ». En zone tropicale, une structure forestière ne peut exister que si la précipitation annuelle est suffisante et peu variable, c'est-à-dire sans saisonnalité vraiment marquée. Il existe deux grandes classes de forêts humides, les forêts tropicales sempervirentes (limitées autour de l'équateur, renouvellement permanent et asynchrone des feuilles, grande diversité biologique et taux d'endémisme élevé) et les forêts tropicales semi-décidues (perte synchrone des feuilles à l'arrivée de la saison sèche, pour une période plus ou moins longue, moins de diversité et une aire de répartition plus vaste). La zone de transition entre ces deux formations peut être soit graduelle à travers un écotone, soit de type mosaïque avec des savanes incluses dans la forêt ou bien des taches de forêt au sein de la savane (Hills and Randall, 1968; Favier and Dubois, 2004 ; Ratnam et al., 2011).

Différentes classifications des types de savane ont été proposées, la plupart réalisées en fonction ou en combinant plusieurs des trois critères suivants : le climat, la structure de la végétation et l'assemblage floristique. Par exemple, certaines études (e.g. Menaut et al., 1990; Higgins et al., 1999; Sankaran et al., 2005; Wiegand et al., 2006; Bucini and Hanan, 2007 ; Sankaran et al., 2008; Diouf et al., 2012) différencient les savanes tropicales en fonction des conditions de précipitation annuelle : savanes arides (< 400 mm.an⁻¹), savanes semi-arides (< 700 mm.an⁻¹), ou savanes humides (≥ 700 mm.an⁻¹).

Au sein de chaque continent, des classifications en fonction des assemblages floristiques sont utilisées pour distinguer les différents types de savanes qui sont dominées par les genres *Byrsonima* et *Curatella* en Amérique latine, *Acacia* en Afrique et *Eucalyptus* en Australie (Hills and Randall, 1968), mais qui localement peuvent contenir une très grande diversité floristique. Par exemple Boulvert, Aubréville et Letouzey ont réalisé des études phytogéographiques de la végétation d'Afrique centrale, en classant le type de végétation à la

fois en fonction des précipitations annuelles subies et des communautés d'espèces rencontrées (Encadré 2).

Encadré 2 : classification phytogéographique de la végétation d'Afrique centrale.

La **forêt dense** humide sempervirente est située dans un domaine climatique dit de Mousson permanente (Boulvert, 1986), dont les précipitations annuelles sont supérieures à 1500 mm. Bien que leur répartition spatiale puisse varier grandement, notamment du fait du type de sol qu'elles occupent, les principales espèces sont *Triplochiton scleroxylon*, *Terminalia superba*, *Alstonia boonei*, *Azelia africana*, *Lophira alata* et *Gilbertiodendron dewevrei* (Boulvert, 1986). Plus au nord, la forêt dense devient semi-caducifoliée du fait de la présence d'une saison sèche marquée, et composée principalement de *Triplochiton scleroxylon*, *Celtis africana*, *Celtis adolfi-fiderici*, *Azelia africana*, *Albizia glaberrima*, *Albizia gummifera*, *Mansonia altissima* etc... Les **savanes guinéennes**, dont les précipitations annuelles moyennes sont de 1000 à 1800 mm, subissent 3 mois de saison sèche (Boulvert, 1986). Ce sont des savanes périforestières, et le paysage dans ces zones est une mosaïque de savanes et de forêts galeries. La strate herbacée est constituée de graminées pérennes, très hautes (> 2 m) et dont les espèces principales sont *Cenchrus purpureus*, *Imperata cylindrica* et *Panicum maximum* (Letouzey and Aubréville, 1968; Boulvert, 1986). La strate arborée est constituée principalement de *Annona senegalensis*, *Terminalia glaucescens*, *Hymenocardia acida*, *Daniellia oliveri*, *Bridelia ndellensis*, *Piliostigma thonningii*, *Crossopteryx febrifuga*, *Sarcocephalus latifolius*, *Albizia zygia*, *Vitex doniana*, etc... (Boulvert, 1986). Les **savanes soudaniennes** sont localisées dans une zone climatique de précipitations annuelles comprises entre 700 et 1500 mm, la saison sèche dure entre 4 et 6 mois. Le domaine soudano-guinéen est assez bien caractérisé par le développement dans la strate ligneuse de *Burkea africana*, *Lophira lanceolata* qu'accompagne *Daniellia oliveri* et dans la strate herbacée par *Andropogon gayanus*, *Hyparrhenia welwitschii*, *H. fumiliurk* (Boulvert, 1986). La saisonnalité des précipitations devient une caractéristique majeure de ce domaine. Enfin, les **steppes sahéliennes** reçoivent entre 450 et 700 mm de précipitations annuelles et subissent plus de 7 mois de saison sèche. La végétation est constituée d'une strate herbacée basse, de buissons bas et de quelques arbres. Les espèces de graminées sont essentiellement annuelles *Aristida funiculata*, *A. mutabilis*, *Cenchrus biflorus*, *Schoenefeldia gracilis*, etc... (Letouzey and Aubréville, 1968). La strate arborée est composée majoritairement de *Acacia tortilis*, *Acacia senegal*, *Commiphora africana*, *Acacia ehrenbergiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis* et *Cordia sinensis*. L'évapotranspiration atteint des niveaux très élevés et joue un rôle crucial dans l'adaptation de la végétation dans ce domaine.

Au-delà de 15° N commence le domaine péri-désertique, où la végétation est très rase et éparse, et les précipitations très faibles.

D'autres études enfin, utilisent la densité de la strate arborée et la physionomie des types de végétation pour les différencier : savanes herbeuses, savanes arbustives, savanes arborées, savanes boisées, forêts claires ou encore forêts denses (Figure 1.6). Ces classifications manquent souvent d'objectivité et dépendent à la fois des auteurs les décrivant et du continent sur lequel les savanes sont étudiées. En effet, la forêt claire de certaines zones d'Afrique décrite par Aubréville (Figure 1.6, Aubréville and Chevalier, 1949 ; Letouzey and Aubréville, 1968) est très semblable à la végétation des « Cerradaos » du Brésil (Cole, 1960 ; Rippstein et al., 1996) et est dénommée « woodland savanna » en anglais par d'autres auteurs (Hills and Randall, 1968). Le pourcentage de recouvrement ligneux y est d'environ 50 %. Notons également le cas des savanes herbeuses africaines (Aubréville, 1962) comparable au « campo limpo » d'Amérique latine (Rippstein et al., 1996) et défini en anglais comme étant des « grassland » (Kauffman et al., 1994).

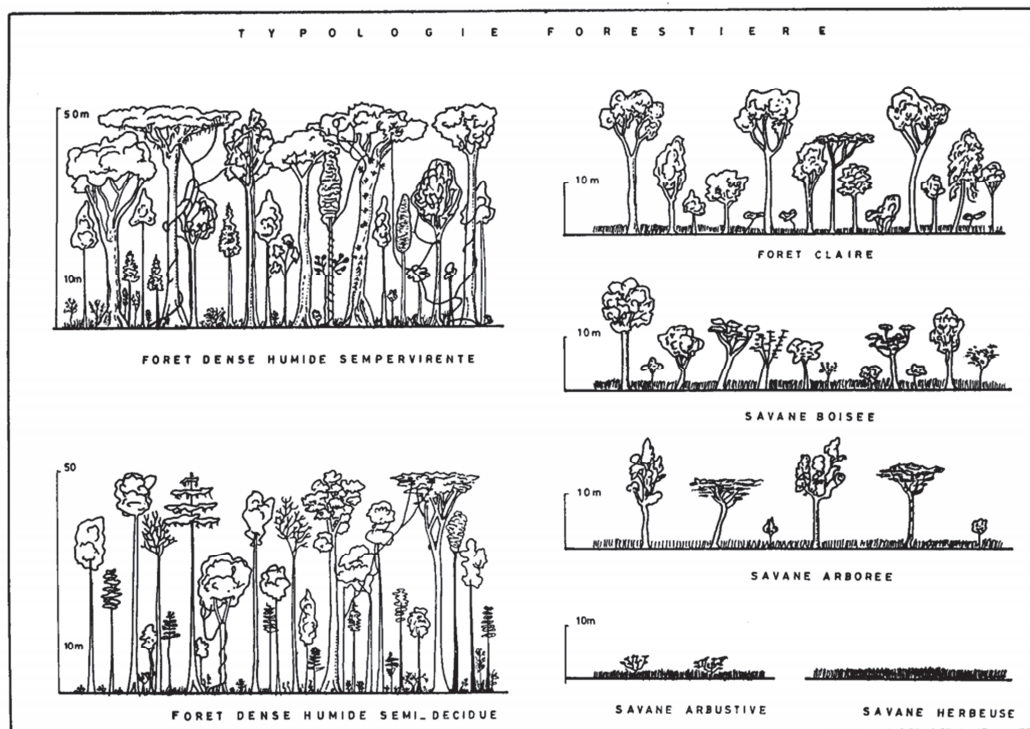


Figure 1.6 : Structure de la végétation des tropiques : forêt dense humide, forêt dense semi-décidue, forêt claire, savane boisée, savane arborée, savane arbustive et savane herbeuse. D'après Letouzey et Aubréville (1968).

Il est donc difficile de trouver un consensus entre les différentes classifications utilisées. Nous avons ainsi choisi dans cette thèse d'étudier la végétation d'Afrique centrale en fonction de sa composante structurale, et plus précisément en fonction du pourcentage de couvert arboré. Dans ce travail, une prairie (« grassland ») est définie comme contenant uniquement une strate herbacée, et est comparable aux savanes herbeuses définies par Aubréville (Figure 1.6), une

savane correspond à un mélange entre arbres et herbacées en C₄ (forêt claire, savane boisée, savane arborée et savane arbustive), et enfin une forêt est définie comme un type de végétation « fermée » par des arbres dont les herbacées de sous-bois effectuent la photosynthèse en C₃ (forêt dense).

1.2.2 Importance économique

Les savanes constituent le biome le plus étendu de la zone intertropicale ; elles abritent une grande partie de la population vivant dans cette zone et sont le siège d'une économie rurale en supportant élevage et agriculture vivrière ou de rente, suivant les régions (Scholes and Archer, 1997).

Jusqu'au milieu du siècle passé, les savanes d'Amérique du Sud ont été le siège d'un élevage bovin extensif et d'une agriculture de subsistance. Ces savanes étaient également le centre de production de charbon pour les zones urbaines adjacentes (Brossard and López-Hernández, 2005). Depuis le début des années 2000, cependant, que ce soit dans les Cerrados du Brésil ou dans les Llanos de Colombie et du Venezuela, les pâturages cultivés d'espèces introduites africaines (des genres *Brachiaria* et *Andropogon* (Pizarro et al., 1996)) et les champs de céréales et de légumineuses se sont imposés sur de grandes surfaces, tout comme le développement de l'activité sylvicole d'espèces introduites, pins et eucalyptus essentiellement, à des fins de production de pâte à papier (Brossard and López-Hernández, 2005). Il en résulte sur ce continent, un éloignement de plus en plus important des activités agropastorales des grands centres urbains. Ces savanes constituent actuellement des écosystèmes très perturbés. Parallèlement, la forêt amazonienne connaît de très forts taux de déforestation principalement afin d'augmenter les surfaces en terre disponible pour l'agro-business (culture du soja, du Palmier à huile, pâturage).

En Australie, les savanes abritent essentiellement les 'ranchs' dont l'activité principale est l'élevage bovin et ovin extensif. Il y a très peu de cultures de rente dans ces zones, et elles sont pour le moment peu perturbées en comparaison des savanes sud-américaines.

Enfin, les savanes constituent le biome le plus étendu d'Afrique, abritant une large part de sa population et une partie non négligeable de son économie. La population rurale subsaharienne vit essentiellement de l'agriculture et de l'élevage. La caractéristique principale de ces savanes africaines est leurs relations étroites avec l'Homme social ; ils « évolueraient » conjointement depuis des millénaires (Bird and Cali, 1998; Cerling et al., 2011). Il existe donc des pratiques culturelles et agro-pastorales très adaptées à cet écosystème.

L'économie en Afrique centrale repose essentiellement sur le secteur agricole, représentant plus de 50% du PIB et employant 70 % de la population active (Banque des Etats de l'Afrique centrale (BEAC), 2008). Les cultures vivrières et de rente, ainsi que l'élevage, sont essentiellement localisés dans les zones de savane. L'exploitation forestière représente une part plus réduite du PIB de ces pays, excepté pour la République Démocratique du Congo. L'Afrique Centrale constitue encore une zone où le prélèvement de bois est inférieur à la production (*source* : FAO).

2. Les processus écologiques dans les savanes : une question d'échelle

Il existe de très nombreuses études concernant l'écologie des savanes, mais malgré cela, leur origine, leur nature et leur dynamique sont toujours matière à débat. Ainsi, les mécanismes qui permettent aux arbres et aux herbacées de coexister sans remplacer l'un des deux compartiments, ainsi que les déterminants responsables de la proportion relative de chaque composant dans les différents types de savanes restent partiellement incompris, mal identifiés et quantifiés (e.g. Scholes and Archer, 1997; House et al., 2003).

Les savanes humides, c'est-à-dire présentes dans une zone climatique de précipitation annuelle moyenne supérieure à 700 mm, et péri-forestières ont longtemps été conçues comme des formations anthropiques, résultant de la dégradation des forêts (Aubréville and Chevalier, 1949; Louppe et al., 1995). En effet, ces savanes sont souvent parcourues par des forêts galeries ou des îlots forestiers, laissant alors supposer un climax de forêt. En outre, les premières expériences de feux contrôlés ont mis en évidence que la densité d'arbres diminue avec l'intensification de la perturbation, alors que l'exclusion du feu durant plusieurs années tendait à augmenter très rapidement la densité du couvert arboré (e.g. Brookman-Amisshah et al., 1980; Swaine et al., 1992; Archer et al., 1994) ; ces travaux ont largement renforcé cette hypothèse tout en soulignant l'importance de la variable feu dans ce type d'écosystème. La taille du gradient climatique d'existence des savanes tropicales démontre également que les variables précipitation et saisonnalité jouent un rôle central dans la détermination du couvert arboré. Dès les premières études phytogéographiques, le type de sol dans un même domaine climatique est apparu comme une variable majeure (Hills and Randall, 1968). Par exemple, des sols très peu drainants et inondés plusieurs semaines par an favoriseraient la présence de savane par rapport à la forêt (Aubréville and Chevalier, 1949; Hills and Randall, 1968). Enfin,

la faible teneur en phosphore des sols semble être une caractéristique partagée par la plupart des savanes dans le monde (Brossard and López-Hernández, 2005).

Ainsi, traditionnellement, les écologues travaillant sur les savanes tropicales désignent quatre variables clés comme étant les déterminants de la structure et du fonctionnement des savanes : l'eau, les nutriments, le feu et l'herbivorie (Frost and Robertson, 1987). Différents modèles écologiques, reflétant les différentes hypothèses de hiérarchie des facteurs déterminant la structure et la répartition des savanes ont été proposés afin d'expliquer la coexistence des herbes et des arbres et la proportion relative de chaque forme de vie, soulignant l'importance de l'échelle d'étude.

2.1 La structure de la végétation : un marqueur des propriétés écologiques des savanes

La composition et la structure de la végétation sont des propriétés importantes des communautés végétales, et reflètent leurs interactions avec leur environnement au cours du temps (Turner et al., 2001). La structure de la végétation est définie comme l'organisation des individus qui forment une communauté végétale (Edwards, 1983). Ce concept a été étendu à la distribution des caractéristiques des arbres au sein d'une forêt ou de tout écosystème composé d'arbres (Von Gadow, 1999). Ainsi, pour décrire la structure d'une placette, on décrit les espèces, la taille des arbres (incluant le diamètre, la hauteur, les dimensions des couronnes etc.), la stratification et le recouvrement. L'étude de la structure spatiale s'intéresse à la distribution de ces caractéristiques dans l'espace (Graz, 2005; Jibrin, 2013).

La structure de la végétation est donc la résultante des interactions écologiques entre les différentes communautés végétales constituant, dans notre cas, l'écosystème de savane. La diversité floristique est intrinsèquement liée à l'hétérogénéité spatiale de la structure des savanes, qui constituent un système dynamique. Parmi les variables permettant de décrire la structure de la végétation, le couvert arboré est très souvent utilisé que ce soit dans des études utilisant l'imagerie satellitaire (e.g. Staver et al., 2011a), comme sortie de beaucoup de modèles dynamiques de savane (e.g. Meyer et al., 2009; Moustakas et al., 2009), ou encore pour calibrer des indicateurs paléo-environnementaux pour la reconstruction passée (e.g. Bremond et al., 2005a). Le degré de couverture arborée est une variable très utilisée pour décrire le paysage et les propriétés de l'écosystème de savane.

2.2 *Les savanes à micro-échelle (< 1 ha) : compétition et démographie*

2.2.1 Les modèles de compétition

Les modèles basés sur la compétition considèrent les ressources du sol (l'eau et les nutriments) comme les déterminants principaux, et le feu et l'herbivorie comme des facteurs secondaires (Stott, 1991; Scholes and Archer, 1997). Le postulat de ces modèles est qu'il devrait y avoir exclusion compétitive entre les deux communautés (arbres et herbes) et que seuls les états de prairie ou de forêts sont stables. Cependant, il y aurait un changement de l'avantage compétitif entre ces deux communautés soit dans le temps soit dans l'espace. Ainsi, arbres et herbes coexistent dans les savanes grâce à leur capacité à acquérir et partitionner les ressources limitantes de façon différente (Sankaran et al., 2004). Le premier modèle est le modèle de séparation de niches par les racines, proposé par Walter (1971) qui suppose que l'eau est le principal facteur limitant et que les arbres et les herbacés ont un accès différentiel à cette ressource dans le sol du fait des différences de répartition spatiale de leurs racines. Arbres et herbes sont en compétition pour l'eau dans les niveaux de sol supérieur, mais seuls les arbres ont accès à l'eau en profondeur (Walter and Mueller-Dombois, 1971). Ainsi, pour un ensemble donné de conditions environnementales, le ratio entre arbres et herbes est une fonction de la distribution verticale de l'eau dans le profil de sol, et est donc dépendant du type de sol. Il existerait donc un ratio arbres/herbes d'équilibre pour des conditions données de sol et de précipitation, équilibre qui peut être dévié par des conditions secondaires comme l'herbivorie, le régime de feux ou encore des conditions locales particulières comme la topographie (Van Langevelde et al., 2003) (Figure 1.7.a).

La séparation des niches par la phénologie correspond à l'hypothèse de séparation dans le temps de l'accès aux ressources pour les deux types de communautés, expliquant leur coexistence (Scholes and Archer, 1997; House et al., 2003). Dans ce cadre, les arbres sont capables de stocker de l'eau et des nutriments, ce qui leur permet de se développer jusqu'à quelques semaines avant la saison des pluies (Scholes and Archer, 1997). De plus, les arbres décidus de savanes sont capables de conserver leurs feuilles pendant plusieurs semaines après la sénescence des herbes. Les arbres de savanes ont ainsi potentiellement un accès exclusif aux ressources précocement et tardivement durant la période de croissance. Pour que les herbes persistent, elles doivent être de meilleures compétitrices pour les ressources durant la période où leur croissance se superpose à celle des arbres.

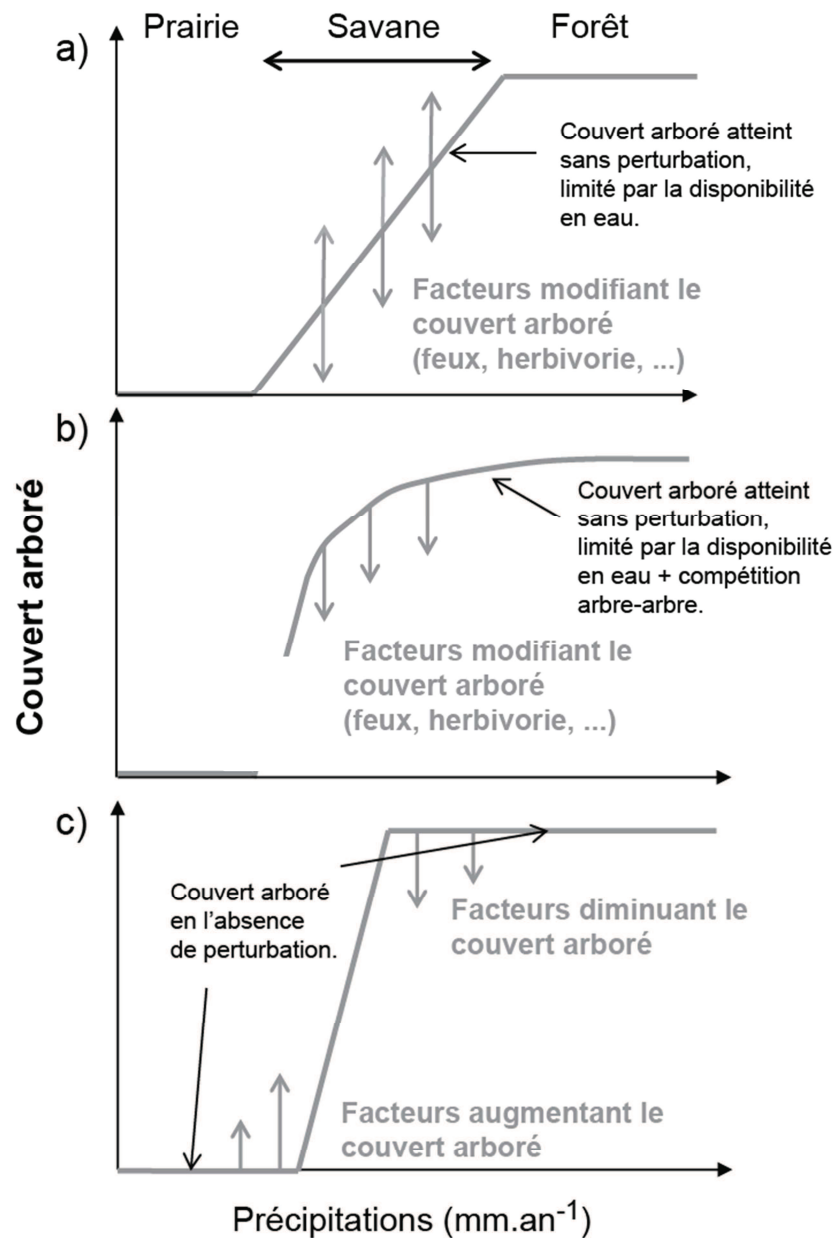


Figure 1.7 : Variation du couvert arboré « attendu » le long d'un gradient de précipitation pour le modèle de séparation de niches par les racines (a), pour le modèle de compétition équilibrée (b) et enfin pour le modèle du goulot d'étranglement démographique (c). Les flèches représentent l'effet potentiel des perturbations sur le couvert arboré. D'après Sankaran et al. (2004).

Dans le cas du deuxième type de modèles, dit de 'compétition équilibrée' (*balanced competition*), l'équilibre de coexistence est possible parce que le meilleur compétiteur, dans ce cas les arbres, devient autolimitant à un niveau de biomasse insuffisant pour exclure le compétiteur inférieur, les herbacées (Scholes and Archer, 1997; House et al., 2003). En l'absence de perturbations, ce type de modèle prédit un seuil de précipitation au-dessus duquel le couvert arboré serait très élevé, mais en-dessous duquel les herbacées domineraient

(Scholes and Archer, 1997) (Figure 1.7.b). Etant des compétiteurs supérieurs, les arbres dominent le système dès que les conditions de pluviosité le permettent et parce que la compétition arbre-arbre n'est pas un facteur limitant à faible densité d'arbres (Scholes and Archer, 1997). Au-dessus du seuil de précipitation, la densité d'arbres est limitée par la compétition arbre-arbre pour l'eau et les nutriments, notamment du fait du volume de racines important. Dès que la disponibilité en eau augmente, la canopée est totalement fermée, excluant les herbacées, et le système converge vers un boisement fermé (Figure 1.7.b). Avec ce type de modèle, les seuls états d'équilibre sont des savanes boisées, et les savanes plus ouvertes représentent des états de déséquilibre maintenus par le feu ou l'herbivorie (Scholes and Archer, 1997).

2.2.2 Les modèles de goulots d'étranglement démographique

Il existe par ailleurs des modèles dits de goulots d'étranglement démographique, qui s'appuient sur le fait que les impacts des variations climatiques et des perturbations sont différents en fonction du stade de vie des arbres. Ainsi, l'avantage compétitif passe des herbes aux arbres selon l'âge et la taille de l'arbre. Les herbes étant plus compétitives imposent une mortalité très élevée sur les petits arbres. Peu d'arbres réussissent finalement à passer la taille critique. Ceux qui ont réussi à passer sont plus compétitifs que les herbes et restent établis de nombreuses années. Il faut donc pour une coexistence un équilibre assez fin entre mortalité des arbres établis et probabilité pour les plantules d'échapper au stade dangereux. L'hypothèse principale est donc que les effets des perturbations sur la germination, la mortalité et les transitions démographiques des arbres sont plus importants que les interactions compétitives (Jeltsch et al., 1996; Higgins et al., 2000). Il existe deux écoles d'interprétation de ces modèles. D'un côté, certains auteurs interprètent les savanes comme des systèmes en déséquilibre (Menaut et al., 1990; Jeltsch et al., 1996; Jeltsch et al., 2000) : les prairies d'un côté et les forêts de l'autre sont considérés comme des systèmes à l'équilibre. Les perturbations dues au feu et à l'herbivorie essentiellement, permettent aux savanes de persister dans un état de déséquilibre en « tamponnant » le système contre les transitions vers l'un ou l'autre des extrêmes (Jeltsch et al., 2000) (Figure 1.7.c). Ce sont ainsi des mécanismes de rétroaction internes au système écologique lui-même qui préviennent la fermeture ou l'ouverture du milieu. D'un autre côté, d'autres auteurs interprètent la structure des savanes comme étant dans un contexte de dynamique « hors-équilibre », ce sont alors des variations stochastiques de l'environnement qui assurent les transitions d'un état à un autre (prairie ou

forêt). Ces transitions sont stochastiques et plus rapides que les temps caractéristiques de la dynamique de la végétation, ce qui permet de bloquer le système au milieu (D'Odorico et al., 2005). Il y a alors coexistence entre arbres et herbes. Ce sont les variations interannuelles des précipitations dans des zones arides et les variations de l'intensité des feux dans les savanes humides qui dirigent les transitions (Higgins et al., 2000). Les arbres sont limités par la sécheresse au stade de la plantule (Gignoux et al., 2009) et par les feux au stade des jeunes arbres (Gignoux et al., 1997). Dans le cas des savanes arides, le recrutement de nouveaux arbres est limité par les variations stochastiques de précipitation qui permettent ou non la germination des graines et la croissance jusqu'à maturité des jeunes arbres (Higgins et al., 2000). Dans le cas de savanes humides, les arbres seraient capables de dominer totalement le système, mais des feux fréquents limitent les opportunités pour les plantules et les jeunes arbres d'échapper à la zone de flamme et d'atteindre la maturité, permettant ainsi aux arbres et aux herbes de persister dans un état de « déséquilibre » (Higgins et al., 2000). Bien que la coexistence des arbres et des herbes soit théoriquement possible sur le long terme, elle ne constituerait pas un état stable. Dans ce cadre, les savanes n'existent que parce que certains facteurs favorisent l'établissement des arbres à l'extrémité inférieure du gradient pluviométrique, et d'autres empêchent la fermeture totale de la canopée à l'extrémité supérieure (Figure 1.7.c). Dans le cas de savanes arides, le principal goulot d'étranglement démographique est situé au moment de la germination et de l'établissement des plantules (Higgins et al., 2000) ; il peut être levé exceptionnellement lors d'années plus humides ou bien par des conditions facilitantes (herbivores). Dans les savanes humides, les perturbations comme le feu ou le pâturage, maintiennent le goulot d'étranglement (Higgins et al., 2000; Jeltsch et al., 2000), qui est dans ces cas la transition de l'état de jeune arbre à la maturité.

2.3 Echelle du paysage : dynamique des taches et états stables alternatifs

2.3.1 Dynamique des taches

L'hypothèse de ces modèles repose sur le fait qu'au niveau du paysage (1 à 10² km²), l'état de savane est apparemment stable et pourrait persister pendant plusieurs milliers d'années (Gillson, 2004a). Dans ce cadre conceptuel, le paysage est constitué d'une mosaïque de taches de végétation à différents états de transition entre un écosystème dominé par les arbres ou par les herbes (Scholes and Archer, 1997; Wiegand et al., 2006; Meyer et al., 2009; Moustakas et al., 2009). Les dynamiques de végétation sont lentes et l'existence d'une hétérogénéité

spatiale est due à des conditions micro-environnementales aléatoires ou à des effets stochastiques provenant de la dynamique même du système. Même si pour chaque tache l'état d'équilibre est localement prairie ou forêt, le fait qu'elles évoluent relativement lentement vers cet état d'équilibre et que les effets stochastiques sont relativement forts fait qu'en moyenne et à une plus grande échelle il y a une apparente coexistence entre arbres et herbes. Ces modèles intègrent donc compétition et démographie à différents stades de développement des arbres. Trois états principaux sont identifiés comme différents stades de la dynamique du système de savane : envahissement par les arbustes, peuplements matures et savane ouverte. Dans ce cadre conceptuel, les savanes arides sont déterminées par la répartition spatiale des précipitations qui est variable d'une année à l'autre, et nécessaire pour déclencher un événement de recrutement d'arbres. Dans ce cas, c'est donc la répartition spatiale des précipitations qui va être à l'origine des patrons de végétation en taches. Si les graines ont pu germer, c'est ensuite un processus de compétition arbre-arbre, notamment pour l'eau, qui prend la relève et permet d'éclaircir les arbres à différents stades de leur vie jusqu'à la maturité (Wiegand et al., 2006). A ce processus de compétition, viennent s'associer les goulots d'étranglement démographique identifiés au paragraphe précédent : germination, survie de la plantule et passage à la maturité. Dans le cas des savanes humides, le facteur limitant principal est le feu et sa répartition spatiale, qui crée les patrons de végétation (Wiegand et al., 2006) et est à l'origine des goulots d'étranglement démographique.

Le modèle de fonctionnement en taches dynamiques a été suggéré pour les savanes dans une étude paléo-environnementale au Kenya (Gillson, 2004a), dans des études de végétation actuelles dans les savanes arides de Namibie (Wiegand et al., 2005) et d'Afrique du Sud (Moustakas et al., 2008), et une étude utilisant l'imagerie satellitaire en Afrique centrale (Favier et al., 2012). Les savanes sont donc considérées comme de petites taches de 10^3 à 10^1 km² se transformant de façon asynchrone, chaque tache pouvant atteindre une large gamme de couvert arboré. La configuration moyenne de la savane à plus large échelle (1 à 10² km²) peut donc varier largement par rapport à celle des taches qui la constituent (Favier et al., 2012).

2.3.2 Etats stables alternatifs

Certaines études soutiennent l'hypothèse que seul le climat détermine le couvert arboré moyen. Ainsi, Bucini et Hanan (2007) mais aussi Good et Caylor (2011) ont montré avec des données satellitaires que le couvert arboré change de façon continue avec les précipitations annuelles. *A contrario*, des études récentes utilisant aussi l'imagerie satellitaire ont montré

que le couvert arboré n'augmentait pas de façon continue avec les précipitations (Staver et al., 2011a; Favier et al., 2012) : il serait contraint à de faibles valeurs (< 50%) dans un état défini comme de la « savane » ou à des valeurs élevées (> 60%), dans un état défini comme de la « forêt » (Hirota et al., 2011; Staver et al., 2011b). Ces états correspondent à des états « stables ». Mais des transitions d'un état à un autre sont possibles en fonction des changements des régimes de précipitations (Figure 1.8). De plus, les bassins d'attraction entourant chaque état peuvent être modifiés en fonction du régime de perturbations lorsqu'ils sont situés dans le même domaine climatique de coexistence, c'est-à-dire entre 1000 et 2500 mm de précipitations annuelles (Staver et al., 2011a; Staver et al., 2011b) comme ce fut montré lors d'observations de zones où les feux ont été exclus (e.g. Swaine et al., 1992; Bowman et al., 2001b). En effet, dans ce domaine climatique, les savanes sont fortement inflammables du fait de la quantité importante de combustible herbeux, favorisant ainsi les feux qui maintiennent un état ouvert de la végétation en empêchant l'établissement des ligneux (Bond et al., 2005; Beerling and Osborne, 2006; Bond, 2008; Bowman et al., 2009; Bond and Parr, 2010). La stabilité des états de végétation à l'échelle du paysage implique donc qu'il existerait des boucles de rétroaction qui contrôleraient la structure du couvert via l'intensité des facteurs de forçage (Cinquin and Demongeot, 2002). Il semble également que les facteurs responsables du couvert arboré des savanes dépendent du climat lui-même, semblant indiquer plusieurs états de savanes.

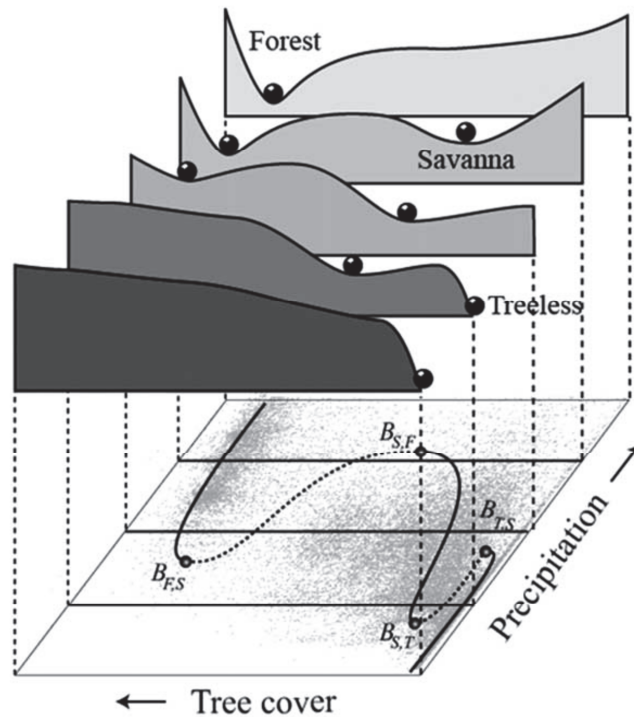


Figure 1.8 : Forêt, savane et prairie sont représentées comme des états stables ayant des bassins d'attraction de taille différente. La forme de ces bassins d'attraction varie en fonction du couvert arboré et des précipitations annuelles (plan supérieur de la figure). Les états stables sont représentés par une ligne pleine sur la courbe et correspondent aux minima des courbes de stabilité. Les équilibres instables sont représentés par les parties en pointillé de la courbe. Les points de bifurcation (B) représentent les zones de contact entre état stable et état instable. D'après Hirota et al. (2011).

2.4 Une théorie unificatrice : les systèmes hiérarchiques dynamiques

En comparant les différents modèles écologiques et leurs résolutions spatiales associées, il s'avère que l'abondance des arbres en savane est déterminée par une hiérarchie de processus à différentes échelles spatiales (Figure 1.9). Par exemple, à l'échelle locale, la taille des taches de savane est déterminée par la distribution spatiale des perturbations (taille des feux, répartition locale des herbivores etc...) car elle impacte le recrutement des arbres du fait de processus écologiques à petite échelle (dispersion, germination des graines, mortalité des plantules). Une tache peut donc être caractérisée par sa structure moyenne, c'est-à-dire par le pourcentage de couvert arboré moyen calculé sur un « pixel » correspondant à l'échelle locale ($\sim 10^{-1}$ km²). A l'échelle du paysage, l'écosystème de savane se représente alors comme une mosaïque de taches ayant des structures moyennes différentes (Figure 1.9).

Ainsi, lorsque l'on étudie la structure d'une savane, il est important de bien définir la résolution spatiale de l'étude, c'est-à-dire la taille des parcelles sur lesquelles est mesuré le couvert arboré (« pixel »), mais également l'étendue spatiale de la zone d'étude, c'est-à-dire le gradient climatique couvert. Par exemple, Sankaran et al. (2005) ont réalisé une synthèse de plusieurs travaux mis en œuvre sur le continent africain en regroupant notamment des données de couvert arboré d'origines différentes (mesures par densimètre, somme de la surface des canopées des individus sur les placettes, méthode Bitterlich etc...) sur un gradient de précipitation allant de 100 à 1200 mm.an⁻¹. Même si l'origine des données est différente, la résolution spatiale des mesures de couvert arboré correspond à une échelle de l'ordre de l'hectare (10² km²). L'extension spatiale de l'étude cependant, couvre une grande partie du continent africain. Ces études à très grande extension spatiale permettent de dégager des tendances macro-écologiques, qui ne seraient pas visibles pour une étude plus locale. Ainsi, Sankaran et al. (2005) ont mis en évidence l'existence de deux grands types de savanes : les savanes « climat-dépendantes » (précipitations annuelles ≤ 650 mm) et les savanes « perturbation-dépendantes » (précipitations annuelles > 650 mm, Figure 1.10).

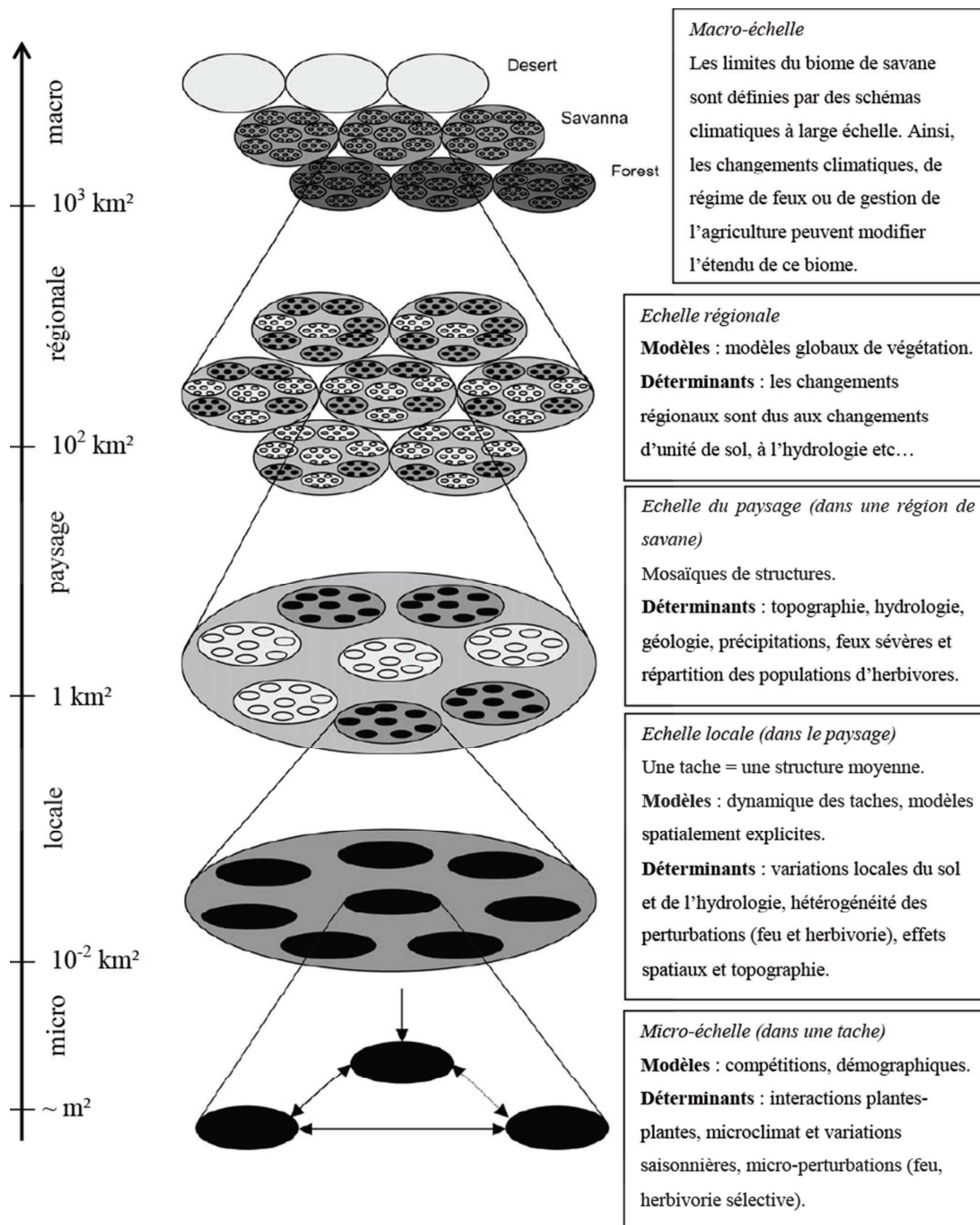


Figure 1.9 : Schéma des processus hiérarchiques qui déterminent la densité d'arbres dans les savanes à travers leurs effets sur la dispersion des graines, leur germination, le recrutement et la mortalité. Des niveaux émergent dans la hiérarchie à partir des processus qui dominent à chaque échelle spatiale. Les niveaux supérieurs contraignent les processus des niveaux inférieurs. Figure adaptée de Gillson et al. (2004a).

Dans le cas des savanes « climat-dépendantes », l'état de savane est déterminé par le climat et le couvert arboré atteint dépend des perturbations subies. Les savanes « perturbation-

dépendantes » sont instables, c'est-à-dire que leur existence est uniquement due aux perturbations, le climat seul favoriserait la présence d'une forêt. D'autres études renforcent cette hypothèse en suggérant que ce sont les précipitations annuelles qui définiraient un maximum de couvert arboré (potentiel climatique), et que des facteurs secondaires, tels les perturbations anthropiques ou le pâturage détermineraient l'ensemble des valeurs effectivement atteintes dans cette gamme de précipitations (Sankaran et al., 2005; Sankaran et al., 2008). Ainsi, toutes les valeurs possibles de couvert arboré peuvent être atteintes, de zéro jusqu'au maximum climatique, en fonction du régime de perturbations subi. Cette hypothèse est soutenue à la fois par des expérimentations menées *in situ* (Gignoux et al., 2006; Furley et al., 2008) et certains modèles de végétation (Favier et al., 2004a).

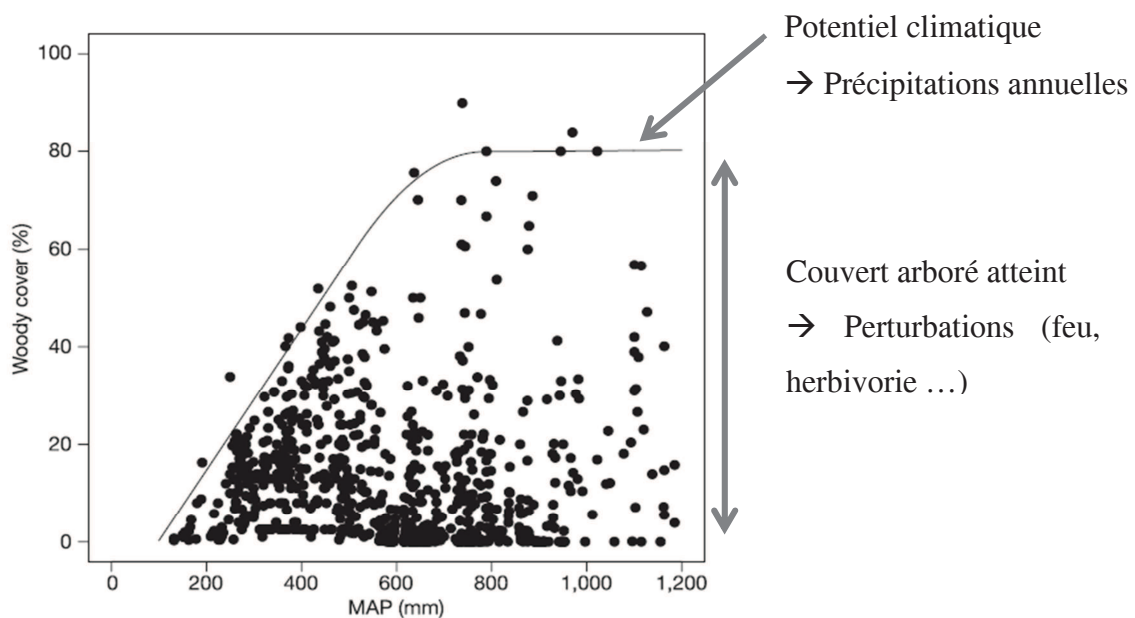


Figure 1.10 : Répartition du couvert arboré des savanes en fonction des précipitations annuelles moyennes (mm). D'après Sankaran et al. (2005).

Les différents modèles écologiques disponibles, malgré leurs différences, illustrent tous l'importance du feu dans l'écosystème de savane. De plus, 90% de la biomasse brûlée mondiale sont situées dans les tropiques, l'Afrique étant le premier contributeur suivi de l'Amérique et de l'Australie (Hao and Liu, 1994). Cela s'explique par le fait que le feu constitue une composante centrale des systèmes agricoles et agro-pastoraux tropicaux.

3. Les feux sous les tropiques

3.1 Base théorique

Trois éléments sont nécessaires au feu : du combustible, du comburant (oxygène) et une source d'énergie pour provoquer l'ignition ; c'est ce que l'on appelle communément le « triangle du feu ». La principale matière inflammable en savane est le couvert herbacé, et c'est son degré d'humidité qui conditionne à la fois la probabilité d'une ignition et la possibilité de propagation du feu (Figure 1.11). Le combustible de savane, essentiellement des Poacées, s'assèche au cours de la saison sèche : en début de saison sèche les feux ont une probabilité plus faible d'être de grande ampleur en raison d'une humidité rémanente du combustible, par rapport à un feu de fin de saison sèche. Pour assurer une bonne propagation du feu, le combustible doit être continu. A la lisière avec la forêt, les graminées en C₄ sont remplacées progressivement par des plantes de sous-bois très humides (fougères, Zingiberaceae, Marantaceae, et *Chromolaena odorata*) qui s'enflamment difficilement (Youta Happi, 1998; Hennenberg et al., 2006; Gignoux et al., 2009), sauf en cas de longues saisons sèches. En outre, le couvert herbacé diminue quand les arbres se densifient, la quantité de combustible étant moins importante, les feux sont moins susceptibles de pénétrer profondément dans la forêt. Enfin, les conditions microclimatiques de conservation de l'humidité sous la frondaison en forêt limitent également la propagation du feu (Ibanez et al., 2013).

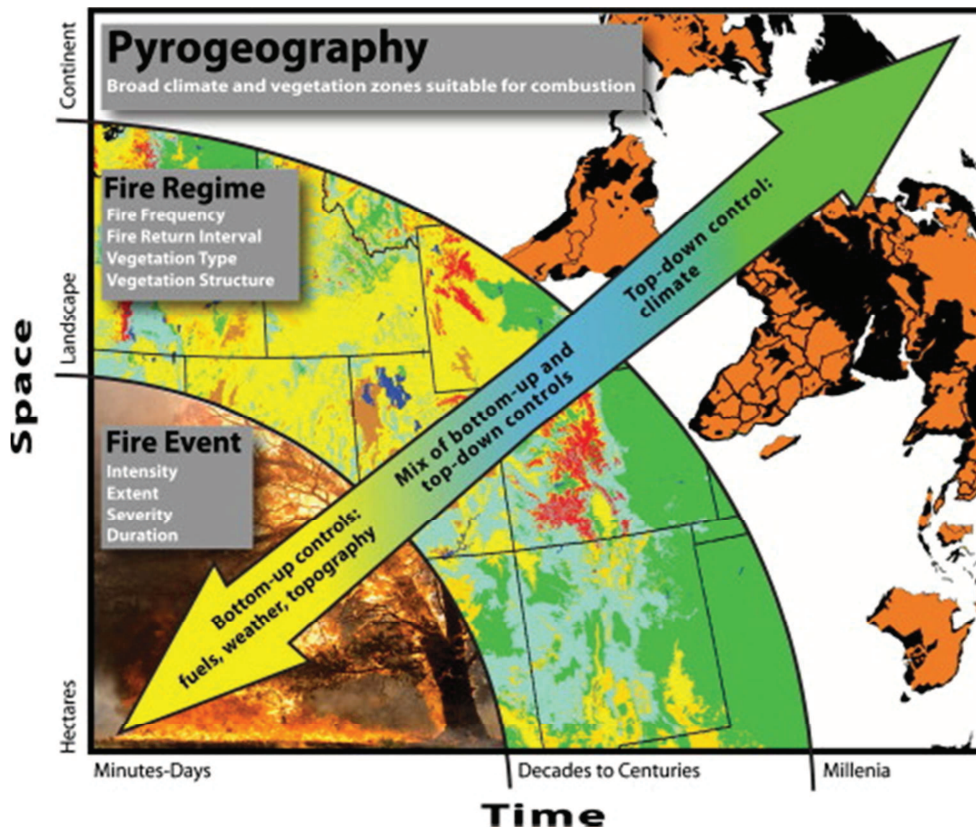


Figure 1.11 : Echelles temporelles et spatiales des processus associés aux feux. Un événement ponctuel de feu (de quelques jours à quelques mois) a des conséquences à l'échelle locale, le régime de feux correspond à des événements de feux sur des dizaines voire des centaines d'années et dont les conséquences spatiales se mesurent à l'échelle du paysage. Enfin, chaque type d'écosystème est associé à un régime de feux qui est contrôlé à la fois par le climat et le type de végétation et dont les conséquences se mesurent sur des millénaires. D'après Loehman et al. (2013).

Le comportement du feu (*i.e.* les caractéristiques de sa propagation) détermine son impact à court terme sur la végétation. La propagation d'un feu est le résultat d'un transfert de chaleur de proche en proche s'effectuant sous trois formes : conduction, convection et radiation. La conduction correspond au transfert direct d'énergie d'une molécule à une autre, et c'est le premier mécanisme qui se met en place au début d'un feu lorsqu'il y a ignition. La radiation est la principale forme de transfert de chaleur qui permet la propagation des flammes, le combustible du front de feu est chauffé jusqu'à atteindre une température où des gaz inflammables sont émis permettant une combustion continue par les flammes. Enfin, la convection correspond au transfert de chaleur par le mouvement des fluides atmosphériques. L'air chauffé par le feu se dilate et monte, du fait de sa densité réduite, transportant la chaleur avec lui. C'est donc le principal mode de transfert vertical du feu. Suivant le mode dominant de propagation, il existe trois grands types de feux : les **feux de surface ou feux courants**

brûlant la litière, le couvert herbacé et les broussailles, les **feux de couronnes** avançant d'une cime à l'autre et, enfin, les **feux de sol** consommant l'humus (Cochrane, 2009). En savane, les feux les plus communs sont les feux de surface. Les principaux facteurs ayant un impact sur le comportement d'un feu sont la topographie, les conditions climatiques (température, humidité, vitesse du vent) et enfin la végétation elle-même (continuité du combustible).

L'effet à long terme des feux sur les écosystèmes dépend de ce que l'on nomme le régime de feux (Figure 1.11). Ce dernier est caractérisé par l'étendue, la saisonnalité, la fréquence, l'intensité (énergie libérée par unité de longueur) et enfin la sévérité des feux (Loehman et al., 2013). La sévérité correspond à l'impact écologique sur les écosystèmes, mesuré sous la forme de mortalité des plantes ou de profondeur du brûlis. C'est une dimension qui est fonction à la fois de l'intensité et de la durée du feu. Par exemple, les feux de début de saison sèche favorisent le développement de la strate arborée alors que les feux de fin de saison sèche limitent l'embroussaillage (Bruzon, 1994; Bucini and Lambin, 2002; Laris, 2002). Une augmentation de la fréquence des feux diminue le couvert arboré en tuant les plantules et les petits arbres, et provoque un changement du couvert herbacé qui de pérenne devient annuel.

3.2 Effet du feu sur la végétation

Le feu peut tuer un arbre suivant deux modalités : soit sévèrement le feu brûle l'arbre totalement jusqu'au feuillage, soit peu sévèrement la chaleur dégagée à la base du tronc est suffisante pour détruire le cambium et stopper partiellement la croissance de l'arbre. Dans tous les cas, la mort est causée par l'échauffement des cellules. La taille des arbres et l'épaisseur de leurs écorces jouent un rôle important dans leur capacité de survie au feu. L'intensité du feu ainsi que la hauteur du couvert herbacé, et donc des flammes, sont deux paramètres du feu déterminants pour évaluer son impact sur la végétation. La strate herbacée va constituer le principal combustible, et c'est la partie aérienne des graminées pérennes qui s'assèche et qui est consommée. Les tiges souterraines protégées du feu dans le sol, produisent de nouveaux bourgeons quand les conditions externes le permettront. Les arbres de savanes sont connus pour développer plusieurs stratégies pour résister aux feux de savanes aussi bien morphologiquement que physiologiquement (Gignoux et al., 1997). En effet, bien que le feu ait un impact sur le couvert arboré au niveau du paysage (Staver et al., 2009), le mécanisme sous-jacent se situe au niveau des populations d'arbres (Higgins et al., 2000). Les feux de savanes, qui sont essentiellement des feux de surface, tuent rarement des arbres matures qui

ont atteint une hauteur suffisante pour que leurs feuilles évitent les flammes et une écorce suffisamment épaisse pour protéger le cambium du feu (Gignoux et al., 1997 ; Higgins et al., 2000; Hoffmann, 2000; Bond, 2008; Hanan et al., 2008). Par contre, ces feux causent beaucoup de dommages sur les plantules et les jeunes arbres, en détruisant notamment la totalité de leur biomasse aérienne (Hoffmann, 1999; Higgins et al., 2000; Hoffmann et al., 2003). Les jeunes arbres et les plantules de savane peuvent cependant survivre en faisant des réserves dans leurs racines et dans des organes souterrains de stockage de réserves carbonées et hydriques (Bond and Midgley, 2003; Hoffmann et al., 2003; Wigley et al., 2009) à partir desquelles ils rejettent de souche (Gignoux et al., 1997; Joseph et al., 2013). La capacité de survie des plantules dépend donc de leur capacité à accumuler rapidement des réserves dans leurs racines (Hoffmann and Franco, 2003; Gignoux et al., 2009; Bond and Parr, 2010) avant toute perturbation. Si les feux sont trop fréquents, ces jeunes arbres restent « bloqués » à l'état morphologique juvénile parfois pendant plusieurs dizaines d'années dans ce que certains auteurs ont nommé le « fire trap » (zone où le couvert herbacé est plus haut que les arbres, Bond and Midgley, 2001; Bond and Keeley, 2005), attendant une diminution de la fréquence ou de l'intensité des feux, ou bien d'avoir accumulé assez de réserves pour produire une pousse suffisamment forte pour résister au feu (Figure 1.12). Le feu semble donc contrôler la proportion d'arbres de savane, non pas en tuant des arbres adultes, mais plutôt en empêchant les juvéniles d'atteindre le stade adulte et de se reproduire, c'est un goulet d'étranglement démographique (Figure 1.12, Higgins et al., 2000).

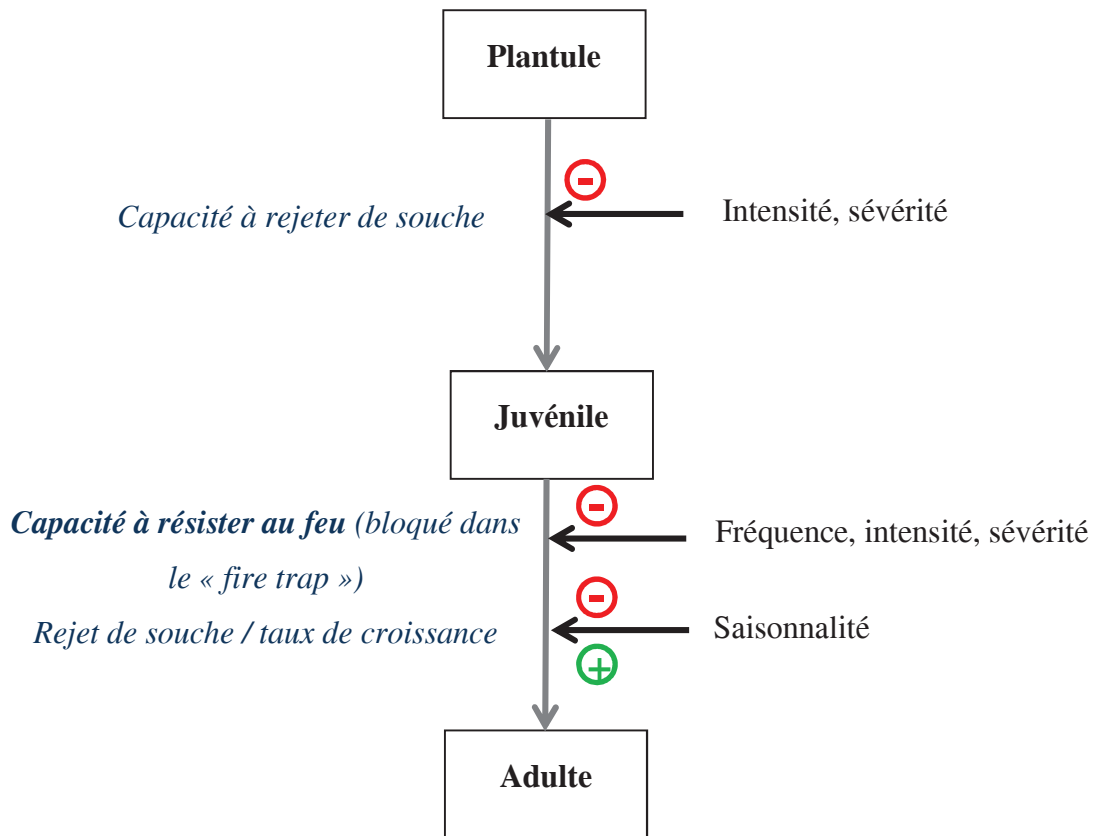


Figure 1.12 : Résumé des effets du régime de feux à différentes étapes du développement des arbres de savanes.

Les arbres de forêt sont eux plus susceptibles au feu, notamment à cause de la faible épaisseur de leur écorce (Hoffmann et al., 2003). De plus, dans le cas de savanes humides, des corridors forestiers sont souvent entremêlés à la savane, et des plantules d'arbres de forêt sont présentes dans la savane adjacente. Cependant, ces plantules ainsi que les jeunes arbres sont à la fois susceptibles aux feux et à la sécheresse (Hoffmann, 2000; Hoffmann et al., 2004), probablement en raison du fait que leur accumulation de réserves dans les racines est trop lente pour leur permettre de survivre (Gignoux et al., 2009), ce qui diminue considérablement la probabilité de leur installation en savane. Les arbres pionniers ou de début de succession par contre, très exigeants en lumière et à croissance très rapide, vont avoir une plus grande probabilité de survie grâce à leur capacité à rejeter de souches durant la saison humide (Youta Happi, 1998), mais ils ne développent cependant pas d'écorce épaisse aussi précocement que les arbres de savane (Hoffmann et al., 2003). Lorsque les pionniers dépassent le couvert herbacé, leur feuillage étant à l'abri des flammes, ils ne sont vulnérables que par leur mince écorce, qui s'épaissit au cours de leur croissance (Menaut et al., 1990). Ce stade ne peut être atteint que si les feux sont très peu sévères ou peu fréquents. Parallèlement à la croissance des arbres pionniers, le couvert herbacé diminue avec la densification des

couronnes ; le feu, s'il atteint l'arbre est donc moins intense. La possibilité de survie au feu d'un arbre pionnier augmente rapidement avec son stade de développement (Menaut et al., 1990).

L'impact des feux au niveau du paysage va dépendre des paramètres du régime des feux qui vont à leur tour influencer la démographie des arbres de savane. La saisonnalité en zone tropicale est un critère très important. Ainsi, des feux précoces vont avoir tendance à maintenir la strate ligneuse alors que des feux trop tardifs favorisent au contraire la strate herbacée en tuant les plantules d'arbres (Bruzon, 1994; Laris, 2002). Enfin, une fréquence de feux élevée aura tendance à réduire la strate arborée d'une savane et, en conséquence, à transformer une forêt en savane.

3.3 Le feu, composante traditionnelle des systèmes agro-pastoraux tropicaux

3.3.1 Les feux pour l'agriculture

Le système agricole traditionnel en zone tropicale, que ce soit en savane ou en forêt, est celui de l'agriculture itinérante sur brûlis (Bruzon, 1994; Dounias et al., 2000) qui comprend quatre phases : (i) un défrichage d'une portion de savane ou de forêt (débroussaillage ou abattage), (ii) suivi du brûlage des débris végétaux en fin de saison sèche permettant d'intégrer les cendres au sol pour apporter des nutriments, (iii) la culture en elle-même ne dure que pendant une brève période de 2 à 4 ans , et enfin (iv) une mise en jachère du terrain pendant une période relativement longue d'environ 10 ans. Les systèmes de culture itinérante sur brûlis et de jachère s'inscrivent ainsi dans une stratégie de subsistance, qui permet de répondre avec souplesse à différentes contraintes sociales, économiques ou naturelles. La première année est employée au brûlis pendant la saison sèche, puis au semis de plantes à cycles court, adaptées au sol et qui vont valoriser rapidement la parcelle (espèces maraichères). La deuxième année, ce sont des espèces à cycle moyen qui sont plantées (de 6 mois à 1 an) et notamment des tubercules (par exemple patate douce, igname, taro etc ...). La troisième et parfois la quatrième année, ce sont des espèces à cycle long qui sont cultivées comme le manioc. A partir de la quatrième année, les sols sont épuisés et les rendements trop faibles. C'est le moment de la jachère. Ce système traditionnel repose donc sur un équilibre fin entre durée de mise en culture et durée de mise en jachère, que la moindre perturbation peut dérégler. Par exemple, dans le contexte actuel d'une augmentation de l'emprise sociale sur les territoires naturels (Figure 1.13), ce système de culture risque de ne plus être durable et même constituer

un risque de destruction des écosystèmes, notamment via la fragmentation des forêts ce qui augmente la probabilité de propagation des feux (Uhl and Kauffman, 1990; Lindenmayer et al., 2011). En effet, les limites à la stabilité de l'agriculture sur brûlis sont un allongement excessif de la durée de mise en culture, ou une diminution de la durée de mise en jachère. Les causes sont essentiellement la baisse de la disponibilité des terres et l'augmentation de la population. Les conséquences sont économiques, socio-culturelles et écologiques (Figure 1.13).

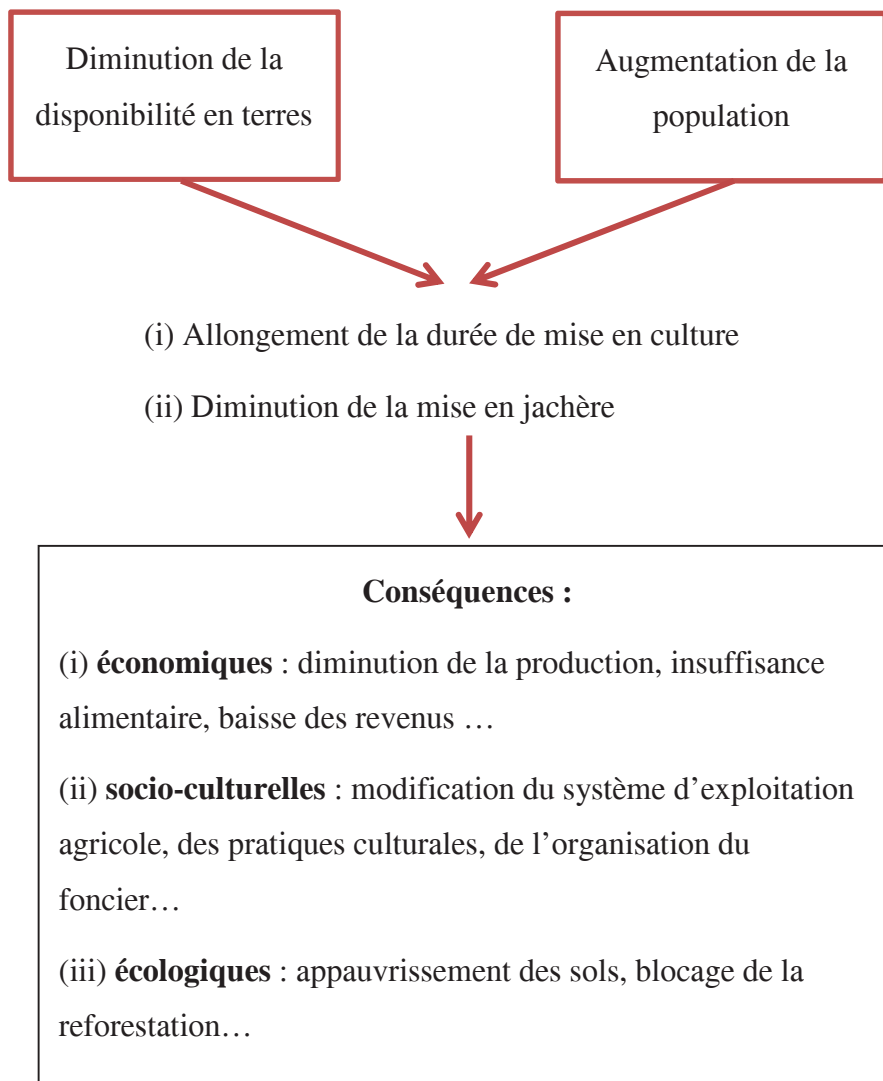


Figure 1.13 : Dysfonctionnement possible de l'agriculture sur brûlis, modifié de Dounias (2000)

3.3.2 Les feux pour la chasse et l'élevage

Le feu est une des caractéristiques de l'écosystème de savane. La mise à feu est souvent d'origine anthropique bien qu'elle puisse aussi avoir lieu naturellement, par la foudre essentiellement. Néanmoins, l'allumage des feux de savanes constitue une activité traditionnelle des populations locales. Par exemple, les environs des maisons sont assainis en allumant de petits feux contrôlés, essentiellement allumés en début de saison sèche ; ils évitent à de potentiels feux de plus grande ampleur d'atteindre des zones proches des habitations. Les feux sont également utilisés pour débroussailler la savane à grande échelle et en faciliter l'accès, pour rabattre le gibier vers les chasseurs ou encore faire brouter aux troupeaux les repousses appétentes : tendres, riches en azote et peu enrichies en cristaux de silice (Schmitz et al., 1996; Cochrane, 2009). Cependant, les pratiques diffèrent selon les régions et dépendent d'une part de l'existence de règlements communautaires fixant les chasses collectives et du type d'élevage pratiqué d'autre part. Il existe donc de grandes différences entre les continents, associées à une modification moderne des pratiques : l'expansion de l'agriculture et du 'ranching' dans la plupart des régions des tropiques a modifié profondément les régimes de feux, fragmenté le paysage et augmenté les sources potentielles d'ignitions (Cochrane, 2009).

3.3.3 Un équilibre fragile

En Australie, pendant des millénaires, les Aborigènes auraient utilisé le feu pour entretenir les pâturages mais également pour faciliter la chasse. Ils allumaient de petits feux, essentiellement en début de saison sèche, créant une mosaïque dans le paysage qui permettait de concentrer les kangourous dans les zones de repousse (Murphy and Bowman, 2007). L'arrivée des Européens a entraîné une modification profonde du régime de feux, en passant de petits feux allumés en début et milieu de saison sèche à de grands feux plutôt allumés en fin de saison sèche, et caractéristiques de la gestion des systèmes agro-pastoraux européens (Bowman et al., 2007a; Bowman et al., 2009). Une des conséquences de ce changement de régime de feux fut l'augmentation de l'abondance des herbacées annuelles hautement inflammables qui favorisent des feux plus étendus et plus fréquents (Bowman et al., 2007b). De plus, les communautés végétales ont été modifiées, et celles qui existent aujourd'hui favorisent de grands feux de fin de saison sèche, qui deviennent rapidement dangereux car incontrôlables (Bowman et al., 2001a).

En Amérique du sud, les sociétés ont essentiellement utilisé les feux dans le but de défricher des terres et de façon secondaire dans un but d'élevage et de gestion des ressources fourragères (Pérez, 1994; Cochrane, 2009). Il est important de souligner que dans cette zone le peuplement humain y est relativement récent et moins dense qu'en Afrique, au moins jusqu'au 19^{ème} siècle. Les savanes sud-américaines ont subi au cours du siècle dernier des modifications profondes dans leur utilisation qui ont eu pour conséquence des modifications importantes du régime des feux. Dans cette zone, trois types d'utilisation des terres sont intimement liés aux feux : l'agriculture sur brûlis, très développée sur ce continent, l'élevage ('ranching') et l'agriculture industrielle (Cochrane, 2009). Le 'ranching' est très développé aussi bien dans les cerrados que dans les llanos, et repose sur une utilisation extensive des savanes comme lieu de pâture. Cependant, les chargements de plus en plus importants entraînent le plus souvent un épuisement des pâtures et une modification de la gestion des parcours (Rippstein et al., 1996). Les champs destinés aux cultures intensives (soja, canne à sucre etc...) sont brûlés intensément durant une année à partir de zones de savanes ou de forêts claires, puis plantés l'année suivante (Cochrane, 2009).

Le cas de l'Afrique sub-saharienne est particulier, notamment du fait d'une hypothétique coévolution des sociétés et des écosystèmes inflammables dans cette zone (Bird and Cali, 1998; Cerling et al., 2011). Le feu a longtemps constitué un instrument social central dans ces sociétés : les règlements communautaires prescrivent les feux en fonction de la chasse et selon des rituels religieux. En effet, dans certaines régions, le feu et la brousse constituaient des éléments cosmiques sacrés (Bruzon, 1994). Il était interdit de mettre le feu n'importe où et n'importe quand ; le chef de brousse décidait des dates de mise à feu. Ces pratiques ont cependant presque toutes disparu, entraînant parfois des tensions entre les communautés. En effet, dans les savanes humides, les feux de chasse étaient planifiés et organisés par tout le village, ils étaient de grande ampleur et plutôt tardifs au cours de la saison sèche. Les chasseurs enflammaient la végétation pour améliorer la visibilité, pour faciliter leurs déplacements et pour rabattre les animaux vers des lieux choisis. Dans les savanes plus sèches, les feux étaient essentiellement destinés à l'entretien des pâturages (Bruzon, 1994). Cependant, certaines zones ont subi des changements importants au cours du siècle dernier. Dans certaines zones de savane, le début des années 50 voit la sédentarisation de pasteurs peuls (Mbororos) venant des zones sahéliennes dans des zones jusque-là occupées par d'autres populations, où l'approvisionnement était basé sur les cultures vivrières et la chasse (Bernardet, 1986; Boutrais, 1986). L'exemple de la région de Bambari en République Centrafricaine montre qu'avec l'augmentation de la communauté Peul et des troupeaux, le

régime de feux a été totalement modifié. En l'absence des grands feux de brousse des *Bandas* (peuple autochtone), les arbres ont pris le pas sur les herbacées, rendant les pâturages impropres et provoquant la migration de nombreux éleveurs vers d'autres zones (Ankogui-Mpoko, 2003) mais surtout vers les savanes humides (Boutrais, 1990). Parallèlement, l'augmentation des terres cultivées réduit l'espace disponible pour l'élevage traditionnel et la transhumance se fait de plus en plus dans les forêts (Dupuy et al., 1999). Ainsi, le changement d'utilisation du feu, la conversion en terres agricoles, le surpâturage et la surexploitation des ressources forestières de savane, fragilisent de plus en plus cet écosystème. L'accès non régulé à la ressource, que ce soit en terres, bois ou parcours ainsi que l'absence de sécurité foncière participent à la destruction de cette ressource. De plus en plus de défrichements anarchiques pour la collecte de bois de feu dépassent la capacité de régénération naturelle de l'écosystème (Dupuy et al., 1999).

4. Caractérisation des végétations et des processus actuels et passés

4.1 La télédétection pour caractériser la végétation et les régimes de feu à grande échelle

La télédétection permet l'acquisition d'informations sur un objet par l'intermédiaire d'un instrument de mesure distant, sans aucun contact avec l'objet d'étude. Ce type de méthode d'acquisition utilise la mesure des rayonnements émis ou réfléchis par les objets étudiés dans un certain domaine de fréquences (infra-rouge, visible, micro-ondes). En effet, les objets étudiés émettent ou réfléchissent des rayonnements à différentes longueurs d'ondes et intensités selon leur état. Parmi les différents types de télédétections, l'imagerie satellitaire permet d'enregistrer les rayonnements de différents objets de la Terre depuis l'espace via un satellite artificiel. Du fait de la chlorophylle présente dans leurs feuilles, les végétaux réfléchissent très peu le rouge mais renvoient l'infra-rouge. Grâce à ces propriétés spectrales, il est possible d'étudier les cycles de croissance de la végétation ainsi que sa densité. Toutes les images produites par la NASA sont publiées par le « Earth Observatory » (<http://earthobservatory.nasa.gov/>) et disponibles gratuitement pour le grand public. MODIS (Moderate-Resolution Imaging Spectroradiometer) est une série d'instruments d'observation scientifique embarqués dans un satellite lancé par la NASA et qui enregistrent des données dans 36 bandes spectrales (0,4 – 14,4 μm) avec une résolution spatiale de 250 m à 1 km. Parmi les produits de MODIS, le « Vegetation Continuous Field » (VCF) est une base de

données contenant le pourcentage de lumière réfléchi par les canopées au-dessus de 5 m de hauteur moyenné sur des pixels de 500 m, et calculé pour l'année 2001-2002 (MOD44B, Hansen et al. (2003)). Cette information est disponible pour l'ensemble du globe et permet d'étudier la structure de la végétation à grande échelle, dans des zones parfois peu accessibles, et d'obtenir des propriétés structurales inédites (Hirota et al., 2011; Staver et al., 2011a; Staver et al., 2011b). Cependant, ce type de données a des limites dont il faut tenir compte lors des analyses. Tout d'abord, il peut y avoir des erreurs induites par l'algorithme (transformant les données brutes en pourcentage de couvert arboré), notamment du fait que les zones où il a été calibré sont réparties inégalement sur le globe (Hansen et al., 2003), et par des imprécisions spatiales venant de la nature des données en elles-mêmes (Wolfe et al., 2002). De plus, dans certaines régions la végétation est organisée en mosaïques (forêt/savane ou différents types de savane du fait de leur organisation en taches, par exemple), dont les caractéristiques spatiales sont de l'ordre de grandeur de la résolution des données. Enfin, la calibration du produit VCF de MODIS pour des arbres de plus de 5 m conduit à une sous-estimation du couvert arboré dans des zones de savane où les arbustes sont nombreux.

Nous avons également utilisé les surfaces brûlées (MCD45A1) qui représentent un autre type de produit de MODIS, ces zones ayant une signature spectrale différente des zones de végétation ou de sol nu. Ce produit utilise des procédures de détection qui permettent d'identifier les cicatrices provoquées par le feu dans le paysage et identifie les zones brûlées en Afrique avec une grande précision ($R^2 = 0,75$) (Roy et al., 2008). Cependant, les surfaces brûlées sont sous-estimées dans les zones de fort couvert arboré car elles sont masquées par la végétation (Giglio et al., 2010).

4.2 La paléo-écologie pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes

De nombreuses études sont disponibles concernant l'observation du fonctionnement écologique des savanes, mais la plupart de ces études sont réalisées sur des échelles de temps courtes (e.g. Wiegand et al., 2005). Ainsi, peu de données objectives permettent d'appréhender la dynamique de ces écosystèmes sur le temps long (Gillson, 2004b, a) et l'on peut se poser la question du devenir de ces écosystèmes dans un contexte où les équilibres naturels sont contraints par les changements planétaires en cours, qu'ils soient climatiques ou sociétaux (Sala et al., 2000; IPCC, 2007). Pour comprendre le fonctionnement de certains écosystèmes, des observations ponctuelles ou sur de faibles échelles de temps (quelques dizaines d'années) ne sont souvent pas suffisantes. En effet, beaucoup de processus

écologiques se déroulent sur des échelles de temps qui dépassent celle des données d'observations (Willis et al., 2010). Des informations sur de longues échelles de temps sont nécessaires afin de retracer la dynamique des écosystèmes en relation avec leur environnement et les changements de celui-ci.

La paléo-écologie est l'une des disciplines de l'écologie qui vise à étudier les écosystèmes passés et la relation avec leur environnement à l'aide de restes fossiles d'organismes et de certains éléments contenus dans des archives naturelles (séquences sédimentaires lacustres, marines, tourbeuses, paléosols, travertins etc...). Il est donc possible de reconstruire végétation, climat et certains types de perturbation (feux, herbivories) sur des échelles de temps relativement longues : de quelques centaines à plusieurs milliers d'années. Les archives paléo-écologiques contribuent donc à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes car elles permettent l'étude des interactions au sein des communautés sur des échelles de temps comparables aux temps caractéristiques de la dynamique des populations d'arbres (Willis et al., 2007 ; Lindenmayer et al., 2012). Elles permettent également de quantifier les réponses écologiques aux changements de régime de perturbations et de déterminer les taux et la nature des réponses de la biodiversité aux changements climatiques, les processus climatiques responsables des seuils écologiques, l'identification des résiliences écologiques en réponse aux changements climatiques ; et enfin la gestion des nouveaux écosystèmes (Willis et al., 2007 ; Lindenmayer et al., 2012). Les données paléo-écologiques sont donc essentielles pour envisager pleinement les réponses biotiques actuelles et futures. D'autre part, les modèles de climat et de végétation se sont multipliés ces vingt dernières années pour essayer de prédire le plus précisément possible la réponse de la végétation aux changements en cours (IPCC, 2007). Confronter les prédictions des modèles avec des archives sub-fossiles est un moyen d'évaluer la précision de ces modèles et de les ajuster si nécessaire.

L'une des archives les plus documentées correspond aux sédiments lacustres. Les sédiments anciens sont datés en utilisant l'isotope ^{14}C du carbone, qui a une demi-vie de 5730 ± 30 ans. En effet, en mesurant la quantité résiduelle de ^{14}C et en la comparant à la concentration actuelle de cet élément, on obtient alors un âge ^{14}C , que l'on doit calibrer en tenant compte des fluctuations de la concentration de ^{14}C dans l'atmosphère dans le passé (Stuiver and Braziunas, 1993; Beck et al., 2001). Les abondances de certains bio-indicateurs comme les pollens et les phytolithes (particules de silice qui précipitent dans et entre les cellules des végétaux) permettent de reconstruire la végétation environnant l'archive sédimentaire.

Cependant, les données à partir desquelles les reconstructions passées s'effectuent sont forcément indirectes, sous formes de fossiles de restes végétaux ou sous forme d'éléments

chimiques. Les indicateurs provenant directement de la végétation subissent de nombreux processus que l'on nomme taphonomiques englobant les étapes de production, de transport, de sédimentation, de fossilisation et enfin de conservation dans les archives correspondantes (Figure 1.14; Efremov, 1940; Fernández-Jalvo et al., 2011). Les processus taphonomiques sont ainsi susceptibles d'introduire des biais dans la reconstruction des paléo-environnements, rendant les interprétations difficiles et non directes (e.g. Brett and Baird, 1986).

Par ailleurs, les processus taphonomiques tout comme les interprétations qui en découlent diffèrent en fonction du type d'archive et de bio-indicateur étudiés. Afin d'interpréter les assemblages de bio-indicateurs contenus dans des sédiments lacustres, il est habituel de calibrer le signal avec des assemblages de bio-indicateurs contenus dans des sols modernes autour du site étudié, et qui servent de référence. C'est la méthode des analogues modernes (e.g. Overpeck and Webb, 1985). Cependant, le passage de l'une à l'autre des archives n'est pas évident, notamment du fait des biais taphonomiques qui diffèrent dans chaque cas.

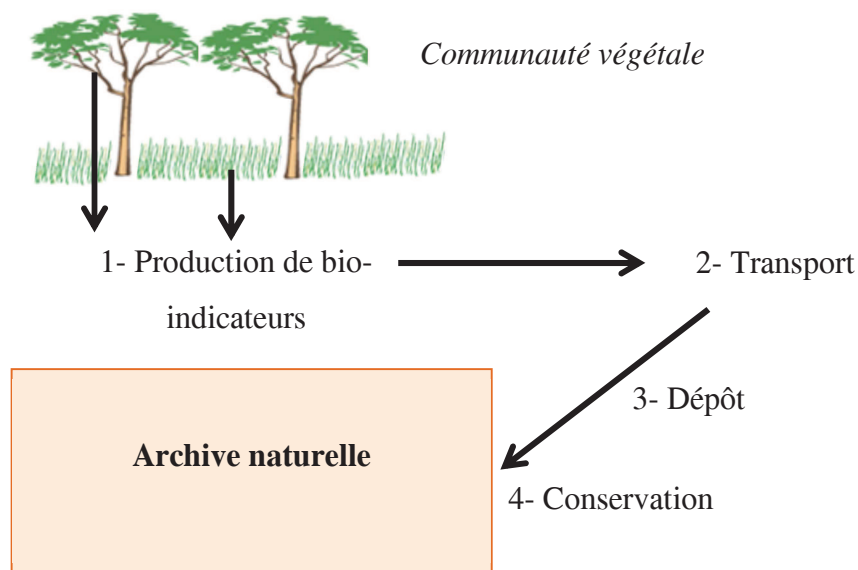


Figure 1.14 : Une communauté végétale est enregistrée sous forme de bio-indicateurs dans des archives naturelles. Les bio-indicateurs subissent des processus taphonomiques qui englobent les étapes de production (1), transport (2), dépôt (3) et conservation (4).

4.3 Les indicateurs paléo-environnementaux

4.3.1 Reconstruire la structure de la végétation

Trois bio-indicateurs sont particulièrement utilisés pour étudier le couvert arboré des écosystèmes herbes-arbres : le pollen, les phytolithes et le $\delta^{13}\text{C}$. Dans les analyses polliniques, le ratio entre les pollens d'arbres (AP, *arboreal pollen*) et les pollens d'autres types de végétation non-arborées (NAP, *non-arboreal pollen*) est souvent utilisé pour fournir une information qualitative concernant le couvert arboré en distinguant les écosystèmes fermés des écosystèmes plus ouverts (Liu et al., 1999; Vincens et al., 2000). Ainsi, (Gillson, 2004b, a) a mis en évidence que la densité d'arbre dans une savane du Kenya changeait de façon cyclique au court du temps. Ces résultats vont dans le même sens que les modèles écologiques de « non-équilibre » qui supposent des variations stochastiques d'un état fermé à un état ouvert de la savane au cours du temps. Dans ces études, le ratio AP/NAP n'a cependant pas été calibré quantitativement avec le couvert arboré. Ce sont donc ses variations qui sont étudiées mais pas sa valeur absolue en tant que telle. Il existe cependant quelques études qui ont réalisés la calibration de cet indice : Williams (2003) en Amérique du Nord a calibré la composition en pollen avec la densité d'arbres dans le paysage, Favre et al. (2008) en France, et Gillson & Duffin (2007) en Afrique du Sud. Ces études sont cependant très localisées et ne permettent pas de généraliser les résultats à d'autres régions ou d'autres écosystèmes. Elles soulignent cependant toutes l'importance de pouvoir estimer quantitativement les changements de couvert arboré dans le passé car cela permet d'étudier plus finement les transformations des écosystèmes et leurs réponses aux changements climatiques ou de régime de perturbations. Ces études soulignent néanmoins les limites de l'utilisation des pollens qui peuvent être transportés sur de longues distances ou produits de façon différentielle en fonction des taxa.

L'isotope 13 du carbone (^{13}C) est également utilisé pour identifier le type de végétation du fait de ses caractéristiques. Premièrement, cet isotope est stable mais moins abondant que l'isotope majoritaire, ^{12}C . De plus, les plantes assimilent mal le ^{13}C lors de la photosynthèse. Enfin, selon le cycle de photosynthèse, les plantes dites en C_3 fixent moins bien le ^{13}C que celles en C_4 (Schwartz et al., 1986). L'immense majorité des arbres sont des végétaux en C_3 , mais seulement 50% des herbacées sont en C_4 (Kelly et al., 1998). Dans les zones tropicales, la majorité des herbacées de savane sont des plantes en C_4 . L'abondance relative en ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) de la matière organique des sols tropicaux représente donc un indicateur de l'équilibre entre les plantes réalisant la photosynthèse en C_3 et en C_4 , et donc dans notre cas est un indicateur

de l'abondance relative des arbres et des herbacées. Le $\delta^{13}\text{C}$ est largement utilisé pour décrire qualitativement la dynamique de l'interface entre forêt et savane ou entre savane et prairie (Schwartz et al., 1986; Guillet et al., 2001; Magnusson et al., 2002), ou encore pour étudier les changements au sein même d'une savane (Boutton et al., 1998). Gillson (2004) dans une étude en Afrique du Sud a calibré quantitativement le $\delta^{13}\text{C}$ de la matière organique du sol avec le ratio des plantes C_3/C_4 . Grâce à ce genre de calibration, les données de $\delta^{13}\text{C}$ peuvent être interprétées en termes de physiologie des communautés végétales tropicales. L'étude de Cerling et al. (2011) illustre l'intérêt de pouvoir reconstruire quantitativement le couvert arboré des savanes qui constituaient l'environnement des premiers hominidés. En effet, cette étude confirme l'hypothèse d'un environnement relativement ouvert, couvert arboré ~40 %, et permet de chiffrer précisément les modifications de cet habitat au cours du temps. Il n'en demeure pas moins que ces estimations sont associées à des incertitudes venant de la signature en $\delta^{13}\text{C}$ du sol, dues notamment à la complexité des processus pédogéniques et en particulier de la bioturbation (Carcaillet, 2001).

Enfin, le troisième bio-indicateur est le ratio entre les phytolithes de dicotylédones d'arbres (*D*) et de Poacées (*P*), qui est depuis quelque temps communément utilisé pour décrire qualitativement le type de végétation dans les zones inter-tropicales (Alexandre et al., 1997; Barboni et al., 1999; Barboni et al., 2007). Les phytolithes sont des particules d'opale qui se forment par précipitation de silice amorphe dans et entre les cellules de nombreuses plantes vivantes en sénescence (Piperno, 1988). Ils sont particulièrement abondants et distincts dans les Poacées (e.g. Twiss et al., 1969; Piperno, 1988; Mulholland and Rapp Jr, 1992). Il existe également un type de phytolithes, dit « sphérique rugueux », qui est produit dans les cellules du parenchyme du bois des dicotylédones ligneux (Scurfield et al., 1974), ce sont les *D* de l'indice phytolithique *D/P*. Les phytolithes sont bien conservés dans de très nombreux environnements : sols modernes (e.g. Alexandre et al., 1999; Bremond et al., 2004), horizons humiques fossiles (e.g. Fredlund and Tieszen, 1997; Delhon et al., 2003) et sédiments (e.g. Alexandre et al., 1997; Fredlund and Tieszen, 1997; Barboni et al., 1999). Ils peuvent donc être utilisés pour étudier la végétation passée à partir de nombreuses archives. Bremond et al. (2005a) ont calibré ce ratio avec des mesures de LAI (Leaf Area Index, soit l'indice de surface foliaire qui représente un indicateur de la structure de la végétation (Cournac et al., 2002; Favier et al., 2004b; Scholes et al., 2004)). Cet indice permet d'étudier quantitativement les variations de couvert arboré de la végétation tropicale et les auteurs soulignent que les valeurs reconstruites peuvent être ainsi directement comparées aux sorties

des modèles de végétation. Il faut également souligner que les phytolithes permettent d'étudier la strate graminéenne des savanes et fournissent des informations permettant de remonter jusqu'à la famille.

Aucune étude, cependant, n'a développé de modèle statistique combinant plusieurs bio-indicateurs de la végétation afin d'améliorer la précision des reconstructions quantitatives.

4.3.2 Inférer l'histoire des feux grâce aux charbons sédimentaires

Les feux constituent l'une des plus importantes formes de perturbation écologique sur terre (Bowman et al., 2009) et on suppose que ce fut le cas également dans le passé. L'étude de l'histoire des feux est donc un enjeu important pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes ou encore la répartition actuelle de certaines formes de végétation. L'analyse des charbons contenus dans les sédiments lacustres est la méthode qui permet de reconstruire les feux passés (e.g. Clark, 1988 ; Whitlock and Larsen, 2001). Les charbons sont produits lorsque la matière organique du combustible n'est que partiellement consommée, donc pour des températures de feu comprises entre 280 et 500°C (Chandler et al., 1983). Le taux d'accumulation des charbons dépend alors des caractéristiques du feu, c'est-à-dire de la quantité de charbons produits, et des processus qui permettent le transport et le dépôt des charbons dans le lac (Figure 1.15). Les charbons dits « primaires » correspondent aux particules déposées pendant ou très peu de temps après l'événement de feu. Les charbons dits « secondaires » sont déposés durant les années où il n'y a pas de feux, par ruissellement de surface et mélange des sédiments (Figure 1.15). Ces deux sources contribuent au signal de charbons enregistrés dans les sédiments (Whitlock and Larsen, 2001). Il est évident que la taille, l'intensité et la sévérité des feux sont susceptibles d'affecter la production et le transport aérien des charbons, cependant il n'existe que très peu d'information concernant ces relations. De plus, quelques rares (< 5%) particules de charbons peuvent être transportées sur de grandes distances (Whitlock and Larsen, 2001) et leur source peut ainsi être des feux régionaux (distants), extra-locaux (proches mais pas dans le bassin versant du lac) ou bien locaux (dans le bassin versant). Plusieurs études se sont penchées sur la question de la relation entre la taille et l'abondance des particules, et leur origine (e.g. Clark, 1988 ; Clark and Royall, 1996 ; Whitlock and Millspaugh, 1996; Lynch et al., 2004). Les modèles théoriques suggèrent ainsi que peu de particules de charbons < 200 µm de diamètre seraient déposées dans les 6 km autour de la colonne de convection issue du feu (Clark, 1988), ce qui est

confirmé par plusieurs études *in situ* (Clark et al., 1998 ; Ohlson and Tryterud, 2000 ; Lynch et al., 2004).

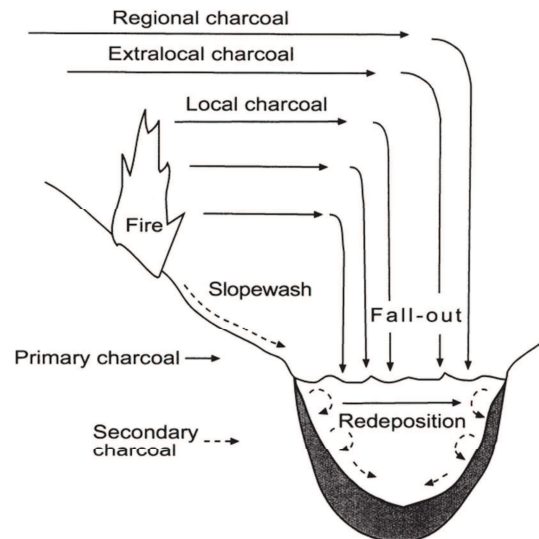


Figure 1.15 : Schéma illustrant les modes de transport et de dépôt des charbons d'un bassin versant dans un lac. D'après Whitlock et Larsen (2001).

Ainsi, les macro-charbons sédimentaires ($> 160 \mu\text{m}$) sont très utilisés pour reconstruire l'histoire locale des feux (Whitlock and Larsen, 2001). Dans certaines régions où les feux sont peu fréquents, il est possible de reconstruire des événements ponctuels et donc de calculer des fréquences de feux à partir des enregistrements de charbons. Cela suppose cependant une chronologie précise de la séquence sédimentaire étudiée afin de pouvoir calculer précisément les taux d'accumulation de charbons (charcoal accumulation rates, CHAR) exprimé en nombres de charbons par surface et par an. Il existe plusieurs études s'intéressant à la relation entre feux et dépôts de charbons dans les zones tempérées et boréales (e.g. Clark, 1988; Whitlock and Millspaugh, 1996; Clark et al., 1998; Blackford, 2000; Tinner et al., 2006; Peters and Higuera, 2007), tandis qu'une seule étude est disponible pour la région inter-tropicale (Duffin et al., 2008). Dans cette zone, les feux très fréquents et le combustible, essentiellement des herbacées, diffèrent grandement de la plupart des autres régions étudiées. Ainsi, même si les charbons sédimentaires sont étudiés dans des paléoséquences provenant de la région intertropicale (e.g. Bush et al., 2007 ; Bush et al., 2008; Gillson and Ekblom, 2009 ; Ekblom and Gillson, 2010a ; Power et al., 2010), très peu est connu sur l'information réelle contenue dans les charbons sédimentaires tropicaux.

4.3.3 Reconstructions climatiques

Il existe des traceurs enregistrés dans les sédiments ou dans les glaces (des zones polaires) qui permettent d'accéder à certaines variables climatiques, ce qui permet de reconstruire les variations du climat au cours du temps. Par exemple l'analyse géochimique, $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$, de différents types de biominéralisations fossiles (mollusques, oogones etc...) permettent de reconstruire les paléoclimats (revue dans Roberts, 2009). Dans les sédiments marins par exemple, le $\delta^{18}\text{O}$ des restes calcaires de foraminifères benthiques et planctoniques permettent d'estimer les modifications du volume des glaces continentales d'une part, et donnent des indications sur les paramètres hydrologiques de surface (température et salinité) d'autre part. Les températures des eaux de surface procurent également des informations sur le climat passé.

L'enveloppe siliceuse des diatomées (algues unicellulaires) permet d'estimer les composantes d'un milieu dont elles sont caractéristiques (température, pH, salinité, niveaux des lacs etc.) et donc de reconstruire les changements locaux du climat.

4.4 *Histoire de la végétation en Afrique centrale*

Au début de l'Holocène (~11 700 BP¹), des conditions climatiques favorables à l'extension de la forêt tropicale se mettent en place en Afrique (Servant et al., 1993; Maley and Brenac, 1998). Cette période est marquée par l'augmentation des espèces de forêt tropicale. A partir de 6000 ans BP, les conditions climatiques commencent à changer, avec, en particulier, une augmentation de la saisonnalité et une diminution des précipitations. Vers 4000 BP, c'est la périphérie du bloc forestier qui subit une modification drastique de sa végétation qui passe progressivement de la forêt sempervirente à la forêt semi-décidue puis la savane, au Gabon (Ngomanda, 2005; Ngomanda et al., 2009a) et au Congo (Vincens et al., 1994; Vincens et al., 1998). Les zones plus profondément situées dans la forêt subissent cette modification de structure entre 3000 et 2200 BP (Elega et al., 1996; Reynaud-Farrera et al., 1996; Maley and Brenac, 1998). Ce changement brutal serait d'ailleurs à l'origine des types de végétation que l'on observe actuellement dans certaines zones où des savanes perdurent au milieu de la forêt (Ngomanda et al., 2009a), et inversement (Servant et al., 1993). Bien que ces changements semblent être étroitement liés aux fluctuations climatiques, leurs origines sont encore soumises à débat (Bayon et al., 2012). Des conditions plus humides après cette phase sèche

¹ Before Present ou années avant nos jours, 1950.

(Maley and Brenac, 1998) auraient permis une reforestation récente de certaines zones, malgré l'anthropisation croissante.

Les études de la transformation actuelle et passée-récente des zones de transition forêt-savane attestent cette tendance à la transgression du massif forestier. Par exemple, le signal $\delta^{13}\text{C}$ sur des transects perpendiculaires à l'écotone a permis de suivre les progressions de la lisière (Schwartz et al., 1986; Schwartz, 1991; Schwartz et al., 1996). En complément, la comparaison de photographies aériennes et d'images satellitaires de la même zone à différentes dates (Youta Happi, 1998) ont permis d'estimer les vitesses de reconquête à quelques dizaines de mètres par siècle.

Bien que les grandes lignes de l'histoire de la végétation d'Afrique centrale soient connues, il n'existe que peu d'études qui quantifient réellement les changements de structure de la végétation. Les études paléo-écologiques disponibles ne permettent donc pas d'appréhender réellement l'écologie des savanes et d'en comprendre le fonctionnement car elles manquent de précision, de finesse, et d'estimation des biais et des incertitudes.

5. Objectifs et démarche

Comprendre les facteurs qui régissent la distribution des forêts tropicales et des savanes peut avoir des implications importantes pour la gestion de ces écosystèmes, afin de comprendre l'origine du biome de savane ou encore pour projeter la réponse des paysages tropicaux au changement climatique en cours et aux modifications des régimes de perturbation. Cependant, il n'existe aucun consensus actuellement concernant l'importance relative du climat, des feux, de l'hydrologie, de l'herbivorie ou encore des caractéristiques des sols permettant d'expliquer l'équilibre entre ces deux grands biomes tropicaux (Beerling and Osborne, 2006 ; Hirota et al., 2010 ; Good and Caylor, 2011; Lehmann et al., 2011). Il s'avère également que l'échelle d'étude des savanes est primordiale pour identifier les déterminants responsables de la coexistence herbe-arbre et de la densité des arbres dans la matrice herbacée. En effet, la structure de la végétation, et plus précisément le couvert arboré, est l'une des variables permettant de décrire l'écosystème de savane. Dans ce contexte, cette thèse a pour objectif de mieux comprendre le fonctionnement écologique des savanes en étudiant cet écosystème à une résolution correspondant à un intermédiaire entre l'échelle locale ($\sim 10^1 \text{ km}^2$) et celle du

paysage ($\sim 10^2$ km²), et à une étendue spatiale correspondant à l'ensemble du biome de savane, de la forêt dense au désert. A cette résolution, les savanes sont caractérisées par la structure moyenne (couvert arboré) de plusieurs taches. L'hypothèse principale de cette thèse est qu'il existe plusieurs états de savanes caractérisés par leur pourcentage moyen de couverture arborée et qui répondent différemment aux déterminants (climat, feux et sol). Afin de valider ou d'invalider cette hypothèse pour tendre vers un consensus explicatif de ce gradient écologique au sein du biome savane, deux approches peuvent être utilisées. La première consiste à étudier les relations qui existent actuellement entre couvert arboré et déterminants sur une grande échelle spatiale en utilisant des données satellites et des bases de données planétaires (Figure 1.16). Cette approche permet d'obtenir une vision statique des liens entre le couvert arboré et les déterminants. La deuxième approche consiste à étudier en un lieu donné l'histoire de la végétation sur une grande échelle de temps, c'est l'approche paléo-écologique. Cette approche permet de caractériser de façon dynamique les liens entre structure et déterminants, et de savoir si ces liens ont évolué dans le temps. Les bassins lacustres étudiés ont une taille permettant d'enregistrer les bio-indicateurs (notamment pollen et phytolithes) à une échelle intermédiaire entre l'échelle locale et le paysage (Gillson, 2004a), et donc compatible avec l'échelle spatiale de la première approche. Il existe cependant des verrous méthodologiques pour l'étude paléo-écologique des savanes, qu'il nous a fallu lever : (1) reconstruire quantitativement la structure de la végétation dans le passé, (2) calculer les influx de phytolithes dans les sédiments lacustres, (3) mieux comprendre les relations qu'il existe entre charbons sédimentaires tropicaux et histoire des feux (Figure 1.16).

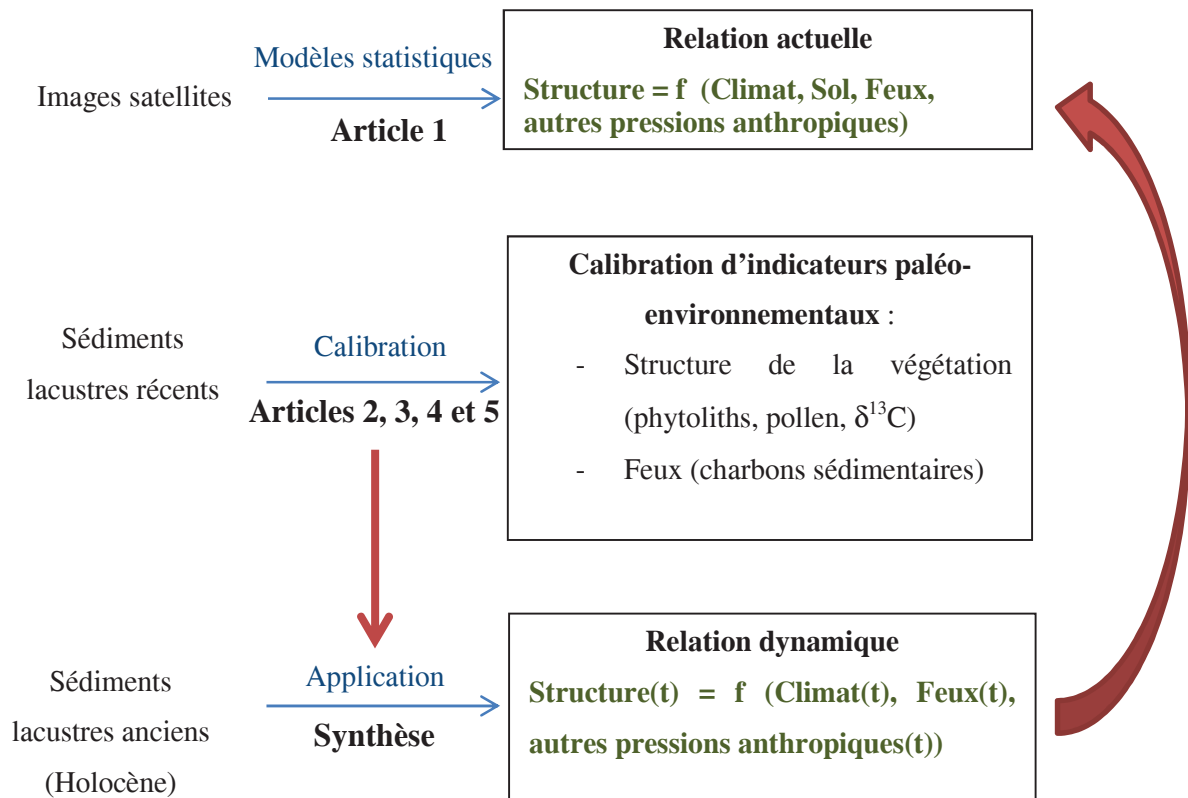


Figure 1.16 : Démarche scientifique de l'étude des déterminants actuels et passés de la structure de la végétation d'Afrique centrale.

La zone d'étude choisie est la République Centrafricaine (RCA) qui possède un gradient de végétation allant de la forêt aux savanes les plus ouvertes et couvre donc l'ensemble des structures possibles (Figure 1.17). De plus, du fait de la faible anthropisation de cette zone, les savanes étudiées dans cette thèse correspondent donc à de véritables savanes et non à des champs, des pâtures plantées ou de la forêt dégradée.

Le manuscrit de thèse s'articule autour de cinq articles scientifiques. Le premier article (article 1, en préparation) s'intéresse aux relations qui existent actuellement entre le couvert arboré et les déterminants. Les données utilisées pour construire le modèle statistique proviennent d'images satellites et de bases de données planétaires, et couvrent une zone climatique allant de la forêt dense aux steppes sahéliennes (Figure 1.17). Nous démontrons l'existence de plusieurs états de savanes qui répondent de façon différente aux déterminants. Le deuxième article (article 2, Aleman et al. 2012, Journal of Vegetation Science) présente un modèle statistique permettant d'estimer quantitativement la structure de la végétation à partir des pollens et des phytolithes. Ce modèle a été calibré le long de trois transects en RCA

(Figure 1.17) : en savane, en savane avec îlots forestiers, et le long d'une transition savane-forêt. Des échantillons de sol ont été prélevés et analysés d'une part, et LAI (Leaf Area Index, indice de surface foliaire) a été mesuré le long de ces transects d'autre part. Le modèle calibré a ensuite été appliqué à des paléoséquences lacustres, mais soulève la question des processus taphonomiques auxquels sont soumis les bio-indicateurs lorsqu'ils sont enregistrés dans des sédiments lacustres.

Les sédiments récents de trois lacs de RCA (Figure 1.17) ont été étudiés. Ces lacs sont actuellement situés en zone de savane (Lac Gbali), en zone de mosaïques de forêt et de savane (Lac Doukoulou) et enfin en zone de forêt (Lac Nguengué). Les charbons sédimentaires ont été analysés en continu et comparés à des images satellites des quarante dernières années (article 3, Aleman et al. 2013, The Holocene). Il s'avère qu'il est possible en utilisant la morphologie des charbons d'enregistrer le type de combustible des feux (herbes ou arbres). De plus, en combinant le taux d'accumulation de charbons et leur morphologie, il est possible d'inférer l'histoire des feux autour du lac.

Lorsque l'on étudie des bio-indicateurs, leur taux d'accumulation dans les sédiments est une information très importante. En ce qui concerne les phytolithes, il n'existe cependant pas de manière simple de calculer les influx de phytolithes. Nous avons donc mis au point une méthode de calcul des concentrations en phytolithes en utilisant des microbilles de silice (article 4, Aleman et al. 2013, Quaternary Research). Enfin, nous avons étudié les enregistrements de phytolithes pour les trois lacs (article 5, en préparation) afin de souligner les enjeux et les limites de ce type de bio-indicateur.

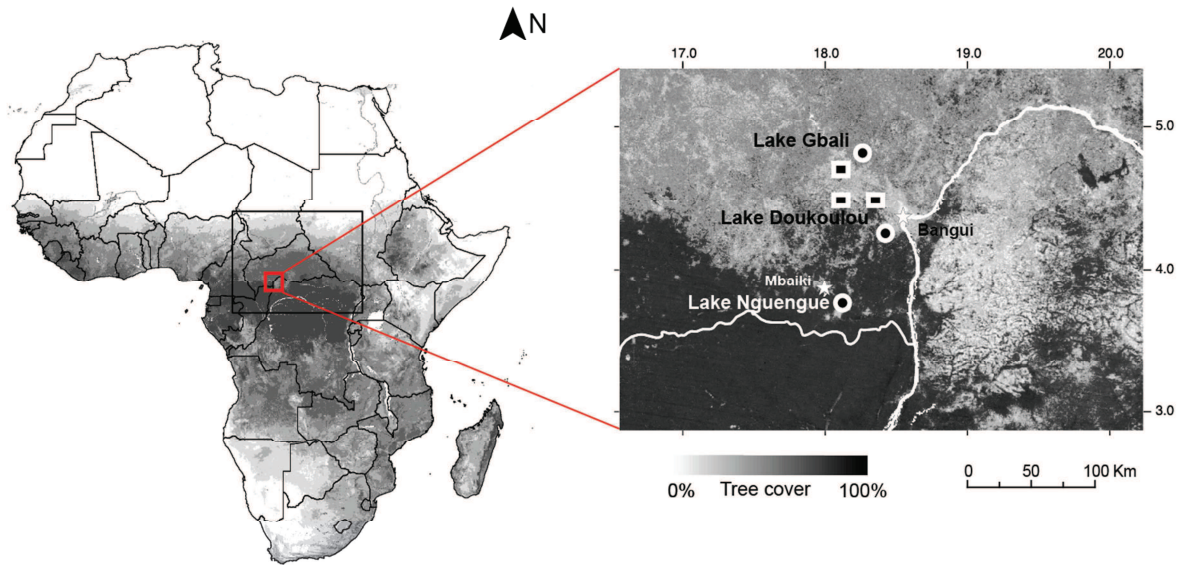


Figure 1.17 : Carte du couvert arboré d'après MODIS (Mod44b). La zone entourée d'un cadre noir correspond à la zone d'étude de l'article 1, la zone entourée d'un cadre rouge correspond à celle des autres articles. Les lacs sont représentés par un cercle blanc (articles 3, 4 et 5) et les transects par un carré blanc (article 2).

Chapitre II : articles scientifiques

1. Article 1 : Déterminants de la structure de la végétation en Afrique centrale.

La structure de la végétation est une propriété importante permettant de caractériser les différents écosystèmes tropicaux, et cette donnée est disponible à grande échelle grâce à la télédétection. Une des variables permettant de décrire la structure est le pourcentage de couvert arboré. Cette variable est donc de plus en plus utilisée dans les études à large échelle, afin d'affiner les connaissances concernant les patrons de répartition des différents types de végétation tropicale, allant des steppes sahéliennes à la forêt sempervirente. Les principaux résultats issus de la bibliographie récente font état de trois états stables dans cette zone : la forêt, la savane et les prairies ou steppes. Avec le même jeu de données que ces études, mais dans une zone plus restreinte, nous montrons qu'il n'existe pas un mais plusieurs états de savane en Afrique centrale. Ces états sont caractérisés par leur couvert arboré moyen, et correspondent aux grands types de savane décrits depuis longtemps par plusieurs auteurs : savane arbustive, savane arborée, savane boisée et savane très boisée. Ces types de savane coexistent dans les mêmes domaines climatiques. La présence d'états stables alternatifs implique qu'il existe des boucles de rétroactions qui stabilisent chacun des états. Lorsque les conditions de stabilité ne sont plus réunies, la savane bascule dans l'autre état. Nous avons ensuite utilisé un modèle de régression logistique multinomiale pour modéliser ces différents états de végétation. Toutes les classes de végétation sont bien modélisées, à part la classe 3, correspondant à la savane boisée. Cette classe correspondrait à une classe de transition, moins stable que les autres, moins résiliente et donc moins représentée. A partir du modèle statistique mis au point, nous avons appliqué plusieurs scénarios futurs de climat et de pression anthropique. Il s'avère que l'ensemble des classes de végétation subissent une translation spatiale d'au moins 1° vers le sud. La classe 1 augmente significativement au détriment des classes 2 et 3. En outre, la forêt subirait un recul flagrant en faveur des savanes très boisées, qui correspondrait à la classe la plus résiliente.

Determinants of vegetation structure distribution in central Africa

In preparation

Julie C. Aleman^{1, 2, 3 *}, Olivier Blarquez⁴, Sylvie Gourlet-Fleury², Laurent Bremond¹ and Charly Favier³

¹ Centre for Bio-Archaeology and Ecology (UMR5059, CNRS/Université Montpellier 2/EPHE), and Paleoenvironments and Chronoecology (PALECO), Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE), Institut de Botanique, 163 rue Broussonet, F-34090 Montpellier, France.

² UR Biens et services des écosystèmes forestiers tropicaux (CIRAD), Montpellier, France.

³ Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554, CNRS/Université Montpellier 2), F-34095 Montpellier, France.

⁴ Centre d'Etude de la Forêt, Université du Québec à Montréal (UQAM), Montréal, Canada.

*Corresponding author: julie.aleman@univ-montp2.fr

Key words: Central Africa; tree cover; alternative stable states; remote sensing data; multinomial logistic regression.

1.1 Introduction

Savanna and tropical forest biomes are strategic both economically and ecologically (Solbrig et al., 1996). On one hand, tropical forest represents an important center of biodiversity and endemism for the African continent (Osborne, 2000), but also an economical resource directly through logging (Laporte et al., 2007) and indirectly through the carbon market (Anger and Sathaye, 2008). They are also a way, for the international community, to mitigate the effect of global warming (Jindal et al., 2008). On the other hand, savannas support a large proportion of the world's human population (Scholes and Archer, 1997) and are the basis of local agriculture (Solbrig et al., 1996). An increasing number of projects are dedicated to protecting forests against savanisation, but protecting savannas from increasing anthropogenic pressure, especially due to land-use modifications, also is an issue of utmost importance (Lambin et al., 2003). Indeed, human activities have disturbed savanna ecosystems for a long time (Lykke, 1998), as savannas are a resource for food, medicine, timber and livestock breeding (Bellefontaine, 2000; Twine et al., 2003). Moreover, savanna structure has a large impact on biodiversity, both for plants (Houehanou et al., 2012) and animals (Tews et al., 2004), and for species conservation. Human pressure is known to have an impact on savanna habitats (e.g. Houehanou et al., 2013), and is thus a threat for this ecosystem. Understanding the dynamics of savannas and forests, and of the factors that determine their state and transition from one to the other is a burning issue (Hirota et al., 2011; Staver et al., 2011a; Staver et al., 2011b).

Savannas are characterized by a continuous grass cover associated with a discontinuous woody cover. The proportion of trees vs. herbs is a key property of this ecosystem and its driving factors are still under debate. Whereas it is now well accepted that climate, soil properties and disturbance regimes are the main determinants (Scholes and Archer, 1997; Sankaran et al., 2005; Bucini and Hanan, 2007), we still have incomplete understanding of the mechanisms responsible for global patterns of tree cover. Tree cover appears to be the most convenient variable to study these two biomes at broad scale since it is an important variable to define landscapes and their ecological functioning. Studies focusing on the topic have still not reached a consensus for a general framework explaining how tree cover is determined by natural and anthropogenic disturbances. Some authors suggested that tree cover response to

climate is continuous (Sankaran et al., 2005; Bucini and Hanan, 2007), whereas recent studies highlighted multistability phenomena (Sankaran et al., 2005; Hirota et al., 2011; Staver et al., 2011b). Alternative stable states resulting in abrupt shift from one ecosystem to another at tipping points are more and more studied throughout the world (Scheffer, 2009; Scheffer et al., 2012). Nevertheless, the studies focusing on tropical ecosystems only considered forest and savanna as alternative stable states, except Favier et al. (2012) who pointed out the possibility for the savanna biome to be composed of multiple stable states. We explored this assumption at a regional scale, intermediary between Favier et al. (2012) study and (Hirota et al., 2011; Staver et al., 2011b) (continental scale). Indeed, the regional scale enables to study areas mainly constrained by climate and not only intensive land-uses. Furthermore, savanna ecosystem can largely differ throughout continents where this ecosystem history, relationships between population density and perturbations intensity are very different.

This paper aimed to identify the processes responsible for tree cover variation at the regional scale where climate, soil type and disturbances vary substantially. For this, we built a statistical model linking tree cover and its determinants, and projected its result for 2100. We also discuss the existence of multiple savanna states in Central Africa.

1.2 *Materials and Methods*

1.2.1 Study location, tree cover distribution and tree cover classes

We studied the vegetation structure along a gradient from forest to open savanna (Fig. 1) using the MODIS Percent Tree Cover (MODIS PCT Hansen et al., 2003). MODIS PCT is a composited database giving the percentage of skylight obstructed by canopies over 5 m high, averaged on 500-m pixels, computed for the year 2001–02 (Vegetation Continuous Fields MOD44B product, Table 1). We calculated the probability density function (hereafter “pdf”), computed using a Kernel density estimate in R, for the percentage tree cover (hereafter “TC”) and found that the TC pdf in our study area was multimodal (Fig. 2.a). We assumed that each peak of the pdf distribution represented a vegetation state and classified the vegetation based on their structure, quantified by TC. We related the multimodal pattern of TC pdf to annual water deficit (AWD), confirming the presence of several states (Fig. 2.b). Using Fig. 2 the same methodology as in Hirota et al. (2011) we defined cut-off levels and five vegetation classes: class 1 ($TC \leq 5\%$) corresponds to grassland savanna or shrub-type savanna, class 2 ($5\% < TC \leq 18\%$) corresponds to a more wooded savanna, class 3 ($18\% < TC \leq 35\%$)

corresponds to woodland savanna, class 4 ($35\% < TC \leq 65\%$) corresponds to a more densely wooded savanna or an open forest; and finally class 5 ($TC > 65\%$) is a forest class. We used these classes as response variables in our model.

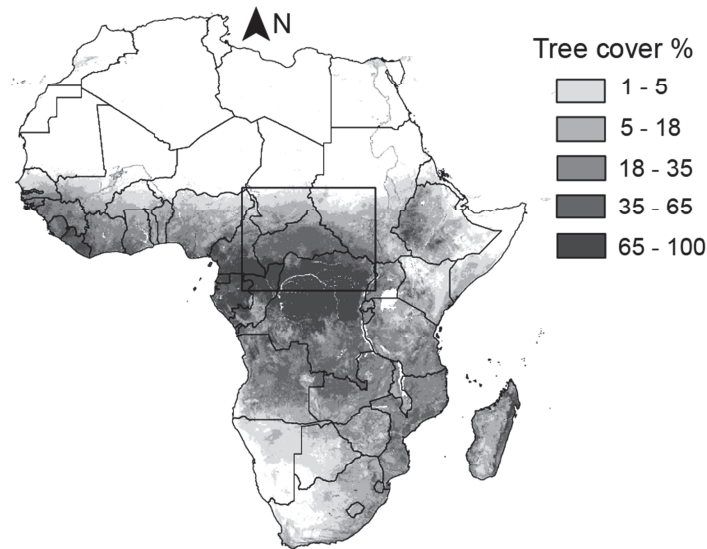


Fig. 1: Distribution of tree cover (%) in Africa (Hansen et al., 2003) and location of the study area.

1.2.2 Possible explanatory variables

The vegetation structure in Africa is assumed to be a result of complex interactions between climate, soil biochemistry, fire, herbivory and human activities (Sankaran et al., 2005). Among the possible climatic variables available from the WorldClim dataset (Hijmans et al., 2009), we tested the mean annual precipitation (MAP) and the annual water deficit (AWD, Table 1), since precipitation and seasonality are expected to have a higher influence on vegetation structure than temperature, in our area. AWD values were derived from monthly precipitation and potential evapotranspiration (PET, Table 1). PET values were extracted from a publically available database, computed according to Hargreaves method using WorldClim estimates for monthly minimum, maximum and mean temperature (Trabucco and Zomer, 2009). The ISRIC-WISE soil properties estimates (Batjes, 2002) were used to quantify six soil characteristics that can be potential determinants of savanna structure (Sankaran et al., 2005; Bucini and Hanan, 2007; Sankaran et al., 2008): plant available water storage capacity (AWC), sand, clay and silt percent in the top 100-cm of soil, total organic carbon content (TOTC) and total nitrogen content TOTN) also in the top 100-cm of soil. To

retrieve these characteristics, we used the dominant soil type (according to the FAO-UNESCO classification) for each map unit. We used the monthly MCD45A1 burnt area product to derive an estimate of fire frequency (Roy et al., 2008). This product uses change detection procedures to identify burnt scars in the landscape and identifies burnt areas in Africa with high accuracy ($R^2=0.75$) (Roy et al., 2008). For our analysis, monthly data layers from 2001 to 2011 were combined to calculate the total number of burning events experienced by each pixel. At last, we used population density (Bengtsson et al., 2006) and the percentage of crop and pasture area per pixel (Pongratz et al., 2009) as proxies of anthropogenic pressure.

Most of the explanatory variables are at much coarser spatial resolution than the response variable (TC classes, 500-m). Following Bucini and Hanan (2007), we did not degrade the response variable to the coarsest resolution but computed all the variables to 500-m resolution. The studied area is composed of more than 12,000,000 pixels, we did not select area or pixels as in Hirota et al. (2011) and Staver et al. (2011b).

Table 1: Description of the variables used in the study.

Data layer	Symbol	Origin and description
Tree cover	TC	MODIS Vegetation Continuous Fields V3, MOD44B (Hansen et al., 2003): percentage of skylight obstructed by canopies over 5-m high averaged on 500-m pixels, computed for the year 2001–02.
Mean annual precipitation	MAP	Derived from the 0.5° resolution WorldClim dataset (Hijmans et al., 2009).
Annual water deficit	AWD	Sum of the difference between PET (potential evapo-transpiration, from the 0.5° resolution Global Potential Evapo-Transpiration geospatial database (Trabucco and Zomer, 2009)) and MAP when $PET > MAP$.
		$AWD = \sum_{i=1}^{i=12} (PET_i - MAP_i),$ <i>when $PET_i > MAP_i$</i>
Fire frequency	Ff	MODIS monthly MCD45A1 500-m burnt area product (Roy et al., 2008) from 2001 to 2011 combined to calculate the total number of burning events experienced by individual pixels over 10 years.
Soil properties	Sand (%), Clay (%), Silt (%), TAWC (available water capacity, cm.m^{-1}), TOTC (organic carbon content, gC.kg^{-1}), TOTN (total Nitrogen, g.kg^{-1})	Derived from ISRIC-WISE 0.5° resolution database (Batjes, 2002).
Population density	Pop	Gridded global population dataset for the year 2000 (Bengtsson et al., 2006), persons per square km at a resolution of 0.5°.
Crop and pasture density	Crop&Past	Pongratz 0.5° resolution database, giving the percentage of crop and pasture per pixel, for the year 2001.

1.2.3 Statistical framework

The Multinomial Logistic Regression

We used of a Generalized Linear Model (GLM), which generalizes linear regression, using a link function between response and explanatory variables. The classical binary logistic regression computes the occurrence probability of a binary event (e.g., absence/presence of individual species) by fitting data to a logistic function. This probability can take continuous values between 0 and 1. Here, we wanted to simulate the occurrence probabilities of five vegetation classes so we used the multinomial form of the logistic regression (MLR, eq. 1) (Hilbe, 2009; Levvasseur et al., 2013). MLR estimates the occurrence probabilities of the explained variable Y for each class j, taking into account numerical explanatory variables (X_k):

$$\log\left(\frac{P(Y_i=j)}{P(Y_i=r)}\right) = \beta_{0,j} + \sum_{k=1}^p (\beta_{k,j}X_{i,k}) \quad \forall j \neq r \quad (1)$$

where $P(Y_i = j)$ is the probability of the j^{th} class, β_0 is the intercept for the j^{th} class, β_k are the regression coefficients for the j^{th} class, p is the number of explanatory variables and i is the grid-cell number. r is the reference category (here class 1, $TC \leq 5\%$). We get j - r relationships and the occurrence probabilities of the reference class can be deduced in each grid-cell i with $\sum_{j=1}^t P(Y_i = j) = 1$, with t the total number of classes, i.e. including the reference. MLR was performed using the R package “nnet” and the function “multinom”.

Nevertheless, class 1 was the reference category for the MLR model, its occurrence probability could be computed but not its coefficients values. We therefore calibrated a GLM for this class on the same subsample as for the calibration of the MLR model. So, for class 1, we used:

$$\text{logit}(P(Y_i = r)) = \alpha_{0,j} + \sum_{k=1}^p (\alpha_{k,j}X_{i,k}) \quad (2)$$

From eq. 1 and 2 we get:

$$\text{logit}(P(Y_i = j)) = \beta_{0,j} + \alpha_{0,j} + \sum_{k=1}^p ((\beta_{k,j} + \alpha_{k,j})X_{i,k}) \quad (3)$$

with $\beta_{k,r} = 0$

Then, we used eq. (4) to compute the modeled tree cover in each grid-cell:

$$TC_i = \sum_{j=1}^t P(Y_i = j) \times \overline{TC}_j \quad (4)$$

where \overline{TC}_j is the mean TC of class j.

We randomly divided the data to calibrate the model (60%: calibration data) and to validate it (40%: validation data). Given the extent of the calibration dataset (7.2 million of pixels), we calibrated the model on a random subsample of 1 million pixels.

Selection of the variables and calibration of the model

We computed Pearson correlation coefficients between explanatory variables (see SI-1) and we eliminated those with coefficients > 0.7 to avoid redundancy (Calef et al., 2005). We were thus left with AWD, Ff, Pop, Crop&past, Sand, Silt, TAWC and TOTC. Then we run 100 times a calibration process, using all possible combinations between the variables and a stepwise (backward, forward and both; function “stepwise” in R) selection process using the Bayesian information criterion (BIC) (Schwarz, 1978). The BIC provides a balance between accuracy and parsimony whereas the Akaike information criterion (AIC) (Akaike, 1973) does not account for sample size; when a data set is large, AIC would favor complex models that better fit variance but may fail to identify the factors of importance (Zucchini, 2000; Johnson and Omland, 2004). We selected the combinations of variables chosen 80 times over the 100 runs by the stepwise algorithm.

To be able to evaluate the weight of each explanatory variable within each vegetation class, we needed ranking the corresponding regression coefficients. We thus standardized the explanatory variables, because they differ in their ranges and units (e.g. fire frequency ranges 0 to 10 while AWD from 0 to 2002 mm.yr⁻¹).

$$X_{st} = \frac{X - \mu_X}{\sigma_X} \quad (5)$$

With X_{st} the standardized explanatory variable, μ_X mean of the explanatory variable X and σ_X its standard deviation.

Model evaluation

To gauge the accuracy of our model, we used five statistics: the area under the relative operating characteristic curve (AUC, Hanley and McNeil, 1982), Cohen’s Kappa (Monserud and Leemans, 1992), Kappa location (Pontius, 2000), Kappa quantity (Pontius, 2000) and the true skill statistic (TSS, Allouche et al., 2006). The Kappa coefficient represents the improvement in classification accuracy compared to a random class assignment.

We applied our model in 100 random subsamples of 10,000 pixels from the calibration dataset and computed the five statistics. We then applied the model on a subsample of 1 million pixels to map the occurrence probabilities distribution for the five classes.

Global changes scenarios and model projections

Estimations of AWD were computed using the results of monthly temperature and precipitation from 21 General Circulation Models (GCMs) and averaged for the SRES scenarios A2 and B1 developed for the IPCC climate-modeling framework. PET was computed using temperatures anomalies. We used population density data from the projections of Bengtsson et al. (2006) for the horizon 2100 and the SRES scenarios A1B1, A2 and B2. For the crop and pasture projection we used the data of Pongratz for the year 2090. At last, given that there was no projection available for burnt areas, we created two potential scenarios: no change and doubling the burnt area.

The variables projected in the future had moments (mean and standard deviation) that differed from those used to calibrate the model (except for soil characteristics). We thus estimated the model parameters by just mean-centering the variables and then we applied it to future scenarios by centering the new variables with the mean of the present variables.

Environmental layers were prepared in ArcGIS v.9.3 (ESRI, Redlands, CA, USA), projected in WGS-84 and all analyses were run in R v. 2.15.0 (Team, 2012) using the packages nnet, pROC and stepwise.

1.3 Results

1.3.1 Classes of vegetation structure

The frequency distribution of tree cover in central Africa is clearly multimodal (Fig. 2.a), with the different modes showing preferential states that occur more frequently than expected by chance (Scheffer et al., 2012). Multimodal abundance distributions result from the existence of alternative stable states in the system (Scheffer and Carpenter, 2003). In our dataset, we found classes of TC more abundant than others (Fig. 2.a) and the frequency at which different tree cover states occur varies strongly with the annual water deficit (Fig. 2.b). Class 1 corresponds to grassland savannas (Sahelian zone), characterized in our study by a $TC \leq 5\%$ and located in regions where AWD is $> 1000 \text{ mm.yr}^{-1}$ (Fig. 2.b). Class 2 is characterized by $5\% < TC \leq 18\%$ and mainly located in areas where $1000 < AWD < 1600 \text{ mm.yr}^{-1}$ (Fig. 2.b). Class 3 ($18\% < TC \leq 35\%$) is principally present in two areas characterized by $AWD \sim 500 \text{ mm.yr}^{-1}$ and $1000 < AWD < 1300 \text{ mm.yr}^{-1}$ (Fig. 2.b). Class 4 ($35\% < TC \leq 65\%$) corresponds to woodland savannas (Sudanian zone) mainly existing in areas where $500 < AWD < 1500$

mm.yr⁻¹ (Fig. 2.b). Finally, class 5 corresponds to forest (TC > 65%) and is chiefly located in zones where AWD < 600 mm.yr⁻¹ (Fig. 2.b). There are obvious AWD zones where different classes co-exist.

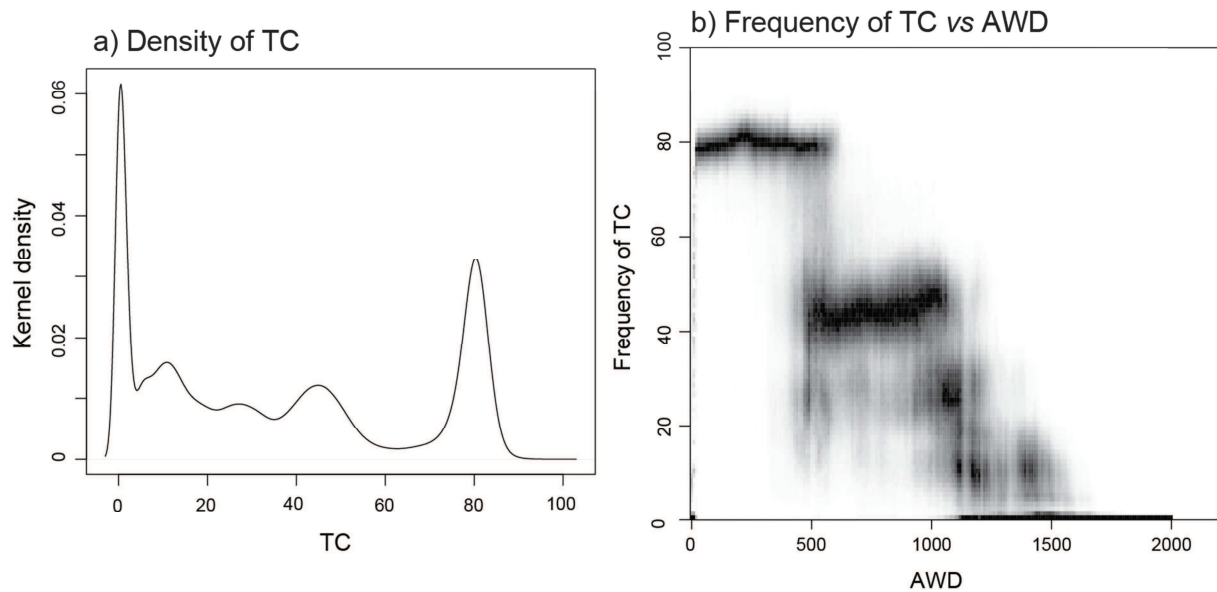


Fig. 2: The probability density function of the percentage tree cover (TC) for the study area (a) and the frequency of TC *versus* the accumulated water deficit (b).

1.3.2 Ranking of the variables

The coefficients for class 1 are the GLM model coefficients between class 1 and the other four classes (Table 2). It seems that AWD, Silt, AWD² and the interaction between AWD and Sand promote class 1 compared to the others. Conversely, Silt, AWD, AWD² and the interaction between AWD and Sand have a negative effect on the predictions of occurrence probability of the other classes, with high impact. The interaction between AWD and Fire frequency (Ff), seems to promote the other classes than class 1.

For the four classes of savanna, the four most important explanatory variables are AWD, AWD², Silt and the interaction between AWD and the percentage of sand in the soil. The occurrence of the forest class was strongly driven by AWD, AWD², the percentage of crop and pasture, and the interaction between AWD and fire frequency.

Table 2: The 19 selected predictors in the final model (calibrated using the standardized variables). For each class, the predictors are ranked according to the absolute value of their regression coefficients.

Predictors ranking	GLM computed coefficients		MLR computed coefficients							
	Class 1		Class 2		Class 3		Class 4		Class 5	
1	Intercept	-5.730	Intercept	4.200	Intercept	5.286	AWD ²	-5.828	AWD	-7.749
2	AWD	3.182	Silt	-2.161	AWD ²	-3.692	AWD	-5.518	AWD ²	-3.492
3	Silt	2.180	AWD ²	-1.968	AWD	-3.352	Intercept	5.124	Crop&past	-2.588
4	AWD ²	1.452	AWD	-1.427	Silt	-2.286	Silt	-2.337	AWD:Ff	2.570
5	AWD:Sand	1.219	AWD:Sand	-1.139	AWD:Sand	-1.238	AWD:Sand	-1.594	Ff	-2.205
6	Sand:TOTC	-0.813	AWD:Ff	0.869	Sand:TOTC	0.930	Crop&past	-1.230	AWD:Sand	-1.957
7	Silt ²	-0.799	Silt ²	0.826	AWD:Ff	0.879	Pop	-1.120	Silt	-1.904
8	AWD:Ff	-0.718	Sand:TOTC	0.815	Silt ²	0.824	AWD:Ff	1.098	TOTC	1.429
9	Sand	-0.645	Sand	0.569	Pop	-0.698	AWD:Pop	-1.061	Intercept	-1.195
10	Pop	0.457	Ff	-0.447	AWD:Pop	-0.697	Sand:TOTC	0.919	Crop&past ²	1.142
11	Ff	0.301	AWD:Pop	-0.348	Sand	0.567	Silt ²	0.757	Sand:TAWC:TOTC	1.052
12	Sand:TAWC	-0.300	Pop	-0.305	Sand:TAWC	0.533	TOTC	0.633	Sand:TOTC	0.930
13	AWD:Pop	0.264	Sand:TAWC:TOTC	-0.299	TAWC	0.371	Sand:TAWC:TOTC	0.543	Silt ²	0.761
14	Sand:TAWC:TOTC	0.223	Sand:TAWC	0.217	Ff	-0.299	Ff	-0.542	TAWC	0.555
15	TAWC	-0.198	TAWC	0.189	TOTC	0.255	Crop&past ²	0.529	Sand	0.221
16	TOTC	-0.179	TOTC	0.042	Crop&past	-0.215	Sand:TAWC	0.465	TAWC:TOTC	0.164
17	Crop&past	0.179	Crop&past	0.034	TAWC:TOTC	0.168	TAWC:TOTC	0.339	Pop	-0.100
18	Crop&past ²	-0.076	TAWC:TOTC	-0.019	Crop&past ²	0.158	TAWC	0.295	Sand:TAWC	-0.085
19	TAWC:TOTC	-0.014	Crop&past ²	-0.002	Sand:TAWC:TOTC	0.016	Sand	0.248	AWD:pop	0.064

1.3.3 Validation: maps of occurrence probabilities and evaluation of the model

After the calibration process, we predicted the occurrence probabilities for each class (Fig. 3.f, g, h, i, j) and compared them with the presence frequencies of each class per aggregated pixel of 0.1° resolution (Fig. 3.a, b, c, d, e). We can visually see a good agreement between both sets of maps, especially regarding the distribution patterns of all classes which was supported by high values of Kappa location coefficients (0.73 in average, Fig. 4). Nevertheless, the general trend was an overestimation or an underestimation of the occurrence probability for each class in areas corresponding to the transition zone between two classes, whereas inside each class “zone” the occurrence probability was always lower than the class frequency (Fig. 3. k, l, m, n, o). According to the classical scaling of the R^2 and the κ coefficient used in vegetation studies (e.g. Monserud and Leemans, 1992) a pseudo- R^2 of 0.60 and a Cohen’s Kappa of 0.67 in average (Fig. 4) confirmed a good agreement with the validation data. The boxplots of the AUC for each class (Fig. 4) indicated also this trend for each class; only class 3 had AUC values < 0.9 . This can be explained by the fact that class 3 was the less represented in the modeled dataset, and thus the less well modeled.

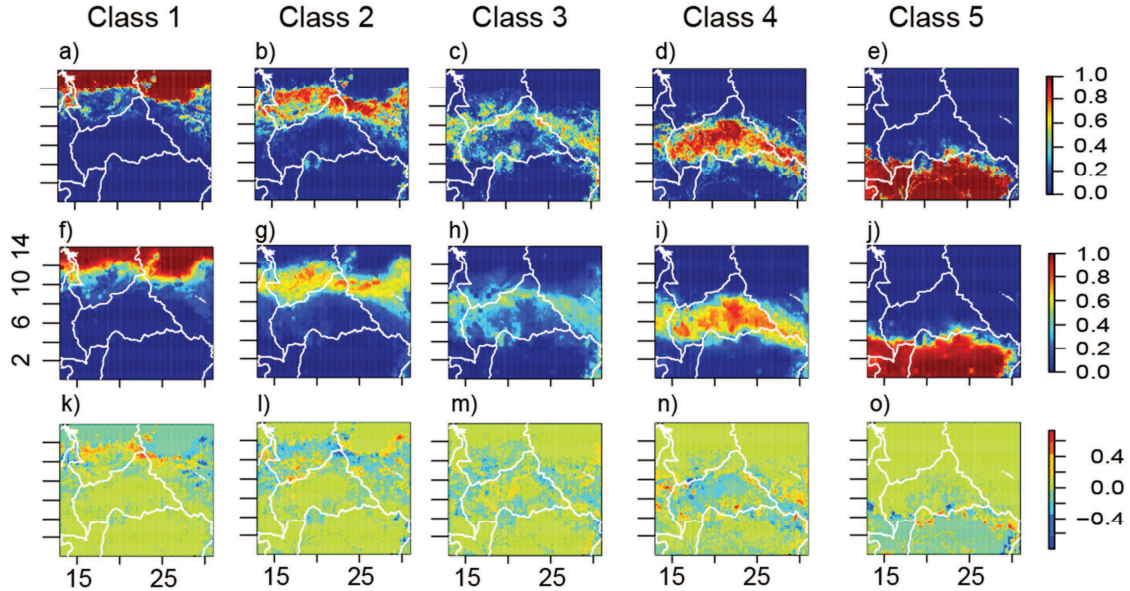


Fig. 3: Maps of the presence frequencies for the five classes (a,b,c,d,e) aggregated for 0.1° pixel. Maps of the occurrence probabilities for the five classes (f, g, h, i, j) aggregated for 0.1° pixel. Maps of the difference between occurrence probabilities and presence frequencies for the five classes (k, l, m, n, o). A positive value indicates that the model over-estimates the

probability of occurrence; in the same way, a negative value indicates that the model underestimates the probability of occurrence.

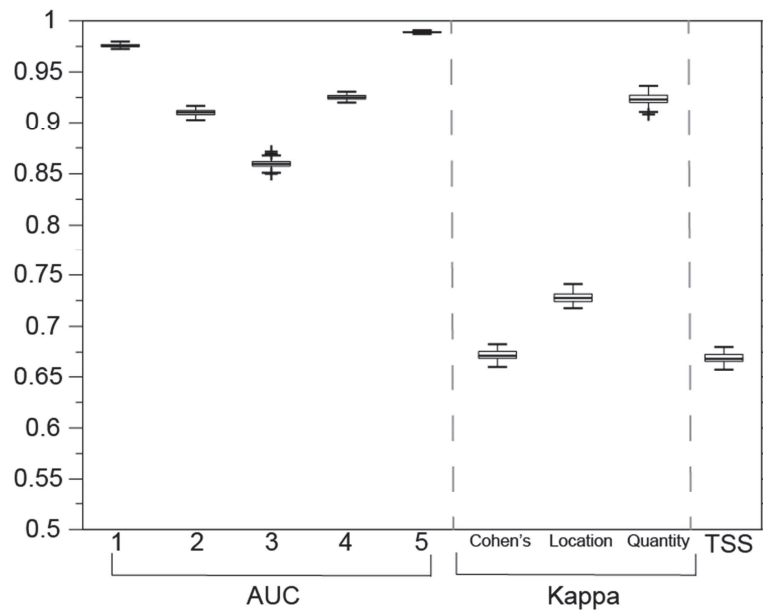


Fig. 4: Evaluation of the MLR model using AUC for the five classes, the Kappa coefficients (Cohen's, location and quantity), and TSS.

1.3.4 Tree cover estimation

The spatial patterns of MODIS-derived TC (Fig. 5.a) and predicted TC (Fig. 5.b) seemed in agreement as well as their values (Fig. 5.d). This trend is supported by the map representing the difference between predicted TC and MODIS data (Fig. 5.c). Nevertheless, there was an overestimation of TC in the area from 3-4.5°N and 19-21°E, and in the area from 1-4°N and 30-31°E. Conversely, there was an underestimation of TC in the areas from 0-3 °N and 29-30°E, from 4.5-5°N and 23-24°E.

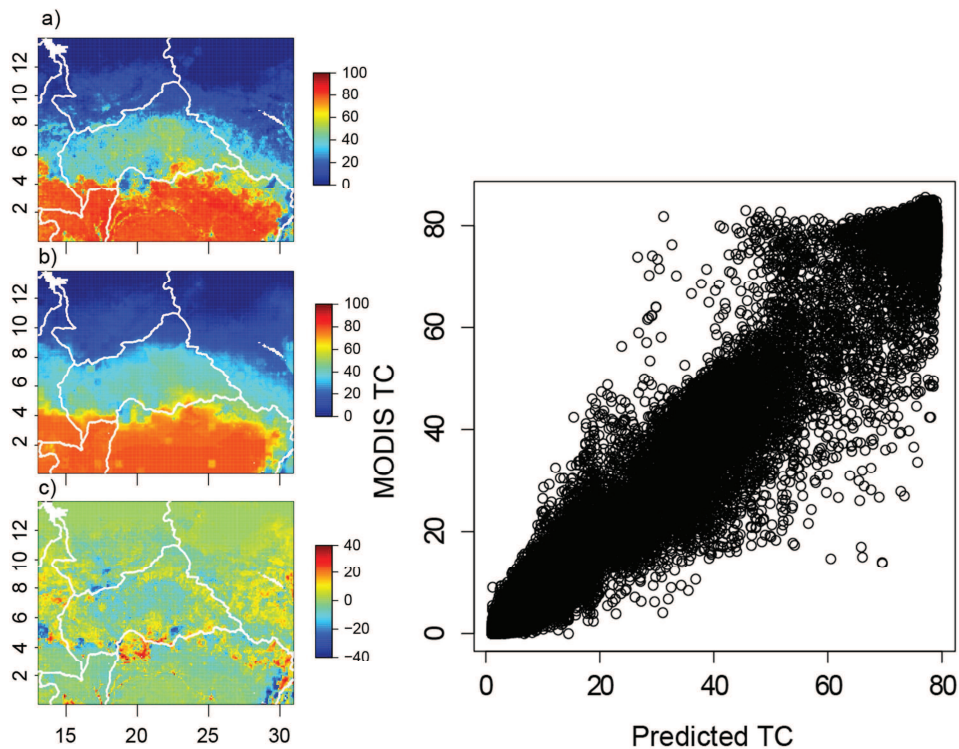


Fig. 5: Maps showing the tree cover percentages from MODIS data aggregated for 0.1° resolution pixels (a), the tree cover percentages modeled by MLR and computed with eq. 2 for 0.1° resolution pixels (b), the differences between tree cover percentages estimated and data (c), and a graph representing predicted tree cover vs MODIS derived tree cover at 0.1° resolution (d).

1.3.5 Responses to global change

Notwithstanding some differences between all possible future scenarios, they produced the same patterns: each vegetation class would experiment a shift down to the South (Fig. 7) compared with what is modeled for present day (Fig. 6). Indeed, whatever the scenario, the forest class decreased in the area studied, from 32.3% to 26.7% for the worst scenario (climate sres A2) and to 28.8% for the most optimistic one (climate sres B1); this vegetation class is currently present up to 5°N , whereas the projections would located it around 4°N in 2100. A forested area located $0-1^\circ\text{N}$ and $29-30^\circ\text{E}$ would become an open savanna (class 2) in 2100. In the case of a more important annual water deficit (scenario sres A2), we predicted a forested area at the junction between Cameroon, Gabon and Congo to turn into the class 4 savanna. Thus, class 4 would increase in the future, from 23.8% to 25.8% for the climatic scenario A2 and only to 24.4% for the scenario B1. This vegetation class would be promoted by an increase in annual water deficit. Spatially, this class would be present in the future

farther south (Fig. 6 and Fig. 7). Moreover, the savanna area at the east of Bangui would increase (Fig. 6 and Fig. 7). Class 3 would be drastically reduced in all future scenarios (from 4.8% to at least 1.9%) but this class seems to be more sensitive to population than water deficit since the most important reduction took place for scenarios with A2 population projection. Spatially, this class was localized at the transition between class 2 and class 4, but these transitions areas were reduced (Fig. 6 and Fig. 7). Class 2 as well suffered a decrease, from 21.6% to 15.1 % for the most skeptical scenario and 18.1% for the most optimistic. This class too seems to be more sensitive to population scenario than climate one. Spatially, this class was located until 12°N, but for all the projections the area was reduced until 11°N. Furthermore, this class was reduced in Cameroon, Chad and Sudan, whereas it expanded in Central African Republic (Fig. 6 and Fig. 7). Finally, class 1 increased from 20.5% to 27.4% and up to 30.3%.

A large part of the study area would suffer a decrease in TC of ~ 10% (Fig. SI.1)

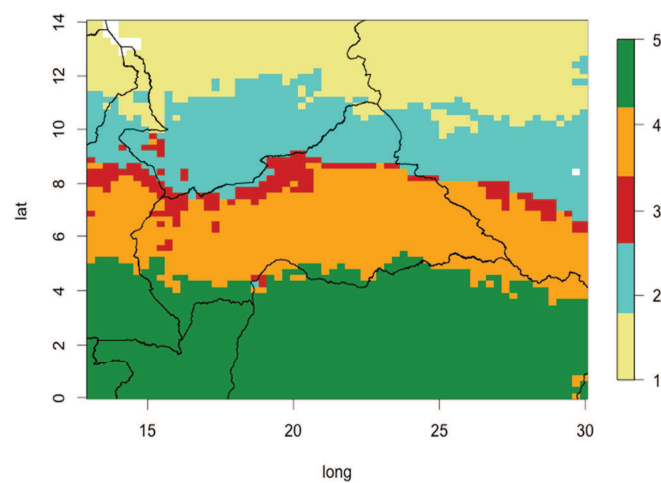


Fig. 6: Map of the modeled present-day classes (1 to 5), on 0.1° resolution pixels.

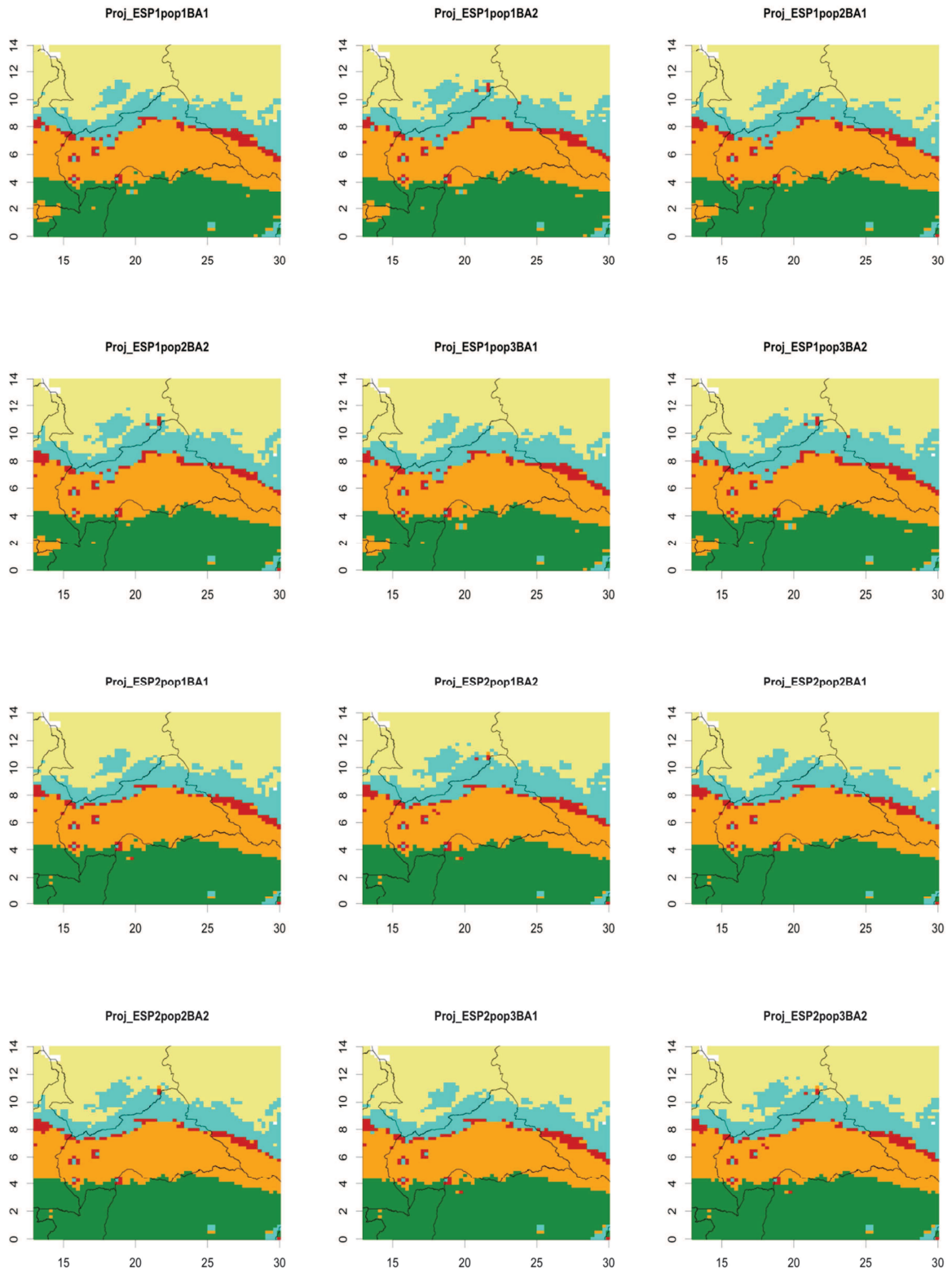


Fig. 7: Maps of predicted classes for all the combinations of projections to the year 2100, on 0.1° resolution pixels.

1.4 Discussion

1.4.1 The savanna biome encompasses several stable states

The frequency distributions of tree cover clearly indicated that some structural configurations were more frequent than others and that multiple stable states could be defined as in Favier et al. (2012). Conversely, Hirota et al. (2011) found a tri-modal distribution, deducing three structural states: forest, savannas and treeless. Hirota et al.'s (2011) treeless class is more probably a savanna type, since a particular limitation of the MODIS tree-cover dataset is that woody plants less than 5-m in height were not included in the ground calibration data sets and hence the product tends to underestimate woody cover in savannas where shrubs are common. We did not use the TC for the entire continent but in an area where the population density is pretty low and which is only locally influenced by intensive land conversion and agriculture (Nachtergaele and Petri, 2010), possibly capturing savanna states that have disappeared in other more disturbed areas. Besides, alternative stable states imply tipping points and the potential for critical transitions (Scheffer, 2009), and have basins of attraction separated by repelling intermediate states. In addition, the fact that intermediate tree cover levels separating the five classes are relatively uncommon suggest that such intermediate states represent unstable situations. For instance, tree cover around 60% is clearly a repeller (Scheffer et al., 2012). Thus, the stable states are more resilient than repellers because of larger basins of attraction (Hirota et al., 2011; Scheffer et al., 2012). The existence of several savanna stable states implies that there is strong feedback controls of the vegetation structure to stabilize it (Jeltsch et al., 2000; Cinquin and Demongeot, 2002) and drive the system away from unstable states. Fire might account for the apparent instability at ~60% tree cover (Hirota et al., 2011; Staver et al., 2011b; Staver and Levin, 2012). Thus, as tree cover increases, beyond some point flammability and available fuel decrease, which promotes increase of tree densities in a positive feedback to forest. Conversely, if tree cover is below a critical density, increased flammability and available fuel could kill tree seedlings (Gignoux et al., 2009) and induce a change toward a more open landscape by reaching a tipping point. Moreover, spatial variability or biotic stochasticity, caused by disturbances or local changes of soil properties possibly amplified through feedback mechanisms, gives rise to regions of mosaics of bistable states (van Nes and Scheffer, 2005).

The existence of alternative stable savanna states would require a combination of three types of processes: a positive feedback between trees and grasses able to produce alternative stable states (e.g. competitive advantage for trees, with grass biomass feedback on fire inducing tree

mortality) and two processes preventing competitive exclusion of trees and grasses, which could arise from stochasticity in the mechanisms and asynchronous dynamics across space. A feedback of tree cover on soil physical properties, for instance soil crusting (Mills & Fey, 2004), would be another or an additional possibility to explain this coexistence.

1.4.2 Tree cover classes determinants

We showed that the determinants of the four classes of savanna were AWD, AWD², Silt and the interaction between AWD and the percentage of sand in soil. For the transition between class 1 and class 2 that the percentage of silt in the soil was more determinant than AWD. The occurrence of the forest class was strongly driven by AWD, AWD², the percentage of crop and pasture, and the interaction between AWD and fire frequency. The forest class and the class 4 seem to be the most sensitive vegetation classes to anthropogenic perturbations (crop and pasture, fire frequency), compared to the other classes. Nevertheless, fire scars are poorly recorded, especially in areas where trees are dense (Giglio et al., 2010). It could be for this reason that the variable ‘Fire frequency’ was not really significant in the model.

1.4.3 Model precision

We were able to reconstruct the five classes’ occurrence probabilities with good agreement and to identify spatial uncertainties. Fig. 3 showed that the transitions from one class to another have high uncertainty, *i.e.* high difference between prediction and data. These areas which correspond to transition zone would probably be composed of mosaics of two classes. We can thus assimilate occurrence probabilities to class fractions.

The spatial uncertainties can be due to the differences in datasets resolutions. Indeed, we made the choice not to degrade the Tree cover resolution (500-m). Nevertheless, most of the other datasets have less precise estimations (Batjes, 2002; Hijmans et al., 2009; Pongratz et al., 2009). It can be a source of discrepancy.

Our model predicts a general loss of tree cover in some areas which is associated with a change in classes’ frequencies. Indeed, the proportion pixels classified in class 3 increased whereas class 2 decreased. Class 4 suffered no important change, just a small increase. Contrary, there was an important change in pixels classified in the forest class. The tree cover density of this class did not peak around 80% as in the dataset but was more spread out from

60 to 80%; this can indicate that there are more area of mosaics where there is high probability of another class thus lowering the averaged tree cover computed.

1.5 Conclusion

The nature of the underlying mechanisms that cause sub-tropical and tropical biomes to have distinct tree cover states is far from being solved. Nevertheless, our results suggest that sub-tropical and tropical ecosystems tend to shift abruptly between alternative states and would do so in response to climate change. Thus, changes in water availability and fire frequency could result in catastrophic collapse from a forest to a more open ecosystem. Extreme climate events such as droughts or very rainy years may trigger pulses shifts between alternative vegetation states because they can trigger pulses of tree recruitment or mortality that further affect disturbance regime and the positive feedbacks maintaining vegetation state.

Acknowledgments

This study was financially supported by the French National Research Agency (ANR, 2008-29489-62704-33) through the ErA Net BiodivERsA CoForChange project. The PhD thesis of JCA is co-supported by the French CNRS, CIRAD and EPHE, and directed by CF and LB.

Supplementary material

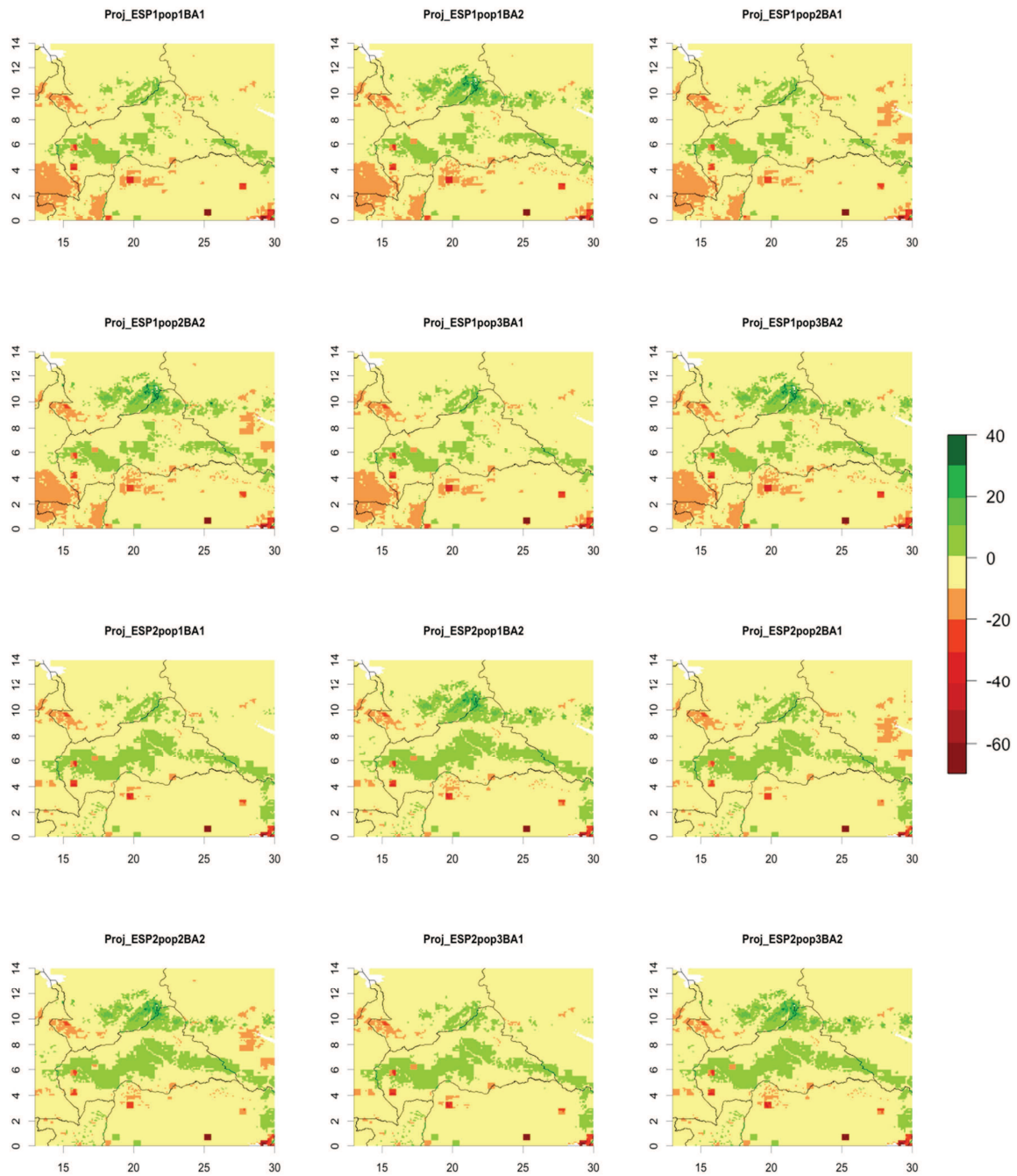


Figure SI.1: Maps of tree cover anomalies, corresponding to the difference between tree cover modeled for the future and tree cover modeled for present-day.

2. Article 2 : Reconstruire le couvert arboré des savanes à partir de pollens, de phytolithes et d'isotopes stables du carbone.

Les savanes constituent l'un des biomes les plus importants d'Afrique. Cet écosystème est défini par la codominance entre arbres et herbacées, et la densité des arbres constitue, avec la composition floristique, l'une des caractéristiques qui permettent de définir les différents types de savanes. Cependant, malgré de nombreuses études sur le sujet, les facteurs qui déterminent les proportions relatives entre arbres et herbes sont toujours matière à débat. Comprendre les interactions passées entre la structure de la végétation et ses déterminants permettrait de mieux appréhender les relations actuelles en apportant une vision dynamique de l'écosystème de savane. Pour cela, la première étape consiste à reconstruire le couvert arboré passé des savanes. Aucune mesure directe n'existe, et pour avoir accès à cette information il faut utiliser des indicateurs paléo-environnementaux que sont les pollens, les phytolithes et les isotopes du carbone. Le rapport entre les pollens d'arbres et d'herbacées (ou « non-arbres », AP/NAP), le rapport entre les phytolithes de Dicotylédones et de Poacées (D/P), et enfin le $\delta^{13}\text{C}$ fournissent des informations sur les proportions relatives entre arbres et herbacées. Cependant, peu d'études ont calibré quantitativement ces indicateurs avec une mesure de la densité d'arbres, et aucune n'a combiné les trois indicateurs qui nous intéressent. Dans l'article qui suit, nous avons calibré un modèle statistique permettant d'estimer un indicateur de la structure de la végétation, le LAI (Leaf Area Index, soit la surface foliaire cumulée ramenée à la superficie au sol) à partir de trois indicateurs paléo-environnementaux. Nous avons pour cela utilisé des échantillons de sol prélevés sur trois transects en République Centrafricaine traversant une zone de savane, une zone de savane avec un îlot forestier et une zone de transition savane-forêt. A partir de ces échantillons de sol, les phytolithes (D/P) et les pollens (AP/NAP) ont été comptés et le contenu en ^{13}C et ^{12}C de la matière organique ($\delta^{13}\text{C}$) quantifié. De façon surprenante, le $\delta^{13}\text{C}$ ne s'est pas révélé être une variable explicative significative dans le modèle, et seuls le D/P et le AP/NAP ont été utilisés pour produire un modèle multi-proxy statistiquement rigoureux ($R^2 = 0,942$). Ce résultat peut s'expliquer par les différences de temps de résidence moyen (TRM) dans le sol des trois bio-indicateurs. En effet, du fait des faibles taux de minéralisation de la matière organique dans les sols tropicaux (60-90 ans en savane contre 30 ans en forêt) le ^{13}C réside dans le sol plus longtemps que les pollens, qui sont connus pour se dégrader très rapidement dans les sols et notamment dans les milieux oxydants, et que les phytolithes. Le LAI reflète la structure instantanée de la

végétation, sur une échelle de temps comparable à celle enregistrée par les pollens et les phytolithes. Au contraire, le $\delta^{13}\text{C}$ cumule des changements de végétation sur une échelle plus grande, de l'ordre de quelques dizaines d'années. Nous avons ensuite appliqué le modèle à deux paléo-séquences lacustres provenant du Sénégal et du Congo. Cependant, les différences taphonomiques entre les sites ayant servi à la calibration d'une part, et entre chaque site pour l'application d'autre part, ne permettent pas d'utiliser les mêmes coefficients du modèle. Il faudrait calibrer les coefficients du modèle pour chaque nouveau site. Nous avons donc décidé de reconstruire des valeurs relatives de LAI, en normalisant les séries temporelles de LAI à un pour l'échantillon le plus récent. Cette approche constitue un outil complémentaire à la description des assemblages de phytolithes et de pollen, en aidant à interpréter les changements quantitatifs de végétation.

Reconstructing savanna tree cover from pollen, phytoliths and stable carbon isotopes

Julie Aleman, Bérangère Leys, Roger Apema, Ilham Bentaleb, Marc A. Dubois, Barthélémy Lamba, Judicaël Lebamba, Céline Martin, Alfred Ngomanda, Loïc Truc, Jean-Michel Yangakola, Charly Favier and Laurent Bremond.

Aleman, J. (Corresponding author, julie.aleman@univ-montp2.fr): Université Montpellier 2, CNRS, Centre for Bio-Archaeology and Ecology, Montpellier, France; Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paleoenvironments and Chronoecology (PALECO), Montpellier, France and CIRAD, UR B&SEF, Campus de Baillarguet, Montpellier, France.

Leys, B. (berangere.leys@univ-montp2.fr) & **Bremond, L.** (laurent.bremond@univ-montp2.fr): Université Montpellier 2, CNRS, Centre for Bio-Archaeology and Ecology, Montpellier, France and Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paleoenvironments and Chronoecology (PALECO), Montpellier, France.

Apema, R. (apema_roger@yahoo.fr), **Lamba, B.** (lamba_barth@yahoo.fr) & **Yangakola, J-M.** (yangakola@yahoo.fr): Université de Bangui, Laboratoire de Biologie Végétale et Fongique, Bangui, Central African Republic.

Bentaleb, I. (Ilham.Bentaleb@univ-montp2.fr), **Martin, C.** (celine.martin@univ-montp2.fr), **Truc, L.** (loic.truc@univ-montp2.fr) & **Favier, C.** (charly.favier@univ-montp2.fr): Université Montpellier 2, CNRS, IRD, Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, France.

Dubois, M. A. (mad@cea.fr): CEA, CNRS, Service de physique de l'état condensé, Saclay, France.

Lebamba, J. (lebamba@cerege.fr): CNRS, Université Paul Cézanne, Centre Européen de Recherche et d'Enseignement en Géosciences de l'Environnement (CEREGE), Aix-en-Provence, France.

Ngomanda, A. (ngomanda@yahoo.fr): CENAREST, Institut de Recherche en Ecologie Tropicale, Libreville, Gabon.

Article publié dans *Journal of Vegetation Science*

Aleman, J., Leys, B., Apema, R., Bentaleb, I., Dubois, M.A., Lamba, B., Lebamba, J., Martin, C., Ngomanda, A., Truc, L., Yangakola, J.-M., Favier, C., Bremond, L., 2012. Reconstructing savanna tree cover from pollen, phytoliths and stable carbon isotopes. *Journal of Vegetation Science* 23, 187-197

2.1 Abstract

Aim: To calibrate a model of the relationship between bio-proxies (pollen, phytoliths and $\delta^{13}C$ of soil organic matter) and woody cover, measured by the leaf area index (LAI). This relationship, applied in palaeosequences, enables reconstruction of past savanna tree cover.

Location: The samples used are from tropical Africa. Modern soil samples are from Central African Republic and past samples from sediments of lakes in Senegal and Congo.

Methods: We analyzed the pollen and phytolith content and stable carbon isotope values of 17 soil samples taken from three short transects in Central African Republic, LAI was measured on the same transects. The indices used were the *AP/NAP* ratio of arboreal (*AP*) to non-arboreal (*NAP*) pollen, the *D/P* ratio of ligneous dicotyledons (*D*) to Poaceae (*P*) phytoliths, and finally the $\delta^{13}C$ of soil organic matter, i.e. the $^{13}C/^{12}C$ ratio.

Results: A multi-proxy model was calibrated. The best model included only a combination of pollen and phytolith as proxies, excluding organic matter $\delta^{13}C$ because of its long mean residence time in the soil. The model was then applied to two palaeosequences in Africa and a time series of relative LAI changes was obtained, providing new information about vegetation changes.

Conclusion: This model can be applied in palaeosequences to reconstruct relative time series of LAI in African savannas and can help interpret vegetation changes quantitatively. This approach is then complementary to the description of pollen and phytoliths assemblages.

Keywords: Woody cover; Savanna; Africa; LAI; Pollen; Phytoliths; $\delta^{13}C$.

2.2 Introduction

Savannas are one of the most important biomes in Africa. Trees and grasses co-dominate and, aside from floristic composition, the varying density of the woody element is the main characteristic used to define different types of savannas. The factors that determine the relative proportions of trees and grasses across the different types of savanna are still under debate (Scholes and Archer, 1997; Sankaran et al., 2005). Because savannas (and especially African savannas) are expected to be among the most sensitive ecosystems to future climate changes (Sala et al., 2000; Bond et al., 2003), as they were during the Holocene (Vincens et al., 1999), we need a better understanding of these factors. Understanding past interactions

between tree cover and these factors is of major interest. The first step is reconstructing past savanna tree cover. Although the woody cover of present savannas can be measured directly, this is obviously not the case for palaeo-ecological studies where bio-proxies are needed to provide information about past vegetation. Three bio-proxies are frequently used.

(i) In pollen analysis, the ratio of arboreal (*AP*) to non-arboreal (*NAP*) pollen is commonly used to provide qualitative information about the tree cover to distinguish wooded from more open ecosystems (Liu et al., 1999; Vincens et al., 2000). A few authors have used this ratio to quantitatively estimate tree cover; for North American vegetation, see Williams (2003) for France, see Favre et al. (2008), and for South Africa, see Gillson & Duffin (2007).

(ii) The ratio of woody dicotyledons (*D*) to Poaceae (*P*) phytoliths was recently used to qualitatively describe vegetation types in tropical environments (Alexandre et al., 1997; Barboni et al., 1999; Barboni et al., 2007) and Bremond et al. (2005a) calibrated this ratio against LAI.

(iii) ^{13}C abundance ($\delta^{13}\text{C}$) in soil organic matter in tropical environments is assumed to reflect the balance between plants with C_3 and C_4 photosynthetic pathways, with different proportions resulting in different $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios. All trees possess the C_3 photosynthetic pathway and about 50% of grasses possess the C_4 photosynthetic pathway (Kelly et al., 1998). In tropical environments, most savanna grasses possess the C_4 photosynthetic pathway. Thus, the $\delta^{13}\text{C}$ of soil can be used as an indicator of the differential abundance of trees and grasses and is widely used for the qualitative description of forest-savanna dynamics and grassland/woodland boundaries. This proxy has already been calibrated quantitatively in savanna against plant biomass (Gillson et al., 2004) to reconstruct past vegetation.

Each of these proxies is used to provide information about the tree-grass balance in the vegetation, but only a few studies have quantitatively calibrated bio-proxies against a measure of trees density (Gillson et al., 2004; Bremond et al., 2005a; Gillson and Duffin, 2007; Favre et al., 2008) and up to now no study has combined them. The aim of the present study was to calibrate a model using the three bio-proxies and leaf area index (LAI) in an African savanna. The application of this model in palaeosequences could improve the accuracy of vegetation reconstruction. We selected three experimental transects in savannas and forest-savanna transition areas in the Central African Republic. LAI was measured and surface soil samples collected for proxy analyses. Single and multiple linear regressions between LAI and the proxies were tested to calibrate the relationship. Using this calibration, we analyzed two palaeosequences from Lake Guiers in Senegal and Lake Sinnda in Congo, for which pollen and phytoliths were available (Lézine, 1988; Alexandre et al., 1997; Vincens et al., 1998).

2.3 *Material and methods*

2.3.1 *Study sites for calibration*

Field sites are located in the Ombella-Mpoko and Lobaye provinces of Central African Republic (Fig.1), a region where the rainforest progressively gives way to savannas, on ferralsols under a typical tropical climate consisting in an alternation of a dry season from November to February followed by a 8-month long wet season, with about 1500 mm annual precipitation (Bangui weather station, FAOCLIM).

The two sampled sites are about 30 km North and South of the main forest edge. The Boali site (4°44 ' N 18°02' E) supports wooded grasslands interspersed with gallery forests. The Kapou site (4°13' N 18°18' E) is in a region of savannas included in the seasonal semi-evergreen forest domain. At both sites, savanna grass cover is about 2 m tall, with *Imperata cylindrica* as the dominant grass species associated with typical fire-resistant trees, including *Albizia zygia*, *Annona senegalensis*, *Anogeissus leiocarpa*, *Bridelia ferruginea*, *Burkea Africana*, *Crossopteryx febrifuga*, *Daniellia oliveri*, *Celtis zenkeri*, *Parinari curatellifolia*, *Nauclea latifolia*, *Piliostigma thonningii*, *Terminalia glaucescens*, *Vitex doniana*, *Vitex madiensis* (Boulvert, 1986).

Three transects were studied: i) T1: 120 m long transect at Boali, through a savanna with *Anogeissus leiocarpa*, *Parinari curatellifolia*, *Annona senegalensis*, *Vitex ferruginea* and *Daniellia oliveri* as the main tree species; ii) T2: 120 m long transect at Boali through savanna and clump of forest regrowth with *Manilkara multinervi* and *Craterispermum cerinanthum* ; iii) T3: 140 m long transect at Kapou across a boundary between a savanna with *Terminalia glaucescens*, *Albizia zygia* and *Vitex doniana* and a semi-deciduous forest with *Celtis zenkeri* as the main tree species.

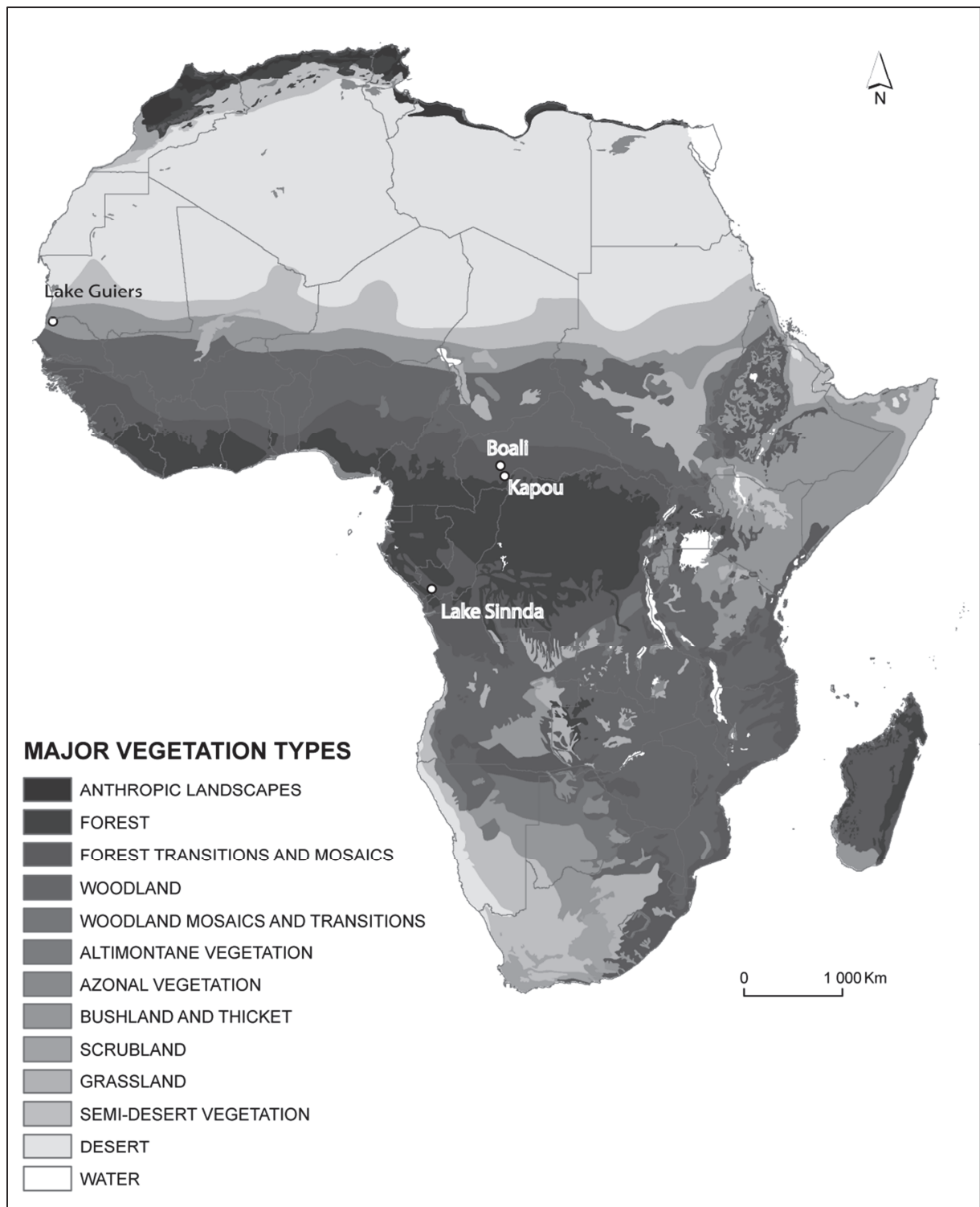


Fig. 1: Map of African major vegetation types (from White (1983)): calibration transects (Boali and Kapou, Central African Republic) and application zones (Lake Guiers, Senegal; Lake Sinnda, Congo).

2.3.2 Field sampling design

We used the Leaf Area Index (LAI) of the tree canopy as a vegetation structure indicator (Favier et al., 2004b; Scholes et al., 2004). LAI is the cumulative leaf area above ground per unit of soil surface expressed in square meter of leaves per square meter of ground. LAI is an important property of plant communities because it is strongly correlated to the photosynthetic and water exchange characteristics of the canopy (Simioni et al., 2003). The LAI measurements were made using a LAI-L described by Cournac et al. (2002). The principle of this method, fast and easy to implement, is to measure the light transmitted (I) by the tree cover with a light-dependent resistor behind an off-the-shelf fish-eye lens (spy-hole optic). The Beer-Lambert law relates the transmitted light to the incident light I_0 :

$$I = I_0 \times e^{-k.LAI}$$

I_0 is evaluated and corrected for cloud cover conditions as explained in detail in Cournac et al. (2002). The attenuation factor k is taken equal to 0.88 (Wirth et al., 2001), as discussed in Emmons & Dubois (2003). Light readings were taken between 11:00 and 13:00 hours to ensure near-vertical insolation, at 1 m intervals for all the transects. The light sensor was held at 2 m height and only foliage above this level influenced the readings.

A total of 17 homogenized surface soil samples was collected. Each transect was divided into 20 m sections, on which surface soil samples were collected within a distance of 10 m from the transect, following the guidelines described by Wright (1967) and commonly used in Africa (e.g. Jolly et al., 1996; Vincens et al., 2000; Lebamba et al., 2009): a sample is composed of 20 subsamples randomly collected over the plot, after removing the litter from the soil surface, and homogenized. All trees > 10 cm DBH (diameter at breast height) were surveyed in the 20 m-wide strip transect, to calculate stem density per vegetation type (savanna, pioneer and forest trees; expressed in stems.ha⁻¹).

2.3.3 Pollen analyses (AP/NAP)

Pollen concentrates were prepared from each surface soil sample following standard methods (Faegri and Iversen, 1975). Then pollen grains and spores were counted and identified with the help of the reference collection of modern specimens from tropical Africa at ISE-M laboratory (Montpellier), pictures on the African Pollen Database website

(<http://medias3.mediasfrance.org/apd/>) and published pollen atlases related to Central Africa (Van Campo, 1957; A.P.L.F., 1974). Each pollen taxon was attributed to arboreal (*AP*) or non-arboreal (*NAP*) following Vincens et al. (2007b), and expressed as the *AP/NAP* ratio.

2.3.4 $\delta^{13}\text{C}$ isotopic composition

Carbon isotopic analyses were performed on bulk organic matter containing about 100 mg (dry weight) of soil samples. The samples were dried at 40 °C. Particles not passing the 2 mm screen were removed while soil passing the 2 mm screen was ground by hand using a mortar pillar to pass through a 200 μm mesh. CO_2 gas for carbon isotopic analysis was obtained by combustion of the samples at 1020 °C using a Euro Vector 3000 element analyzer coupled to a VG Optima mass spectrometer.

Carbon isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$) is expressed in per mil with respect to the international V-PDB (Vienna-Pee-Dee-Belemnite) standard:

$$\delta^{13}\text{C}\text{‰} = \left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 1000, \text{ where } R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$$

The standard deviation of replicate runs is ca. 0.2 ‰.

2.3.5 Phytolith analyses (*D/P*)

Phytoliths were extracted with the protocol described in (Bremond et al., 2005a). The recovered fraction, including primarily opal phytoliths, was mounted on microscope slides in immersion oil and counted at 600 \times magnification. More than 250 phytoliths per sample, with taxonomic significance and greater than 5 μm diameter (minimum size for determination), were counted and classified according to the International Code for Phytolith Nomenclature (Madella et al., 2005). Phytoliths were defined as typical of dicotyledons (rough and smooth spherical; *D*; (Bremond et al., 2005a)) or as typical of Poaceae types (grass silica short cells: dumbbell, cross, saddle, conical, polylobate; *P*). Fan-shaped, point-shaped and elongate types were not included in calculation of *P* because their production is dependent on environmental conditions (Bremond et al., 2005b). The data are expressed as *D/P*, ratio of *D* over *P* phytoliths number.

2.3.6 Statistical analyses: error estimations

Quantifying the various sources of error from pollen and phytoliths analysis remains quite difficult and uncertain. The first error may come from pollen and phytoliths rains over the soil and what stays in litter. Then, other errors may come from the sampling method, the treatment, and finally the counting. Thus, we preferred to compute a theoretical statistical confidence interval which includes all error types.

Let n_D be the number of D phytoliths, n_P be the number of P phytoliths and $n = n_D + n_P$, the $1 - \alpha$ confidence interval of the D/P index is when n is large, $[I_{\alpha-}; I_{\alpha+}]$, with:

$$I_{\alpha\pm} = \frac{1 + \frac{n_D}{n_P}}{1 \pm \frac{z_{1-\alpha/2}}{\sqrt{n}} \sqrt{\frac{n_D}{n_P}}} - 1$$

where $z_{1-\alpha/2}$ is the $1 - \alpha / 2$ percentile of a standard normal distribution (see Appendix S1 for demonstration, (Wald, 1940)). This formula matches bootstrap estimates found by Stromberg (2009) for n up to 2000 with 10 000 replicates.

The same reasoning is used for pollen counts, with n_{AP} the number of arboreal pollen, n_{NAP} the number of non-arboreal pollen and $n = n_{AP} + n_{NAP}$. The $1 - \alpha$ confidence interval of the AP/NAP index is when n is large, $[I_{\alpha-}; I_{\alpha+}]$, with:

$$I_{\alpha\pm} = \frac{1 + \frac{n_{AP}}{n_{NAP}}}{1 \pm \frac{z_{1-\alpha/2}}{\sqrt{n}} \sqrt{\frac{n_{AP}}{n_{NAP}}}} - 1$$

2.3.7 Univariate and multivariate analyses

Linear regressions were performed between mean stand LAI as the response variable and different transformation of D/P , AP/NAP and $\delta^{13}C$ as explicative variables. We tested different transformation of the proxies to determine which, in single-factor regressions, best relates to LAI; in addition to untransformed variables, we used exponential, decimal and natural logarithm forms. Spearman's correlation coefficients (R) were calculated between the fitted LAI values estimated by the regression models and the measured values, and were used to confirm the validity of the calibration in association with a correlation test (P-value computation). We used a stepwise algorithm in R 2.13.0 software (Team, 2009), the "step" function, which selects from individual variables in a multiple statistical model using Akaike Information Criterion (AIC).

2.3.8 Application to palaeosequences

We consider the upper parts of two palaeosequences from lake cores from which both pollen and phytoliths were previously counted: the core S2 (from the top to 360 cm) from Lake Guiers (16°15'N, 15°50'W), which is now surrounded by a Sahelian sparse shrub savanna (Lézine, 1988; Lézine and Casanova, 1989; Alexandre et al., 1997) and the core SN2 (from the top to 71 cm) from Lake Sinnda (3°50'S, 12°48'E), now surrounded by a wooded savanna (Alexandre et al., 1997; Vincens et al., 1998). In these palaeosequences, pollen types indicated in the publications as typical of aquatic and swampy environments were excluded from the total of arboreal and non-arboreal pollens: e.g. *Nymphaea*, *Cyperaceae*, *Typha* and *Rhizophora*.

Each published ^{14}C date along the sequences was calibrated in years Before Present (hereafter cal. yr BP) by the CALIB program (Stuiver and Reimer, 1993) version 6.0.1. An age-depth model was then calculated by the MCAGEDEPTH program (Higuera et al., 2009).

2.4 Results

2.4.1 Bio-proxies and LAI along the plots

Changes in vegetation structure along the three transects, represented by LAI, covary with D/P , AP/NAP and $\delta^{13}\text{C}$ (Fig. 2). On transect T2, the forest clump is represented by an increase of LAI and appearance of pioneer trees. The D/P has higher values than in savanna, as well as $\delta^{13}\text{C}$ except for its last value which is similar to those of savanna. In contrast, AP/NAP values do not differ between savannas and forest clumps. The T3 transect transition from savanna to forest is characterized by increasing LAI values from < 2 in savanna to > 4 in the forest front. D/P and AP/NAP increase at the transition whereas $\delta^{13}\text{C}$ decreases. Nevertheless, the $\delta^{13}\text{C}$ values in a portion of the savanna (60 - 100 m) are typical of closed vegetation whereas LAI values are still those of savanna.

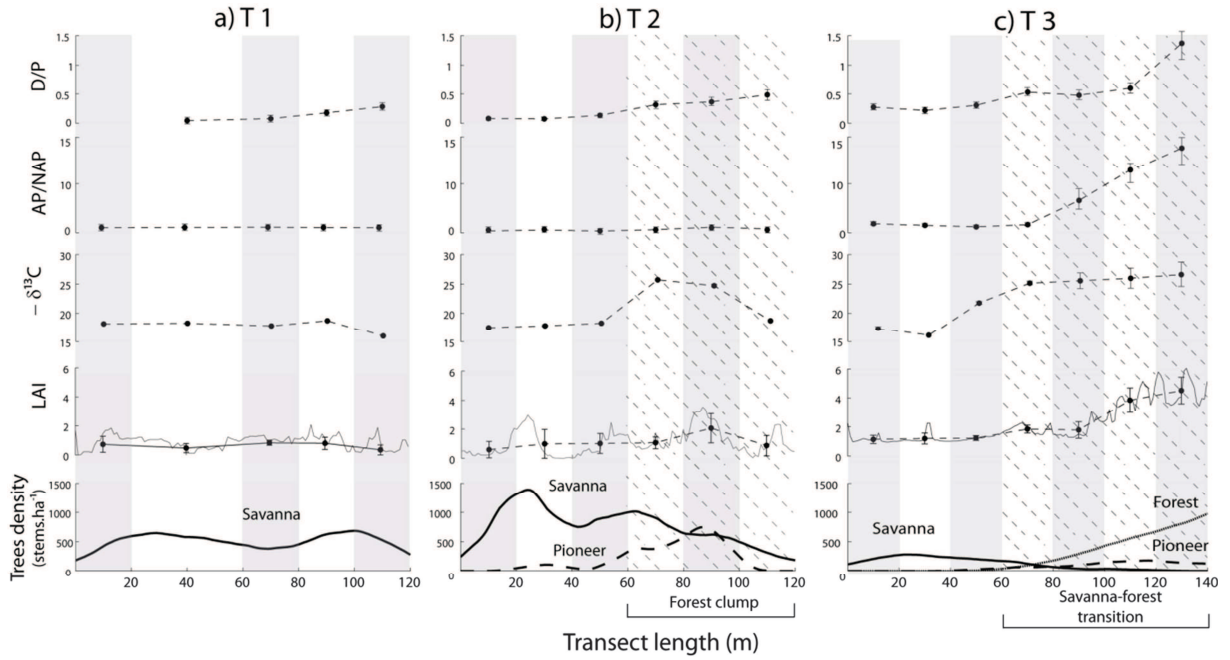


Fig. 2: Vegetation structure, as indicated by LAI (leaf area index) and tree density (number of stems per hectare), and bio-proxies values along three transects: through a savanna (a), a savanna with forest clump (b), and a savanna-forest transition (c) in Central African Republic.

2.4.2 A model for reconstructing vegetation structure from bio-proxies

Each bio-proxy is plotted against LAI (Fig.3.a-c). Phytolith (D/P) and pollen (AP/NAP) indices (transformed as $\ln(\frac{D}{P} + 1)$ and $\ln(\frac{AP}{NAP} + 1)$) were strongly related to LAI (respectively $R = 0.855$; $n = 17$; $p < 0.001$, Fig 3.d; and $R = 0.931$; $n = 17$; $p < 0.001$, Fig 3.e). Three zones are visible on the $\delta^{13}C$ vs. LAI plot (Fig 3.c): an area of closed-canopy woody vegetation ($\delta^{13}C < -25 \text{‰}$), a transition area, and an area of open vegetation ($\delta^{13}C > -20 \text{‰}$). The exponential transformation $e^{-\delta^{13}C}$ has the best correlation coefficient ($R = 0.915$; $n = 17$; $p < 0.001$, Fig 3.f). These results are summarized in Table 1.

When performing multiple linear regressions of LAI against transformed proxies, $\delta^{13}C$ does not appear to be a significant explicative variable ($p\text{-value} > 0.5$, Table 2), and the final relationship only contains D/P and AP/NAP as explicative variables:

$$LAI = 2.216 \times \ln\left(\frac{D}{P} + 1\right) + 0.8845 \times \ln\left(\frac{AP}{NAP} + 1\right) \quad (1)$$

As expected, simulated and measured LAI values are tightly correlated (Fig.4, $R = 0.942$; $n = 17$; $p < 0.001$).

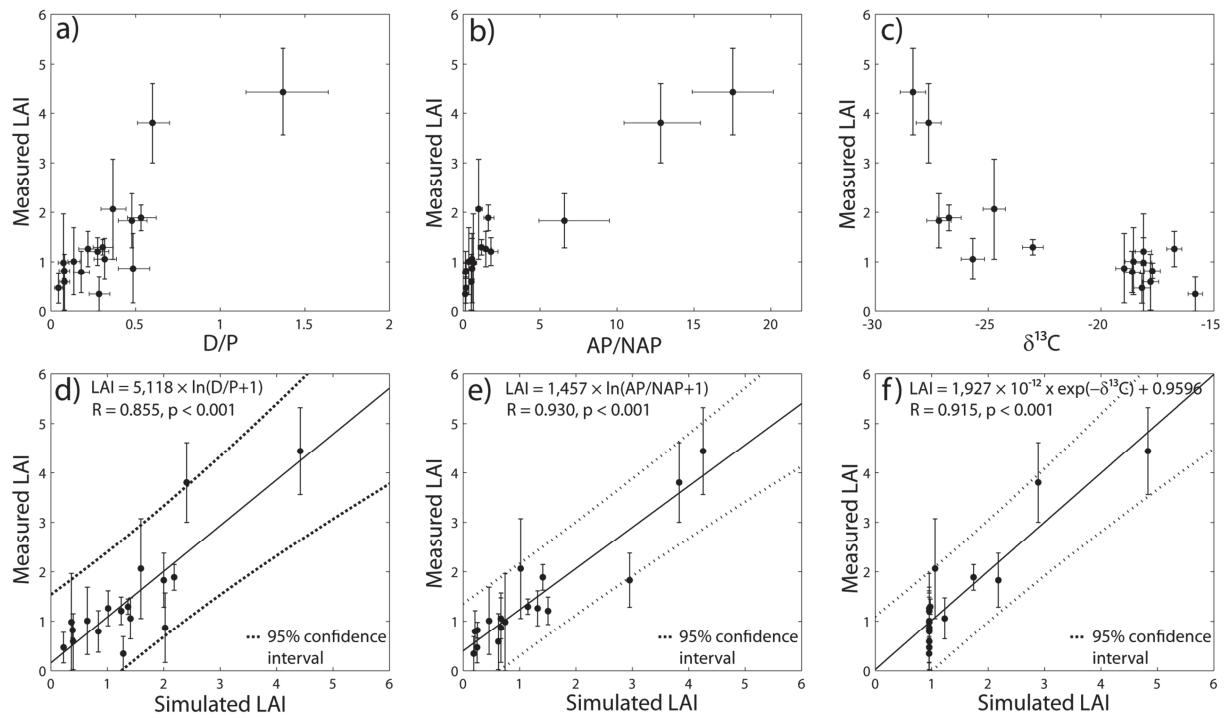


Fig. 3: Plots of bio-proxies against LAI measured above 2 m (a, b, c) and corresponding simple linear regression (e, f, g). The coefficients of each regression are presented in Table 1.

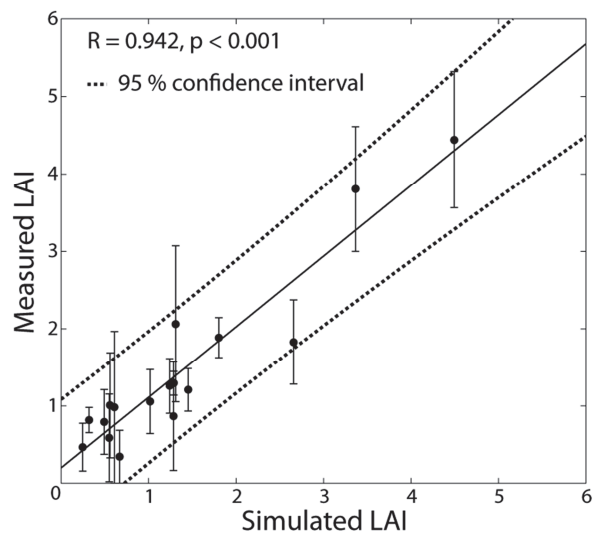


Fig. 4: Model plot of simulated versus measured values of LAI. Simulated LAI values come from multiple regression using D/P and AP/NAP (Table 2-b).

Table 1: Coefficients and associated characteristics for each proxy in simple linear regressions.

Proxy	Regression equation	95% confidence limits		R	P-value
		Slope	Intersect		
D/P	$LAI = 5,118 \times \ln\left(\frac{D}{P} + 1\right)$	± 0.897	-	0.855	< 0.001
AP/NAP	$LAI = 1,457 \times \ln\left(\frac{AP}{NAP} + 1\right)$	± 0.213	-	0.931	< 0.001
$\delta^{13}C$	$LAI = 1.927 \times 10^{-12} \times e^{-\delta^{13}C} + 0.956$	$\pm 0.447 \times 10^{-12}$	± 0.251	0.915	< 0.001

Table 2: Regression coefficients values, errors and p-values for each proxy in multiple regressions (a- with the three proxies, b- with only D/P and AP/NAP).

Proxy	Coefficient	Standard error	P-value
$\ln\left(\frac{D}{P} + 1\right)$	2.226	± 0.777	< 0.001
$\ln\left(\frac{AP}{NAP} + 1\right)$	0.918	± 0.260	< 0.001
$e^{-\delta^{13}C}$	$- 8.601 \times 10^{-14}$	$\pm 3.697 \times 10^{-13}$	0.81941
$\ln\left(\frac{D}{P} + 1\right)$	2.216	± 0.750	0.010
$\ln\left(\frac{AP}{NAP} + 1\right)$	0.885	± 0.210	< 0.001

2.4.3 Application to palaeosequences: an illustration

We hypothesize that, as in our calibration study, $\ln\left(\frac{D}{P} + 1\right)$ and $\ln\left(\frac{AP}{NAP} + 1\right)$ are surrogates for savanna tree LAI. Due to differences in catchment areas and in transportation and deposition processes, reconstructing LAI requires calibration of the regression coefficients for each site. Considering that the regression coefficients of the multiple model are significantly closed to half the coefficients of the simple models, it is therefore possible to express LAI up to a multiplicative factor:

$$\text{LAI} \propto \left[\gamma \ln\left(\frac{D}{P} + 1\right) + \ln\left(\frac{AP}{NAP} + 1\right) \right],$$

where γ is the slope of the linear regression through the origin of $\ln\left(\frac{AP}{NAP} + 1\right)$ on $\ln\left(\frac{D}{P} + 1\right)$ (see Appendix S2 for details).

Time series of LAI are normalized to 1 at the most recent sample.

In the Lake Guiers core, using D/P and AP/NAP , three zones of reconstructed LAI are distinguishable (Fig.5-a). From 5200 to 2000 cal. yr BP, LAI values were more than 25 times the present vegetation and probably correspond to a wooded savanna. There are low percentages of aquatic taxa (*Nymphaea*) and swampy taxa (*Cyperaceae* and *Typha*) but mangrove (*Rhizophora*) pollen is present. The arboreal pollen assemblage is essentially composed of Sudanian and Sudano-Guinean taxa (*Combretaceae*, *Celtis integrifolia*, *Acacia-type* and *Cassia-type*). The percentages of grass pollen are very low. Then, a transition zone from 2000 to 1300 cal. yr BP corresponds to a decrease in LAI values, decreases in mangrove, and increasing percentage of swampy taxa. More diverse arboreal pollen are detected, mainly Sudanian and Sudano-Guinean elements (Lézine, 1988). Finally, in the third zone (1300 cal. yr BP to present-day), the mangrove has totally disappeared, aquatic taxa are more frequent and the arboreal pollen corresponds to the modern Sahelian elements.

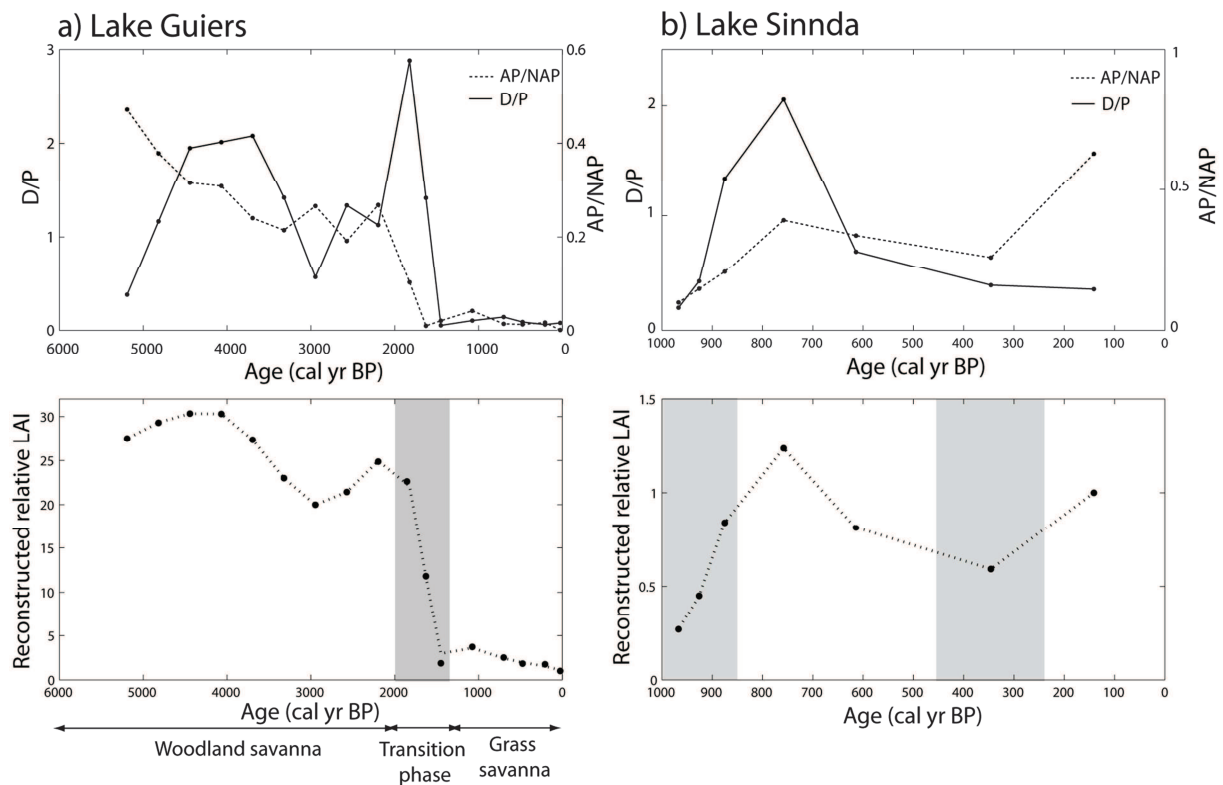


Fig. 5: Application of the model to Lake Guiers (a) and to Lake Sinnda (b), pollen and phytoliths (upper panels), and simulated relative LAI (lower panels).

As described by Vincens et al. (1998), four zones can be identified in Lake Sinnda SN2. The first (1000 to 850 cal. yr BP), shows an increase in the reconstructed LAI by a factor of four to reach the modern vegetation cover (Fig.5-b) and corresponds to high percentages of swampy taxa (*Cyperaceae* and *Typha*) which indicates the start of the lake re-filling after its desiccation between 3800 and 1300 cal. yr BP. The higher proportion of *AP* taxa is represented by savanna (*Bridelia ferruginea*-type and *Lannea*-type) and forest regrowth (*Alchornea*) taxa. The second zone (850 to 450 cal. yr BP) shows the highest relative value of LAI, indicating the highest woody cover. This is correlated to an increase in rainfall, shown by a decrease in swampy taxa frequencies (rising lake water level) and an increase in frequencies of savanna trees and forest species (essentially *Alchornea*). The third zone (450 to 250 cal. yr BP) shows a decrease of LAI associated with an increase of swampy taxa, that can be related to a short arid phase (decrease of lake water level). Once again *Alchornea* is the major *AP* type with few savanna taxa. The last zone (from 250 cal. yr BP) shows an increase in LAI corresponding to a more humid phase (less swampy taxa).

2.5 Discussion

The aim of the present study was to calibrate a model using three bio-proxies and the leaf area index (LAI) in an African savanna to improve the accuracy of vegetation reconstruction. Due to insignificance of $\delta^{13}C$ as an explicative variable, the model combines only D/P, the ratio of dicotyledons (*D*) over Poaceae (*P*) phytoliths, and AP/NAP, the ratio of arboreal (*AP*) to non-arboreal (*NAP*) pollen. This is a surprising result that we discuss below. The application of our model to two palaeosequences provides relative LAI reconstruction that is in agreement with the pollen and phytolith assemblages described in the original studies. However, concerns about the transportation of bio-proxies and taphonomy need mentioning.

2.5.1 Calibration of the model: temporal and spatial scales in soil samples

We calibrated our model using different proxies taken from surface soil samples. An important issue is their time resolution. Whereas LAI is an instantaneous measure of the state of the vegetation, the bio-proxies incorporate vegetation states over a period that corresponds to their Mean Residence Times (MRT) in the soil. In tropical soils, ^{13}C MRT is reported to depend on a variety of factors. First, C_3 organic matter decomposes faster than C_4 organic matter (Wynn and Bird, 2007). Second, the difference in environmental factors under open and closed vegetation affects the mineralization rate. According to Schwartz et al. (1996) and Boutton et al. (1998), ^{13}C MRT is around 60-90 years in savannas versus around 30 years in forests. Although few studies have been conducted regarding the MRT of pollen and phytoliths in soils, it is nevertheless accepted that oxidizing conditions in tropical soils cause rapid destruction of pollen. Thus it is widely assumed that the pollen in surface soil samples only represents several years vegetation record (Andersen, 1986). In contrast, little is known about the MRT of phytoliths, but Alexandre et al. (1997) and Parker et al. (2004) reported that they are well preserved under oxidizing conditions and thus may perpetuate vegetation signals for several years. Differences in the MRT of the proxies may explain the observed discrepancies between LAI and the biological proxies along our transects. On transect T3, for example, the savanna-forest transition is well recorded by all the proxies, but a discrepancy appears between $\delta^{13}C$ values and the LAI. Indeed, the LAI for a particular 40-60 m segment points to savanna vegetation whereas the $\delta^{13}C$ value is typical of a forest-savanna transition. This discrepancy could be the result of a recent forest recession (Schwartz et al., 1996). Unlike the $\delta^{13}C$ signal, the phytolith-based *D/P* and the pollen-based *AP/NAP* correspond well

with the present savanna-forest transition. A shorter MRT for phytoliths than for ^{13}C in the soil and a higher production of phytoliths by grasses than by trees (Piperno, 2006) may explain the shorter “memory effect” of phytoliths. On transect T2, the forest clump is well recorded by the $\delta^{13}\text{C}$ except for the border (100-120 m) where the value is closer to that of an open formation, whereas *AP/NAP* and *D/P* indices record the entire clump. Again, differences in the MRT may explain this discrepancy. The clump is the result of recent forest expansion, as evidenced by pioneer trees in the botanical surveys summarized in Fig.2 (tree densities), so the border is not recorded by $\delta^{13}\text{C}$, which needs longer than pollen and phytoliths to indicate the new vegetation environment.

Different time resolutions of the three bio-proxies may also explain why the $\delta^{13}\text{C}$ is not a significant contributor to the calibration equation: $\delta^{13}\text{C}$ represents vegetation dynamics averaged over a longer period than pollen and phytolith proxies, while LAI is an instantaneous measure.

Another source of discrepancies between LAI and the proxies is the different spatial scales of the records. First, LAI was measured continuously along transects and samples were collected within a distance of 10 m on either side. Second, trees and shrubs that were less than 2 m tall were not included in LAI measurements but contribute to phytolith, pollen, and C_3 organic matter production. Third, taphonomic processes may also play a role. The method used for LAI measurements is very sensitive to changes in tree cover over short distances (< 1 m).

The $\delta^{13}\text{C}$ in soil organic matter results from the decomposition of vegetation located directly above the soil but also from the decomposition of vegetation transported short distances by runoff, wind and bioturbation. *AP/NAP* and *D/P* indices depend on the transportation of bio-proxies. Transportation of phytoliths and pollen by wind may play an important role, especially after fires, which lead to increased erosion and transport. These processes are exacerbated in open vegetation where pollen and phytolith assemblages represent a larger spatial scale than LAI. Moreover, pollen and phytoliths of grasses are known to be mainly dispersed by wind, but this is less known for trees. Nevertheless, wind dispersed and large producer pollen taxa cause a bias in pollen assemblages since they are overrepresented relative to dominance in the vegetation. For example, in Amazonian savannas, Jones et al. (2011) showed that the *Moraceae/Urticaceae* taxon completely overwhelmed savanna taxa in pollen assemblages. Only a few grains of pollen of *Moraceae* were found in the pollen assemblages at the three sites where our model was calibrated and applied, and the *AP* contained mainly savanna taxa.

Despite these issues, the model performs well ($R^2 = 0.942$) and appears to enable reconstruction of savanna's woody cover from a combination of phytolith and pollen proxies.

2.5.2 Model applicability to palaeosequences

Our application of the model to two palaeosequences in West Africa, where pollen and phytoliths data are available, raises questions about the transferability of a model calibrated using present-day soil surface samples and applied to lake sediment samples, as the sites are spatially and temporally distant and have different source areas of pollens and phytoliths. Nevertheless, provided care is taken with interpretation, two reasons support the model's application across geographical and temporal scales. First, the method of modern analogs is widely used to reconstruct past vegetation: bio-proxy assemblages from lake sediments are compared to bio-proxy assemblages from modern soil samples. Thus, this method had already been applied in studies using pollen (Wright Jr, 1967; Vincens et al., 2007a) and phytoliths (Barboni et al., 1999). Second, despite their distance, pollen spectra at the three sites share many common pollen taxa. Moreover, we used proxies corresponding to broad categories that aggregate a range of pollen and phytolith source plants (arboreal and non-arboreal) that are assumed to be more stable than the production of one particular species (Barboni et al., 2007; Gillson and Duffin, 2007).

The second concern is differences in the taphonomic processes (production, transportation, deposition and potential degradation of the bio-proxies) between soil and lake sediments. In particular, part of the pollen and the phytoliths may originate from lake shorelines whose extent is likely to vary over time and thus may not reflect the real changes in vegetation structure that occurred on *terra firme*. Typical aquatic and swampy taxa were excluded from *AP*, *NAP*, *D* and *P* indices but uncertainties remain concerning the source of some taxa, especially Poaceae and some arboreal taxa. We chose not to carry out any further selection of arboreal pollens, for example by distinguishing savanna taxa from forest taxa, as this may lead to a loss of information about forest trees becoming established in the savanna. Thus, on our calibration transects, forest clumps were present in the savanna. Moreover, such selection is not possible for phytoliths. Taken together, these approximations certainly affect the slopes between LAI and the proxies $\ln\left(\frac{AP}{NAP} + 1\right)$ on $\ln\left(\frac{D}{P} + 1\right)$.

When applying the model to Lake Guiers and Lake Sinnda palaeosequences, we took these limitations into account. Thus, we assumed that the coefficients of the model had changed but

$\ln\left(\frac{AP}{NAP} + 1\right)$ on $\ln\left(\frac{D}{P} + 1\right)$ were still linearly related to LAI, as long as savanna was the major ecosystem surrounding the sites. This led to a quantification of the relative changes in the LAI of savannas surrounding the sites over time. Our reconstructions were in accordance with floristic dynamics and interpretations provided by the original studies. The precise quantification of absolute LAI evolution would require local calibration of the model on lake deposits.

2.6 Conclusion

We suggest that our model reconstructing LAI from D/P and AP/NAP can be used in various types of African savannas. Indeed, each of these proxies has already been used independently to estimate vegetation cover in different parts of Africa. The combination of two proxies (D/P and AP/NAP) improved accuracy of tree cover reconstruction and the time series of LAI obtained for both lakes are in agreement with pollen assemblages and interpretations in previous studies. The present study demonstrated the usefulness of our model in interpreting palaeosequences from lake cores. However, the sites where the model was calibrated and applied, and where samples were taken were different (soil and lake sediments, respectively) and taphonomic processes are known to differ. Few studies of the taphonomic processes of pollen and phytoliths are available and further research is needed. Research is already underway to identify the relationships between the deposition and the conservation of bio-proxies in lake sediments and the surrounding vegetation, and to estimate the impact of the shorelines on AP/NAP and D/P indices.

Acknowledgements

This study was financially supported by French Ministry of Foreign Affairs (CORUS 2 project SORCA) and by the French National Research Agency (ANR, 2008-29489-62704-33) through the ErA Net BiodivERsA CoForChange project. The Phd thesis of JA is co-supported by the French CNRS and CIRAD, and directed by CF and LB.

We warmly thank Arnaud Kpolita, Leticia Boyaka and Fred-Fresnel Ngapogara Dange for their contributions during the fieldwork, Laure Paradis for map design and Drs. Jack Putz and Michael Swaine for linguistic improvement on the manuscript. A special thanks to Olivier Blarquez.

2.7 Appendix S1: Confidence interval computation.

Let D be the number of D phytoliths in soil, P the number of P phytoliths in soil and $N = D + P$. As a matter of fact, $F_D = \frac{D}{N}$ follows a Binomial law $B(N; F_D)$ so as $F_P = \frac{P}{N}$, $B(N; F_P)$.

An estimation of F_D and F_P is done by counting soil samples. Let n_D be the counted number of D phytoliths, n_P be the counted number of P phytoliths and $n = n_D + n_P$.

$$f_D = \frac{n_D}{n}$$

$$f_P = \frac{n_P}{n}$$

Using the central limit theorem ($n > 30$), we can approach the binomial law of F_P with a normal law $N(F_D; F_D(1 - F_D))$.

So $\frac{f_P - F_P}{\sqrt{\frac{F_P(1 - F_P)}{n}}}$ follows a normal law $N(0; 1)$.

The $1 - \alpha$ confidence interval of this law is:

$$P \left[-z_{1-\alpha/2} < \frac{f_P - F_P}{\sqrt{\frac{F_P(1 - F_P)}{n}}} < z_{1-\alpha/2} \right] = 1 - \alpha$$

$$\text{So } -z_{1-\alpha/2} < \frac{f_P - F_P}{\sqrt{\frac{F_P(1 - F_P)}{n}}} < z_{1-\alpha/2}$$

$$f_P - z_{1-\alpha/2} \times \sqrt{\frac{F_P(1 - F_P)}{n}} < F_P < f_P + z_{1-\alpha/2} \times \sqrt{\frac{F_P(1 - F_P)}{n}}$$

$$f_P - z_{1-\alpha/2} \times \sqrt{\frac{F_P(1 - F_P)}{n}} < \frac{D}{D + P} < f_P + z_{1-\alpha/2} \times \sqrt{\frac{F_P(1 - F_P)}{n}}$$

$$\frac{1}{f_P + z_{1-\alpha/2} \times \sqrt{\frac{F_P(1 - F_P)}{n}}} - 1 < \frac{D}{P} < \frac{1}{f_P - z_{1-\alpha/2} \times \sqrt{\frac{F_P(1 - F_P)}{n}}} - 1$$

By approximating F_P by f_P we obtain:

$$\frac{1}{f_P + z_{1-\alpha/2} \times \sqrt{\frac{f_P(1 - f_P)}{n}}} - 1 < \frac{D}{P} < \frac{1}{f_P - z_{1-\alpha/2} \times \sqrt{\frac{f_P(1 - f_P)}{n}}} - 1$$

So, the confidence interval is

$$I_{\alpha\pm} = \frac{1}{f_P \pm z_{1-\alpha/2} \times \sqrt{\frac{f_P(1-f_P)}{n}}} - 1$$

We can simplify it:

$$I_{\alpha\pm} = \frac{1}{\frac{n_P}{n} \pm z_{1-\alpha/2} \times \sqrt{\frac{\frac{n_P}{n}(1-\frac{n_P}{n})}{n}}} - 1$$

$$I_{\alpha\pm} = \frac{1}{\frac{n_P}{n} \pm z_{1-\alpha/2} \times \frac{1}{n} \times \sqrt{n_P \times n_D}} - 1$$

$$I_{\alpha\pm} = \frac{\frac{n}{n_P}}{1 \pm z_{1-\alpha/2} \times \sqrt{\frac{n_D}{n_P}}} - 1$$

And finally,

$$I_{\alpha\pm} = \frac{1 + \frac{n_D}{n_P}}{1 \pm z_{1-\alpha/2} \times \sqrt{\frac{n_D}{n_P}}} - 1$$

2.8 Appendix S2: Derivation of LAI anomalies in palaeosequences.

We have shown that, the proxies $\ln(\frac{D}{P} + 1)$ and $\ln(\frac{AP}{NAP} + 1)$ are well connected to LAI:

$$\text{LAI} = \alpha \times \ln(\frac{D}{P} + 1) \quad (2)$$

$$\text{LAI} = \beta \times \ln(\frac{AP}{NAP} + 1), \quad (3)$$

what means there is a direct relationships between the two:

$$\ln(\frac{AP}{NAP} + 1) = \gamma \times \ln(\frac{D}{P} + 1) \quad (4)$$

With:

$$\gamma = \frac{\alpha}{\beta} \quad (5)$$

Moreover, a combination of the two proxies provides a better model for LAI:

$$LAI = a \ln\left(\frac{D}{P} + 1\right) + b \ln\left(\frac{AP}{NAP} + 1\right), \quad (6)$$

where a and b different from $\alpha/2$ and $\beta/2$. Lake cores only provide information regarding relationship between AP/NAP and D/P. Thus, to reconstruct past LAI we have to make the opposite reasoning as for calibration. Indeed, we have the γ coefficient between AP/NAP and D/P, but we don't know α and β . Eq (5) and (6) can nevertheless be rearranged as follows:

$$LAI = a \left[\ln\left(\frac{D}{P} + 1\right) + \frac{b}{a} \ln\left(\frac{AP}{NAP} + 1\right) \right], \quad (7)$$

and:

$$LAI = a \left[\ln\left(\frac{D}{P} + 1\right) + \gamma \ln\left(\frac{AP}{NAP} + 1\right) \right], \quad (7)$$

The parameter γ as the slope of the regression through zero of $\ln\left(\frac{D}{P} + 1\right)$, on $\ln\left(\frac{AP}{NAP} + 1\right)$.

3. Article 3 : les charbons sédimentaires tropicaux permettent de retracer l'utilisation des terres autour du lac.

Chaque année il y a plus de feux dans les tropiques que n'importe où sur Terre. Les feux constituent la perturbation naturelle la plus répandue, notamment en zone de forêt et de savane. La relation entre l'écosystème de savane et les feux est très particulière, ces derniers ayant un rôle central à la fois dans la création et dans le maintien des savanes tropicales. Cependant, les changements globaux en cours sont en train de modifier de façon importante les régimes de feux, d'une part du fait de la fragmentation accrue des forêts et de l'autre du fait d'une modification de l'utilisation des terres. Un moyen d'étudier le rôle fonctionnel des feux dans les écosystèmes de savane et de forêt est la reconstruction de l'histoire des feux sur le long-terme grâce à l'étude des charbons sédimentaires. Néanmoins, la relation entre charbons et structure de la végétation dans les écosystèmes tropicaux contenant des herbacées reste à déterminer. En effet, alors que le combustible principal des feux de forêts est la strate arborée formant ainsi des charbons de bois, en savane ce sont essentiellement les herbacées qui brûlent. Quelles informations contiennent les charbons tropicaux sédimentaires, et comment les mettre en évidence ? Afin d'investiguer cette question, nous avons comparé les enregistrements récents de charbons dans des sédiments lacustres provenant de trois types d'écosystèmes tropicaux (en forêt, en mosaïque de forêt et de savane, et en savane) avec le couvert terrestre provenant de l'analyse d'images satellites. Nous avons montré que le rapport largeur sur longueur (W/L pour width/length) des charbons était un bon indicateur d'un changement du type de combustible. En effet, l'un des lacs a subi une modification importante du rapport W/L qui est passé de valeurs supérieures à 0.5, correspondant à un type de combustible composé majoritairement d'arbres, à des valeurs inférieures à 0.5, soit un combustible majoritairement herbacé, simultanément à une déforestation importante du paysage autour du lac entre 1984 et 1994. Les résultats de notre étude indiquent également que la présence d'une ripisylve autour d'un lac constituerait un filtre physique aux dépôts des particules de charbon, et nous avons utilisé la taille moyenne des charbons comme indicateur pour évaluer ce processus. En effet, en présence d'une ripisylve, seuls les petits charbons peuvent être transportés au-dessus des arbres et déposés dans le lac. Au contraire, sans ripisylve, les charbons sont transportés jusqu'au lac par le vent ou directement par ruissellement, permettant aux charbons de plus grosses tailles de se déposer. Ainsi, la taille moyenne des charbons constituerait un indicateur de la présence d'une ripisylve autour du site

de dépôt. Enfin, nous avons combiné le taux d'accumulation de charbons (CHAR), qui représente un indicateur de la biomasse brûlée, au ratio W/L et à la taille moyenne des charbons afin de reconstituer l'histoire de l'utilisation des terres dans le paysage environnant nos sites d'études. Cette approche combinée nous a permis de faire la distinction entre des périodes dominées par la pratique du brûlis en forêt, et des périodes durant lesquelles ont prévalu les champs et les pâtures entretenus grâce à des feux fréquents.

Tracking land-cover changes with sedimentary charcoal in the Afrotropics

Julie C. Aleman^{1, 2, 3, 4*}, Olivier Blarquez⁵, Ilham Bentaleb⁴, Philippe Bonté⁶, Benoit Brossier¹, Christopher Carcaillet^{1, 2}, Valery Gond³, Sylvie Gourlet-Fleury³, Arnaud Kpolita⁶, Irène Lefèvre⁷, Richard Oslisly⁸, Mitchell J. Power⁹, Olga Yongo⁶, Laurent Bremond^{1, 2} & Charly Favier⁴.

1- Centre for Bio-Archaeology and Ecology (UMR5059 | CNRS, Université Montpellier 2, EPHE), Montpellier, France.

2- Paleoenvironments and Chronoecology (PALECO EPHE), École Pratique des Hautes Études, Montpellier, France.

3- CIRAD, UR BSEF, F-34098 Montpellier, France.

4- Institut des Sciences de l'Évolution (UMR5554 | CNRS, Université Montpellier 2, IRD), Montpellier, France.

5- Centre d'Étude de la Forêt, Université du Québec à Montréal (UQAM), Montréal, Canada.

6- Faculté des Sciences, Université de Bangui, Central African Republic

7- Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement (CNRS-CEA), Gif-sur-Yvette, France

8- Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR 208, PALOC, Libreville, Gabon.

9- Natural History Museum of Utah, Department of Geography, University of Utah, Salt Lake City, USA.

*Corresponding author: julie.aleman@univ-montp2.fr

Article publié dans *The Holocene*

Aleman, J. C., Blarquez, O., Bentaleb, I., Bonté, P., Brossier, B., Carcaillet, C., Gond, V., Gourlet-Fleury, S., Kpolita, A. and Lefèvre, I. 2013. Tracking land-cover changes with sedimentary charcoal in the Afrotropics. *The Holocene* 23, 1853-1862.

3.1 Abstract

Fires have played an important role in creating and maintaining savannas over the centuries and are also one of the main natural disturbances in forests. The functional role of fires in savannas and forests can be investigated through examining sedimentary charcoal in order to reconstruct long-term fire history. However, the relationship between charcoal and vegetation structure in tropical grassy ecosystems remains to be elucidated. Here, we compared recent charcoal records from lake sediments in three tropical ecosystems (forest, savanna, forest–savanna mosaic) with land-cover inferred from remote sensing images. Charcoal width/length ratio (W/L) is a good proxy for changes in fuel type. At one of the lakes, a significant W/L modification from values > 0.5 (mainly wood) to < 0.5 (~grass) was recorded simultaneously with changes in land-cover. Indeed, a significant deforestation was recorded around this lake in the remote sensing imagery between 1984 and 1994. The results also indicate that a riparian forest around a lake could act as a physical filter for charcoal accumulation; we used the mean charcoal size as a proxy to evaluate this process. Charcoal Accumulation Rates (CHAR), a burned biomass proxy, were combined with W/L ratio and the mean charcoal size to investigate the land-use history of the landscapes surrounding the study sites. This combined approach allowed us to distinguish between episodic slash-and-burn practices in the forest and managed fields or pastures burning frequently.

Key words: Sedimentary charcoal, savanna, forest, agriculture, lake, methodology, paleoecology, charcoal morphology, charcoal taphonomy, Central African Republic

3.2 Introduction

Every year, there are more fires in the tropics than anywhere else on Earth, which is an important source of global carbon and black carbon emissions (van der Werf et al., 2010). The flammability of tropical forests is low compared to adjacent open vegetation such as savannas or pasture (Hoffmann et al., 2012). Nevertheless, human land-use has increasingly changed the wildfire regimes, as a result of forest fragmentation caused by logging and agriculture (e.g. Laurance et al., 2001; Cochrane, 2003; Laporte et al., 2007), particularly by modifying the conductivity of forest edges with respect to fire spread (e.g. Cochrane et al., 1999; Bucini and Lambin, 2002). Likewise, savannas are increasingly subject to intense human pressure (Solbrig et al., 1996), and fires are mainly of anthropogenic origin related to hunting,

managing livestock pastures and controlling pests and other wildlife threats. Furthermore, burning of forest and savanna is frequently undertaken to create and extend new agricultural areas (Kotto-Same et al., 1997; Ickowitz, 2006). Given the modifications of human land-use on tropical landscapes (e.g. Cochrane, 2009), understanding and quantifying both recent and past fire activities are crucial to forecast and model changes in biomass burning emissions (van der Werf et al., 2013).

Charcoal records are used in long-term ecological studies as proxies for biomass burning (Carcaillet et al., 2002; Power et al., 2008) and for fire regime reconstruction (e.g. Clark, 1988; Whitlock and Larsen, 2001; Blarquez et al., 2013). Most methodological studies that examine the link between charcoal and fire were conducted in the temperate and boreal regions (e.g. Clark, 1988; Whitlock and Millspaugh, 1996; Clark et al., 1998; Blackford, 2000; Enache and Cumming, 2006; Tinner et al., 2006; Peters and Higuera, 2007); only a few studies are available covering tropical or sub-tropical regions, in either open or closed ecosystems (Duffin et al., 2008). In contrast to temperate, boreal or mountain ecosystems, fire-return intervals (FRI) in tropical savanna and in disturbed forests are generally short (between 1 and 10 years Archibald et al. (2010a)). Unfortunately, the sampling resolution of lake sediments is generally lower than the FRI, which hinders detection of individual fire events (Nelson et al., 2012). For these reasons, a calibration framework was established to enable fire area and intensity in South African savannas to be investigated from sedimentary charcoal records (Duffin et al., 2008). However, these calibrations might not be applicable to other tropical regions because of significant differences between fuel types due to variations in the biomass productivity and grasses composition (e.g. O'connor, 1994). The biomass type could be reconstructed through width-to-length ratio of charcoal (Umbanhowar and Mcgrath, 1998). Gillson and Ekblom (2009) and Ekblom and Gillson (2010b) separated elongated charcoal particles on pollen-slides to examine the change in fuel-type; however, the significance of this ratio with land-cover was not calibrated. In such a context, there is a need to understand better how sedimentary charcoal can be used in tropical ecosystems to reconstruct fire history, both in herb- and tree-dominated landscapes. Moreover, the role of fire in initiating and maintaining tropical savannas is still debated (e.g. Gillson, 2004a; Bond et al., 2005; Staver et al., 2011a) and there is a need for long-term tropical fire reconstructions that can be used to decipher fire–vegetation relationships.

Our study investigated the potential of several proxies based on sedimentary charcoal records for fire history reconstructions from three lakes in central Africa, located in forest, forest–savanna mosaics, and savanna. We analyzed Charcoal Accumulation Rates (CHAR)

expressed in terms of both number of particles and area, as commonly used in paleo-fire studies (Power et al., 2008; Mooney and Tinner, 2011). We also evaluated the potential of charcoal width/length ratios (W/L) and mean charcoal size as proxies for fire reconstruction. It is known that different charcoal morphology results from different source material (Enache and Cumming, 2006; Jensen et al., 2007). We hypothesize that the morphology of charcoal expressed as W/L would directly mirror the fuel type (Umbanhowar and Mcgrath, 1998). A decrease in the W/L ratios of charcoal fragments should indicate that grasses represent the main burned fuel type. We test the robustness of these proxies against the land-cover changes around each lake assessed using satellite images from 1974 to 2005.

3.3 *Materials and methods*

3.3.1 *Study sites*

Three lakes in the Central African Republic were selected, located in three different ecosystems, i.e. savanna, forest–savanna mosaic, and forest.

The savanna lake, Lake Gbali (4°49'07"N, 18°15'46"E; Fig. 1) is a 2-ha shallow lake with a gently sloping bottom (2 m depth on the sampling date). The surrounding woody savanna, within 1 km around the lake, is composed of a grass sward dominated by *Imperata cylindrica* (L.) Raeusch. associated with *Cenchrus polystachios* (L.) Morrone and *Hyparrhenia diplandra* (Hack.) Stapf. The woody cover contains typical fire-resistant trees, i.e. *Daniellia oliveri* (Rolfe) Hutch. and Dalz., *Terminalia schimieriana* Hochst., *Prosopis africana* (Guill. & Perr.) Taub., *Hymenocardia acida* Tul., *Piliostigma thonningii* (Schumach.) Milne-Redh., *Sarcocephalus latifolius* (Sm.) E.A. Bruce, *Annona senegalensis* Pers. and *Crossopteryx febrifuga* (Afzel. ex G.Don) Benth. There is a 200 m wide riparian forest that is mainly composed of *Hallea stipulosa* (DC.) Leroy and some *Raphia vinifera* P. Beauv.

The forest-savanna lake, Lake Doukoulou (4°15'10"N, 18°25'25"E; Fig. 1), is surrounded by a mosaic of densely wooded savanna (*I. cylindrica*, *Vetiveria zizanioides* L. Nash and *Pennisetum purpureum* Shumach. in the herb strata and, *P. thonningii*, *Erythrina sigmoidea* Hua, *Vitex doniana* Sweet., *Terminalia glaucescens* and very sparse *D. oliveri*, *Albizia zygia* (DC.) J.F.Macbr., in the woody strata) and very degraded forest (*Terminalia superba* Engl. & Diels, *Cola lateritia* K. Schum., *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb. with *Chromolaena odorata* (L.) R.M. King & H. Rob, which is an alien invasive. This is a 36-ha lake with a gently sloping bottom (depth 2.35 m) surrounded by an extensive zone dominated by Poaceae

with a gradation of *V. zizanioides*, *I. cylindrica* and *P. purpureum* from the edge of the lake towards the savanna.

Lake Nguengué (3°45'40"N, 18°07'19"E; Fig. 1) is located in a mature semi-evergreen forest (containing *Celtis tessmannii* Rendle, *Trilepisium madagascariense* DC., *Pentaclethra macrophylla* Benth., *Pouteria altissima* (A.Chev.) Baehni, *Triplochiton scleroxylon* K. Schum., *Macaranga barteri* Müll.Arg. and *Myrianthus arboreus* P. Beauv.), which is affected by human activity, as attested by the presence of ruderal trees (*Elaeis guineensis* Jacq., *P. angolensis*, *Musanga cecropioides* R.Br.). It is a 14-ha lake with a gently sloping bottom (2.30 m depth) within a wide riparian forest essentially composed of *Alstonia boonei* De Wild., with scattered *H. stipulosa* and *Raphia farinifera* (Gaertn.) Hyl..

The lakes Gbali and Doukoulou experience a tropical climate with annual precipitation of about 1500 mm, alternating between a 4-month dry season from November to February, followed by an 8-month long wet season (Bangui weather station, (Hijmans et al., 2009)). The Lake Nguengué is located in an area with a shorter dry season (December–February) and the climate is wetter with an average annual rainfall of 1738 mm (1982-2007 period, Boukoko Meteorological station, A. Ougou, pers. com.).

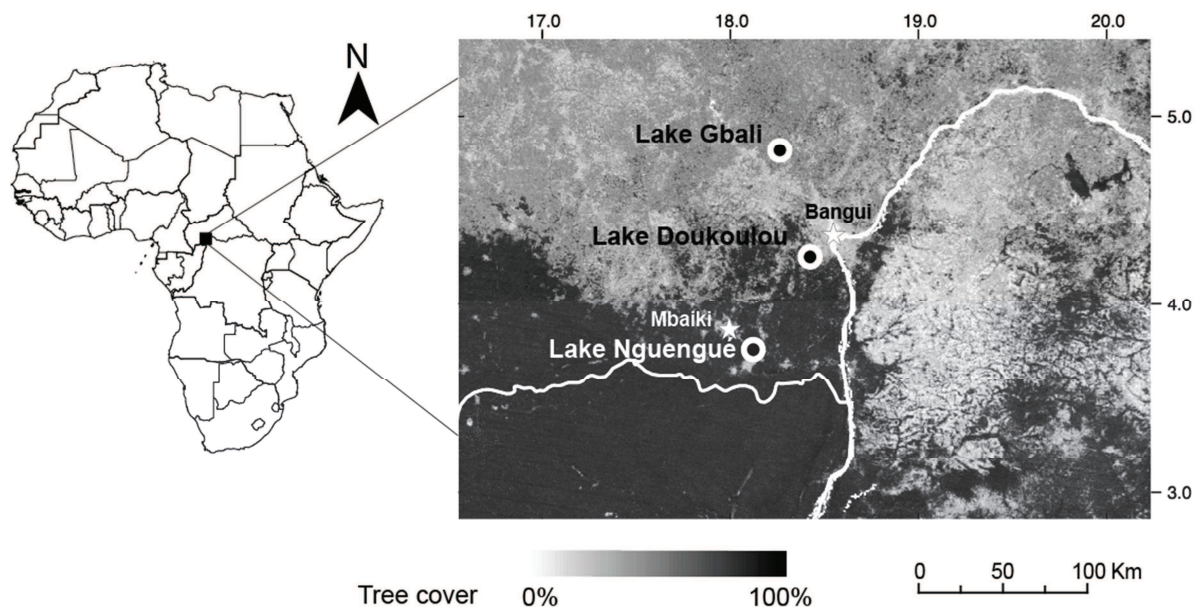


Fig. 1: Location of the three lakes in the Central African Republic on a map showing tree cover (extracted from the Vegetation Continuous Field product of MODIS V3, (Hansen et al., 2003)).

3.3.2 Sampling and sediment dating

In each lake, cores of the topmost water-saturated sediments were extracted in December 2010 using a Kajak-Brinkhurst sampler. Lake Gbali, Lake Doukoulou and Lake Nguengué cores depths were of 42, 15 and 33 cm respectively, and were sliced into contiguous layers, each 1 cm thick. Dating of the sediment was based on radioactive cosmogenic tracer analysis, ^7Be (half-life = 53.22 days) and ^{210}Pb (half-life = 22.3 years) (Appleby and Oldfieldz, 1992), which are preferentially and strongly attached to fine particles (Grousset et al., 1999; Gallon et al., 2006). Both are gamma emitters and can be detected in small amounts of sediment (about 100 g), without any previous chemical treatment. Sediment content analysis of each radioactive element was carried out using gamma spectrometry (e.g. San Miguel et al., 2005; Le Cloarec et al., 2011). For the top four 1-cm sections, we established an age-depth model using the decomposition of ^7Be (eqn. 1) and for the remainder of each core we used ^{210}Pb decomposition (eqn. 2) based on a constant initial concentration (CIC) model (Appleby and Oldfieldz, 1992). This model assumes that the supply of ^{210}Pb to the sediment is proportional to the sedimentation rate and, thus, will change in response to changes in sediment flux. Application of the CIC model was considered justified on the basis of the smooth exponential decline of $^{210}\text{Pb}_{\text{unsp}}$ concentrations when plotted against accumulated dry mass (O'Reilly et al., 2011). The age T_m of the sediment layer is given by equation (1) for the top 4 cm and by equation (2) for the rest of the core:

$$T_m = T_0 - \frac{1}{\lambda_1} \times \ln\left(\frac{{}^7\text{Be}^0}{{}^7\text{Be}^m}\right) \quad (\text{eqn. 1})$$

$$T_m = T_0 - \frac{1}{\lambda_2} \times \ln\left(\frac{{}^{210}\text{Pb}_{\text{unsp}}^0}{{}^{210}\text{Pb}_{\text{unsp}}^m}\right) \quad (\text{eqn. 2})$$

where T_0 is the age of the first stratigraphic level, λ_1 is the decay constant for ^7Be ($\lambda_1 = 4.754 \text{ yr}^{-1}$), ${}^7\text{Be}^0$ is the value of ^7Be in the first stratigraphic level, ${}^7\text{Be}^m$ is the value of ^7Be in layer m , λ_2 is the decay constant for ^{210}Pb ($\lambda_2 = 3.12 \times 10^{-2} \text{ yr}^{-1}$), ${}^{210}\text{Pb}^0$ is the unsupported ^{210}Pb value for the first layer and ${}^{210}\text{Pb}^m$ is the value for the layer m .

3.3.3 Charcoal analysis

Cores were sampled contiguously in 1 cm layers for the charcoal analyses. The entire 1 cm core slice ($\sim 44 \text{ cm}^3$) was analyzed when the sediment was too water saturated: 0-11 cm depth for Lake Doukoulou, 0-14 cm depth for L. Gbali and 0-15 cm depth for L. Nguengué. Only 1 cm^3 was analyzed when the sediment was sufficiently solid. The samples were soaked in a

5% KOH solution to deflocculate particles and bleached in a 10% solution of NaOCl and passed through a 160- μm mesh to collect macroscopic charcoals (Carcaillet et al., 2001). Due to the high content of organic matter, meshes containing the charcoal particles were soaked for 24 hours in a 33% solution of hydrogen peroxide (H_2O_2). Charcoal particles were analyzed under a stereomicroscope coupled to a digital camera and image-analysis software to calculate the area, the length and the width of each particle. For each sample, we estimated (i) charcoal influx values (CHAR) using the ^{210}Pb age–depth models, both in terms of number (CHAR_n in $\text{particles}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$) and surface area (CHAR_a in $\text{mm}^2\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$); (ii) sample average charcoal area (mm^2); and (iii) sample average width-to-length ratio of charcoal particles (W/L, no-units).

We assumed that grasses would produce elongated particles and their associated W/L would be < 0.5 , whereas woody material would produce squarer charcoal particles and the W/L would be > 0.5 (Umbanhowar and Mcgrath, 1998). Although Umbanhowar and Mcgrath (1998) used a length-to-width ratio (L/W) that could produce values approaching infinity when W is close to 0, we found it more convenient to use the inverse ratio, for which the value is $0 < \text{W/L} \leq 1$ (1 = square particle).

3.3.4 Remote sensing data analysis

We used Landsat Multispectral Scanner (MSS, 68 m \times 83 m pixel resolution) and Thematic Mapper (TM, 30-m pixel resolution) images collected in January 1974, December 1984, December 1994, January 1995 and February 1999, and SPOT 5 images (2.5-m pixel resolution) from December 2005. We identified two vegetation classes, the first corresponding to closed vegetation, *i.e.* forest, the second to open landscape: savanna, fields and pastures have similar spectral signatures. Likewise, it was not possible to distinguish reliably between savanna types based on their different tree covers (Favier et al., 2012). These two vegetation classes are expected to support contrasting fuel types: savanna, fields and pastures are chiefly characterized by grass fuels, whereas woody fuels dominate in forests. The two classes were delimited using supervised classification (minimum distance algorithm) in ENVI 4.3 using ten areas of homogeneous land cover for the training data. We visualized images in “natural colors” using a composite image from Landsat bands 5-4-3 (see detailed methodology in Appendix 1). To evaluate the changes in land cover, and then in potential fuel type, for each image and around each lake, we computed the percentages of forested pixels at different distances from the lake centre (1 to 10 km). Indeed, charcoal particles $>160 \mu\text{m}$ best

reflects fire at a scale < 1 km in forested environment (e.g. Clark et al., 1998; Lynch et al., 2004) and probably < 10 km in open one (Duffin et al., 2008).

3.3.5 *Statistical analysis*

Confidence interval values for each proxy were computed by bootstrap resampling the mean 10 000 times. We used an ANOVA to assess the significance of the difference in CHAR_n and CHAR_a between the periods highlighted within each lake. Between lakes, differences in mean charcoal particle size were assessed using a Kruskal-Wallis test. W/L ratio frequencies were presented using normalized histograms for each sample. The normalization involved transforming data using minimax transformation. All analyses were done under Matlab R2012a, codes and data are available on request to the corresponding author.

3.4 *Results*

3.4.1 *Age~depth models*

For Lake Gbali, the dates derived from ²¹⁰Pb are well defined according to the restricted confidence intervals, CI (Fig. 2a); the modeled ages cover the period 1916–2010 AD for the depth 0 to 40 cm. In Lake Doukoulou, for the depth 0 to 20 cm, the modeled ages (Fig. 2b) cover the period AD 1900–2010. Finally, in Lake Nguengué, the deepest sediments (22–33 cm depth) exhibited an inversion of dates that is associated with very large CI, making the age~depth model inaccurate for depths greater than 22 cm (Fig. 2c). In this lake, the charcoal analyses were not undertaken for samples predating 1900 AD, and the age range of this lake is 1900 – 2010 AD. For the three lakes, the charcoal analyses and the resulting fire reconstructions covered most of the 20th century until 2010 AD, the last year before the sampling.

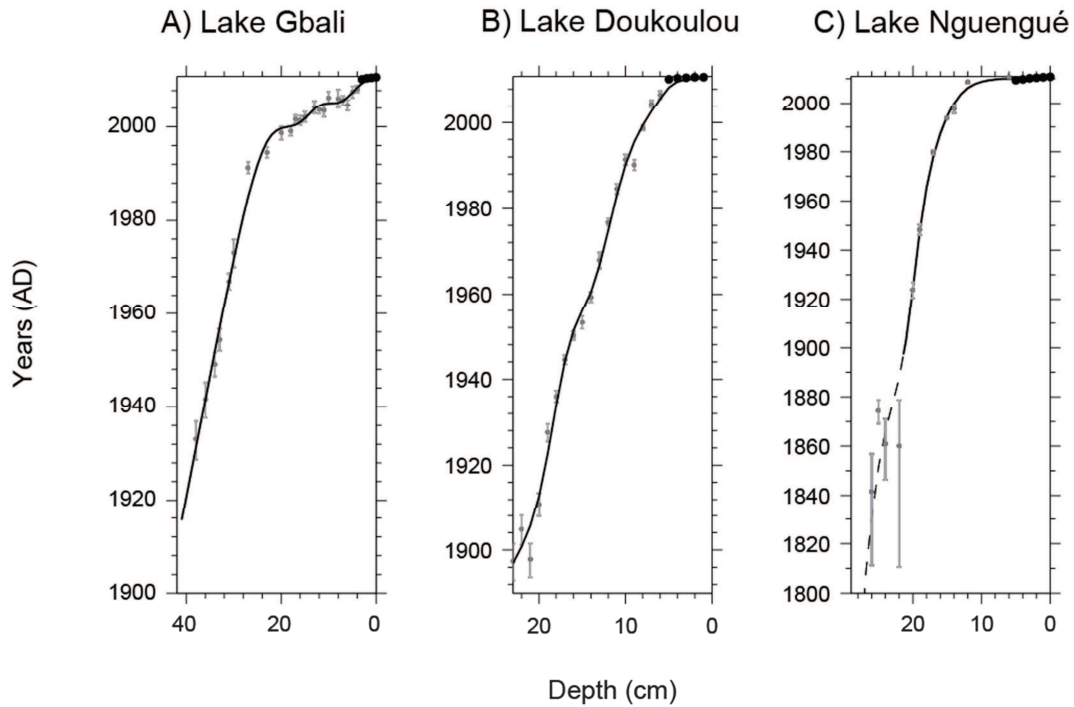


Fig. 2: Computed age~depth model (CIC) represented by solid lines for the three lakes. The dates are inferred from measured ^{210}Pb (grey points and error-bars) and ^7Be (black points and error-bars smaller than the dots).

3.4.2 CHAR

Within each lake, CHAR_a and CHAR_n displayed parallel trends (Fig. 3a, b and c). For Lake Gbali (Fig. 3a), CHAR_n ranged between 1.34 and 182.90 [min, max] $\text{particles.cm}^{-2}.\text{yr}^{-1}$ and CHAR_a between 0.04 and $7.67 \text{ mm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{yr}^{-1}$. There were three different temporal phases associated with the CHAR values (Table 1): from ~1910 to ~1960 AD, CHAR values were stable, from 1970 to 2000 AD there was a general increase, and after 2000 AD a clear decrease. For L. Doukoulou (Fig. 3b), CHAR_n and CHAR_a values were in the ranges 0.87–33.47 $\text{particles.cm}^{-2}.\text{yr}^{-1}$ and 0.06–4.14 $\text{mm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{yr}^{-1}$, respectively. There was no significant change in CHAR along the sequence (Table 1). For L. Nguengué (Fig. 3c), CHAR_n and CHAR_a values were associated with four temporal phases. Between ~1900 and ~1950 AD, CHAR values were very low: CHAR_n was on average ~0.11 $\text{particles.cm}^{-2}.\text{yr}^{-1}$ and CHAR_a was ~0.01 $\text{mm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{yr}^{-1}$ (Table 1). The first increase in CHAR values was recorded between ~1960 and 1990 AD, then a plateau occurred between ~1990 AD and the beginning of the 2000s, and a second increase was recorded after this. The values of CHAR during this last increase reached values similar to those of L. Doukoulou and the recent part of the L. Gbali

sequence (on average 13.41 [8.15, 21.31] (95% CI) particles.cm⁻².yr⁻¹ and 0.79 [0.47, 1.31] mm².cm⁻².yr⁻¹, Table 1).

Table 1: Summary of CHAR_n and CHAR_a for the three lakes. mCHAR_n is the mean CHAR number along the whole sedimentary sequence, 95 CI CHAR_n is the bootstrapped 95% confidence interval of CHAR_n, mCHAR_a is the mean CHAR area along the whole sedimentary sequence, and 95 CI CHAR_a the bootstrapped 95% confidence interval of CHAR_a. Significant differences based on ANOVA ($p < 0.05$) are indicated by lower case letters (a ≠ b ≠ c).

Lake name		mCHAR _n (particles.c m ⁻² .yr ⁻¹)	95 CI CHAR _n	mCHAR _a (mm ² .cm ⁻² .yr ⁻¹)	95 CI CHAR _a
Gbali	~1910 – 1960	25.54 a	[18.39 40.54]	1.39 a	[0.92 2.68]
	~1970 – 2000	55.17 b	[86.69 39.07]	2.89 b	[2.13 4.06]
	~2002 – 2010	21.00 a,c	[7.09 64.11]	0.84 a,c	[0.31 2.64]
Doukoulou	~1950 – 1983	9.84 a	[4.17 21.28]	0.73 a	[0.37 1.56]
	~1990 – 2010	10.44 a	[5.21 17.99]	1.21 a	[0.61 2.13]
Nguengué	~1900 – 1950	0.11 a	[0.08 0.19]	0.01 a	[0.005 0.03]
	~1960 – 1990	0.89 b	[0.45 1.29]	0.05 b	[0.02 0.07]
	~1995 – 2010	13.41 c	[8.15 21.31]	0.79 c	[0.47 1.31]

3.4.3 *Mean charcoal fragment size*

In Lake Gbali, the average size of charcoal fragments for the whole sequence was 0.0494 [0.0475, 0.0517] mm² (Table 2). The deviation around this average was low until 1990, after which the variability in charcoal size increased (Fig. 3d). For L. Doukoulou, the average size of the charcoal fragments was 0.1174 [0.1127, 0.1242] mm² (Fig. 3e). From ~1940 to ~1970 AD the fragments were smaller but a trend of increasing mean charcoal size was observed. Finally, in L. Nguengué, the average charcoal size was 0.0565 [0.0530, 0.0611] mm² (Table

2). Lake Doukoulou charcoal fragments were larger than the fragments recorded in the other two lakes (Kruskall-Wallis test, Table 2).

Table 2: Comparison of mean charcoal particle size for the three lakes. The mean charcoal size represents the averaged charcoal areas for the whole sedimentary sequence. The 95% confidence intervals were computed using 10 000 bootstrapped estimates of the mean. Significant differences based on the Kruskal-Wallis test are indicated by lower case letters (a \neq b \neq c).

Lake name	Mean charcoal size (mm ²)	95% confidence interval
Gbali	0.0494 a	[0.0475 0.0517]
Doukoulou	0.1174 b	[0.1127 0.1242]
Nguengué	0.0565 c	[0.0530 0.0611]

3.4.4 W/L ratio

In Lake Gbali W/L values were consistently lower than 0.5 (Fig. 3g). In L. Doukoulou there was an abrupt change in W/L ratio between ~1983 and ~1990 AD. Before ~1983 AD, the W/L was around 0.7, values dropped to around 0.4 after ~1990 AD (Fig. 3h). In L. Nguengué, the W/L ratio was highly variable before ~1960 AD with no significant changes detected since there were insufficient charcoal particles per sample for robust statistical analysis. After 1960 the ratio stabilized around values lower than 0.5 (Fig. 3i).

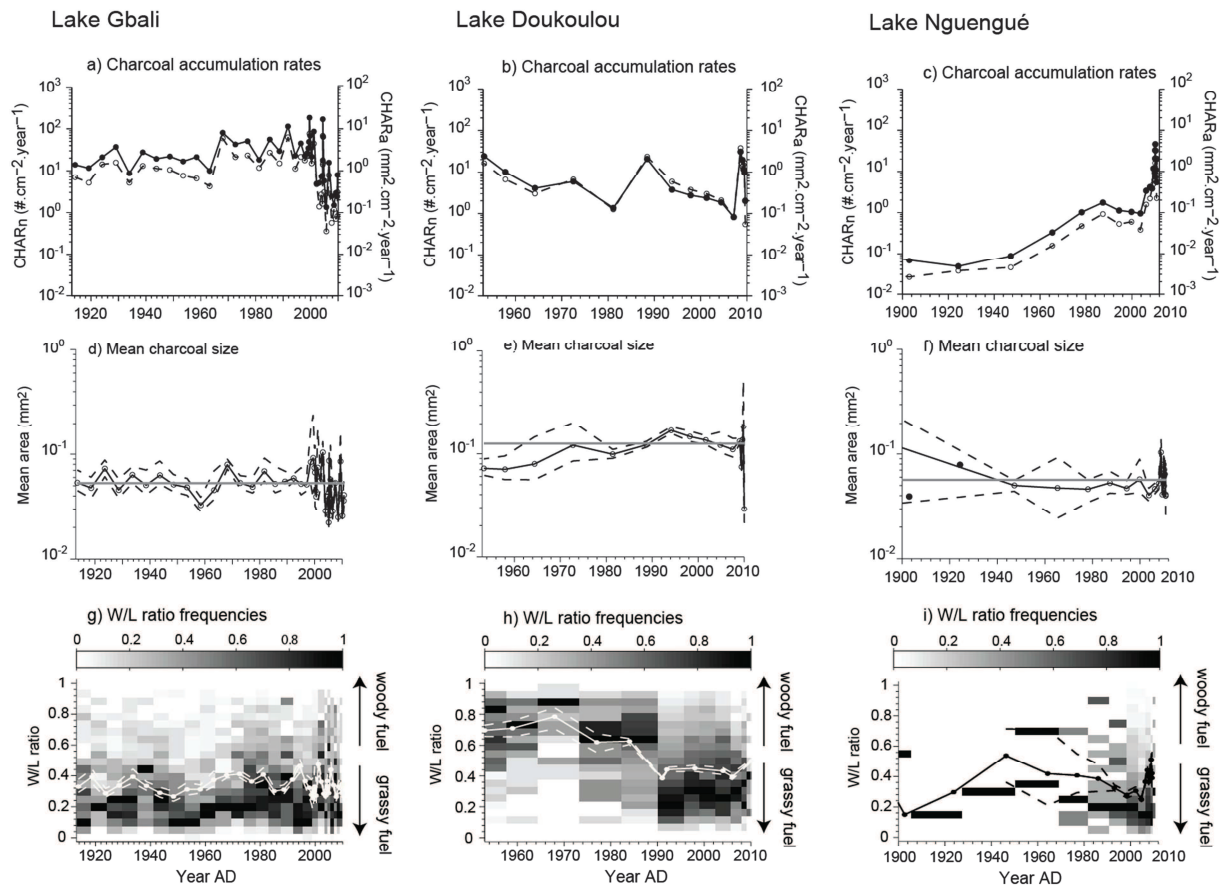


Fig. 3: Charcoal accumulation rates with respect to number and area ($CHAR_n$, solid lines, and $CHAR_a$, dotted lines) for Lake Gbali (a), Lake Doukoulou (b) and Lake Nguengué (c) represented using a logarithmic scale. Mean charcoal particle size computed by averaging the charcoal area per sample (mean $CHAR_a$, open points and black solid line), 90% bootstrapped CI (dotted lines) and mean $CHAR_a$ for the whole sequence (grey line) for the three lakes (d, e and f). For Lake Nguengué the solid points represent samples with only one charcoal particle (f). W/L ratio frequencies normalized to the most frequent value (values from 0 to 1 represented in shades of grey), the average W/L (white line for Gbali and Doukoulou, black line for Nguengué) and 90% bootstrapped CI (dotted white lines for Gbali and Doukoulou, dotted black lines for Nguengué) for each sample for the three lakes (g, h and i).

3.4.5 Land-cover transformation

Around Lake Gbali, the landscape has remained covered by a wooded savanna with forest galleries since the 1970s (Fig. 4b,c,d): in the image analysis, the percentages of forest pixels within 5 km of the centre of the lake were lower than 30% (Fig. 4a). Any change in savanna tree cover aside, the landscape around L. Gbali has, therefore, not changed significantly since

at least 1974 AD. Within a radius of 1 km from the lake centre, the highest numbers of forest pixels were found, indicating the presence of dense riparian forest. Beyond the 1-km radius, we found no significant difference in the amount of forest between the other distances tested (2 to 10 km from the centre of the lake, Fig. 4a).

Lake Doukoulou's surroundings changed abruptly from a forest to a more open landscape between 1984 and 1994 AD (Fig. 4f,g,h). In 1974 and 1984 AD the numbers of forest pixels were similar for all the distances examined (Fig. 4e), whereas in 1999 AD, there was a clear difference between what was recorded within the first three kilometres (ca 40% forest pixels) and ten kilometres from the centre of the lake (ca 68%).

Around L. Nguengué, the dense forest landscape experienced an expansion of open patches between 1974 and 1994 AD, shown by the gradual decrease in forest pixel percentages within 5 km of the lake centre (95% to 78%; Fig. 4i). These patches of open vegetation were clearly distinguishable in 5-4-3 Landsat image composites. They correspond to fields and pastures (Fig. 4j,k,l).

3.4.6 W/L ratio versus land-cover

The land-cover type (forest *versus* non-forest) around the three lakes was compared with W/L patterns representing fuel type. Around L. Gbali, during the past three decades, the landscape has consistently comprised woody savanna vegetation with grasses as the main fuel type, and, accordingly, the W/L was stable and < 0.5 (Fig. 4a).

The area around L. Doukoulou experienced a land-cover transformation that was initiated between 1984 and 1994 AD and continues today. Deforestation occurred mainly from the northeast (Fig. 4f,g). Over the whole of the area investigated, the percentage of forest pixels in the Landsat images dropped from 90 to 65% between 1984 and 1994 AD (Fig. 4e). However, within a radius of 5 km from the lake centre, the forest area dropped from 65 to 45% between 1994 and 1999 AD. Between these dates, the percentage of forest pixels dropped, but the actual number differed according to the distance from the centre of the lake. The W/L ratio was coherent with land-cover changes assessed from remote sensing images, with a ratio > 0.5 up to ~1983 AD and then a decrease (Fig. 4e).

At L. Nguengué between ~1970 and 2010 AD, the W/L ratio was < 0.5 (Fig. 4i), which is coherent with remote sensing images indicating a stable forest matrix with open vegetation patches (Fig. 4j-l).

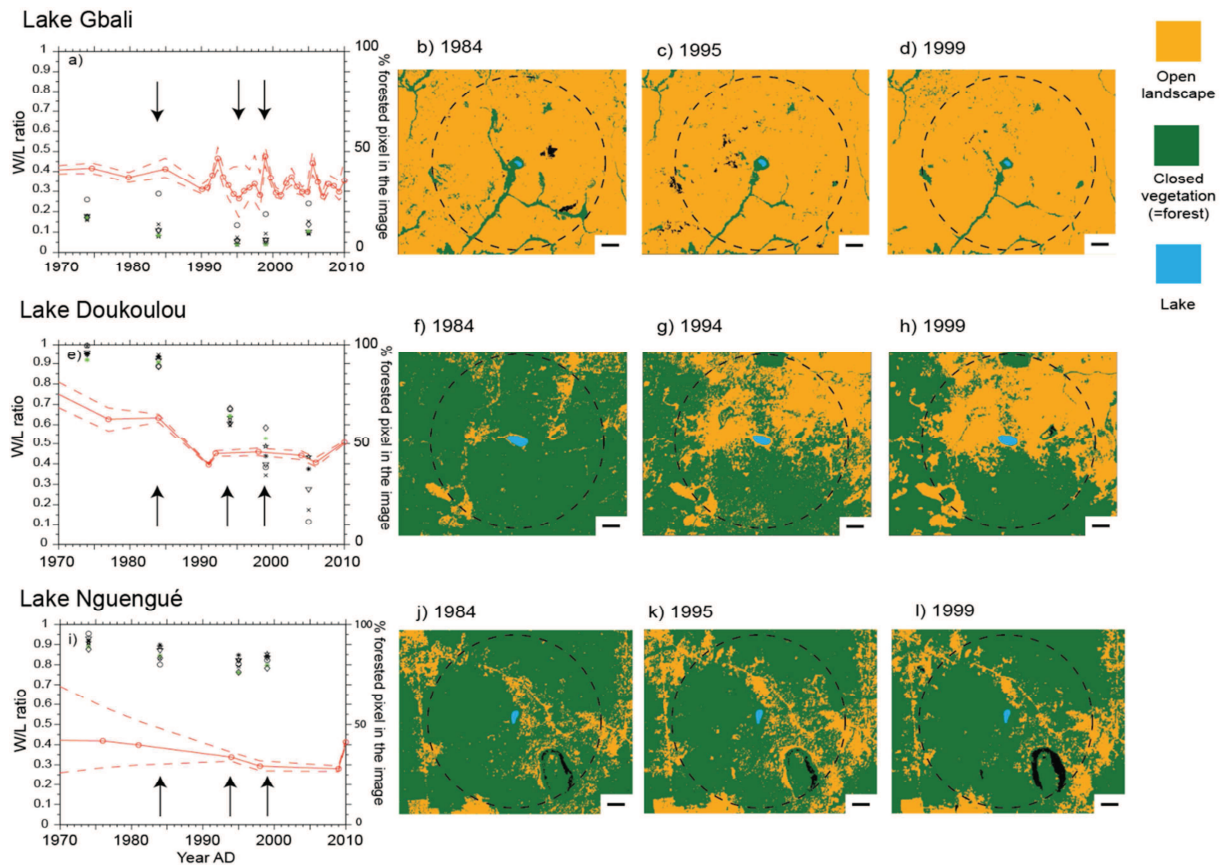


Fig. 4: Comparison of the W/L ratio (red line: mean, dotted lines: 95% CI) and the percentages of forested pixels from the land cover analysis for the three lakes (a, e and i). Various distances from the lake centre were analyzed: \circ 1km, \times 2km, ∇ 3km, $*$ 4km, \star 5km, \ast 7km and \diamond 10km. There is no data from 2005 for the Lake Nguengué area because of the presence of clouds in the Landsat image. Maps of land cover classification for the three lakes are shown for 1984 (b, f and j), 1994 for Lake Doukoulou (g) or 1995 for Lakes Gbali and Nguengué (c and k) and 1999 (d, h and l). The arrows in panels a) e) and i) correspond to these three images. The black lines on the maps correspond to 1km, and the lake is represented in blue at the centre of each map, the circles of dotted lines have a 5 km radius from the centre of the lake.

3.5 Discussion

We aimed to investigate the potential of CHAR number and area, W/L ratio and mean charcoal fragment size to reconstruct long-term fire history by comparing the modern charcoal records of three lakes situated in three different vegetation zones with their surrounding vegetation during the last three decades based on remote sensing. We showed that changes in the charcoal records matched the transformation in land-cover. The following

paragraphs discuss the respective relevance of the charcoal parameters we used to assess the transformation of land-cover.

3.5.1 *Sedimentary charcoal and land-cover change*

In Lake Gbali surrounded by a woody savanna since the 1970s, the W/L values for the whole sequence were less than 0.5, which corresponds to grass as the main fuel type (Umbanhowar and Mcgrath, 1998). The values of CHAR_n were higher than those from other sedimentary records of savanna ecosystems (Duffin, 2008; Nelson et al., 2012), probably because around Lake Gbali the grass cover is more productive in term of biomass and would produce more charcoal particles (see next discussion section). But these differences could also result from taphonomic processes that control the flux of particles from the catchment area of the lake basin. The increase in CHAR numbers and areas from the 1960s onwards can be explained by the settlement of a farmers' community between the late 1950s and the late 1970s (Benoit-Janin, 1957; Boulvert, 1983) that probably resulted in the establishment and expansion of agricultural fields, as attested by the visual comparison of the aerial photographs from 1952 and 1960. Since the late 1990s, CHAR_n and CHAR_a (Fig. 3a) have decreased and their values are lower than during the rest of the sequence, although there is no obvious change in land-cover (Fig. 4a-d). However, the 30 m-resolution of the land-cover analysis is too low to detect small-scale changes in savanna tree density. A visual comparison of higher resolution images, i.e. mid-1960s aerial photographs (declassified satellite images from Earth Explorer) and recent Google Earth images, indicates an increase in tree cover, probably due to less frequent fires, which could explain the recent decrease in CHAR values (Archibald et al., 2009). This tree cover increase and the potential reduction in burned areas or fire occurrences can be explained by the recent abandonment of villages around L. Gbali; this is due to political instability and road deterioration since few years.

At Lake Doukoulou, the timing of the deforestation coincides with the increasing demand for domestic wood from the city of Bangui during the late 1980s (Boulvert, 1990). Moreover, before 1990 AD the W/L ratio indicates that wood was the main fuel for vegetation fires, which may reflect slash-and-burn activities (Bruzon, 1994; Cochrane, 2009). These land-use changes corresponded to the charcoal peak dated ~1990 AD and associated with low W/L ratios (Fig. 3b), indicating deforestation and burning of grass biomass. Nevertheless, the CHAR values were comparable before and after deforestation and, there was no correlation

between the distance from the lake centre and changes in charcoal, since the absolute location of fires could not be determined.

The W/L data from Lake Nguengué were difficult to assess from 1900 to 1950 AD because of the very low charcoal abundance. After 1950 AD, W/L reached a value lower than 0.5 and the confidence interval also decreased. These low W/L ratios were associated with increasing CHAR corresponding to an increase in grass burning. The first part of the CHAR increase coincides with the beginning of logging followed by the establishment of rubber and coffee plantations in the area from the late 1940s onwards; these activities were associated with an increase in human population density. Forest disturbance increased recently with the intensification of logging in the 1990s (Laporte et al., 2007) and the development of the town of Bobengua Bouchia. Increasing connectivity of fields and pastures (Fig. 4j-l), probably maintained by setting fires (Bruzon, 1994; Laris, 2002), was associated with increased population density and increasing demands for resources. This increase in land-use is obvious in the high-resolution images from 2006 and 2011 available through Google Earth software and reflects the same changes documented in the Lake Nguengué charcoal record and the recent increase in CHAR values (Fig. 3c).

3.5.2 *Interpreting charcoal records*

CHAR

Changes in CHAR values in the sediments correlate with observed changes in burned biomass. Indeed, in Lake Nguengué there is an obvious increase in CHAR values since ~1940 AD, with CHAR in the same range as those of lakes Doukoulou and Gbali for the period 2002–2010 AD (Table 1). Thus, CHAR recorded in a lake situated in a forest matrix containing fields and pastures is similar to CHAR in a savanna matrix. In this context, CHAR represents a proxy of the burned biomass and, indirectly, of agriculture.

We also observed that the CHAR number for Lake Gbali was higher than from other sedimentary records from savanna ecosystems, whatever the period analyzed. For example, Nelson et al (2012) found CHAR_n values less than $5.0 \text{ particles.cm}^{-2}.\text{yr}^{-1}$ on average for the whole sequence, covering the last 25,000 years in Lake Challa (east Africa), whereas CHAR_n values for the lakes Gbali and Doukoulou were, on average, 25.9 and 7.4 $\text{particles.cm}^{-2}.\text{yr}^{-1}$, respectively (calculated for charcoal particles with length $> 255 \mu\text{m}$, diagonal length of a $180\text{-}\mu\text{m}$ mesh to be comparable to the Nelson et al (2012) study). Lake Challa is situated in a semi-arid environment with annual rainfall below $\sim 800 \text{ mm}$, whereas lakes Gbali and

Doukoulou are situated in an area receiving about 1500 mm.yr⁻¹. The main difference could be due to lower biomass productivity related to annual rainfall (Ohiagu and Wood, 1979; O'connor, 1994; Clark et al., 2001), but also to other mechanisms that limit biomass productivity (soil), charcoal productivity (e.g. fire frequency from two fires per year to one fire per 10 years) or charcoal taphonomy (patterns in the catchment area). For their study, CHAR_a data are not available, but their values are expected to be lower than for lakes Gbali and Doukoulou due to the correlation between CHAR_n and CHAR_a (Tinner and Hu (2003) and Carcaillet (2007) if fragmentation processes are limited (Leys et al., 2013); and for our three lakes the R² between CHAR_n and CHAR_a was > 0.85, data not shown). CHAR_a values from Mt Muhavura crater lake and Mt Gahinga crater swamp peaked at respectively 0.8 and 0.2 mm².cm⁻².yr⁻¹. These maximum values are likewise generally inferior to those observed in Lake Gbali except during the 2000s (McGlynn et al., 2013).

In our study area, high rainfall would support a higher tall-grass biomass and a higher fire frequency (once or twice a year). Consequently, the vegetation must be characterized when fire is reconstructed based on CHAR_n (and CHAR_a) in order to determine whether the charcoal flux is related to the biomass grass type, e.g. using phytolith assemblages to distinguish tall-grass from short-grass savannas (Bremond et al., 2008a). However, grazing also constitutes a mechanism that reduces grass biomass by promoting small lawn-grass species (Archibald et al., 2005) and, consequently, creates a fuel deficit (Van Langevelde et al., 2003).

Mean size of charcoal fragments:

We found that the mean size of charcoal fragments deposited in Lake Doukoulou was twice that in lakes Gbali and Nguengué. The main difference between the vegetation around the three lakes in their watersheds is the presence of a large riparian forest around Gbali and Nguengué, whereas Doukoulou is surrounded by a large marsh mainly composed of Poaceae. The riparian forest would represent a physical filter for wind transport of charcoal. It has been shown that convection during fire causes turbulence that suspends particles in the combustion zone and that thermal buoyancy provides the energy needed to loft particles above the canopy (Clark, 1988; Peters and Higuera, 2007). In that case, only small sized charcoal particles would be transported above the riparian forest and deposited in the lake. In contrast, when the riparian forest is absent, large charcoal particles can be deposited by wind (Whitlock and Larsen, 2001) or directly by runoff (Carcaillet et al., 2007). A further argument for this explanation is the change over time of the mean charcoal particle sizes at Doukoulou. Before

1978 AD, the mean size was less than 0.1 mm^2 , which would indicate the occurrence of a physical filter. Indeed, before the 1980s the lake was situated in a forest and the trees around the lake would have acted as a filter for charcoal input into the lake, even if the grassy area right on the edge of the lake was already well established.

Thus, the routine investigation of mean size of charcoal particles in tropical sediments can be relevant for paleofire reconstruction, highlighting the contraction or expansion of riparian forest round a sediment coring site and also the importance of physical (and thus taphonomic) filters.

W/L ratio

The W/L ratio constitutes a powerful tool for paleofire analyses since it allows the fuel type to be distinguished (Umbanhowar and Mcgrath, 1998). It has previously been shown that charcoal morphology could constitute an interesting technique to identify fuel type and yield important insights into fire reconstructions from temperate and boreal ecosystems (Enache and Cumming, 2006; Jensen et al., 2007), and the present study establishes it for tropical ones. Furthermore W/L ratio represents a strong complement to CHAR analysis since both permit inferences about the land-use in the area around the lake. Indeed, high CHAR values combined with a $W/L < 0.5$ in a forest area would indicate that fire fuel included both grasses and wood. In long-term sedimentary sequences, CHAR values combined with W/L ratios could provide clues to understanding structural changes in savanna ecosystems or forest disturbance regimes, whether or not they were associated with land-use changes.

3.6 Conclusion

By comparing land-cover with sedimentary charcoal records, we showed that it is possible to reconstruct biomass burning history in tropical biomes using charcoal records by combining CHAR and W/L ratio values. Indeed, burned grass vegetation produces a signal that can be interpreted on the basis of charcoal morphology (W/L ratio), reflecting the main fuel type, whether grass or wood. Furthermore, the pattern of CHAR number and area reveals changes in biomass burned or fire occurrences: CHAR values increased with the establishment of fields and pastures, demonstrating that biomass burning and landscape arrangement more favorable for ignition and fire spread are associated with positive feedbacks.

Studying both vegetation cover through remote sensing and charcoal particle accumulation in accurately dated lake sediments allowed us to make a comparison between charcoal patterns

and the history of the areas around the lakes, thus allowing robust interpretation of the data. We inferred a fire history from the charcoal records expressed in terms of burned biomass that is related to the fire extent but also to the distance from the lake. We stress the need for accurate measurements of charcoal features, i.e. mean charcoal size and W/L ratio, for future paleofire reconstruction in tropical sedimentary records.

Acknowledgments

This study was financially supported by the French National Research Agency (ANR, 2008-29489-62704-33) through the ErA Net BiodivERsA CoForChange project to SGF and the CNRS-PICS Inter-Tropical Fires project to CC. We acquired SPOT images through the ISIS program. The PhD thesis of JCA is co-supported by the French CNRS, CIRAD and EPHE, supervised by CC and SGF and guided by CF and LB. We warmly thank Laurent Dezileau (Geosciences Montpellier) for his comments on the age~depth models and two anonymous reviewers for constructive comments.

3.7 Appendix 1: Supervised classification of remote sensing images

We used five satellite images from 1974 to 2005, to study the land cover type (Table A1). We decided to make two classes: an open landscape class (savanna, fields, and pastures) as they have similar spectral signature and totally closed vegetation class i.e. forest. These two types of land cover are expected to support different fuel type: in savanna, fields and pastures it is grasses which are burned, whereas in forest it is wood.

For each date, we built 5-4-3 bands composite image (for Landsat TM) and 2-4-1 bands composite image (for Landsat MSS) to reconstruct images in natural colors (Figure A1). The images were dated during the dry season: forest appears in dark green, whereas a field, a pasture or a savanna appears in light green or in pink if harvested or burned (Figure A1). It is then easy to identify vegetation types. For each image and each class, we selected ten training data of areas we clearly identified as forest or open landscape. We then performed a supervised classification, using the minimum distance algorithm, for each image using the twenty images training dataset.

For SPOT 5 images, we used the same method, but after classification we aggregated pixels to reach the same resolution as Landsat TM images. It was not possible to use the SPOT image around lake Nguengué because of the presence of clouds what made interpretation difficult.

Table A1: details of the scene dates, sensor type and pixel resolution.

Lake	Dates	Sensor	Pixel resolution
Gbali	21 January 1974	Landsat MSS	68 m x 83 m
	12 December 1984	Landsat TM	30 m
	3 January 1995	Landsat TM	30 m
	5 February 1999	Landsat TM	30 m
	24 December 2005	SPOT 5	2.5 m
Doukoulou	21 January 1974	Landsat MSS	68 m x 83 m
	12 December 1984	Landsat TM	30 m
	12 December 1994	Landsat TM	30 m
	5 February 1999	Landsat TM	30 m
	24 December 2005	SPOT 5	2.5 m
Nguengué	21 January 1974	Landsat MSS	68 m x 83 m
	12 December 1984	Landsat TM	30 m
	3 January 1995	Landsat TM	30 m
	5 February 1999	Landsat TM	30 m
	24 December 2005	SPOT 5	2.5 m

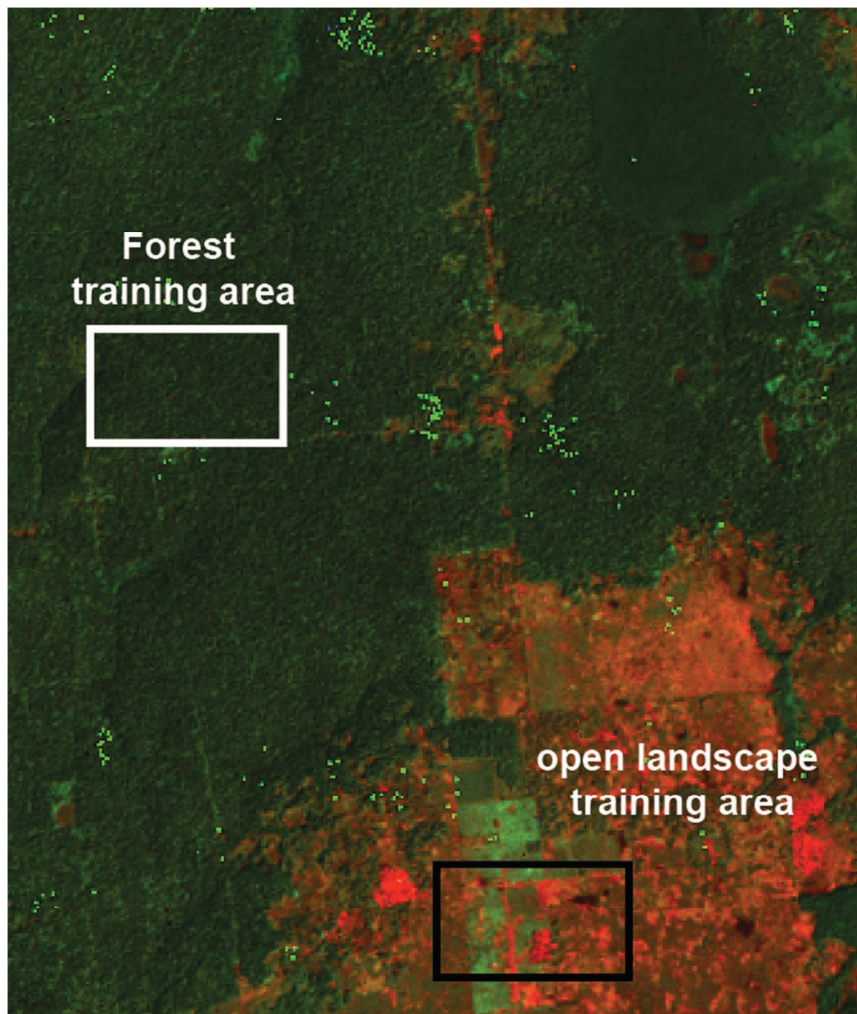


Figure A1: Example of the 5-4-3 composite of January 1995. The pixels in dark green correspond to forest (forest training data, white rectangle), the pixels in pink or light green correspond to open landscape (black rectangle).

4. Article 4 : Estimer l'influx de phytolithes dans des sédiments lacustres.

Les bio-indicateurs paléo-environnementaux provenant de sédiments ont prouvé depuis longtemps leur utilité pour reconstruire les dynamiques des écosystèmes et l'exploration des interactions entre facteurs biotiques et abiotiques, et leurs liens avec les changements environnementaux. De plus, le développement des méthodes de datation ainsi que les récents progrès mathématiques dans l'élaboration de modèles âge-profondeur ont permis de reconstruire précisément les événements environnementaux et leurs dynamiques grâce à une évaluation précise des taux d'accumulation. Ces taux quantifient le nombre d'indicateurs enregistré par unité de surface de sédiments par unité de temps (nombre par cm^2 par an), c'est-à-dire leur influx. Les influx d'indicateurs constituent des outils complémentaires aux interprétations d'assemblages et de fréquences, car ils permettent d'étudier quantitativement les changements de composition et de biomasse de la végétation, et de les comparer à des changements observés dans d'autres environnements. Afin d'estimer la concentration en indicateurs (nombre par cm^3), la méthode la plus utilisée est l'addition d'une quantité connue d'un marqueur exogène dans l'échantillon. Pour retrouver la quantité d'indicateurs dans l'échantillon il suffit ensuite de multiplier la quantité de marqueurs introduit par le rapport entre le nombre d'indicateurs compté et le nombre de marqueurs compté. Ce type de méthode est très utilisé pour la quantification des pollens et des diatomées, mais pour les phytolithes il n'existe pas de méthode rapide ni aisée à mettre en place. De plus, jusqu'à présent aucun protocole d'extraction des phytolithes à partir de sédiments n'a été testé en termes de précision et de répétabilité. Le but de cette étude est donc de développer une méthode d'extraction, combinant les forces de deux protocoles largement utilisés, complétée de l'utilisation de microbilles de silice comme marqueur exogène afin de quantifier les concentrations de phytolithes dans les sédiments lacustres (nombre de phytolithes par cm^3). Nous avons estimé les concentrations en phytolithes d'échantillons provenant de deux séquences sédimentaires pour lesquels des modèles âge-profondeur ont permis de calculer les influx (nombre de phytolithes par cm^2 par an). L'analyse des répliqués de chacun des échantillons a permis de confirmer la robustesse statistique, la répétabilité et les très faibles biais de notre technique d'extraction pour les petits phytolithes. En effet, la relation entre les phytolithes de Poaceae (GSSC, grass silica short cells) et les microbilles est restée stable. En outre, nous avons démontré que les microbilles de silice étaient de robustes marqueurs exogènes pour l'estimation des concentrations et influx en phytolithes. Enfin, le nombre

minimum d'objets (c'est-à-dire de phytolithes et de microbilles) qui doit être compté par échantillon pour estimer influx et concentrations avec précision dépend du rapport entre phytolithes et microsphères (R) et est minimisé quand $R = 1$. Nous recommandons cependant d'utiliser un rapport $R \leq 1$ afin d'éviter que le processus de comptage ne soit trop long, car les microbilles sont plus faciles à identifier et à compter que les phytolithes.

Estimating phytolith influx in lake sediments

Julie C. Aleman^{1, 2, *}, Audrey Saint-Jean¹, Bérangère Leys¹, Christopher Carcaillet¹, Charly Favier³ and Laurent Bremond¹.

¹ Centre for Bio-Archaeology and Ecology (UMR5059, CNRS/Université Montpellier 2/EPHE), and Paleoenvironments and Chronoecology (PALECO), Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE), Institut de Botanique, 163 rue Broussonet, F-34090 Montpellier, France.

² UR Biens et services des écosystèmes forestiers tropicaux (CIRAD), Montpellier, France.

³ Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (UMR 5554, CNRS/Université Montpellier 2), F-34095 Montpellier, France.

*Corresponding author: julie.aleman@univ-montp2.fr

Article publié dans *Quaternary Research*.

Aleman, J.C., Saint-Jean, A., Leys, B., Carcaillet, C., Favier, C., Bremond, L., 2013. Estimating phytolith influx in lake sediments. *Quaternary Research* 80, 341-347.

4.1 Abstract

So far, no phytolith extraction protocols have been tested for accuracy and repeatability. Here we aim to display a phytolith extraction method combining the strengths of two widely used protocols, supplemented with silica microspheres as exogenous markers for quantifying phytolith concentrations. Phytolith concentrations were estimated for samples from two sedimentary sequences in which numerical age~depth models make it possible to calculate phytolith influxes (phytolith numbers *per cm² per yr*). Analysis of replicates confirmed the statistical robustness, the repeatability and the very few biases of our extraction technique for small phytoliths, since the relationship between grass silica short cells and microspheres was kept stable. Furthermore, we demonstrated that silica microspheres are robust exogenous markers for estimating phytolith concentrations. Computation of confidence intervals indicates that the minimum number of items (*i.e.* phytoliths plus silica microspheres) that must be counted to estimate phytolith concentrations and thus influxes depends on the ratio of phytoliths to microspheres (R) and is minimized when $R=1$. Nevertheless, we recommend using ratios $R \leq 1$ in order to avoid having the counting process become excessively time-consuming, because microspheres are easier to identify and count than phytoliths.

Keywords: Phytolith; concentration; influx; silica microspheres; minimum count size.

4.2 Introduction

Bio-proxies recovered from sediments are useful for deciphering historical ecosystem dynamics and exploring the interactions between biotic and abiotic features, and their linkage with environmental changes (*e.g.* disturbances, stress). The development of dating methods, together with the more recent progresses in age~depth modeling (*e.g.* Blaauw, 2010), has made it possible to accurately reconstruct environmental events and dynamics based on accurate assessment of accumulation rates (or influxes), which enables measuring the number of proxies load per sediment surface area (or volume) per time unit (*e.g.* year). Proxy influxes have proven useful for demonstrating temporal changes in proxy percentages (Hyvärinen, 1976; Salgado-Labouriau and Rull, 1986; Seppä et al., 2002; Stefanova and Ammann, 2003; Piperno, 2006). Considering influx allows calculating the behavior of each proxy independently from others. In contrast, values are not independent when assemblages are characterized by proxy percentages or frequencies (Brown, 1988; Hill, 1996; Seppä and Hicks, 2006). Bio-proxy influxes can be used to assess changes in vegetation composition and

dynamics quantitatively (Brown, 1988; Birks, 1996) as well as to assess changes in biomass, and to compare them to changes observed in other environments (Blarquez et al., 2012). Nevertheless, the accuracy of estimated influxes depends strongly on the sedimentological quality (e.g. no bioturbation along the core), the precision of the radiocarbon dating, and the estimation of the sedimentation rate.

The addition of known quantities of an exogenous marker has long been used for estimating concentrations of bio-proxies by computing their item numbers in the original sample based on the ratio of the proxy to the added exogenous marker (Benninghoff, 1962; Battarbee and Kneen, 1982; Salgado-Labouriau and Rull, 1986; Scherer, 1994). The most common exogenous markers used in pollen analyses are *Lycopodium* spores (Stockmarr, 1971) or *Eucalyptus* pollen grains (Salgado-Labouriau and Rull, 1986), while silica, polystyrene, and glass microspheres are widely used in diatom studies (Battarbee and Kneen, 1982; Scherer, 1994). There are no fast and easy methods, however, for determining phytoliths influx in sediments. Indeed, the aliquot method (e.g. Piperno, 1993; Gil et al., 2006) in which all phytoliths from a known volume of sediment must be counted, is too time-consuming (Piperno, 2006). Studies have used *Lycopodium* spores (e.g. Powers and Gilbertson, 1987; Powers-Jones and Padmore, 1993; Piperno, 1995), but none has tested the reproducibility of the method and, there is no rule on how many markers have to be added for precise concentration estimates (Piperno, 2006).

We aim (i) to evaluate the reproducibility of a phytolith extraction method adapted from two protocols widely used (Kelly, 1990; Lentfer and Boyd, 1998) on small phytoliths (short cells), and (ii) to test the efficiency of silica microspheres for quantifying phytolith concentrations in sediments. The proposed extraction method combines the strengths of these two protocols (Kelly, 1990; Lentfer and Boyd, 1998), with the addition of useful tips acquired with practice. The physicochemical properties of silica microspheres (inorganic silicate) closely resemble those of phytoliths, but are not identical due to different amount of water and the presence of organic matter inclusion for phytoliths, as well as its density (2.2 g.cm^{-3} for microspheres and $1.5\text{--}2.3 \text{ g.cm}^{-3}$ for phytoliths: (Jones and Beavers, 1963). Therefore, they are assumed to behave similarly when subjected to common opal phytolith extraction methods. As such, they should be suitable tools for assessing phytolith influxes. Finally, we present guidelines for determining the phytolith numbers needed to achieve acceptable precision when estimating concentrations. The method is tested and discussed based on lake sediments from two contrasted biome, one from Mediterranean forest (grass-poor) and the other in a tropical savanna. We added known quantities of microspheres to a constant sediment volume and used

a range of different microsphere concentrations. We checked that silica microspheres are good external markers by examining if the estimated phytolith concentration was independent of the microsphere concentration used with little variation between replicates, and if the extraction procedure did not increase significantly the estimation errors as compared to those due to sampling size only.

4.3 Material

4.3.1 Lake sediments

Lake Gbali (4°49'07"N; 18°15'46"E) is located in a flat savanna zone in the Central African Republic where grass (*Imperata cylindrica*, *Penisetum polystachion* and *Hyparrhenia diplandra*) and typical fire-resistant trees (*Daniella oliveri*, *Terminalia glaucescens*, *Prosopis africana*, *Hymenocardia acida*, *Piliostigma thoningii*, *Nauclea latifolia*, *Anona senegalensis* and *Crossopteryx febrifuga*) are co-dominant. It is a small (2.3 hectares) and shallow (2 m depth) flat lake with a large riparian forest mainly composed of *Myragina stipulosa* and some *Raphia vemufira*. A core sample was acquired from the lake centre.

Two 1-cm-thick samples from the core were taken at positions corresponding to depths of 193–194 cm and 199–200 cm. The age-depth model (not published, see Supplementary material Fig. 2S) dates the two layers at ~2280 and ~2330 calibrated years before present (hereafter cal yr BP, calibrated based on the IntCal09 dataset: (Reimer et al., 2009), respectively. Five sub-samples of 1 cm³ each were then taken from each sediment slice for phytolith extraction.

Lac de Creno (42°12'18"N, 08°56'45"E) is a small lake (1.5 ha, 6.5 m depth) with no permanent inflow, situated in a glacial basin established in the Mediterranean Corsican mountain, France (Leys et al., 2013). The forest surrounding the lake is composed of *Pinus laricio*, with scattered *Fagus sylvatica*, *Taxus baccata* and *Alnus cordata*, and an understory dominated by *Genista Corsica*, *Erica arborea* and *E. multiflora*.

A single 1-cm-thick layer of the core was sampled at a position corresponding to a depth of 160–161 cm (~3110 cal yr BP, Supplementary material Fig.2S). Fifteen sub-samples of 1 cm³ each were then taken from this sediment slice for phytolith extraction.

Exogenous marker: silica microspheres

Silica microspheres for liquid chromatography from Merck (LiChrospher® Si 1000) with a mean diameter of 10 µm were used as exogenous markers (Fig. 1). The average weight of an

individual microsphere (*ca.* 1.1519×10^{-9} g) was estimated based on the density of silica microsphere ($d=2.20 \text{ g.cm}^{-3}$) and the mean diameter of the microspheres (eq. 1).

$$volume = \frac{4}{3} \times \pi \times radius^3 \quad \text{eq. 1}$$

$$mass = density \times volume \quad \text{eq. 2}$$

We prepared a solution containing 10^8 microspheres per ml by diluting 1.1519 g of microspheres in 10 ml of distilled water.

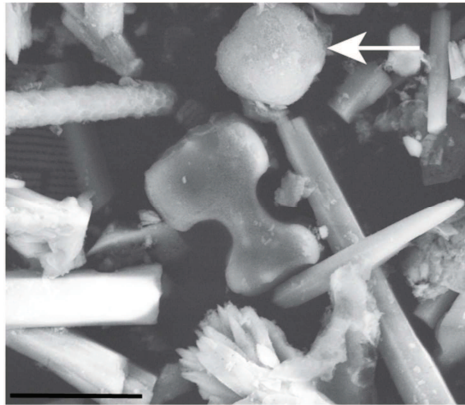


Fig. 1: Photograph of a microsphere (white arrow) and a dumbbell phytolith (just beneath) taken with a Scanning Electron Microscope (magnification $\times 8420$, the black bar represents $10 \mu\text{m}$).

For tropical savanna lake sediments, we added 1.03×10^6 microspheres to each of the five replicate samples taken at a core depth of 193–194 cm (these samples are henceforth referred to collectively as Gbali1) and 2.06×10^6 microspheres to each of the five replicate samples taken at a core depth of 199–200 cm (these samples are henceforth referred to as Gbali2) before performing phytolith extraction in order to test the effect of varying the phytolith:microsphere ratio (R).

For lake sediments in Mediterranean forest context, where vegetation *a priori* produce fewer phytoliths compared to the tropical savanna context, three microsphere concentrations were tested (1.14×10^5 , 2.06×10^5 and 4.13×10^5 microspheres per cm^3 of sediment) with five replicates per tested concentration. This allowed us to test the reliability of phytolith influx computed with different exogenous marker concentrations. The groups of samples tested with the three different microsphere concentrations are henceforth referred to as Creno1, Creno2 and Creno3, respectively.

The design of the study is summarized in the Supplementary material (Fig. 1S)

4.4 Method

4.4.1 Phytolith extraction protocol

The extraction protocol was adapted from those described by Kelly (1990), and Lentfer and Boyd (1998), combining their strengths, with added tips improving its implementation. Table 1 depicts the protocol showing its main steps. The heavy liquid flotation procedure was used because it has been shown to produce residues with high levels of clarity and less potential for size/shape selection during extraction than other methods (Lentfer and Boyd, 1998; Madella et al., 1998). Moreover, samples were processed without fractionate the sediment into particles size (silt, clay and sand) as sometimes recommended (e.g. Pearsall, 2000) in order to accelerate the processing speed (only one step) and to ensure that the complete assemblages was available by avoiding potential loss of material when several fractions are processed.

For the first step of the extraction protocol, we recommend not drying the sediment to avoid grinding that could induce mechanical damage to the more delicate and ornamented morphotypes (Madella et al., 1998). In step (2), the sediment is deflocculated using sodium metaphosphate (NaPO_3) (Lentfer and Boyd, 1998) to disaggregate mineral and organic matters. Then, the decarbonation of sediment (4) requires HCl heated to 70°C (Kelly, 1990; Lentfer and Boyd, 1998); this step is important to disperse the mineral fraction and prevent secondary reactions (Madella et al., 1998). Decarbonation has to be performed prior to reaction with hydrogen peroxide because organic matter oxidation by H_2O_2 is more efficient in a slightly acid and non-calcareous environment (Pearsall, 2000). To remove the organic matter (5), we used 33% H_2O_2 (Kelly, 1990; Lentfer and Boyd, 1998) at 70°C to accelerate the reaction. This step must be done carefully since lake sediments are generally rich in organic matter and it is important to obtain clear slides for easier identification and counting. For lateritic sediments, it is recommended to remove oxidized iron (6) using tri-sodium citrate and sodium dithionite (Kelly, 1990). Then, another deflocculation is required using NaPO_3 at 70°C (Lentfer and Boyd, 1998) shaken for 12 h in order to remove clay effectively (7). This step is essential since too high concentrations of clay might affect the quality of the data recovered (Madella et al., 1998). For this step, we removed clay by gravity sedimentation using 'low-speed' centrifugation to speed up the processing. Distilled water was added to the residue to a height of 7 cm and centrifuged for 1 min 30 s at 2000 rpm (Stokes' law for particles < 2 μm , calculated for a Sigma Aldrich 3–16 centrifuge with an RCF.g of 769 at 2000 rpm). The step was repeated until the float was clear. Before performing densimetric separation of phytoliths, the residue was dried (8) using ethanol to avert dilution of the dense

liquor by the water contained in the residue. The density of the heavy liquid is crucial for the densimetric separation step to prevent bias regarding phytolith selection, densities of which range from 1.5 to 2.3. We used as heavy liquid a ZnBr_2/HCl solution adjusted to a relative density of 2.3 – 2.35 (Kelly, 1990). The residue and the Zinc bromide were mixed and then centrifuged for 2 min at 3000 rpm. Disposable transfer pipet were used to aspire the fine white layer floating on the dense liquor and transfer it to a 5 μm PTFE filter (Kelly, 1990) mounted on a vacuum glass filtration holder (10). To reduce the costs of the extraction procedure, the dense liquor can be recycled (9.b and 11). The floating residue on the filter has to be rinse with HCl (1N) and distilled water. The phytoliths are transferred to a vial, decanted for 12 h and then dried in a stove (12). Finally, immersion oil was used as mounting media to prepare slides for facilitating 3D observation and counting (13) because it gives a better contrast under the microscope than glycerin.

In this work, the microspheres were added at stage (1) to test the accuracy of the extraction protocol. It was assumed that if this method proved to be accurate and yielded reproducible results, the microspheres would then constitute good exogenous markers and it would be viable to use an extraction protocol in which the microspheres were instead added at stage (12'). Indeed, due to the duration of the extraction procedure (that can last more than 10 days, depending of the sediment type), we recommend proceeding to the extraction for a batch of samples, to test on one how many microspheres are needed and then to add the adjusted number of microspheres in the other samples.

Table 1: Description of phytolith extraction procedure adapted from Kelly (1990) and Lentfer and Boyd (1998). Steps (1) and (12) were used to test the protocol reproducibility but should be replaced with steps (1') and (12') for routine extractions.

(1)	Place 1 cm^3 of humid sediment in a centrifuge tube. Do not dry it as this may necessitate grinding that could affect the phytolith count. Add microspheres to the sediment.
(1')	Place 1 cm^3 of humid sediment in a centrifuge tube.
(2)	Fill up the tube with a 5% weight solution of Sodium metaphosphate (NaPO_3) at 70°C for deflocculation and shake it for 12h.
(3)	To rinse the sediment, centrifuge for 2 min at 3000 rpm and carefully discard the supernatant. Fill up the tube with distilled water, shake it and centrifuge for 2 min at 3000 rpm (repeat 2 times).

-
- (4) Decarbonate with 10ml of HCl (1N), whirlymix and leave the unsealed tube in a sand bath at 70°C for 1h. Centrifuge for 2 min at 3000 rpm and discard the supernatant. Repeat this process until the reaction stops and rinse the sediment (3).
-
- (5) Remove the organic matter by adding 20ml of 33% hydrogen peroxide (H₂O₂). Put the unsealed tubes in a sand bath at 70°C. If the reaction is too vigorous, add few drops of ethanol. Shake hourly and refill with H₂O₂ to avoid desiccation. Repeat the process until the reaction stops and then rinse the sediment (3).
-
- (6) For lateritic sediments, oxidized iron can be removed by adding 10ml of tri-sodium citrate (88.4g.l⁻¹) and placing the mixture in a sand bath at 80°C for 1 hour before adding 1g of Sodium dithionite (Na₂S₂O₄) and shaking gently for few minutes. Repeat this process until the sediment becomes grey, and rinse (3).
-
- (7) To remove clays, fill the tube with a 5% weight solution of Sodium metaphosphate (NaPO₃) at 70°C and shake it for 12h. Sieve the sample through a 250µm mesh then add distilled water to the residue to a height of 7 cm and centrifuge for 1min 30s at 2000 rpm (calculated for a Sigma Aldrich 3-16 centrifuge with an RCF.g of 769 at 2000 rpm). Carefully remove the supernatant and repeat the centrifugation-decanting step until the decanted water is clear.
-
- (8) To remove water from the sediment without drying it, add 5ml of 100% ethanol after step (7), shake gently and centrifuge for 2 min at 3000 rpm. Discard the supernatant and repeat the operation. Let the ethanol evaporate for 20 minutes at 30°C.
-
- (9) a) Prepare a zinc bromide solution of d=2.3 by mixing 500g of zinc bromide powder with 160 ml of HCl (33%).
b) This solution can be re-used by filtering it to remove solids, but its density should be checked before such re-use. If it is below 2.3, let the solution evaporate in a beaker at 90°C for at least 3h and re-check its density after cooling to ambient temperature.
-
- (10) Add 10 ml of a solution of Zinc bromide with a specific gravity of 2.3 - 2.35. Whirlymix to ensure good mixing and then centrifuge for 2 min at 3000 rpm. Using a disposable transfer pipet, aspire the fine white layer floating on the dense liquor and transfer to a 5µm PTFE (hydrophobic fluopore) filter mounted on a vacuum glass filtration holder. Repeat this operation until the entire light floating
-

fraction has been transferred.

- (11) Change the flask of the vacuum filtration holder to recycle the dense liquor from step (9) b). Thoroughly rinse the floating residue on the filter with HCl (1N, 100ml) and distilled water (minimum 500ml).

 - (12) Transfer the phytoliths to a labeled vial. After decanting for 12h much of the water can be carefully pipetted off and the sample can be dried in a drying cabinet. The sample will then be ready for mounting or storage.
 - (12') Stir the microsphere solution for 1 hour to homogenize the suspension. Add the required volume of microsphere solution and shake. The amount of microspheres can be adjusted after counting the first slides to achieve a suitable ratio of phytoliths to microspheres (see text). After 12h of decantation, the bulk of the water can be carefully pipetted off and the sample can be dried in a drying cabinet ready for mounting or storage.

 - (13) Slides are prepared by mixing a drop of ethanol with a pinhead of the sample on a cover slip. After evaporation of the ethanol, add a drop of immersion oil, mix well over the entirety of the cover slip and seal it on the slide. The use of immersion oil as mounting media facilitates 3D observation and counting, and gives a better contrast under the microscope than glycerin.
-

4.4.2 *Phytolith counting*

Phytoliths were counted and classified according to the International Code for Phytolith Nomenclature (Madella et al., 2005). A minimum of two hours of counting was performed per sample. The number of slices counted depended on the phytolith concentration, but at least one entire slice was counted in each case. To reduce bias due to counting error (statistical and human), only Grass Silica Short Cells (GSSC) (Mulholland and Rapp Jr, 1992) were considered when calculating the phytoliths to microspheres ratio. By minimizing the error from phytolith counting in this way, it was possible to estimate the errors due to the phytolith extraction procedure and variation in the applied microsphere concentration.

4.4.3 Phytolith influx computation

We computed the phytolith accumulation rate or phytolith influx (I_p , #phytolith.cm⁻².yr⁻¹) based on the phytolith concentration (C_p , #phytolith.cm⁻³) for each sample and the sedimentation rate (S in cm.yr⁻¹), computed using the age~depth models (eq.3). The phytolith concentration for each sample was calculated by multiplying the number of counted phytoliths (N_{CP}) by the total quantity of added microspheres (N_{AM}) and then dividing the product by the quantity of counted microspheres per sample, N_{CM} (eq.4):

$$I_p = C_p \times S \quad \text{eq. 3}$$

$$C_p = \frac{N_{CP}}{N_{CM}} \times N_{AM} \quad \text{eq. 4}$$

The phytoliths:microsphere ratio $\frac{N_{CP}}{N_{CM}}$ will henceforth be referred to as R . The confidence interval (CI) for R at the confidence level α is (Aleman et al., 2012):

$$R_{\alpha\pm} = \frac{1+R}{1 \mp z_{1-\alpha/2} \sqrt{\frac{R}{n}}} - 1 \quad \text{eq. 5}$$

where $z_{1-\alpha/2}$ is the $(1 - \alpha/2)$ -percentile of the standard normal distribution. Then, the CI for I_p at the confidence level α is:

$$I_{p\alpha\pm} = S \cdot N_{AM} \left(\frac{1+R}{1 \mp z_{1-\alpha/2} \sqrt{\frac{R}{n}}} - 1 \right) \quad \text{eq. 6}$$

4.4.4 Statistical analyses

To test the phytolith extraction protocol, we computed the coefficient of variation of R for the five replicates of each sample. In addition, we analyzed the means and variances of the measured phytolith concentrations for each of the temperate Creno1-3 sub-sample groups to determine whether the microspheres were good exogenous markers. The equality of variances within each group of five sub-samples was tested using a Levene's test and the equality of means was tested using an ANOVA.

In order to test the repeatability of the extraction procedure, we make the null hypothesis that each replicated extraction leads to the same nominal ratio of phytoliths to microsphere \tilde{R} and that the variability in the measured R are only due to sampling uncertainty, that is to the

number n of counted items (phytoliths and microspheres). Under this hypothesis, we estimated the nominal ratio \tilde{R} for each sample by summing the GSSC phytolith and microsphere counts for all five replicates and then dividing one by the other. This represents a high-count sum and therefore provides a more precise estimate of the real ratio \tilde{R} . Then, R is expected to be distributed according to Aleman et al. (2012):

$$R \sim \frac{1+\tilde{R}}{1+\mathcal{N}(0,1)\sqrt{\frac{\tilde{R}}{n}}} - 1 \quad \text{eq. 7}$$

where $\mathcal{N}(0,1)$ is the standard normal distribution. Measured values of R should have 95% probability to lie between: $\frac{1+\tilde{R}}{1+z_{0.025}\sqrt{\frac{\tilde{R}}{n}}} - 1$ and $\frac{1+\tilde{R}}{1+z_{0.975}\sqrt{\frac{\tilde{R}}{n}}} - 1$. To put it another way, this means

that $\sqrt{\frac{n}{\tilde{R}}}\left(\frac{1+\tilde{R}}{1+R} - 1\right)$ should follow the standard normal distribution. This was tested with a Shapiro-Wilk test.

To determine the minimum number of counted items needed to achieve a precise estimate of R , we computed the minimum numbers of counted items so that the confidence interval $R_{0.95+} - R_{0.95-}$ (eq. 5) is 60%, 40% and 30% of the estimated R , for R ratios ranging from 0.1 to 10.

4.5 Results and discussion

The low coefficients of variation ($Coef_v$) between replicates concentrations (Table 2, < 23%) show that there is no bias in relative density or size during the extraction procedure, which would have caused the relationship between microspheres and GSSC to change. The $Coef_v$ are much lower for the Lake Gbali samples (< 13%), almost certainly because far more items were counted for these samples. Nevertheless, the results for all of the replicates fell within the computed 95% CI (Fig. 2) and the distribution of $\sqrt{\frac{n}{\tilde{R}}}\left(\frac{1+\tilde{R}}{1+R} - 1\right)$ is not statistically different from a standard normal distribution (p-value for Shapiro-Wilk test of 0.53). This means that the extraction procedure did not add significant differences to those expected because of phytoliths and microsphere sampling. Without proving that the extraction was complete, it however proved that it was repeatable. Moreover, the ANOVA and the Levene's test results revealed no significant differences between the results obtained at the three different microsphere concentrations for the single core slice from the Mediterranean lake. This demonstrates that the computed influx is independent of the initial microsphere concentration

used over the range tested. Silica microspheres thus appear useful as exogenous markers for determining absolute phytolith concentrations.

Table 2: Summary of phytolith and microspheres counts for the five samples studied. S is the sedimentation rate in cm.yr^{-1} , Q_m is the quantity of microspheres injected in the replicates, R_m is the mean of the R ratios for all five replicates per sample, N_{CP+CM} is the mean of the total items counted per sample, C_P is the mean concentration of Grass Silica Short Cells (GSSC) phytoliths per sample in GSSC.cm^{-3} , I_p is the mean GSSC phytolith influx per sample in $\text{GSSC.cm}^{-2}.\text{yr}^{-1}$ and Coef_v is the coefficient of variation between the replicates' GSSC concentrations.

Sample	S	Q_m	R_m	N_{CP+CM}	C_P	I_P	Coef_v
Creno1	0.036	1.14×10^5	0.591	177	6.71×10^4 * ($\pm 1.1 \times 10^4$)	2.41×10^3 * ($\pm 4.0 \times 10^2$)	0.17
Creno2	0.036	2.06×10^5	0.265	217	5.47×10^4 * ($\pm 1.3 \times 10^4$)	1.97×10^3 * ($\pm 4.6 \times 10^2$)	0.23
Creno3	0.036	4.13×10^5	0.169	247	6.97×10^4 * ($\pm 1.6 \times 10^4$)	2.52×10^3 * ($\pm 5.7 \times 10^2$)	0.23
Gbali1	0.104	1.03×10^6	0.527	782	5.44×10^5 ($\pm 3.5 \times 10^4$)	5.67×10^4 ($\pm 3.6 \times 10^3$)	0.08
Gbali2	0.107	2.06×10^6	0.336	712	6.97×10^5 ($\pm 7.5 \times 10^4$)	7.47×10^4 ($\pm 8.1 \times 10^3$)	0.12

* indicates no significant differences between the concentrations for the 3 samples from the lac de Creno (based on an ANOVA to test the equality of means and a Levene's test for the equality of variance).

The protocol was tested on small phytoliths (GSSC) in order to reduce bias due to counting error. We therefore did not show that the relationship between microspheres and other larger phytoliths (e.g. bulliforms, elongated or blocky) was kept intact. Nevertheless, heavy liquid flotation is known to have less bias in recovering large particles as spherical and block, and adequate disaggregation and oxidation of sediments usually leads to few size/shape selection (Lentfer and Boyd, 1998). The other phytolith types are also expected to be recovered well by this extraction protocol. Thus, the extraction protocol used in this study appears precise and

replicable with little error, at least for small phytoliths since the relationship between microspheres and GSSC was kept intact between replicates.

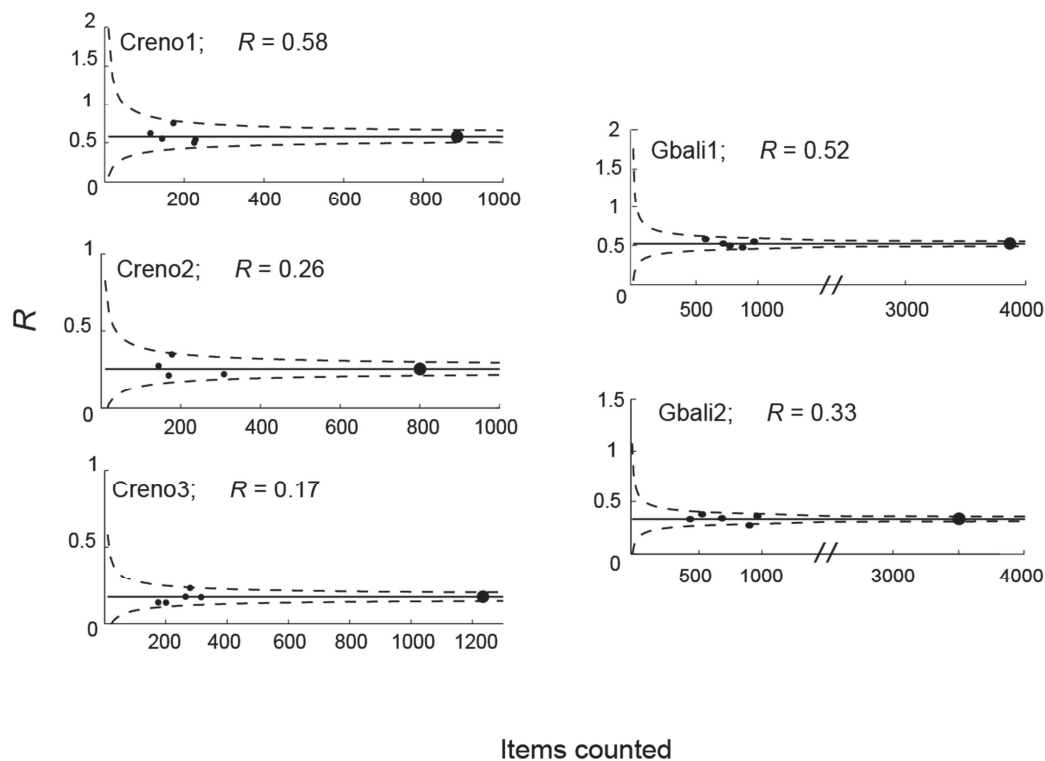


Fig. 2: Dotted lines show the 95% confidence interval (CI) computed for each sample. Small dots indicate the R ratios for individual replicates; large dots indicate \bar{R} .

Figure 2 shows that as the count sum increases, the 95% CI decreases significantly. This finding is confirmed by the results of the statistical analysis (Fig. 3). Moreover, the minimum number of items that must be counted to precisely estimate the phytolith concentration depends on R (eq.5, Fig. 3). Indeed, for ratios $0.5 \leq R \leq 2$, only 200 items must be counted to obtain an estimation of R (and thus of the phytolith concentration) with an error of less than $\pm 30\%$. When $R < 0.5$ or $R > 2$, the minimum count required increases rapidly. To obtain an estimated R with an error of less than $\pm 20\%$, more than 400 items must be counted. Independently of the desired precision, the count sum is minimized when $R = 1$, which supports the results of Wolfe (1997) on diatom concentrations. Figure 3a can be used to determine the count sum required to yield a score within a CI of $\pm 30\%$, $\pm 20\%$, or $\pm 15\%$ for R values ranging from 0.1 to 10. An estimated influx with a precision of $\pm 30\%$ is enough for detecting changes in phytolith influxes (e.g. values of phytolith influxes computed in Abrantes (2003) and Gil et al. (2006) long term record). The results for each group of five

replicates are also plotted on this figure. All of the estimated R values for replicates from the Lake Gbali samples (with the exception of one replicate of the Gbali2 sample) had errors of less than $\pm 20\%$, while the estimated R values for the Lac de Creno samples had errors of more than $\pm 30\%$. Fig. 3b shows the number of phytoliths that must be counted as a function of R . When $R < 1$, the number of phytoliths is low (< 200 for a precision of $\pm 30\%$ and $\pm 20\%$, and < 400 for a precision of $\pm 15\%$); but when $R > 1$, the number of phytoliths needed increases exponentially. It is much more easy and rapid to identify and count microspheres compared to phytoliths. Thus, when $R < 1$ even if the number of items required is high (> 600) the number of phytoliths that need to be counted stays reasonable and not too time-consuming.

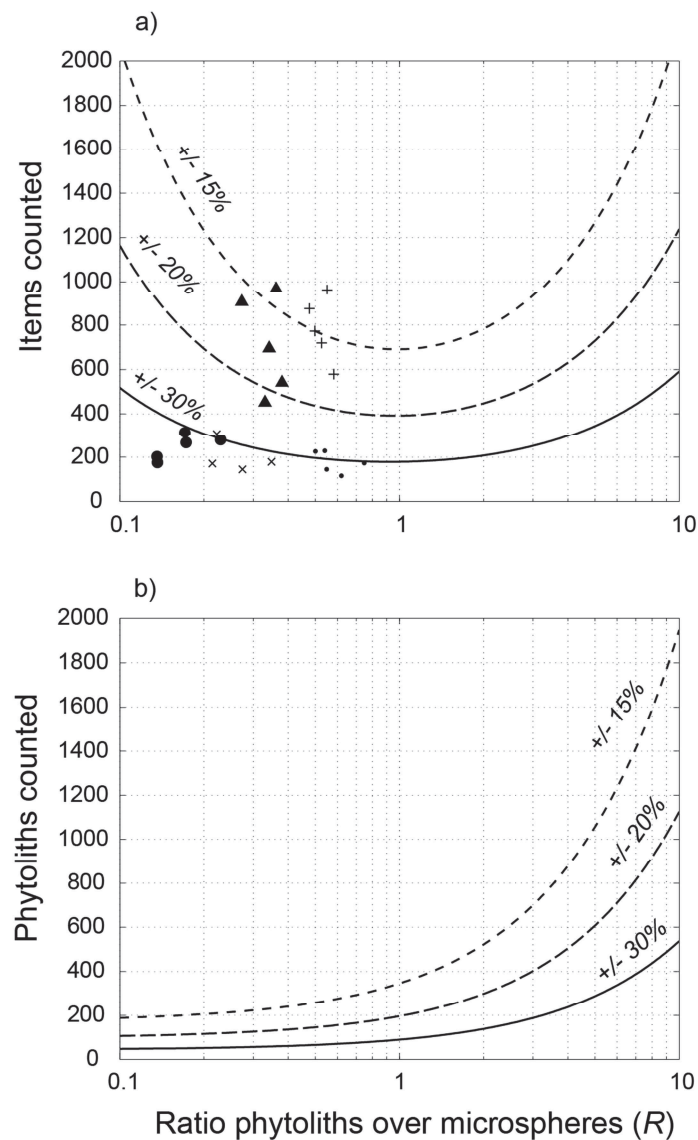


Fig. 3: In the first panel (a) is represented the number of items that need to be counted as a function of the R ratio (represented using a logarithmic scale) to obtain an estimate of R with less than $\pm 30\%$, $\pm 20\%$ and $\pm 15\%$ error. Results for individual replicates are shown using the

following symbols: ● Creno1; × Creno2; ● Creno3; + Gbali1; ▲ Gbali2. In the second panel (b) is represented the number of phytoliths that need to be counted as a function of R depending on the associated error.

The computed concentrations for the tropical and Mediterranean samples differed significantly from one-another, with those for the tropical samples being greater by a factor of 10 (Table 2). Nevertheless, concentrations in themselves do not mean much since they represent the amount of phytoliths in a stratigraphic level that can greatly vary between sedimentary systems. Phytolith accumulation rates or influxes enable a comparison between lakes, as they register the quantity of phytoliths that settle onto a unit of surface sediment per year. Thus, a change in the lake hydrology which would result in changes in the quantity of sediments accumulated in the lake would be taken into account by the sedimentation rate and, thus in the phytolith influx calculation. In the present case study, the phytolith influxes between the tropical and the Mediterranean lakes were different, with higher influxes in the tropical sediments, as expected. In addition, there were significant differences between the phytolith influxes at the two studied core depths for Lake Gbali, demonstrating that the rate of GSSC phytolith accumulation changed over the corresponding time period (i.e. between 2280 cal yr BP and 2330 cal yr BP; Table 2). There are several possible reasons for such changes in phytolith accumulation. Changes in the abundance of different tree and grass species in the environment around the lake would affect each phytolith type influx but may not affect the type of phytoliths forms due to the taxonomic level of identification. If the total phytolith influx is constant or decrease, a decrease in trees abundance in favor of grasses would cause an increase in GSSC influx. Another hypothesis for the increase in GSSC influx would be a change in grasses composition for species more phytolith-productive. Alternatively, decreases in the lake water level would increase the grass cover area on the surrounding land and thus increase GSSC production and deposit without a real change in the vegetation cover (i.e. tree:grass ratio). These results illustrate how calculating phytolith influxes can improve the comparisons of the productivities of different ecosystems and make it possible to identify changes in productivity within the same ecosystem.

4.6 Conclusion

Our results demonstrate that silica microspheres are useful tools for quantifying absolute phytolith concentrations in sediments. By adding microspheres before phytolith extraction, we demonstrated the reproducibility of the method reported herein. However, for subsequent studies on phytolith concentration based on this method, we recommend that the microspheres should be added at stage (12') of the extraction procedure (Table 1). Indeed, the phytolith:microsphere ratio, R , determines the number of items that must be counted per sample and is crucial for estimating concentrations. The interest of adding microspheres at stage (12') is that it is possible to test on one sample the number of microspheres that needs to be added to the remaining samples. The error of adding the microspheres at the end of the extraction is weak compared to the error introduced if the ratio R is much higher than 1. If there are too many phytoliths relative to microspheres, the minimum phytoliths count required to obtain a concentration estimate with an error of less than $\pm 20\%$ may be quite high (> 600 phytoliths for $R > 5$). We recommend that ratios $0.5 < R < 1$ in order to avoid having the counting process become excessively time-consuming.

The question of how many phytoliths must be counted to obtain accurate estimates of relative abundances has been addressed (Stromberg, 2009) in terms of the precision of phytolith indices (e.g. $\frac{D}{P}$ and I_{ph}), but accuracy in calculating absolute concentrations of specific phytolith types was not yet investigated. Consequently, this new procedure is a major improvement for phytolith studies. But, computing influxes of very frequent phytoliths types requires a different implementation than computing influxes of rare ones. For these rare phytoliths types, the quantity of microspheres that must be added would be very high and to avoid wasting time it is advisable to count only microspheres and the rare types for these samples, leaving aside the most common ones. Finally, we recommend the use of silica microspheres as exogenous markers for paleoenvironmental reconstructions based on lake sediments.

Acknowledgments

We thank Audrey Royere for providing us the silica microspheres. This study was financially supported by the French National Research Agency through the ERA-net BiodivERsA CoForChange (ANR-08-BDVA-001) and FIREMAN programs, and the CNRS-PICS Inter-Tropical Fires project. We thank Olivier Blarquez for useful comments on the manuscript.

4.7 Supplementary material

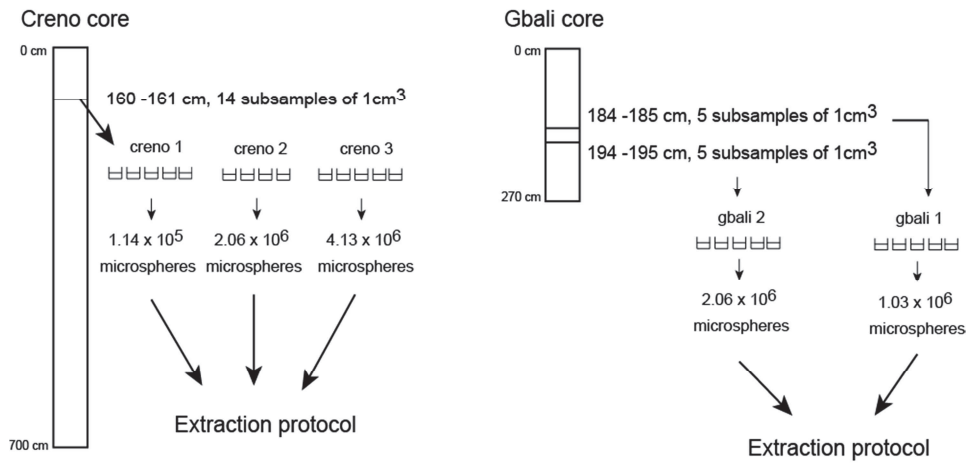


Figure 1.S: Design of the study, showing the process from sampling the core to the extraction of phytoliths.

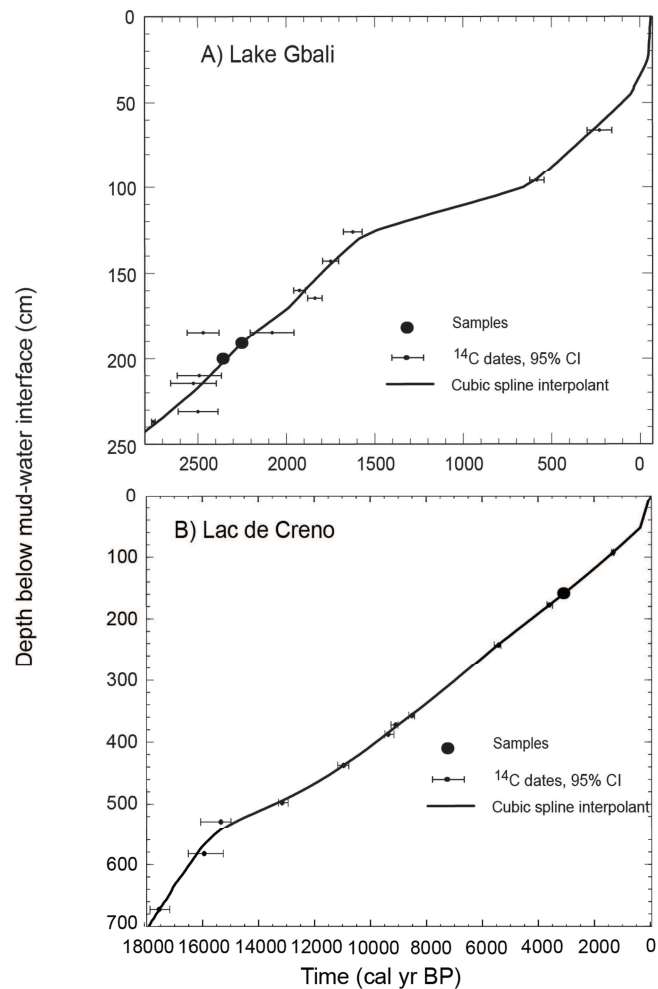


Figure 2.S: Age~depth models of Lake Gbali (A) and Lac de Creno (B).

5. Article 5 : Aspects taphonomiques de l'enregistrement des phytolithes dans des sédiments lacustres africains.

Les enregistrements écologiques à long-terme à partir de sédiments lacustres sont essentiels pour comprendre les réponses des écosystèmes au changement climatique et à la pression anthropique croissante. En particulier en zone tropicale, une reconstruction précise des paléo-environnements permettrait de comprendre les rôles relatifs du climat et du feu dans le maintien et la création des savanes. Parmi les indicateurs paléo-environnementaux disponibles pour étudier la végétation, les phytolithes sont des outils de plus en plus utilisés, en particulier dans les environnements tropicaux. En effet, ces particules de silice sont produites par un grand nombre de familles de plantes tropicales et ont déjà été utilisés pour reconstruire le couvert arboré des savanes. Le dépôt et l'accumulation des phytolithes sont intimement liés à la dégradation des plantes qui les entourent et sont considérés comme très locaux, ce qui fait d'eux un outil complémentaire à l'analyse des pollens, eux-mêmes associés à de grandes distances de dispersion. Afin d'interpréter les assemblages et les indices phytolithiques (e.g. D/P, Iph ...) passés, la méthode des analogues modernes est largement utilisée malgré les différences taphonomiques notoires entre sédiments lacustres et sols modernes. Le but de cette étude est donc de comprendre les biais taphonomiques qui entrent en jeu lors du dépôt des phytolithes dans des sédiments lacustres. Pour cela, nous avons étudié le contenu en phytolithes de sédiments récents provenant de trois écosystèmes différents (savane, mosaïques de forêt et de savane, et forêt) de République Centrafricaine et nous l'avons comparé à la végétation constituant le paysage autour des sites de dépôt grâce à l'analyse d'images satellites. Nous avons constaté que l'environnement local du lac est central dans l'interprétation des assemblages et des indices phytolithiques. En effet, la présence d'une zone marécageuse contenant des Poacées autour du lac, alors que celui-ci est localisé dans un environnement forestier, masque totalement le signal du paysage : le lac enregistre essentiellement le marécage. En revanche, et paradoxalement, la présence d'une ripisylve autour d'un lac situé dans un environnement ouvert (savane) ou fermé (forêt) n'induit pas un biais dans l'enregistrement du paysage. De plus, le pourcentage de phytolithes brûlés permet d'associer le mode de transport des charbons et le dépôt des phytolithes. En effet, pour les deux lacs présentant une ripisylve, le pourcentage de phytolithes de Poacées brûlés est important, et l'influx en phytolithes de Poacées et celui en charbons sont corrélés. Ceci

indique que le mode d'apport principal des phytolithes de Poacées s'effectue par les cendres produites par les feux.

Understanding phytolith taphonomy using recent sediments from three lakes in Central African Republic

In preparation

Julie C. Aleman^{1,2,3,4*}, Sandrine Subitani^{1,2}, Charly Favier⁴ and Laurent Bremond^{1,2}.

1- Centre for Bio-Archaeology and Ecology (UMR5059 | CNRS, Université Montpellier 2, EPHE), Montpellier, France.

2- Paléoenvironnements et Chronoécologie (PALECO EPHE), École Pratique des Hautes Études, Montpellier, France.

3- CIRAD, UR BSEF, F-34098 Montpellier, France.

4- Institut des Sciences de l'Évolution (UMR5554 | CNRS, Université Montpellier 2, IRD), Montpellier, France.

*Corresponding author: julie.aleman@univ-montp2.fr

5.1 Abstract

The aim of this study is to better understand the composition of phytolith assemblages, and their influxes, in recent lake sediments by confronting them with land-cover assessment of the vicinity. We focused on three lakes in the Central African Republic, situated in a savanna, in a mosaic of forests and savannas, and in a forest. We found the local environment of the lake to be crucial to interpret current and past assemblages, and the ratio of dicotyledon *versus* Poaceae (D/P index). Indeed, the presence of a riparian forest in an open or close environment had no impact on phytolith assemblages or D/P, reflecting the local and regional landscapes. Conversely, the presence of a marsh in a forested environment totally masked the landscape, with only the very local environment of the lake being recorded. We additionally showed a high correlation between Poaceae phytolith influxes and CHAR for the two lakes surrounded by a riparian forest. This finding, associated with a high percentage of Poaceae burned phytoliths could evidence that Poaceae phytoliths are mainly transported by wind, through ash clouds produced by fires.

Key words: phytolith, burned phytolith, lake sediments, D/P, taphonomy, charcoal

5.2 Introduction

Long-term ecological records from lake sediments are crucial to understand vegetation responses to climatic changes and anthropogenic pressure, especially in tropical environments. In particular, they can help understanding the respective roles of climate and fire in initiating and maintaining savannas (Vincens et al., 1999). Among the paleo-environmental proxies available to study vegetation, phytoliths are increasingly used, especially in tropical environments where diagnostic phytoliths are produced by a great number of the tropical families (Pearsall, 2000; Piperno, 2006) and have proven accuracy to reconstruct woody cover (Bremond et al., 2005a; Aleman et al., 2012). Moreover, phytolith deposition and accumulation are tied to *in situ* plant decay and are highly local (Piperno, 2006), making phytoliths a tool complementary to pollen, which is associated with long

distance dispersal (Nathan, 2006). Reconstructing past phytolith assemblages from lake sediments using modern analogs from soils underneath different kinds of plant communities is commonly used in paleoecology (Fredlund and Tieszen, 1997; Piperno, 2006; Barboni et al., 2007). However, assemblages have mainly been studied in soils (e.g. Fredlund and Tieszen, 1994; Piperno and Becker, 1996; Runge, 1999), rather than in recent lake sediments. The latter remain to be explored to better understand the signal of sedimentary phytoliths in confrontation with present-day vegetation. Indeed, differences in the taphonomic processes (production, transportation, deposition and potential degradation of the bio-proxies) between soil and lake sediments could make difficult to extrapolate calibration assemblages and phytolith indices (e.g. the ratio of dicotyledon *versus* Poaceae, D/P) from one to the other (e.g. Aleman et al., 2012). Our study investigated phytolith assemblages and indices based on sedimentary records from three lakes in Central Africa, located in a savanna, in forest–savanna mosaics, and in forest. We studied the relationships between the very local environment of the lakes and the assemblages’ representativeness, phytolith transport and deposition modes. We assumed that when the lake is surrounded by a riparian forest and act as a physical filter, phytoliths are mainly transported by wind.

5.3 *Material and Methods*

5.3.1 *Study sites and samples*

We studied the sediments of three lakes in the Central African Republic, located in a savanna (Lake Gbali), a forest-savanna mosaic (Lake Doukoulou), and a forest (Lake Nguengué). The climate around lakes Gbali and Doukoulou is tropical with ~1500 mm annual precipitation. The dry season is 4-month, lasting November to February, followed by the wet season, 8-month long (Bangui weather station, Hijmans (2009)). Lake Nguengué experiments a shorter dry season (December-February) and is wetter with an average rainfall of 1738 mm (1982-2007 period, Boukoko Meteorological station, A. Ougou, pers. com.).

Lake Gbali (4°49'07"N, 18°15'46"E; Fig. 1) is a 2-ha shallow lake with a gently sloping bottom (2.00 m depth at the sampling date). It is surrounded by a woody savanna vegetation. The grass cover is dominated by *Imperata cylindrica* (L.) Raeusch. associated with *Cenchrus polystachios* (L.) Morrone and *Hyparrhenia diplandra* (Hack.) Stapf.. The woody cover contains typical fire-resistant trees (*Daniellia oliveri* (Rolfe) Hutch. and Dalz., *Terminalia schimeriana* Hochst., *Prosopis africana* (Guill. & Perr.) Taub., *Hymenocardia acida* Tul.,

Piliostigma thonningii (Schumach.) Milne-Redh., *Sarcocephalus latifolius* (Sm.) E.A. Bruce, *Annona senegalensis* Pers. and *Crossopteryx febrifuga* (Afzel. ex G.Don) Benth.). The lake is surrounded by a 200-m wide riparian forest mainly composed of *Hallea stipulosa* (DC.) Leroy and some *Raphia vinifera* P. Beauv.

Lake Doukoulou (4°15'10"N, 18°25'25"E; Fig. 1) is a 36-ha lake with a gently sloping bottom (2.35 m depth) surrounded by an extensive zone dominated by Poaceae with a gradation of *V. zizanioides*, *I. cylindrica* and *P. purpureum* from the edge of the lake toward savanna. It is surrounded by mosaics of dense savanna (*I. cylindrica*, *Vetiveria zizanioides* L. Nash and *Pennisetum purpureum* Shumach. for the herb layer and, *P. thonningii*, *Erythrina sigmoidea* Hua, *Vitex doniana* Sweet., *Terminalia glaucescens* and very sparse *D. oliveri*, *Albizia zygia* (DC.) J.F.Macbr., for the woody layer) and very degraded forest (*Terminalia superba* Engl. & Diels, *Cola lateritia* K. Schum., *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb. with the presence of *Chromolaena odorata* (L.) R.M. King & H. Rob, which is an alien invasive.

Lake Nguengué (3°45'40"N, 18°07'19"E; Fig. 1) is a 14-ha lake with a gently sloping bottom (2.30 m depth) within a wide riparian forest essentially composed of *Alstonia boonei* De Wild., with some *H. stipulosa* and *Raphia farinifera* (Gaertn.) Hyl. It is located in a mature semi-evergreen forest (*Celtis tessmannii* Rendle, *Trilepisium madagascariense* DC., *Pentaclethra macrophylla* Benth., *Pouteria altissima* (A.Chev.) Baehni, *Triplochiton scleroxylon* K. Schum., *Macaranga barteri* Müll.Arg., *Myrianthus arboreus* P. Beauv.), which is impacted by human presence as attested by ruderal trees (*Elaeis guineensis* Jacq., *P. angolensis*, *Musanga cecropioides* R.Br.).

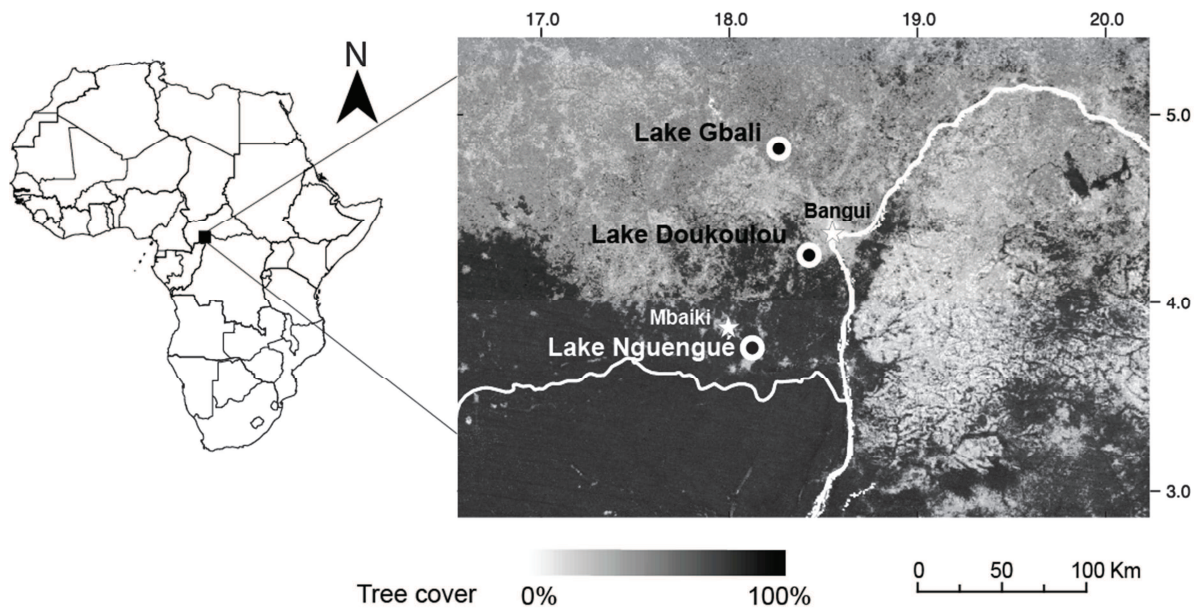


Fig. 1: Location of the three lakes in the Central African Republic on a map showing tree cover (extracted from the Vegetation Continuous Field product of MODIS V3 (Hansen et al., 2003)).

5.3.2 *Sampling and sediment dating*

In each lake, cores of the topmost water-saturated sediments were extracted in December 2010 using a Kajak-Brinkhurst sampler. Lake Gbali, Lake Doukoulou and Lake Nguengué cores depths were of 42, 20 and 36 cm respectively; 12, 12 and 14 samples were taken for phytolith extraction. Dating of the sediment was based on radioactive cosmogenic tracer analysis, ^7Be (half-life = 53.22 days) and ^{210}Pb (half-life = 22.3 years) (Appleby and Oldfieldz, 1992). The age~depth models are fully described in Aleman et al (2013b) and available in Appendix 1 (Fig. S1).

5.3.3 *Phytolith extraction and counting*

Phytoliths were extracted from 5 g of sediments following the protocol described in Aleman et al. (2013a) which involved the main following steps: (1) deflocculation of the sediments with NaPO_3 , (2) dissolution of carbonates using HCl , (3) oxidation of organic matter with H_2O_2 , (4) reduction and removal of iron oxides (5) removal of clay by gravity, (6) drying of the residues with ethanol and (7) densimetric separation of phytoliths in a dense solution of ZnBr_2 ($d > 2.3$). Before drying the phytoliths solution, we added silica microspheres in order

to compute phytoliths concentration and influx (Aleman et al., 2013a). The recovered fraction was mounted on microscope slides on glycerin for 3D observation and counted at 600× magnification. A minimum number of items (microspheres and the most frequent phytolith morphotype with taxonomic significance) was counted to reach an estimation of the total phytolith concentration with a precision of at least $\pm 15\%$ (see Aleman et al., 2013a). The total phytoliths counted was always higher than 450. Only phytoliths greater than 5 μm diameter were counted and classified, as it is the minimum size for determination. The phytolith diagrams were prepared with the TILIA program.

For Grass Silica Short Cells and woody Dicotyledon phytoliths, we differentiated dark opaque phytoliths (potentially resulting from burning of occluded organic material (Parr, 2006; Piperno, 2006)) from light and colored translucent ones that occur naturally in some plants.

The charcoal accumulation rates presented in this study for comparison with phytolith influxes were from Aleman et al (2013b).

5.3.4 *Phytoliths classification and indices*

The classification described in Table 1, and illustrated in Fig. 2, is based on the classification of Twiss et al. (1969) and Twiss (1992), augmented by Mulholland (1989), Fredlund and Tieszen (1994), Alexandre et al. (1997) and Barboni et al. (1999). The phytolith morphotypes were described using the IPCN classification (Madella et al., 2005) and grouped into four categories: (1) the woody dicotyledons, (2) the Grass Silica Short Cells (GSSC) (Mulholland and Rapp Jr, 1992) diagnostic of Poaceae, (3) the family specific morphotypes and (4) the non-diagnostic morphotypes.

We computed the Iph index which is the ratio of Chloridoideae type (saddle) *versus* the sum of Chloridoideae and Panicoideae types (saddle, cross and bilobate) and indicates the dominance of short-grass or tall-grass savannas (Bremond et al., 2008a). We also calculated the D/P index which is the ratio of phytoliths diagnostic of tropical woody dicotyledons (Globular granulate and decorated phytoliths) *versus* GSSC diagnostic of grasses as described in Bremond (2008b).

Table 1: Morphotype classes used in this study.

Plant group	Name	Morphotype description	Size (μm)	Reference
Poaceae (Grass Silica Short Cell)	Bilobate	Bilobates with long or short shanks between the two lobes (Fig. 2.A.a).	10-30	Twiss et al. (1969); Fredlund and Tieszen (1994); Mulholland (1989); Alexandre et al. (1997); Barboni and Bremond (2009); Garnier et al. (2012)
	Cross	Top mirror-image (var.1), or sloping plateau/with raised corners (var. 5/6), Fig. 2.A.d.	10-20	Twiss et al. (1969); Fredlund and Tieszen (1994); Mulholland (1989); Piperno (2006); Garnier et al. (2012)
	Polylobate	Three or more lobes linearly arranged (Fig. 2.A.e).	15-50	Piperno, 2006 #370; Gu et al. (2008); (Eichhorn et al., 2010); Garnier et al. (2012) ; Novello et al. (2012)
	Rondel	Conical, base rounded, top conical or keeled (Fig. 2.A.f).	5-20	Fredlund and Tieszen (1994); Mulholland (1989); Barboni and Bremond (2009); Garnier et al. (2012) ; Novello et al. (2012)
	Conical bilobate	Conical, top truncated and base bilobated (Fig. 2.A.g).	5-15	
	Conical trilobate	Conical, top truncated and base trilobated	5-15	
	Conical quadrilobate	Conical, top truncated and base with four lobes (Fig. 2.A.h).	5-20	
	Long saddle	Tabular long, convex edges longer than concave edges (Fig. 2.A.j).	10-20	Twiss et al. (1969); Piperno (2006); Barboni and Bremond (2009); Garnier et al. (2012) ; Novello et al. (2012)

	Short saddle	Tabular short, with long convex edges or two axes of equal dimension (Fig. 2.A.i).	5-15	Twiss et al. (1969); Bremond et al. (2008b); Garnier et al. (2012); Novello et al. (2012)
	Trapeziform short cell	Short trapeziform, base oval.	8-15	Twiss et al. (1969); Mulholland (1989); Bremond et al. (2008b); Gu et al. (2008)
	Trapeziform bilobate	Short trapeziform, base bilobate (Fig. 2.A.k).	10-20	Gu et al. (2008); Novello et al. (2012)
	Trapeziform trilobate and quadrilobate	Short trapeziform, base with three lobes (Fig. 2.A.l), or four lobes (Fig. 2.A.m).	10-20	Gu et al. (2008)
Woody dicotyledons	Globular granulate	Rough spherical to ellipsoid (Fig. 2.B.a).	10-40	Scurfield et al. (1974); Kondo et al. (1994); Alexandre et al. (1997); Bremond et al. (2005a); Novello et al. (2012)
	Globular decorated	(i) Double globular granulate, symmetrical or dissymmetrical (Fig. 2.B.e). (ii) Triple globular granulate. (iii) Irregular ellipsoid with various surface decorations (Fig. 2.B.c-d)	20-30 20-35 20-60	Runge (1999); Piperno (2006); Neumann et al. (2009); Novello et al. (2012)
	Globular verucate	Tuberculate with small rounded projection (Fig. 2.B.f).	20-30	Novello et al. (2012)
	Sclereid	Elongate bodies with facets	30-150	Runge (1999); Mercader et al. (2000); Neumann et al. (2009)
	Blocky faceted	Multifaceted blocky, polyhedral	30-100	Runge (1999); Mercader (2009); Neumann et al. (2009)

		faceted (Fig. 2.B.g).		
	Blocky granulate	Parallelepipedal to cubic, granulate	20-80	Mercader (2009)
Family specific	Globular echinate (Arecaceae)	Globular to subglobular with conical spines (Fig. 2.C.a).	5-30	Piperno (1988); Runge (1999); Barboni et al. (1999); Mercader et al. (2000); Barboni et al. (2007); Novello et al. (2012)
	Papillae (Cyperaceae)	(i) Polyhedron with conical projection, tabular with a central cone (Fig. 2.C.b-c). (ii) ellipsoid rough with a central cone (Fig. 2.C.d). (iii) Tabular with two or more cones (Fig. 2.C.e).	10-35	Runge (1999); Albert et al. (2006); Gu et al. (2008); Novello et al. (2012) Novello et al. (2012)
Non diagnostic				
Globular	Globular smooth	Globular to sub-globular psilate	10-25	Kondo et al. (1994); Runge (1999); Bremond et al. (2008b); Garnier et al. (2012)
Elongate	Elongate smooth	Elongate, smooth surface, circular in cross section (Fig. 2.C.j).	20-150	Runge (1999)
	Elongate granulate	Elongate, rough surface, circular in cross section	20-150	
	Tracheid	Elongate bodies with annular, helical or reticulate ornamentation (Fig. 2.C.i).	20-150	Kondo et al. (1994); Runge (1999); Piperno (2006); Neumann et al. (2009)

	Elongate dendritic		20-70	Bremond et al. (2005b) ; Gu et al. (2008)
	Elongate triangular psilate	Elongate triangular with edges along the body smooth surface (Fig. 2.C.k).	15-40	Runge (1999); Garnier et al. (2012)
Tabular	Tabular crenate	Tabular/parallelepipedal bodies with smooth, sinuate or echinate margins (Fig. 2.C.m).		Novello et al. (2012)
	Tabular thick sinuate	Thick parallelepiped/sub-cylindroid with psilate texture. One or two sides are sinuate	20-100	Mercader (2009)
Blocky	Blocky smooth	parallelepipedal to cubic blocky, smooth surface (Fig. 2.C.h)	30-70	
	Bulliform cell	Parallelepipedal bulliform cell (Fig. 2.C.g)	20-100	Kondo et al. (1994); Runge (1999); Bremond et al. (2008b); Novello et al. (2012)
	Point-shaped	Spindle and triangular bodies (Fig. 2.C.f)	15-100	Runge (1999); Barboni et al. (1999); Bremond et al. (2008b); Novello et al. (2012)

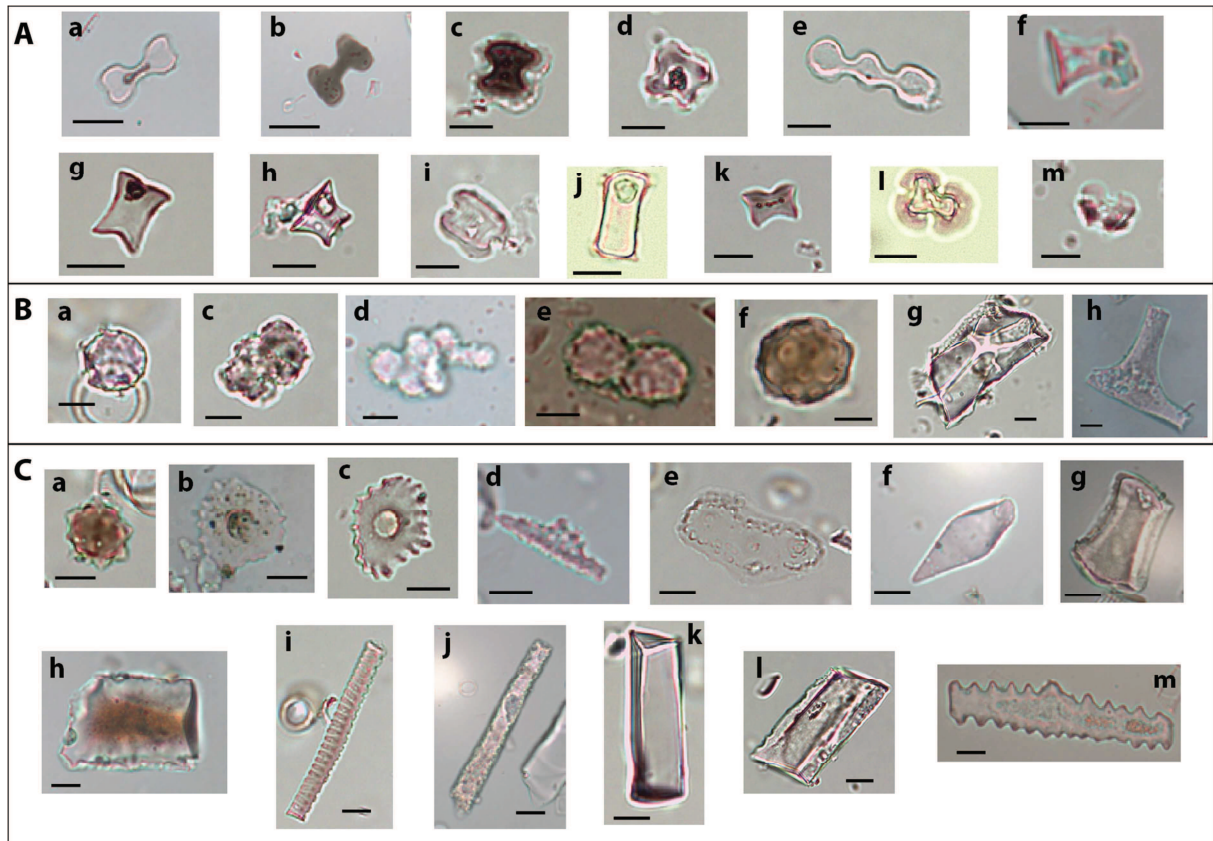


Fig. 2: Phytolith morphotypes from the three lakes' samples. Scale bar is 10 μm . GSSC morphotypes (A): (a) bilobate long, (b) burned bilobate long, (c) burned bilobate short, (d) cross, (e) polylobate, (f) rondel, (g) conical bilobate, (h) conical quadrilobate, (i) short saddle, (j) long saddle, (k) trapeziform bilobate, (l) trapeziform trilobate, (m) trapeziform quadrilobate. Woody dicotyledon morphotypes (B): (a) globular granulate, (b-e) globular decorated, (f) globular verucate, (g) blocky faceted, (h) sclereid. Other morphotypes (C): (a) globular echinate (Arecaceae), (b-e) Papillae (Cyperaceae), (f) point-shaped, (g) bulliform cell, (h) blocky smooth, (i) tracheid, (j) elongate smooth, (k) elongate triangular psilate, (l) tabular, (m) tabular crenate.

5.3.5 Land-cover analysis

We used remote sensing analysis described in Aleman et al (2013b), using images at different dates (1974, 1994, 1995, 1999 and 2005). Two land-cover types were identified, the first corresponding to closed vegetation, *i.e.* forest, the second to open landscape: savanna, fields and pastures which have similar spectral signatures. These two vegetation classes are expected to product contrasting phytolith assemblages. To quantify land-cover changes, for each image and around each lake, we computed the percentages of forested pixels at different

distances from the lake centre (1 to 10 km). We compared the land-cover around each lake with the transformation $\ln(D/P + 1)$. This index is linearly correlated to the leaf area index (Aleman et al., 2012), a measure of vegetation structure. Maps with land-cover around each lake are available in Appendix 2 (Fig. S2).

5.3.6 *Statistical analysis*

We compared the phytolith assemblages between the three lakes by performing a Principal Component Analysis (PCA) using FactoMineR in R statistical software. The morphotypes which were poorly explained by the first two axes of the analysis were removed. To study the relationships between the time series phytolith accumulation rates and charcoal accumulation rates, we performed a cross correlation analysis, using the ‘ccf’ function (Team, 2012).

Charcoal accumulation rates in number (CHAR_n , $\#.\text{cm}^{-2}.\text{yr}^{-1}$) and in area (CHAR_a , $\text{mm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{yr}^{-1}$) are from Aleman et al. (2013b), as well as W/L ratio which corresponds to the width-to-length ratio of charcoal particles.

We compared charcoal accumulation rates and phytolith accumulation rate using a cross-correlation analysis. Indeed, in time series analysis, the cross correlation between two time series describes the normalized cross covariance function. Moreover, it enables to determine time delay between two signals.

5.4 *Results*

5.4.1 *Phytolith concentration and accumulation rates*

The dry matter concentration along the core (Fig 3.a) illustrates the compaction of the sediments with depth. For lakes Doukoulou and Nguengué, the concentration increased until the bottom of the core, whereas for Lake Gbali it stabilized around 20-cm depth and remained constant deeper; there was no more compaction deeper than 20-cm depth. The total phytolith concentration increased with depth with the same pattern for the three cores (Fig 3.b). However, the total phytolith accumulation rates were different between the three lakes (Fig 3.c). Lake Doukoulou experienced the highest total phytolith influx values, except for 1990 to 2010, where the total phytolith influx was highest for Lake Nguengué.

For Lake Gbali, GSSC and D influxes had parallel trends. Since 1950, the globular echinate morphotype, diagnostic of *Arecaceae* had the same tendency (Fig. 3.d). Phytolith

accumulation rates (PAR) and CHAR both decreased since the 2000s. For Lake Doukoulou, GSSC, woody dicotyledons and Arecaceae phytolith influxes have parallel trends along the whole core (Fig. 3.e). From ~1990 there was an abrupt decrease of all phytolith types' influxes until ~2006, where influxes increased again. CHAR seemed to have the same tendency with a peak ~1990, a decrease until ~2005 followed by another increase. For Lake Nguengué, there were few variations of PAR except since the 2000s where there was a peak of PAR followed by a decrease (Fig. 3.f). All the phytolith morphotypes had the same tendency. CHAR followed the same trend, but the increase took place earlier, since the 1950s. Whatever the phytolith type, PAR was always higher in Doukoulou Lake until 1990. For the 2000s, PAR were higher in Nguengué's core.

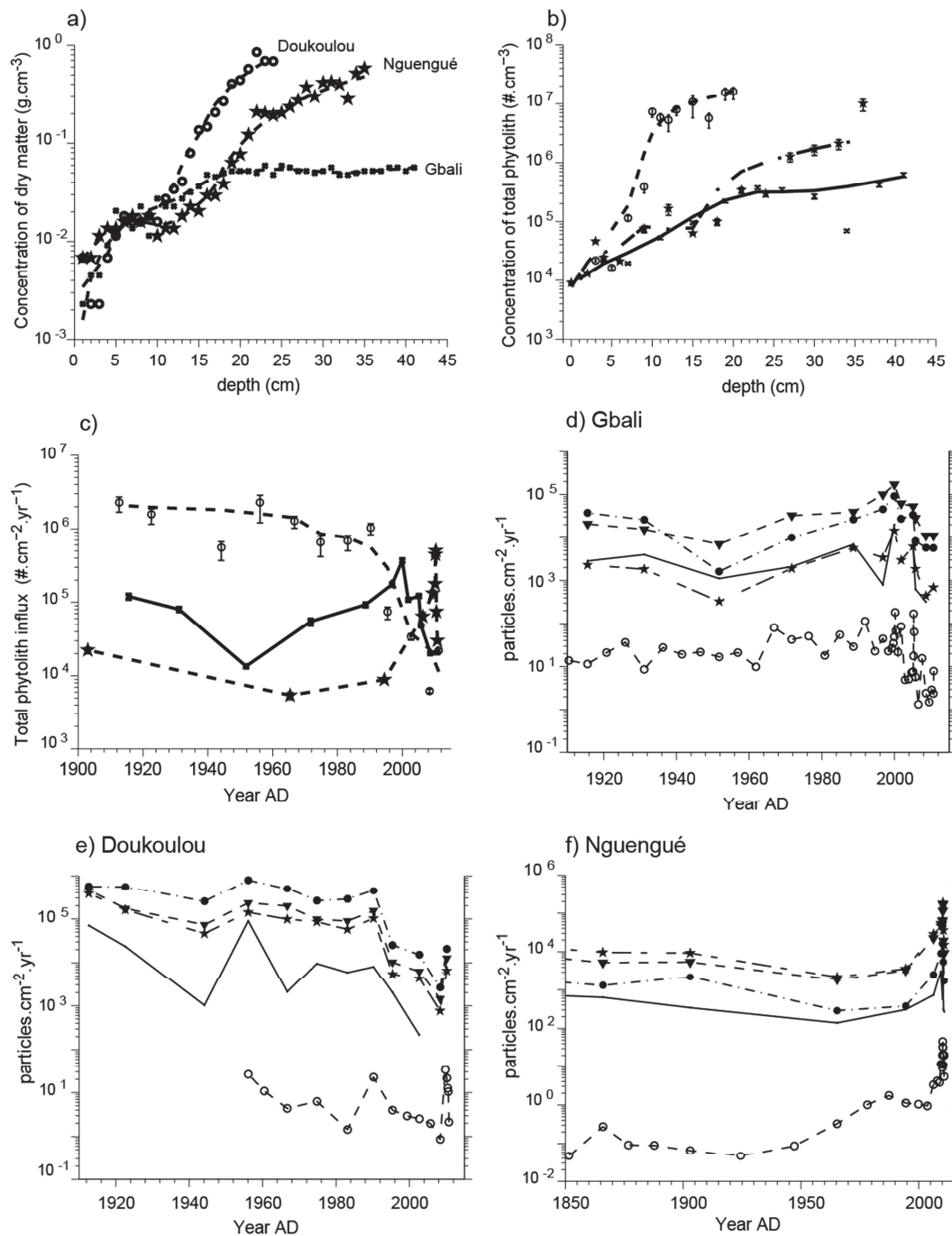


Fig. 3: Variations of dry matter concentration ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) with the cores' depth, for the three lakes (a). Concentration of total morphotypes counted (phytolith. cm^{-3}) versus the depth of the core (b). Influx of total phytoliths ($\text{phytolith}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$) versus the age in year AD (c). Sub-panels d, e and f represent, for each lake, the phytolith accumulation rates of GSSC (●), of D (globular granulate and decorated ★), of Arecaceae (▼) and of other woody dicotyledons (-) expressed in $\text{phytolith}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$ and charcoal accumulation rate (CHAR_n , ○) in $\text{particles}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{yr}^{-1}$.

5.4.2 *PAR and CHAR*

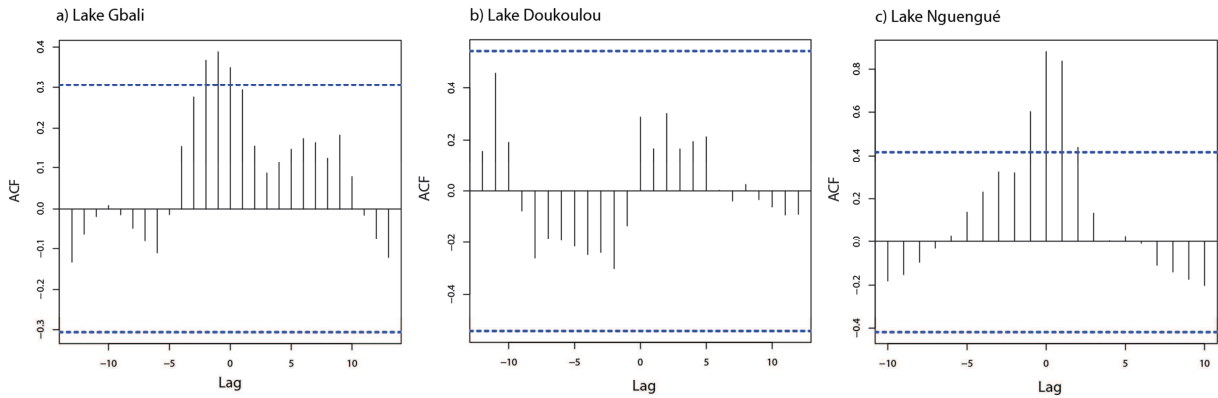
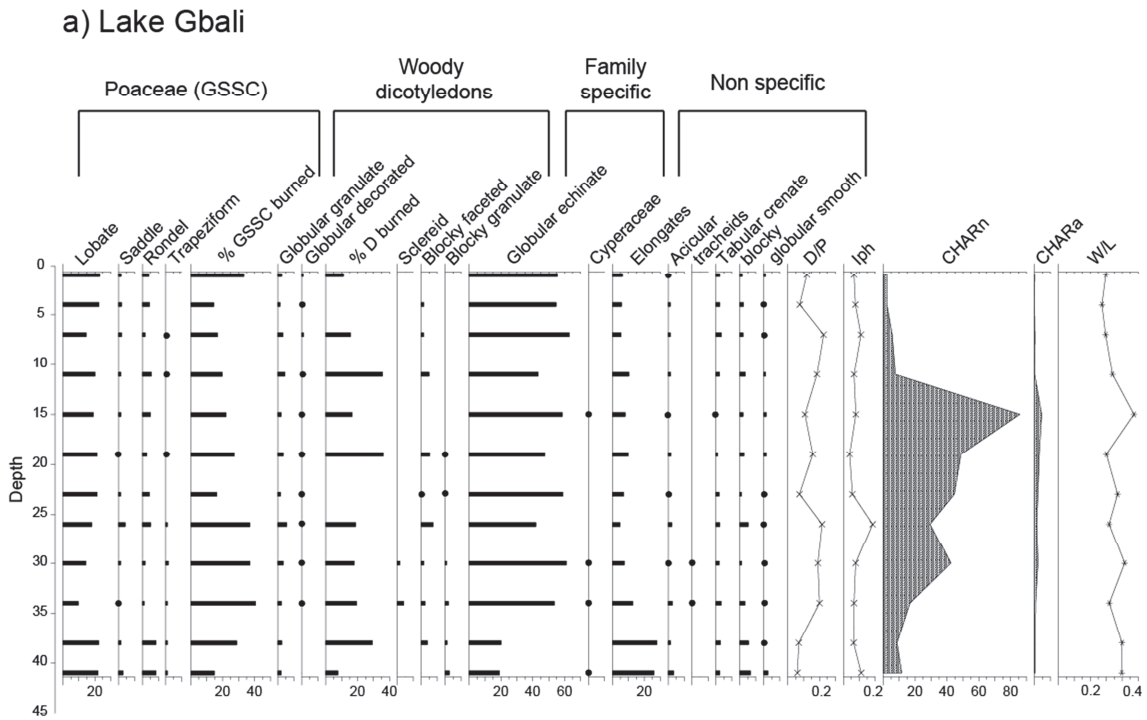


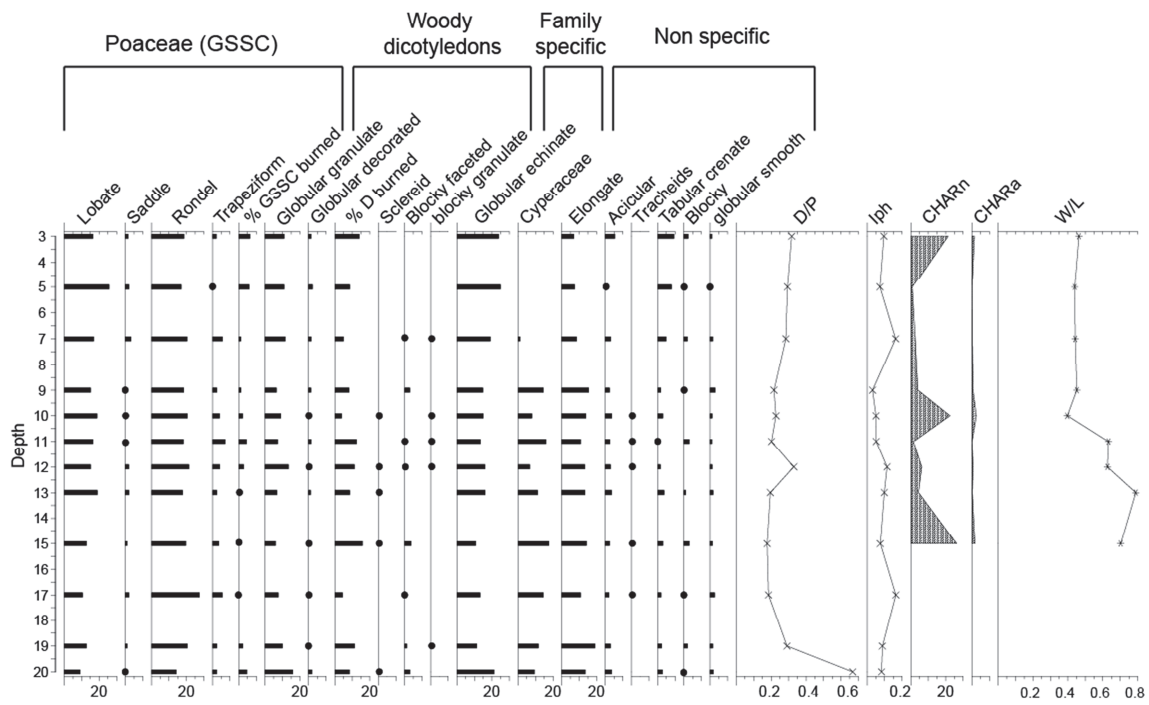
Fig. 4: Cross-correlation between PAR_{GSSC} and $CHAR_n$ for the three lakes (a, b and c). ACF corresponds to the autocorrelation function coefficient. The lag time is expressed in year.

The cross-correlation analysis showed that PAR_{GSSC} and $CHAR_n$ are correlated for the lakes Gbali and Nguengué, whereas it is not the case for Lake Doukoulou. For lakes Gbali and Nguengué, lag time between the two time series is 0 centered.

5.4.3 *Phytoliths assemblages and indices*



b) Lake Doukoulou



c) Lake Nguengué

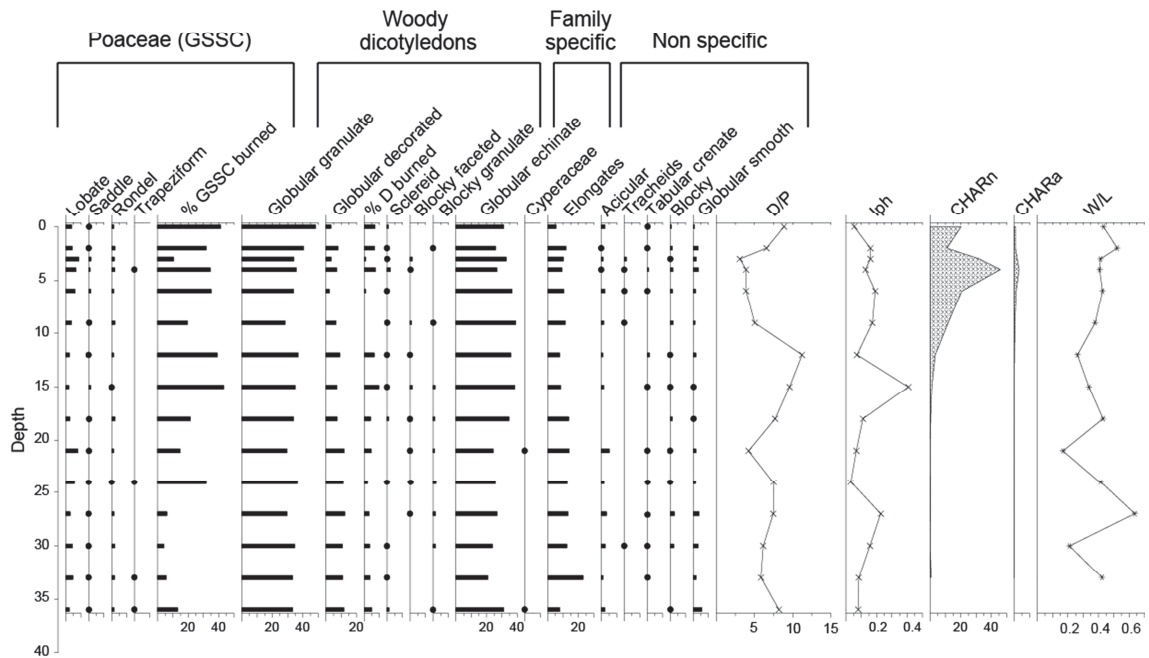


Fig. 5: Phytolith percentage diagram for the three lakes (a, b and c). Abundances lower than 1% are figured by a dot. The D/P and Iph index are also represented, as well as CHAR_n (#.cm⁻².yr⁻¹), CHAR_a (mm².cm⁻².yr⁻¹) and the W/L ratio (see Aleman et al. (2013b)).

For Lake Gbali, the globular echinate morphotype dominated the signal aside with the lobate morphotypes (Fig. 5.a), and among them essentially bilobate and cross (Fig. 2.S.a-f). The

elongated morphotypes were also well represented. The percentages of burned phytoliths, both GSSC and woody Dicotyledons, were high. The D/P ratio was stable and < 0.25 and the Iph was characteristic of a tall grass savanna (Fig. 6). Lake Gbali woody Dicotyledon assemblage was dominated by globular granulate and blocky faceted morphotypes (Fig. 3.S.g-k). For Lake Doukoulou, the phytolith signal was dominated by the rondel morphotype and the Cyperaceae (Fig. 5.b). The elongated morphotypes were well represented in the assemblage. The percentage of GSSC burned was very low ($< 6\%$ of total GSSC) compared to the percentage of burned woody dicotyledon phytoliths ($> 17\%$ of total D). The D/P ratio is low all along the sequence (< 0.4) with an increase at 20 cm where D/P reached 0.6. The Iph index was characteristic of a tall grass savanna (Fig. 6). For Lake Nguengué, globular granulate and echinate dominated the assemblage (Fig. 4.c). The elongated morphotypes were well represented in the signal. The percentage of GSSC burned was high ($> 10\%$ of the total GSSC), but the percentage of D burned was low ($< 10\%$ of the total D). The D/P ratio was very high with values reaching 11 and always > 3 .

There were no temporal changes in the assemblages of lakes Gbali and Doukoulou (Fig. 5), whereas the influxes illustrated a recent decrease in phytoliths accumulation (Fig. 4). For Lake Nguengué, there was an increase in the percentage of GSSC burned from 25 cm depth.

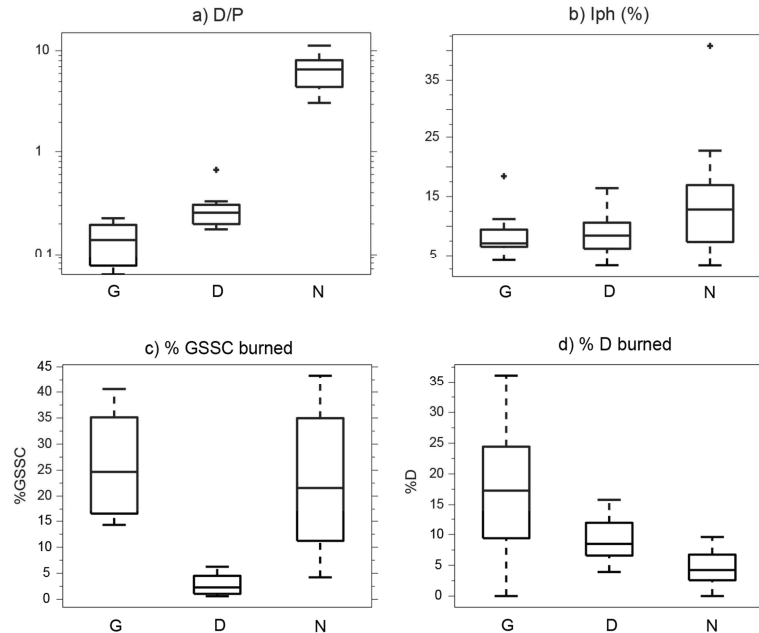


Fig. 6: Boxplot of D/P index (a), Iph index (b) and the burned phytoliths (GSSC: (c) and D (d)). G is lake Gbali, D is lake Doukoulou and N is lake Nguengué.

5.4.4 *Assemblages' signature for the three lakes*

The three lakes were well discriminated by the phytolith morphotypes: the two first axes explained 68% of the variance (Fig. 7). Lake Gbali was discriminated by globular echinate and blocky morphotypes, along with bilobate and high percentages of D burned. Lake Doukoulou was mainly characterized by trapeziform short cells, rondel and papillae forms, as highlighted when comparing morphotypes' boxplots between the three lakes (Fig. 2.S). Lake Nguengué was well described by globular granulate and decorated morphotypes, characteristic of a forest environment. Finally, percentage of GSSC burned was highly explicative of lakes Gbali and Nguengué. Indeed, Lakes Gbali and Nguengué had high GSSC burned percentage (> 10%) and greater than lake Doukoulou's values (Fig. 6). Lake Gbali had the highest percentage of D burned, and Lake Nguengué the lowest.

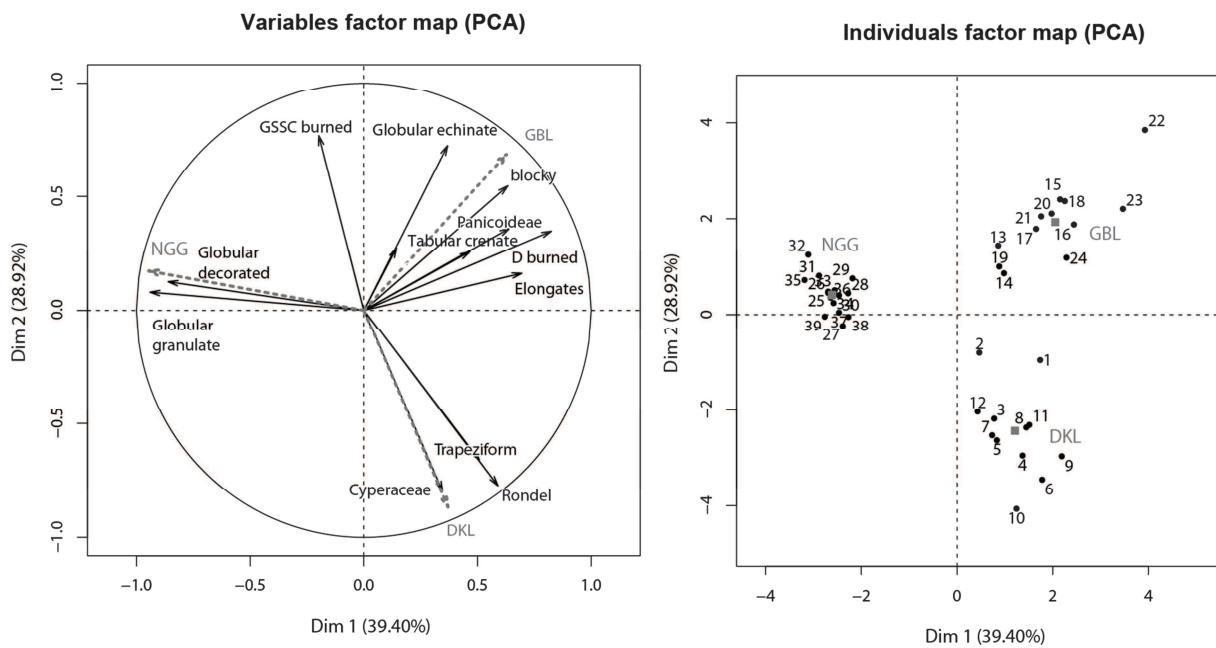


Fig. 7: Ordination diagram of the phytolith morphotypes based on a principal component analysis of the samples for the three lakes.

5.4.5 *D/P values versus land-cover transformation*

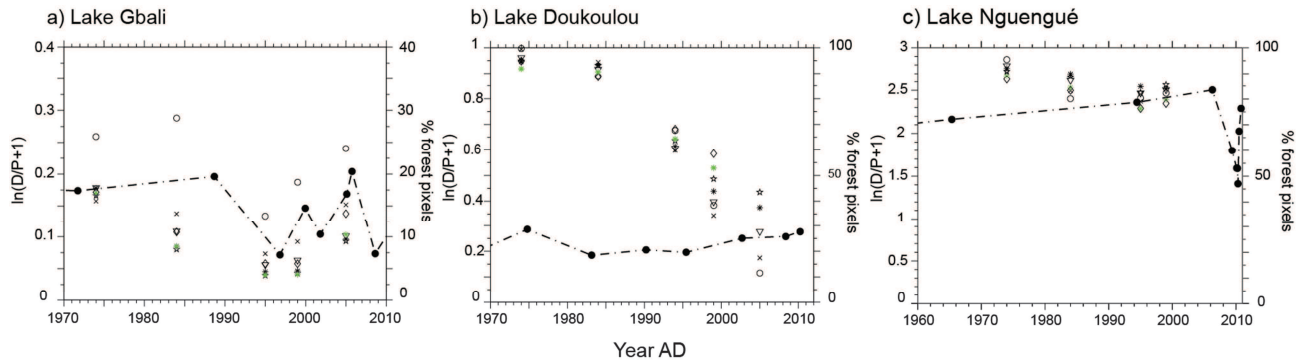


Fig. 8: Comparison between $\ln(D/P+1)$, linearly correlated to the vegetation structure, and the percentage of forest pixels from the land-cover analysis.

For Lake Gbali, $\ln(D/P+1)$ values were low (< 0.25) but with some variations (Fig. 8.a). From 1990, the global increase in percentages of forest pixels seems to match the increase in D/P . Recently the D/P index was decreasing. For Lake Doukoulou, $\ln(D/P+1)$ was low with values < 0.3 . The landscape suffered a drastic opening from a forest to a most open landscape starting between 1980 and 1990 (Fig. 8.b), whereas $\ln(D/P+1)$ was stable. For Lake Nguengué, $\ln(D/P+1)$ values were high (Fig. 8.c). The D/P index increased from 1960 to 2006 to reach a value of 2.5, then the values decreased abruptly in 2009, and increased again in 2010. However, these points correspond to 1 year of accumulation (2010 – 2011). So if we average them, the value reached is 1.7. The landscape around Lake Nguengué has evolved from a closed forest to a more degraded forest with opened patches (Aleman et al., 2013b).

5.5 Discussion

We investigated the phytolith content of three sediments cores, extracted in three lakes surrounded by contrasted environments. We aimed to explore the role of the local environment of the lake in phytolith assemblage's representativeness. We thus compared their assemblages, computed as percentages of the total number of phytoliths, the indices I_{ph} , D/P and their phytolith influxes. Furthermore, we showed that charcoal accumulation rates and Poaceae accumulation rates were correlated for lakes Gbali and Nguengué.

5.5.1 The phytolith assemblages for the three lakes

Lake Gbali total phytolith assemblage was dominated by the Arecaceae morphotype, which comes from the riparian forest surrounding the lake. Even if the Palmae are not dominant in the riparian forest, they are known to produce a high number of phytolith (e.g. Piperno, 2006). Then, the assemblage was dominated by GSSC phytoliths, and among them by bilobate and cross. This is consistent with a tall-grass savanna (Iph < 40% (Bremond et al., 2008a)) dominated by Panicoideae. Among the woody dicotyledon morphotypes, aside with globular granulate, blocky faceted and granulate dominated the assemblage as attested by the PCA analysis. These morphotypes could be produced by the riparian forest as well. Lake Doukoulou was discriminated by rondel, trapeziform and Papillae morphotypes (PCA, Fig. 6), and the GSSC dominated the total assemblage. Both rondel and trapeziform short cell types are mainly produced by the Pooideae subfamily (Twiss et al., 1969), which are C3 grasses. This result is very puzzling since Lake Doukoulou is situated in an area also dominated by Panicoideae (*I. cylindrica*, *V. zizanioides* and *P. purpureum*). Borba-Roschel et al. (2006) suggested that a rondel-concave morphotype could be produced by *Rhynchospora emaciata*, a Cyperaceae. We extracted phytoliths from *R. emaciata*, *V. zizanioides*, *Cyperus flabelliformia* and *Nymphaea lotus* L., without founding any rondel type. So, up to now, we do not know the specie of the grass that produced the rondel phytoliths. The high proportion of Papillae morphotype is characteristic of the presence of Cyperaceae. The globular echinate phytoliths are the third most important morphotype of the total assemblage. They were reported in the botanical survey of the lake surrounding as part of the swampy area. Amongst the woody dicotyledon assemblage, the globular granulate and decorated dominated consistent with the presence of a secondary forest around the lake. For Lake Nguengué, the globular granulate and echinate dominated the total phytolith assemblage. The echinate morphotypes are produced by the Arecaceae present in the riparian forest, surrounding the lake. The globular granulate and decorated are characteristic of the tropical forest. Surprisingly, there were only few blocky morphotypes and sclereid, whereas they were found in tropical forest soils (Runge, 1999). Among the GSSC, the bilobate and the cross were the most represented, associated with saddle types.

The elongated types are present in the three lakes, which makes it difficult to identify an origin, grass or tree.

5.5.2 Phytolith transportation modes depend on the lake's local environment

The percentages of GSSC burned deposited are higher in lakes Gbali and Nguengué than in Lake Doukoulou and PAR_{GSSC} and $CHAR_n$ are correlated for these two lakes. This can be two indirect evidences for phytolith transportation and deposition: for the two lakes with a riparian forest, there were more burned grass phytolith which were related to charcoal particles and then wind move ash clouds. Indeed, it is known that in open environment, the eolian transportation of phytoliths in ash and dust is important (Fredlund and Tieszen, 1994). Thus, in Lake Nguengué, the percentage of burned grass phytolith is high but not the percentage of burned woody dicotyledon phytolith. In the degraded forest surrounding the lake, only open patches burned and phytoliths are transported by wind. The woody dicotyledons phytoliths are mainly from the stand vegetation around the lake (Piperno, 2006) and the lake's watershed (Kealhofer and Penny, 1998). For Lake Gbali, there were both high percentages of burned grass and woody dicotyledon phytoliths, probably stem from burned tree seedlings or leaves from deciduous savanna trees (Bond and Keeley, 2005; Gignoux et al., 2009).

For Lake Doukoulou, there were very few burned phytoliths that would indicate that eolian transportation is not the main deposition mode, but there is probably also direct run off as it is the case for charcoal particles deposition (Aleman et al., 2013b).

5.5.3 Phytolith influxes

Phytolith influx can be used as a complementary tool to interpret phytolith assemblages. Indeed, for Lake Doukoulou the change in land-cover, from a forest to a mosaic of savannas and forests, was neither recorded by the phytolith assemblage, nor by the D/P index. Conversely, phytolith influxes of GSSC, D and Palmae suffered a decrease during the change. This decrease is uneasy to interpret but a probable explanation would be that a decrease of the swampy area around the lake could explain the decrease in GSSC and Palmae influxes, and the deforestation the decrease in D influx. GSSC PAR for Lake Doukoulou were the highest compared to the two other lakes. Several explanations are possible: (i) the ecosystem around the lake is more phytolith productive, especially regarding grass phytolith production; (ii) phytolith transportation mode is different between the three lakes. Indeed, lakes Gbali and Nguengué are surrounded by a riparian forest that could play the role of a physical filter, as it was the case for charcoal particles deposition (Aleman et al., 2013b).

5.5.4 *Effect of the local environments of deposition sites*

For Lake Gbali, D/P values are consistent with an open savanna (Bremond et al., 2005a; Aleman et al., 2012). The large riparian forest around the lake did not hide the savanna signal, probably due to the high production of phytoliths by Poaceae (Piperno, 2006) from the savanna, whereas the trees of the riparian forest produced less phytoliths.

For Lake Doukoulou, D/P values were low along the whole sequence whereas the landscape around the lake suffered an abrupt change. Before ~1990, the area around the lake was forested, whereas D/P was < 1. This could be explained by the large marsh of Poaceae around the lake that probably produces much more phytolith, directly in the lake, than the forest around (Fredlund and Tieszen, 1994). This “edge” effect would be of great interest for long-term reconstruction since in some cases, as Lake Doukoulou, D/P ratio indicates a savanna whereas the landscape around the lake is/was actually a forest. In this case, the phytolith signature corresponds to the lake’s shores characterized by an association of Cyperaceae and Poaceae; assemblages as well as indices need to be interpreted with caution and GSSC do not constitute a savanna’s marker, which is confirmed by the very few GSSC burned percentage.

For Lake Nguengué, the signal and D/P values were characteristic of a forest. The D/P increased from ~1900 to 2006, whereas the forest became perturbed since ~1950 which opening patches of fields and pastures (Aleman et al., 2013b). D/P did not record these small openings, unless recently where values became lower. Nevertheless, D/P > 1 are difficult to interpret and existing calibrations between D/P and LAI (Leaf area index) for example did not reach value > 6 (Bremond et al., 2005a; Aleman et al., 2012).

Thus, whereas phytolith assemblages and D/P index in soil directly record the standing vegetation (Piperno and Becker, 1996; Runge, 1999; Bremond et al., 2005a; Aleman et al., 2012), different taphonomic processes take place for lake sediment records.

5.5.5 *Phytolith source area*

Obviously, the phytolith source area from lake sediment contents would depend on the organization of the lake, the size of the watershed but also on the type of producer in the surrounding of the lake (Piperno, 2006). Unlike pollen, phytoliths are not from a plant structure dedicated to dissemination. Thus, for them to be dispersed, their plant contents must die and be released into the environment. In a lake not flooded by streams, the phytolith signal

is mainly local to extra-local (Piperno, 2006). We showed that the configuration of the lake is indeed important. The presence of an area of Poaceae in the direct surrounding of the lake can lead to a “super-local” signal which has nothing to do with the local or regional landscape. Conversely, if there is a riparian forest around a lake situated in an open environment, the regional signal is not hidden by this forest, mainly due to the most important phytolith production by Poaceae (Piperno, 2006). Moreover, the woody dicotyledons signal is not only “super-local” and from the riparian forest since we showed that an important part of these phytoliths are burned and then probably come from the savanna burning. In the case of a forest, phytolith are mainly from a local origin, but if there are frequent fires in the area, the phytoliths from fires could be transported and deposited.

An interesting perspective would be to combine pollen and phytoliths, since pollen represents a regional signal. Thus, a discrepancy between phytolith and pollen assemblages could indicate that the local environment of the lake masks the regional landscape.

Acknowledgements

This study was financially supported by the French National Research Agency (ANR, 2008-29489-62704-33) through the ErA Net BiodivERsA CoForChange project. The PhD thesis of JCA is co-supported by the French CNRS, CIRAD and EPHE.

5.6 Appendix 1: Age~depth models of the three lakes

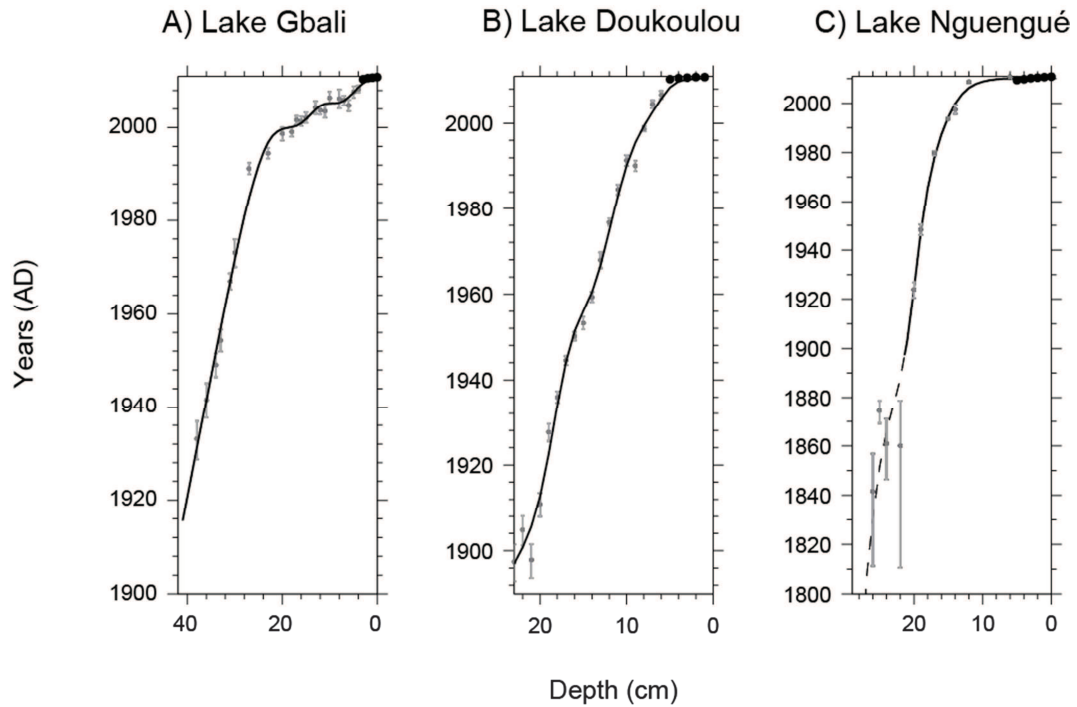


Figure 1.S: Computed age~depth model (CIC) represented by solid lines for the three lakes. The dates are inferred from measured ^{210}Pb (grey points and error-bars) and ^7Be (black points and error-bars smaller than the dots), from Aleman et al. (2013b).

5.7 Appendix 2: Land-cover analysis around the three lakes

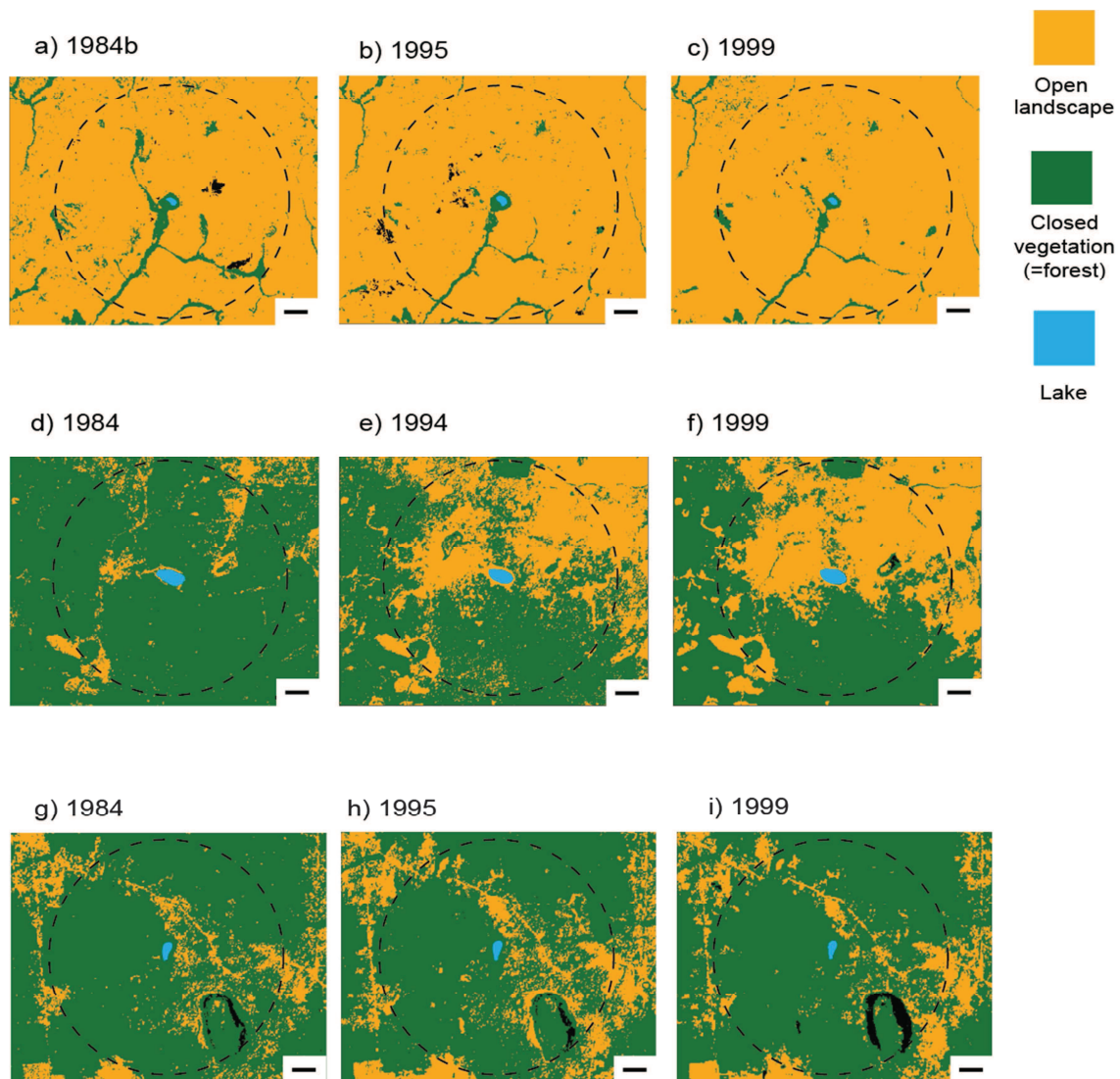


Figure 2.S: Maps of land cover classification for the three lakes are shown for 1984 (a, d and g), 1994 for Lake Doukoulou (e) or 1995 for Lakes Gbali and Nguengué (b and h) and 1999 (c, f and i). The black lines on the maps correspond to 1km, and the lake is represented in blue at the centre of each map, the circles of dotted lines have a 5 km radius from the centre of the lake.

5.8 Appendix 3: Boxplots of phytoliths' morphotypes

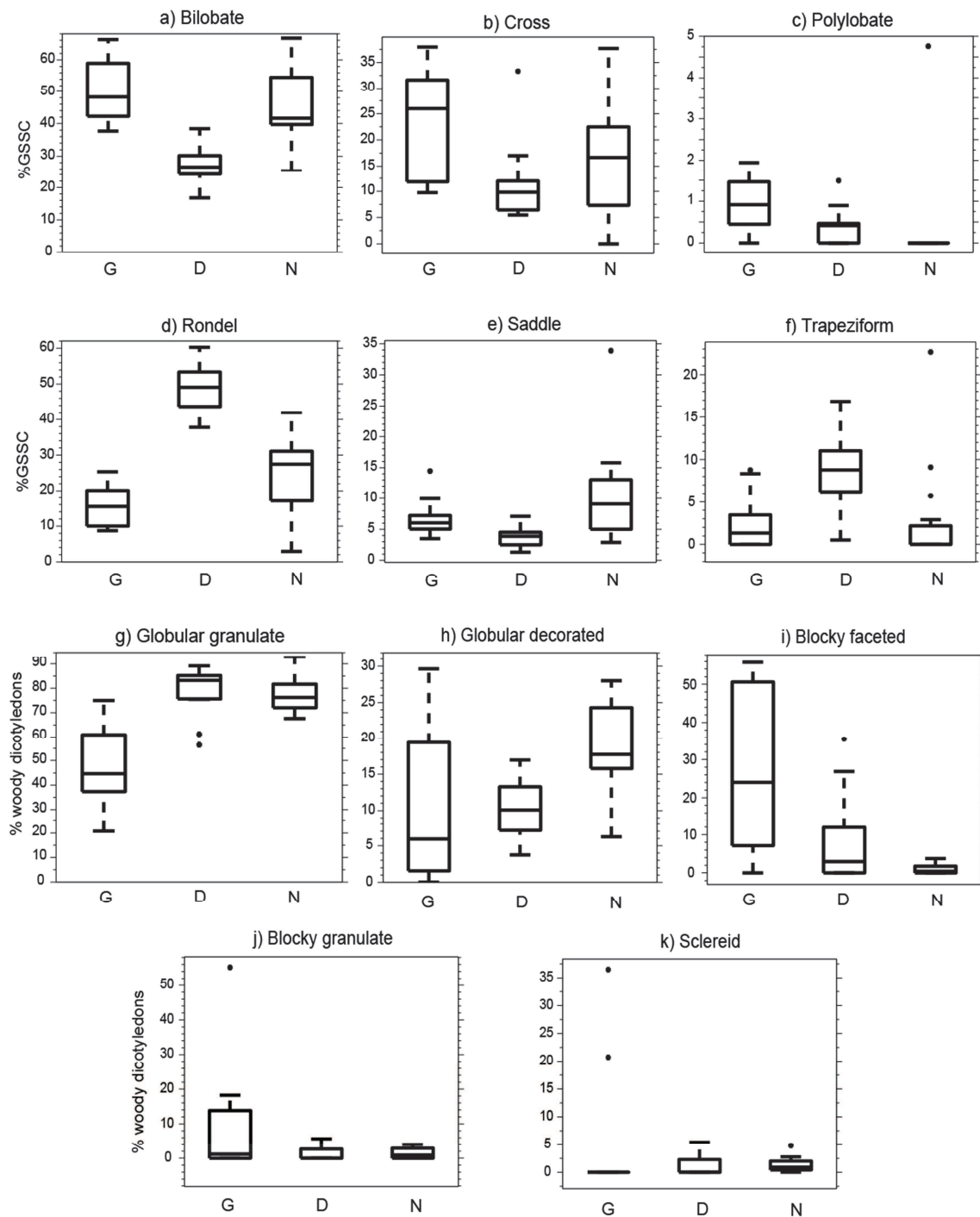


Figure 3.S: Boxplots describing the GSSC types for the three lakes (G: Gbali, D: Doukoulou, N: Nguengué, a-f) and describing the woody dicotyledon phytolith morphotypes for the three lakes (g-k).

Chapitre III : Synthèse et discussion

Les résultats de cette thèse permettent de mieux comprendre le fonctionnement écologique des savanes tropicales, en prenant comme zone d'étude l'Afrique centrale. Deux approches ont été utilisées, la première consistant à étudier la structure de la végétation et ses déterminants sur une large échelle spatiale, la seconde consistant à les étudier en un endroit donné mais sur une longue échelle temporelle, c'est-à-dire de substituer l'espace par le temps (approche paléo-écologique). Par la première approche, nous avons ainsi montré qu'il existait plusieurs états stables de savane, et non un seul comme cela a été montré dans les études récentes (Hirota et al., 2011; Staver et al., 2011b). Nous avons modélisé les différents états de végétation (quatre classes de savane et une classe de forêt) en utilisant une régression logistique multinomiale et comme variables explicatives le déficit hydrique cumulé annuel, la fréquence des feux, la densité de population, l'intensité d'utilisation des terres (pâturages et culture) et le type de sol. Les différentes classes de végétation répondent différemment aux déterminants et en conséquence aux changements globaux en cours.

La deuxième approche, paléo-écologique, a nécessité plusieurs calibrations préliminaires afin de mieux maîtriser les outils (bio-indicateurs) choisis. Nous avons d'abord utilisé un modèle statistique basé sur plusieurs indicateurs paléo-environnementaux (AP/NAP, D/P et $\delta^{13}\text{C}$) afin de reconstruire quantitativement le couvert arboré. Cependant, cette étude a soulevé des questions, notamment taphonomiques, sur les conditions d'utilisation d'un modèle calibré à partir d'échantillons de sol et appliqué à des sédiments lacustres. Afin d'en savoir plus sur la taphonomie d'un type de bio-indicateur, les phytolithes, déposés dans des sédiments lacustres, nous avons mis au point une méthode de calcul des influx par l'utilisation de microbilles de silice. Nous avons également mis au point un abaque permettant d'estimer facilement le nombre de phytolithes à compter en fonction de la précision désirée et du ratio entre phytolithes et microbilles. Puis nous avons étudié les assemblages et indices phytolithiques contenus dans les sédiments récents de trois lacs. Nous avons montré que la connaissance de l'environnement local du site d'enregistrement était essentielle pour pouvoir interpréter correctement les assemblages et les indices dérivés, notamment le D/P. Enfin, nous avons montré que les charbons sédimentaires tropicaux permettaient d'étudier l'histoire des feux et le type de biomasse brûlée autour d'un lac.

1. Approfondir les processus taphonomiques pour mieux reconstruire

Certains processus taphonomiques sont largement étudiés, notamment en ce qui concerne le transport et l'origine des charbons (e.g. Clark, 1988; Lynch et al., 2004; Higuera et al., 2007; Peters and Higuera, 2007) ou des pollens (e.g. Prentice, 1985; Sugita, 1993, 1994; Bunting et al., 2004), mais essentiellement dans les zones tempérées et boréales. Dans les écosystèmes tropicaux en revanche, les relations contemporaines entre bio-indicateurs et végétation sont encore très peu connues, ce qui constitue une limite importante à l'étude des écosystèmes passés (e.g. Vincens et al., 2000; Lézine et al., 2009).

1.1 Phytolithes et pollens, deux outils complémentaires de description des communautés herbacée et arborée

En région tropicale, les pollens permettent d'identifier de nombreux taxons (genres et familles) d'arbres de savanes et de forêt (e.g. Elenga et al., 1994; Vincens et al., 2003; Vincens et al., 2006; Vincens et al., 2007b). Ils constituent donc un outil très intéressant pour étudier les modifications de ces communautés. Le pollen constitue ainsi le bio-indicateur paléo-environnemental le plus utilisé pour reconstruire l'histoire du bloc forestier africain (e.g. Maley and Brenac, 1998; Ngomanda et al., 2009b). En effet, il permet d'identifier les arbres pionniers et de suivre la recolonisation de la savane par la forêt. Cependant, les pollens ne permettent d'identifier les graminées qu'au niveau de la famille (e.g. Bush, 2002). Leur utilisation pour reconstruire la végétation en savane est donc plus sujette à question. Au contraire, les phytolithes identifient les graminées au niveau de la sous-famille, parfois du genre et même de l'espèce, alors qu'ils ne permettent d'identifier que le niveau 'Dicotylédone' chez les arbres (Piperno, 1988; Pearsall, 2000; Piperno, 2006). Ainsi, dans l'étude correspondant à l'article 5, il n'a pas été possible d'identifier la part des phytolithes de Dicotylédones provenant de la ripisylve des lacs et celle venant du paysage lui-même. Les pollens cependant, permettraient d'identifier la végétation provenant du rivage (Article 2). L'étude des assemblages polliniques dans les mêmes paléo-séquences permettrait de quantifier l'apport de la ripisylve dans ces assemblages. Cette information serait d'une grande utilité pour tester notre hypothèse suggérant que celle-ci ne masque pas le signal régional de la végétation. En outre, il est important lors de l'étude de la végétation du paysage et de l'indice pollinique correspondant, AP/NAP, d'exclure les pollens provenant de la ripisylve car

ils sont susceptibles d'induire un biais en augmentant artificiellement la quantité d'arbres (Article 2).

1.2 Importance de l'environnement local du site d'enregistrement

Les modes de transport et de dépôts dépendent à la fois du type de bio-indicateur étudié et de l'archive concernée. Lorsque l'on étudie des sols, qu'ils soient modernes ou anciens, il est assez difficile de connaître l'origine spatiale des bio-indicateurs (e.g. Piperno and Becker, 1996 ; Pearsall, 2000; Piperno, 2006). En revanche, dans le cas d'un lac par exemple, c'est le bassin versant essentiellement qui va contraindre l'enregistrement, du moins s'il n'y a pas de connexion avec un cours d'eau, contemporaine ou passée (e.g. Birks, 1996; Pearsall, 2000; Birks and Birks, 2006; Piperno, 2006). Dans l'article 2, nous avons mis en relation plusieurs bio-indicateurs (pollens, phytolithes et isotopes du carbone) contenus dans des sols modernes avec le LAI (indice de surface foliaire), qui représente une mesure de la structure locale de la végétation (couvert arboré). Il existe cependant une différence importante concernant l'origine de ces trois bio-indicateurs. En effet, phytolithes et pollens peuvent être transportés par le vent sur plusieurs kilomètres (Sugita et al., 1999 ; Piperno and Jones, 2003 ; Bunting et al., 2004; Piperno, 2006), phénomène renforcé dans des environnements ouverts comme les savanes qui subissent des feux fréquents produisant des cendres et des charbons qui peuvent contenir des phytolithes (e.g. Pearsall, 2000; Piperno, 2006). De plus, les pollens anémophiles sont transportés sur de grandes distances (Sugita et al., 1999) et représentent souvent un signal plus éloigné du point d'étude que les phytolithes. *A contrario*, les isotopes du carbone proviennent de la matière organique issue de la végétation juste au-dessus du sol, qui est très peu transportée sauf par ruissellement (e.g. McPherson et al., 1993; Boutton et al., 1998; Cerling et al., 2011).

Dans le cas d'un environnement lacustre, le signal enregistré dans les sédiments dépend de la morphologie du site d'étude : surface du lac, taille du bassin versant, végétation autour du lac pour n'en citer que quelques-uns. Ainsi, les pollens et les phytolithes produits par la ripisylve peuvent générer un biais dans l'interprétation des enregistrements passés. En effet, l'étendue de ce type de végétation et sa composition peuvent varier en fonction des fluctuations du niveau du lac mais indépendamment de tout changement de structure de la végétation dans le paysage (Article 5). Par exemple, dans le cas du lac Doukoulou, la présence d'une zone graminéenne située directement autour du lac masque totalement le signal de la végétation extra-riveraine : alors que le lac est situé en forêt, le signal phytolithique est celui d'une

savane (Article 5). Alors que l'on aurait pu penser le contraire (Piperno, 2006), la présence d'une ripisylve constituée d'arbres autour d'un lac situé en savane ne masque pas le signal de la végétation située au-delà de cette ripisylve (Article 5). Cette différence est probablement due à la grande productivité en phytolithes des graminées comparée à celle plus faible des arbres (Piperno, 1988 ; Piperno, 2006) ce qui génère une sous-représentation des arbres dans les assemblages de phytolithes. Analyser l'environnement autour du lac est donc primordial pour une interprétation correcte de l'assemblage en phytolithes. Bien que de nombreuses études en signalent l'importance (Birks and Birks, 1980; Piperno, 1988; Piperno and Pearsall, 1993; Birks, 1996; Pearsall, 2000; Piperno, 2006), aucune n'a testé la réelle influence de la végétation locale autour des lacs sur l'enregistrement des bio-indicateurs en zone tropicale. D'un autre côté, l'influx en phytolithes dans les lacs n'était jusqu'alors pas estimé de façon systématique du fait de la difficulté de mise en place de cette méthode (Piperno, 1993; Gil et al., 2006), et ce malgré l'importance de cette information pour la reconstruction de la végétation passée (Abrantes, 2003; Piperno, 2006). Le calcul de ces influx peut par exemple permettre d'étudier la productivité de l'écosystème en phytolithes, la mise en place d'une ripisylve ou d'une zone graminéenne autour du lac (Article 4). Nous avons donc mis au point un protocole permettant de calculer facilement et précisément ces influx (Article 4). Dans le cas de la zone graminéenne, une augmentation importante des influx de graminées serait enregistrée, sans changement de l'influx des arbres. Mais une analyse complémentaire avec les pollens permettrait de déterminer la contribution des espèces aquatiques et marécageuses de façon plus précise (Article 2, Lézine and Casanova, 1989).

Nous avons montré que la présence d'une ripisylve constituait un filtre physique aux dépôts dans les lacs des charbons d'une part (Article 3) et des phytolithes d'autre part (Article 5). Dans le premier cas, c'est la taille moyenne des particules de charbons qui est un indicateur de la présence d'un filtre : des charbons plus petits sont déposés car ils sont transportés par le vent au-dessus de la ripisylve (Clark, 1988; Higuera et al., 2007; Peters and Higuera, 2007). Dans le second cas, c'est la quantité de phytolithes brûlés qui sert d'indicateur car ils suggéreraient un transport par voie aérienne exacerbé lors de feux (e.g. Parr, 2006; Piperno, 2006). A l'appui de cette proposition, nous avons montré que les influx de charbons et de phytolithes de Poacées étaient corrélés dans le cas de la présence d'une ripisylve, et non-corrélés dans le cas d'un lac entouré d'une zone marécageuse (Article 5).

Ces résultats sont fondamentaux pour une interprétation correcte des bio-indicateurs contenus dans des carottes sédimentaires en zone tropicale (Nelson et al., 2012; McGlynn et al., 2013). Pour améliorer les interprétations faites dans l'Article 5, il serait pertinent d'étudier les

assemblages polliniques issus des mêmes carottes. En effet, phytolithes et pollens étudiés séparément peuvent mener à des reconstructions différentes car ils enregistrent les communautés végétales à des échelles spatiales différentes (Piperno and Pearsall, 1993; Pearsall, 2000), en plus de permettre des identifications botaniques complémentaires. Ainsi, de la même façon que nous avons combiné pollen et phytolithes sur des assemblages de sols (Article 2), une réflexion reste à mener quant à une combinaison quantitative de ces deux bio-indicateurs dans des sédiments.

1.3 La conservation des bio-indicateurs

La conservation des bio-indicateurs dépend du type d'archive. Dans le cas de sols, les bio-indicateurs intègrent l'état de la végétation durant une période correspondant à leur temps de résidence moyen (TRM) dans le sol. Pour les isotopes du carbone, le TRM dépend du type de photosynthèse réalisée par la végétation, en C₃ ou en C₄, ou encore du taux de minéralisation de la matière organique. Dans le cas des phytolithes et des pollens, le TRM dépend des conditions et processus physico-chimiques qui règnent dans le sol et qui sont nécessaires pour dégrader l'exine des grains de pollen ou dissoudre la silice constituant les phytolithes. Les pollens sont très sensibles aux milieux oxydants et certains sont détruits rapidement (Piperno and Jones, 2003). Ils demeurent seulement quelques années dans les sols tropicaux avant d'être minéralisés (Andersen, 1986; Piperno and Jones, 2003). Les conditions de conservation des phytolithes dans les sols sont peu connues, plusieurs auteurs rapportent cependant qu'ils sont mieux préservés dans les milieux oxydants et les paléosols que les pollens (Piperno and Becker, 1996 ; Alexandre et al., 1997; Piperno and Jones, 2003; Parker et al., 2004; WoldeGabriel et al., 2009). Néanmoins, aucune étude expérimentale n'existe pour permettre de valider cette hypothèse. Phytolithes et pollens sont cependant bien conservés dans les dépôts lacustres (Pearsall, 2000 ; Piperno, 2006), même en zone tropicale.

L'interprétation du $\delta^{13}\text{C}$ de la matière organique des sédiments lacustres n'est cependant pas aussi directe que celle du sol et nécessite des investigations supplémentaires. En effet, le $\delta^{13}\text{C}$ dépend de plusieurs facteurs : composition en algues et en bactéries du lac, surface et profondeur de la zone photosynthétique du lac etc... (e.g. Lehmann et al., 2004). L'étude du $\delta^{13}\text{C}$ dans les paléo-séquences des lacs Gbali, Doukoulou et Nguengué permettrait de comparer les résultats obtenus à d'autres bio-indicateurs, comme les phytolithes. De plus, le ratio carbone sur azote (C/N) peut être utilisé pour déterminer l'origine de la matière

organique, terrestre *versus* aquatique (algues) (e.g. Nguetsop et al., 2011). Ce n'est donc pas la valeur absolue du $\delta^{13}\text{C}$ qui va permettre d'étudier les variations du type de végétation, mais les changements relatifs des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ au sein des paléo-séquences.

2. Les charbons sédimentaires tropicaux : indicateurs du type de combustible

L'intérêt des charbons sédimentaires pour l'étude des régimes de feux passés n'est plus à démontrer (e.g. Clark, 1988; Whitlock and Larsen, 2001; Carcaillet et al., 2002; Power et al., 2008). Cependant la plupart des études méthodologiques qui se sont intéressées aux relations entre charbons et feux ont été menées dans des régions tempérées ou boréales (e.g. Clark, 1988; Whitlock and Millspaugh, 1996; Clark et al., 1998 ; Blackford, 2000; Lynch et al., 2004; Tinner et al., 2006; Peters and Higuera, 2007). Dans ces régions, les feux sont beaucoup moins fréquents qu'en zone tropicale où une savane peut brûler tous les ans (e.g. Archibald et al., 2010b). Il est ainsi possible, à partir d'une série sédimentaire, de reconstruire des fréquences de feux (Higuera et al., 2005; Blarquez et al., 2013). Cependant, les études méthodologiques dans les régions tropicales ou intertropicales sont encore très peu nombreuses (Duffin et al., 2008). En effet, Duffin et al. (2008) ont réalisé la seule étude analysant les dépôts récents de charbons avec les feux ayant eu lieu dans le paysage autour des lacs. Ils n'ont cependant pas datés les sédiments et nous estimons que leurs résultats manquent de précision. Notre étude est basée sur une datation précise des sédiments récents de trois lacs, à partir du ^7Be et du ^{210}Pb . Néanmoins, la résolution d'échantillonnage des sédiments lacustres en zone tropicale est généralement inférieure à l'intervalle entre deux feux, empêchant la détection des événements individuels de feu. Malgré cela, nous avons montré qu'il est possible d'étudier l'histoire des feux en combinant le taux d'accumulation de charbons (CHAR) et la morphologie des particules (W/L, Article 3). Il a déjà été montré que la morphologie des particules de charbon dépendait étroitement du type de combustible dont ils proviennent (Umbanhowar and Mcgrath, 1998 ; Enache and Cumming, 2006). Dans notre étude, nous avons montré que le rapport entre largeur (W) et longueur (L) des charbons (W/L) étaient un indicateur du type de combustible (Article 3), ce qui est cohérent avec les résultats de Umbanhowar et Mcgrath (1998) : des charbons plutôt carrés (W/L > 0.5) seraient caractéristiques de charbons de bois, tandis que des charbons effilés (W/L < 0.5) seraient caractéristiques de charbons d'herbacées bien que les résidus carbonés de nervures de feuilles

produisent aussi des charbons effilés mais réticulés et fragiles (Jensen et al., 2007). Contrairement à Umbanhowar et Mcgrath (1998), et appliqué en zone intertropicale par Gillson et Ekblom (2009), et Ekblom et Gillson (2010b), nous avons décidé de ne pas utiliser le rapport longueur sur largeur (L/W). Ce rapport varie potentiellement de 0 à l'infini, tandis que le rapport W/L est borné supérieur à 0 (charbons très effilés) jusqu'à 1 (charbons totalement carrés). Nous avons donc démontré que le W/L enregistrerait les changements de combustibles. Nous recommandons donc désormais d'utiliser le rapport W/L afin de faciliter les comparaisons entre séquences. Par exemple, un lac situé dans une matrice forestière fragmentée par l'activité humaine, contenant des champs et des pâtures, est enregistré avec un fort CHAR et un faible W/L (< 0.5). L'étude de ces deux indicateurs dans des séquences du Bassin du Congo (Brncic et al., 2007; Brncic et al., 2009) pourraient fournir des informations utiles sur l'histoire des forêts denses africaines connues pour avoir subi des transformations importantes au cours de l'Holocène et dont l'origine est encore discutée (e.g. Maley, 2001b; Bayon et al., 2012). D'autre part, l'étude combinée du CHAR et du W/L dans des paléo-séquences pourrait fournir des informations pertinentes concernant les changements de structure des savanes ou l'ouverture de certaines zones forestières notamment durant l'ouverture du bloc forestier vers ~ 3000 BP.

Nous avons également discuté le fait qu'en zone de savane tropicale le type d'herbacées composant le combustible pour les feux avait un impact sur la production de charbons (Article 3). En effet, il semblerait que des herbacées moins productives en termes de biomasse aérienne produisent moins de charbons que des herbacées plus productives. Cette productivité dépend essentiellement de la disponibilité en eau, et donc du pédo-climat (Ohiagu and Wood, 1979; O'connor, 1994; Clark et al., 2001; Nelson et al., 2012), mais également du type de sol ou d'autres conditions édaphiques. La différence de production de biomasse par les herbacées conduirait à des CHAR différents (Clark et al., 2001). Il est ainsi important de ne pas comparer directement entre eux des enregistrements de charbons sédimentaires sans avoir pris en compte ces différences de production liées à l'inflammabilité ou la combustibilité des matériaux (Nelson et al., 2012; Fréjaville et al., 2013; McGlynn et al., 2013). Afin d'identifier ces différences de productivité, il est intéressant de combiner les bio-indicateurs lors de l'étude de paléo-séquences (Clark et al., 2001). En effet, les phytolithes permettent de différencier les savanes contenant des herbes hautes (> 2m) des savanes contenant des herbes basses (Bremond et al., 2008a), ces dernières étant beaucoup moins productive en biomasse. Prouver quantitativement cette hypothèse de différence de productivité de charbons

nécessiterait une analyse spécifique fondée sur des prélèvements de la biomasse herbacée autour des sites d'étude afin de la comparer au CHAR.

Par ailleurs, l'étude de la fréquence des rapports W/L de chaque particule de charbons par niveau sédimentaire (Article 3) est plus informative qu'une simple moyenne. En effet, supposons que dans un niveau sédimentaire donné il n'y ait uniquement que des charbons d'herbacées, la fréquence du W/L dans ce niveau serait unimodale et la moyenne du W/L de 0,25 (Figure 3.1.a). Supposons désormais que deux types de combustibles sont présents dans un autre niveau sédimentaire. Dans ce cas, la distribution de fréquence du W/L serait alors bimodale (Figure 3.1.b), soulignant la présence d'un combustible herbacé majoritaire mais également celle d'un combustible d'arbres. En calculant uniquement la moyenne ($\mu = 0,39$), ce type de combustible est totalement masqué. L'apparition de deux populations de charbons, sans changement de structure du paysage, serait un moyen de montrer qu'il y a deux types de combustible : un combustible herbacé qui domine, et un combustible constitué d'arbres juvéniles qui pourraient constituer la régénération qui brûle à chaque feu.

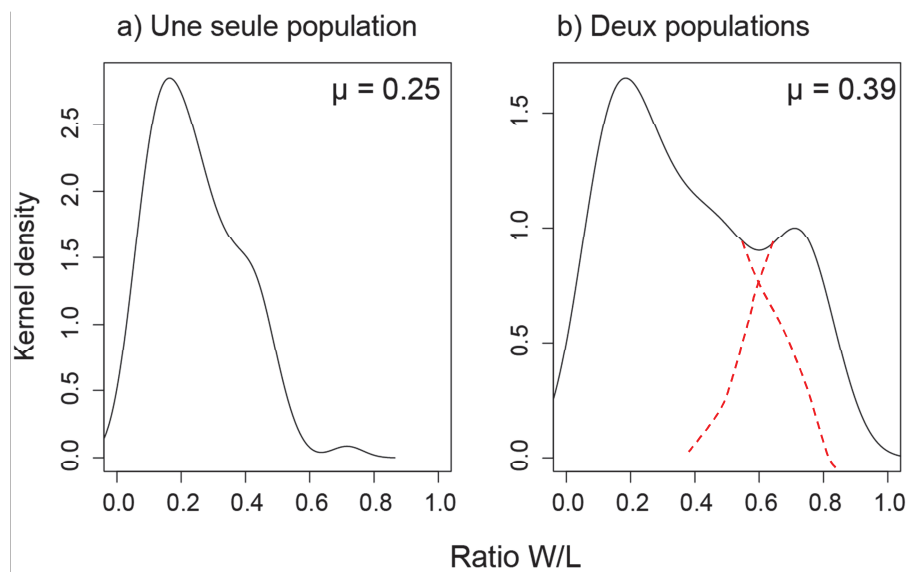


Figure 3.1 : Répartition des ratios W/L de chaque charbon d'un niveau sédimentaire dans le cas d'une seule population et uniquement des herbacées (a), et dans le cas deux populations de charbons (b), c'est-à-dire des herbacées et des arbres. Les données, issues de lois normales, sont simulées avec le logiciel R.

3. Les savanes africaines : états stables multiples

3.1 Relations actuelles

Des études récentes utilisant le 'Tree Cover' de MODIS sur l'ensemble des savanes du globe ont montré qu'il existait dans les régions tropicale et inter-tropicale trois états stables de la végétation : les prairies (« treeless »), les savanes et la forêt (Hirota et al., 2011; Staver et al., 2011b). Leurs auteurs ont alors définis trois états stables à partir de la distribution de fréquence tri-modale du « Tree Cover », chaque mode représentant un état. En effet, il a été montré qu'une distribution d'abondance multimodale résulte de l'existence d'états stables alternatifs dans le système ou l'écosystème (Scheffer and Carpenter, 2003; Scheffer et al., 2012). Dans notre zone d'étude et en utilisant les mêmes données, nous avons montré qu'il n'existait non pas trois, mais cinq classes de végétation : quatre classes de savane et une classe de forêt (Figure 3.2.a, Article 1). Cette découverte a une implication importante pour l'étude des savanes car elle constitue un argument fort pour définir les savanes comme étant de multiples états stables, une information déjà pressentie par Favier et al. (2012).

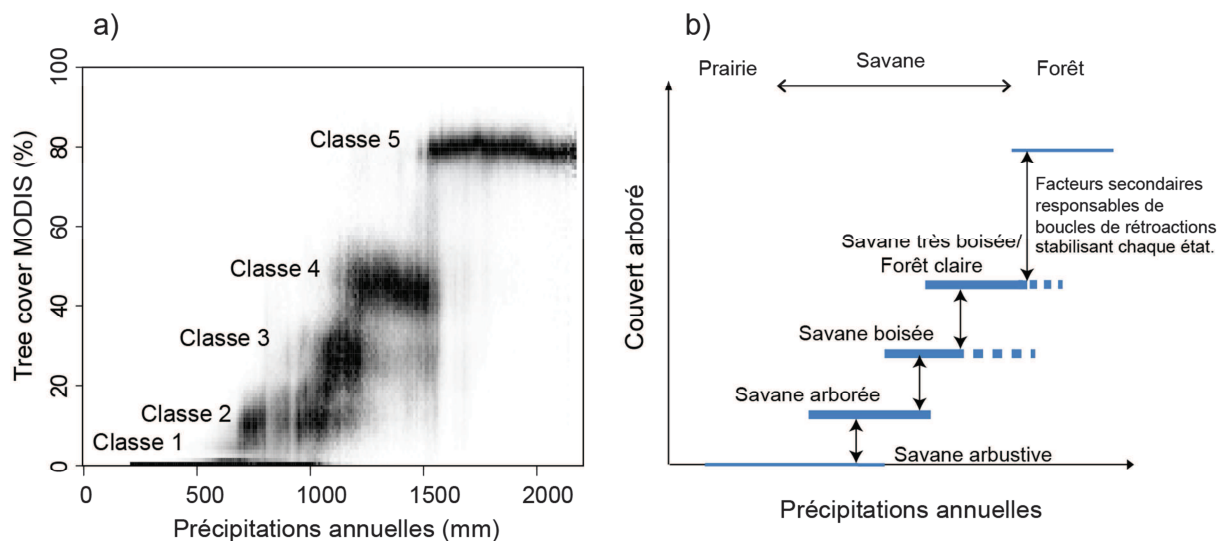


Figure 3.2 : Répartition du 'Tree cover' de MODIS en fonction des précipitations et représentation des classes de végétation correspondantes (a). Interprétation des classes de végétation en termes écologiques (b). Chaque état stable est représenté par un trait bleu, les doubles flèches noires représentent le passage d'un état à un autre dans leur domaine climatique de coexistence.

Les cinq classes de végétation identifiées avec le produit de MODIS rappellent les classes de savanes décrites par de nombreux auteurs, et notamment Letouzey et Aubréville (1968) : savane arbustive, savane arborée, savane boisée. La savane herbeuse, identifiée en

introduction comme de la prairie est ici confondue avec la savane arbustive. En effet, le « Tree Cover » de MODIS n'enregistre des arbres que s'ils mesurent plus de 5 m de hauteur. La classe 1 (< 5% de couvert arboré) peut représenter une prairie (sans arbres) mais aussi une savane arbustive contenant uniquement de petits arbres, non enregistrés par le capteur du satellite (Figure 3.2.b). La classe 5 correspond à la forêt dense, la classe 2 à une savane arborée, la classe 3 à une savane boisée et la classe 4 à une savane très boisée ou à une forêt claire (Figure 3.2.b). De plus, il semblerait que ces états de savane coexistent dans certains domaines climatiques, soulignant le fait que des facteurs secondaires contraindraient l'appartenance à un état plutôt qu'un autre par l'existence de boucles de rétroactions (Cinquin and Demongeot, 2002). En effet, le déterminant principal, quelle que soit la classe de végétation étudiée, est la répartition des précipitations, et plus précisément la saisonnalité (Article 1). Puis, pour les quatre classes de savane, le type de sol (quantité de limon et pourcentage de sable) joue un rôle plus important que la fréquence des feux. En ce qui concerne la classe de forêt, le facteur secondaire le plus important capable de faire basculer une forêt dans un état de savane sont les pratiques sociales (culture, pâturages, et feux). Des états sont privilégiés car résilients, ce sont les états stables, mais certains autres états sont très peu représentés car fortement instables (Scheffer and Carpenter, 2003). Ces états sont appelés « repellors » ou repousseurs par certains auteurs (Hirota et al., 2011; Scheffer et al., 2012). Par exemple, le couvert arboré autour de 60% (Figure 3.2.a) constitue clairement un repousseur. Il existe donc des boucles de rétroactions qui stabilisent la structure de la végétation au niveau d'états stables et qui conduisent le système hors des états instables (Figure 3.2.b). L'état caractérisé par environ 60% de couvert arboré, est probablement instable du fait des feux qui jouent un rôle important pour éloigner le système de cet état. En augmentant le couvert arboré, il est possible d'atteindre un point où il n'y a plus de combustible disponible, ce qui favorise l'augmentation de la densité d'arbres jusqu'à obtenir une forêt (Jeltsch et al., 2000). Au contraire, si le couvert arboré atteint une valeur suffisamment basse, l'inflammabilité du système augmente et les feux plus fréquents détruisent la régénération (Gignoux et al., 2009) et le système peut basculer vers un système plus ouvert (la classe 4) en atteignant un point critique. Ces mécanismes sont cependant connus car ils concernent le passage de l'état stable forêt à celui de savane et *vice versa*, déjà plusieurs fois discutés (Hirota et al., 2011; Staver et al., 2011a). La nouveauté de nos résultats réside dans l'existence d'états stables alternatifs constitutifs de l'écosystème de savane. Dans ce cas, le passage d'un état à un autre requerrait une combinaison de processus et boucles de rétroaction permettant l'avantage compétitif des arbres avec une biomasse herbacée

permettant aux feux de contrôler la strate arborée (Favier et al., 2004a), mais empêchant l'exclusion compétitive des arbres et des herbes. Par exemple, les classes 2 et 3 coexistent entre 1000 et 1200 mm de précipitation. Une augmentation de la fréquence des feux dans une zone constituée de savane en classe 3 pourrait faire basculer l'état du système dans la classe 2. La classe 3 est sensible à la densité de population. On peut ainsi s'attendre à ce qu'en augmentant la pression démographique aux pratiques traditionnelles dans une savane de classe 3, le système passe alors à une savane de classe 2.

3.2 Apports de la paléo-écologie

Nous avons montré qu'il existait plusieurs états stables de savane, que l'on peut caractériser grâce à leur couverture arborée moyenne. De plus, les savanes peuvent être considérées comme des écosystèmes en taches dynamiques (Gillson, 2004a; Wiegand et al., 2006), ces taches ayant des couvertures arborées pouvant différer grandement à micro-échelle ($<10^{-2}$ km²). À une échelle intermédiaire entre l'échelle locale ($\sim 10^{-1}$ km²) et celle du paysage ($\sim 10^2$ km²) (Gillson, 2004a), le couvert arboré moyen permet donc de définir l'état dans lequel se trouve la savane étudiée (Article 1). Par exemple, le Lac Gbali est un bassin lacustre de taille intermédiaire (2 hectares) qui enregistre donc les bio-indicateurs (notamment pollen et phytolithes) à une échelle intermédiaire entre l'échelle locale et le paysage. Le type de végétation reconstruit, et donc le couvert arboré, peut ainsi être comparé aux classes de végétation actuelles (Article 1). En d'autres termes, avec des bio-indicateurs nous pouvons savoir par quelle classe de savane, à un moment donné, le lac a été entouré. L'enregistrement paléo-environnemental du Lac Gbali pourrait constituer une vision dynamique et permettrait de tester notre modèle sur une plus longue échelle de temps.

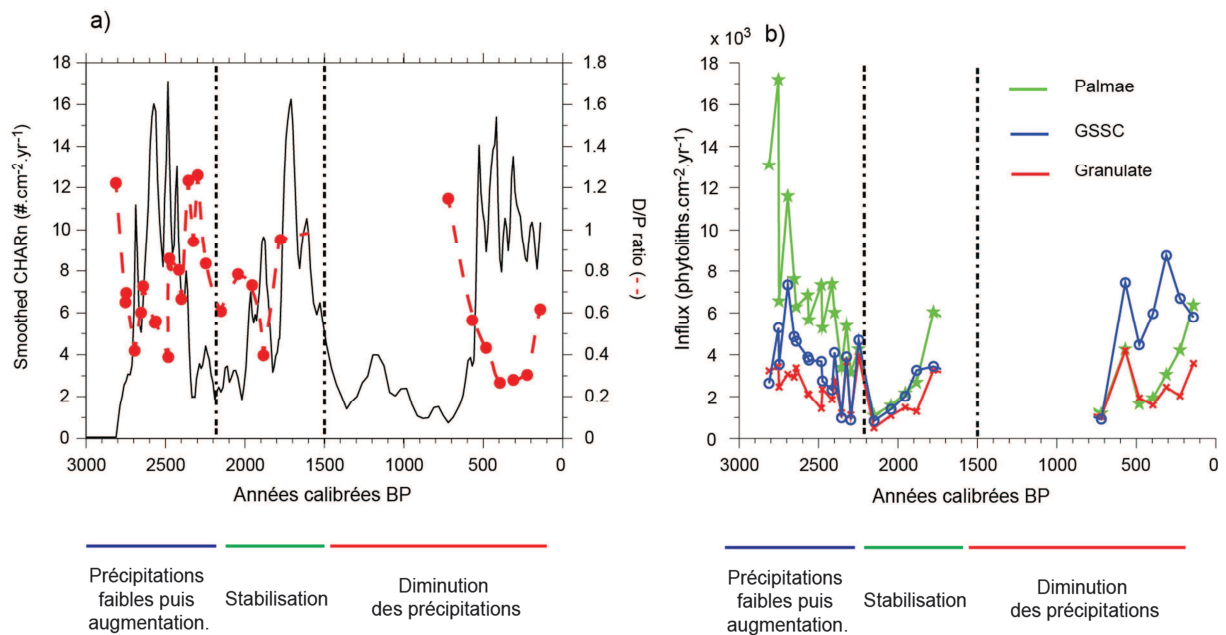


Figure 3.3 : Taux d'accumulation de charbons (en noir et traits pleins) et ratio phytolithique D/P (points rouges et pointillés) dans la paléo-séquence de Gbali (a). Influx en phytolithes de Palmiers, Poacées et Dicotylédones (b). Les informations sur les précipitations ont été obtenues à partir de l'évolution du rapport Rb/Sr, obtenue par XRF, et interprétée selon Xu et al. (2010).

Nous n'avons pour l'instant que les résultats préliminaires de l'étude de la paléo-séquence (stages de Master de Jessica Sutra, 2011-2012 et 2012-2013, et de Roxane Sansilvestri, 2011-2012). Concernant l'histoire des feux autour du lac Gbali au cours des 3000 dernières années, il semble que le type principal de combustible n'ait pas changé et soit toujours resté dominé par des herbacées. Les taux d'accumulation de charbons ($CHAR_n$) montrent clairement cinq phases (Figure 3.3.b) : trois phases temporelles pendant lesquelles la biomasse brûlée est importante (de 2700 – 2300 cal BP, 2000 – 1600 cal BP et à partir de 500 cal BP) et deux phases où il y aurait moins de biomasse brûlée (2300 – 2000 cal BP et 1600 – 500 cal BP). Lorsque l'on compare ces phases à l'indice D/P (Figure 3.3.b), elles semblent anti-corrélées : lorsque l'activité de feu est importante le couvert arboré est faible, et réciproquement lorsque l'activité de feu est moins importante le couvert arboré est élevé. De plus, en analysant statistiquement la corrélation entre ces deux séries temporelles en utilisant une corrélation croisée (comme dans l'article 5), il s'avère qu'elles sont effectivement anti-corrélées et que le temps de latence est négatif, ce qui indique que les variations d'accumulation de charbons, et donc de biomasse brûlée, précèdent les variations de l'indice phytolithique D/P. Cette corrélation entre charbons et indicateurs de végétation avait déjà été pressentie par Gillson (2004b, a) mais pas statistiquement établie. D'autre part, en étudiant l'indice D/P, il

semblerait qu'il ait existé autour du lac Gbali plusieurs états de savane successifs : un état de savane à fort couvert arboré ($D/P > 1$, Article 2), un état de savane à couvert arboré moyen ($0.6 \leq D/P \leq 0.8$, Article 2) et enfin un état de savane à faible couvert arboré ($D/P < 0.4$, Articles 2 et 5). Cette approche n'a jamais été utilisée pour le moment en paléo-écologie, alors qu'elle commence à se multiplier dans les études de la végétation actuelle, tropicale ou non (Hirota et al., 2011; Scheffer et al., 2012).

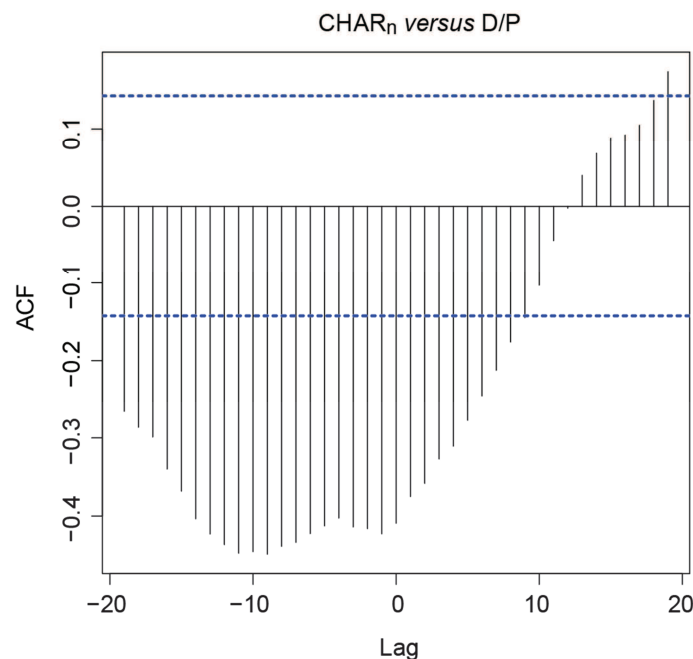


Figure 3.4 : Résultats de l'analyse de corrélation croisée entre $CHAR_n$ et le ratio D/P , « ACF » correspond au coefficient de cette analyse, le coefficient d'autocorrélation.

Ces résultats permettent d'avancer le fait que c'est le changement de régime de feux qui serait à l'origine des changements d'états de savane. A partir de 2800 BP, l'influx de charbons augmente indiquant une augmentation de la biomasse brûlée. Cette augmentation a lieu au moment d'une augmentation des précipitations après la phase de péjoration climatique à l'origine de l'ouverture du bloc forestier africain (voir introduction). L'augmentation des précipitations serait à l'origine de l'augmentation de la biomasse herbacée dans la savane et donc de combustible disponible (O'connor, 1994). A l'appui de cette hypothèse, on observe une augmentation de l'influx en phytolithes de Poacées à la même période (Figure 3.3.b). On peut alors supposer que le combustible disponible étant plus important, les feux sont plus nombreux, régulant le faible couvert arboré (Figure 3.3.a, Jeltsch et al., 2000; Gignoux et al., 2009). A partir de 2400 BP, la biomasse brûlée diminue alors que les précipitations sont stables. L'interprétation en est plus complexe si l'on considère qu'il n'y a pas encore de traces d'établissements de communautés humaines (Oslisly et al., 2013). Nous ne pouvons que

supposer qu'un événement stochastique a permis le recrutement d'arbres, diminuant la quantité de combustible disponible et provoquant ainsi une diminution des feux. Le couvert arboré augmente alors car les arbres peuvent s'installer durablement : le paysage passe à un état de savane plus boisée. A partir de 2000 BP, la biomasse brûlée ré-augmente de façon significative (Figure 3.3.a), les précipitations n'ont cependant pas varié ; les premiers artefacts, preuves d'occupation humaine dans cette zone de la République Centrafricaine, sont datées de la même époque (Oslisly et al., 2013). Nous pouvons donc penser que l'augmentation de la biomasse brûlée peut être due à l'implantation humaine dans la zone, d'ailleurs les taux d'accumulation de charbons sont assez sporadiques, indiquant des variations qui ne peuvent être dues au seul climat. A partir de 1600 BP, le taux d'accumulation de charbons diminue, correspondant à la fois à une diminution des précipitations et donc du combustible disponible, et également à une décroissance de la population dans la zone (Favier et al. in prep, Oslisly et al., 2013). Ceci est corroboré par la disparition d'*Elaeis guineensis* (Palmier à huile), indicateur de l'activité anthropique (Maley, 2001a), dans les assemblages de pollens (Stage J. Sutra). Bien que les données de phytolithes ne soient pas encore disponibles pour cette phase temporelle, on peut supposer que le couvert arboré augmente, comme c'est le cas pour 700 BP (Figure 3.3.a). A partir de 600 BP la biomasse brûlée augmente de nouveau, bien que les précipitations soient toujours basses. Cette époque correspond à la deuxième vague d'occupation humaine dans la région (Oslisly et al., 2013).

Même si l'environnement autour du lac Gbali est resté une savane durant les 3000 dernières années, cette savane a subi des changements de structure important dus à la fois aux changements climatiques et aux changements de régime de feux. Néanmoins les relations entre feux et végétation ne sont pas totalement claires. En effet, les feux dépendent intrinsèquement du climat lui-même à la fois pour la quantité de combustible disponible et la possibilité d'une ignition, mais dépendent également de la présence humaine pour la probabilité d'ignition.

3.3 *Quel futur pour les biomes tropicaux ?*

Cette thèse est rattachée au projet CoForChange qui s'est achevé en 2013. Ce projet avait pour objectif de prévoir les impacts des changements globaux sur la structure et la composition floristique des peuplements forestiers dans le Bassin du Congo afin de proposer

des outils d'aide à la décision pour atténuer ces impacts. L'un des résultats principaux est que l'augmentation des perturbations anthropiques et l'augmentation des phases de sécheresse menacent l'ensemble des types de forêt. Nos résultats apportent une vision différente du futur des forêts tropicales car ces dernières sont étudiées en les comparant aux savanes et non pas uniquement pour le bloc forestier. Bien que l'approche soit différente, nos résultats viennent renforcer l'alerte lancée par le projet : les forêts sont menacées.

La présence d'états stables de végétation dans le présent et dans le passé est une preuve que les changements de couvert arboré ne sont pas continus le long de gradient climatique ou de forçages, comme cela a été longtemps supposé (e.g. Sankaran et al., 2005). La transition d'un état à un autre se fait donc de façon abrupte, qu'elle soit une réponse à un gradient climatique, un changement dans le régime des forçages (régime de feux, pression des herbivores) ou un changement abiotique (Scheffer, 2009; Favier et al., 2012; Scheffer et al., 2012). On peut supposer que la réponse des biomes tropicaux aux changements globaux sera donc également abrupte. Nos résultats vont d'ailleurs dans ce sens (Article 1) : quel que soit le scénario futur, les prédictions indiquent que l'ensemble des classes de végétation subiront une translation spatiale vers le sud. La classe 1, englobant à la fois les steppes sahéliennes et les savanes arbustives, subiront une augmentation importante au détriment des classes 2 et 3 (savanes arborée et boisée). En outre, la forêt subira un recul notable en faveur des savanes très boisées et des forêts claires. D'autre part, dans le cadre du scénario de changement climatique impliquant un déficit hydrique annuel très important (scénario SRES A2), nous prévoyons une fragmentation du bloc forestier au niveau des frontières entre Gabon, Cameroun et Congo. C'est d'ailleurs dans cette zone que la forêt avait commencé à se fragmenter à l'Holocène (e.g. Maley, 2001b; Nguetsop et al., 2004). Ces résultats sont donc d'une grande importance, notamment dans la gestion des forêts et mettent en exergue que les futurs changements de structure se feront au niveau des zones de contact forêt-savane. Nous estimons ainsi qu'il serait intéressant de prendre en compte les résultats de l'Article 1 dans les plans de gestion de la forêt dans le but de limiter les effets des changements globaux.

Références

- A.P.L.F. 1974. Pollen et spores d'Afrique tropicale. *Travaux et Documents de Géographie Tropicale, CNRS, Talence* 16, 282.
- Abrantes, F. 2003. A 340,000 year continental climate record from tropical Africa-news from opal phytoliths from the equatorial Atlantic. *Earth and Planetary Science Letters* 209, 165-179.
- Akaike, H. 1973: Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In Casiki, B. N. P. a. F., editor, *Proceedings of the Second International Symposium on Information Theory*, Akademiai Kiado, Budapest, 267 - 281.
- Albert, R. M., Bamford, M. K. and Cabanes, D. 2006. Taphonomy of phytoliths and macroplants in different soils from Olduvai Gorge (Tanzania) and the application to Plio-Pleistocene palaeoanthropological samples. *Quaternary International* 148, 78-94.
- Aleman, J., Leys, B., Apema, R., Bentaleb, I., Dubois, M. A., Lamba, B., Lebamba, J., Martin, C., Ngomanda, A., Truc, L., Yangakola, J.-M., Favier, C. and Bremond, L. 2012. Reconstructing savanna tree cover from pollen, phytoliths and stable carbon isotopes. *Journal of Vegetation Science* 23, 187-197
- Aleman, J. C., Saint-Jean, A., Leys, B., Carcaillet, C., Favier, C. and Bremond, L. 2013a. Estimating phytolith influx in lake sediments. *Quaternary Research* 80, 341-347.
- Aleman, J. C., Blarquez, O., Bentaleb, I., Bonté, P., Brossier, B., Carcaillet, C., Gond, V., Gourlet-Fleury, S., Kpolita, A. and Lefèvre, I. 2013b. Tracking land-cover changes with sedimentary charcoal in the Afrotropics. *The Holocene* 23, 1853-1862.
- Alexandre, A., Meunier, J., Mariotti, A. and Soubies, F. 1999. Late Holocene phytolith and carbon-isotope record from a latosol at Salitre, south-central Brazil. *Quaternary Research* 51, 187-194.
- Alexandre, A., Meunier, J. D., Lézine, A. M., Vincens, A. and Schwartz, D. 1997. Phytoliths: indicators of grassland dynamics during the late Holocene in intertropical Africa. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 136, 213-229.
- Allen, M. B. and Armstrong, H. A. 2012. Reconciling the Intertropical Convergence Zone, Himalayan/Tibetan tectonics, and the onset of the Asian monsoon system. *Journal of Asian Earth Sciences* 44, 36-47.
- Allouche, O., Tsoar, A. and Kadmon, R. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43, 1223-1232.
- Andersen, S. 1986: Palaeoecological studies of terrestrial soils. In Berglund, B. E., editor, *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*: Wiley, Chichester, UK.
- Anger, N. and Sathaye, J. 2008. Reducing deforestation and trading emissions: Economic implications for the post-Kyoto carbon market. *ZEW-Centre for European Economic Research Discussion Paper*.
- Ankogui-Mpoko, G. F. 2003: Gestion des espaces agropastoraux en zones de savanes centrafricaines : De l'arbitrage de l'Etat à une cogestion. In Jamin J.Y., S. B. L., Floret

- C., editor, *Savanes africaines : des espaces en mutation, des acteurs face à de nouveaux défis.*, Garoua, Cameroun. Prasac, N'Djamena, Tchad - Cirad, Montpellier, France.
- Appleby, P. and Oldfieldz, F. 1992: Application of lead-210 to sedimentation studies. *Uranium Series Disequilibrium, Application to Earth, Marine and Environmental Sciences*: Clarendon Press, Oxford, 731-778.
- Archer, S., Vavra, M., Laycock, W. and Pieper, R. 1994: Woody plant encroachment into southwestern grasslands and savannas: rates, patterns and proximate causes. *Ecological implications of livestock herbivory in the west.* Society for Range Management., 13-68.
- Archibald, S., Bond, W., Stock, W. and Fairbanks, D. 2005. Shaping the landscape: fire-grazer interactions in an African savanna. *Ecological Applications* 15, 96-109.
- Archibald, S., Nickless, A., Govender, N., Scholes, R. and Lehsten, V. 2010a. Climate and the inter annual variability of fire in southern Africa: a meta analysis using long term field data and satellite derived burnt area data. *Global Ecology and Biogeography* 19, 794-809.
- Archibald, S., Roy, D. P., van Wilgen, B. W. and Scholes, R. J. 2009. What limits fire? An examination of drivers of burnt area in Southern Africa. *Global Change Biology* 15, 613-630.
- Archibald, S., Scholes, R., Roy, D., Roberts, G. and Boschetti, L. 2010b. Southern African fire regimes as revealed by remote sensing. *International Journal of Wildland Fire* 19, 861-878.
- Aubréville, A. 1962: *Savanisation tropicale et glaciations quaternaires*. Laboratoire de phanérogamie du Museum national d'histoire naturelle.
- Aubréville, A. and Chevalier, A. 1949. Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale.
- Barboni, D., Bonnefille, R., Alexandre, A. and Meunier, J. 1999. Phytoliths as paleoenvironmental indicators, west side Middle Awash Valley, Ethiopia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 152, 87-100.
- Barboni, D. and Bremond, L. 2009. Phytoliths of East African grasses: An assessment of their environmental and taxonomic significance based on floristic data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 158, 29-41.
- Barboni, D., Bremond, L. and Bonnefille, R. 2007. Comparative study of modern phytolith assemblages from inter-tropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 246, 454-470.
- Barlow, J. and Peres, C. A. 2008. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363, 1787-1794.
- Batjes, N. 2002. Revised soil parameter estimates for the soil types of the world. *Soil Use and Management* 18, 232-235.
- Battarbee, R. and Kneen, M. 1982. The use of electronically counted microspheres in absolute diatom analysis. *Limnology and Oceanography*, 184-188.
- Bayon, G., Dennielou, B., Etoubleau, J., Ponzevera, E., Toucanne, S. and Bermell, S. 2012. Intensifying Weathering and Land Use in Iron Age Central Africa. *Science*.

- Beck, J. W., Richards, D. A., Lawrence, R., Silverman, B. W., Smart, P. L., Donahue, D. J., Hererra-Osterheld, S., Burr, G. S., Calsoyas, L. and Timothy, A. 2001. Extremely large variations of atmospheric ^{14}C concentration during the last glacial period. *Science* 292, 2453-2458.
- Beerling, D. J. and Osborne, C. P. 2006. The origin of the savanna biome. *Global Change Biology* 12, 2023-2031.
- Bellefontaine, R. 2000: *Management of natural forests of dry tropical zones*.
- Bengtsson, M., Shen, Y. and Oki, T. 2006. A SRES-based gridded global population dataset for 1990–2100. *Population and Environment* 28, 113-131.
- Benninghoff, W. S. 1962. Calculation of pollen and spore density in sediments by addition of exotic pollen in known quantities. *Pollen et spores* 4, 332-333.
- Benoit-Janin, P. 1957: Etude pédologique des blocs 3-B et 4 du paysannat de Kouzindoro et des terrains bordant la route Boutili-Kouzindoro (Ombella-M'Poko).
- Bernardet, P. 1986. Elevage et agriculture dans les savanes du Nord. Les mécanismes sociaux d'un conflit en Côte-d'Ivoire: la société au quotidien. *Politique africaine*, 29-40.
- Beucher, F. 2010: *Météorologie tropicale : des alizés au cyclone*. . Meteo France.
- Bird, M. and Cali, J. 1998. A million-year record of fire in sub-Saharan Africa. *Nature* 394, 767-769.
- Birks, H. 1996. Achievements, developments, and future challenges in quantitative Quaternary Palaeoecology. *INQUA - Commission for the Study of Holocene - Sub-Commission on Data-Handling Methods Newsletter* 14, 2-8.
- Birks, H. H. and Birks, H. J. B. 2006. Multi-proxy studies in palaeolimnology. *Vegetation History and Archaeobotany* 15, 235-251.
- Birks, H. J. B. and Birks, H. H. 1980: *Quaternary palaeoecology*. Edward Arnold.
- Blaauw, M. 2010. Methods and code for 'classical' age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology* 5, 512-518.
- Blackford, J. 2000. Charcoal fragments in surface samples following a fire and the implications for interpretation of subfossil charcoal data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 164, 33-42.
- Blarquez, O., Carcaillet, C., Elzein, T. M. and Roiron, P. 2012. Needle accumulation rate model-based reconstruction of palaeo-tree biomass in the western subalpine Alps. *The Holocene* 22, 579-587.
- Blarquez, O., Girardin, M. P., Leys, B., Ali, A. A., Aleman, J. C., Bergeron, Y. and Carcaillet, C. 2013. Paleofire reconstruction based on an ensemble-member strategy applied to sedimentary charcoal. *Geophysical Research Letters* 40, 2667-2672.
- Bond, W. 2008. What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 39, 641-659.
- Bond, W., Midgley, G. and Woodward, F. 2003. The importance of low atmospheric CO₂ and fire in promoting the spread of grasslands and savannas. *Global Change Biology* 9, 973-982.
- Bond, W., Woodward, F. and Midgley, G. 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist* 165, 525-538.

- Bond, W. J. and Keeley, J. E. 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 387-394.
- Bond, W. J. and Midgley, J. J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 45-51.
- Bond, W. J. and Midgley, J. J. 2003. The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International Journal of Plant Sciences* 164, S103-S114.
- Bond, W. J. and Parr, C. L. 2010. Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation* 143, 2395-2404.
- Borba-Roschel, M., Alexandre, A., Varajão, A. F. D. C., Meunier, J. D., Varajao, C. A. C. and Colin, F. 2006. Phytoliths as indicators of pedogenesis and paleoenvironmental changes in the Brazilian cerrado. *Journal of Geochemical Exploration* 88, 172-176.
- Boulvert, Y. 1983: Roches carbonatées et modèle karstique en Centrafrique: aperçus historique, géologique, morphologique, phytogéographique, zoologique et hydrologique sur la caractérisation et l'extension des formations carbonatées centrafricaines. In ORSTOM, editor.
- Boulvert, Y. 1986: Carte phytogéographique au 1/1 000 000, République Centrafricaine. Notice explicative no. 104. Orstom, Paris.
- Boulvert, Y. 1990. Avancée ou recul de la forêt centrafricaine: changements climatiques, influence de l'homme et notamment des feux.
- Boutrais, J. 1986. L'expansion des éleveurs Peul dans les savanes humides du Cameroun. *Pastoralists of the West African Savanna, Manchester University Press, Manchester*, 145-160.
- Boutrais, J. 1990. Les savanes humides, dernier refuge pastoral. L'exemple des WoDaaBe, Mbororo de Centrafrique. *Genève Afrique* 28, 65-90.
- Boutton, T., Archer, S., Midwood, A., Zitzer, S. and Bol, R. 1998. 13C values of soil organic carbon and their use in documenting vegetation change in a subtropical savanna ecosystem. *Geoderma* 82, 5-41.
- Bowman, D., Price, O., Whitehead, P. and Walsh, A. 2001a. The 'wilderness effect' and the decline of *Callitris intratropica* on the Arnhem Land Plateau, northern Australia. *Australian Journal of Botany* 49, 665-672.
- Bowman, D., Walsh, A. and Milne, D. 2001b. Forest expansion and grassland contraction within a Eucalyptus savanna matrix between 1941 and 1994 at Litchfield National Park in the Australian monsoon tropics. *Global Ecology and Biogeography* 10, 535-548.
- Bowman, D. M., Balch, J. K., Artaxo, P., Bond, W. J., Carlson, J. M., Cochrane, M. A., D'Antonio, C. M., DeFries, R. S., Doyle, J. C. and Harrison, S. P. 2009. Fire in the Earth system. *Science* 324, 481-484.
- Bowman, D. M., Dingle, J. K., Johnston, F. H., Parry, D. and Foley, M. 2007a. Seasonal patterns in biomass smoke pollution and the mid 20th-century transition from Aboriginal to European fire management in northern Australia. *Global Ecology and Biogeography* 16, 246-256.
- Bowman, D. M., Franklin, D. C., Price, O. F. and Brook, B. W. 2007b. Land management affects grass biomass in the Eucalyptus tetrodonta savannas of monsoonal Australia. *Austral Ecology* 32, 446-452.

- Bremond, L., Alexandre, A., Hely, C. and Guiot, J. 2005a. A phytolith index as a proxy of tree cover density in tropical areas: Calibration with Leaf Area Index along a forest-savanna transect in southeastern Cameroon. *Global and Planetary Change* 45, 277-293.
- Bremond, L., Alexandre, A., Peyron, O. and Guiot, J. 2005b. Grass water stress estimated from phytoliths in West Africa. *Journal of Biogeography* 32, 311-327.
- Bremond, L., Alexandre, A., Peyron, O. and Guiot, J. 2008a. Definition of grassland biomes from phytoliths in West Africa. *Journal of Biogeography* 35, 2039-2048.
- Bremond, L., Alexandre, A., Vela, E. and Guiot, J. 2004. Advantages and disadvantages of phytolith analysis for the reconstruction of Mediterranean vegetation: an assessment based on modern phytolith, pollen and botanical data (Luberon, France). *Review of Palaeobotany and Palynology* 129, 213-228.
- Bremond, L., Alexandre, A., Wooller, M. J., Hély, C., Williamson, D., Schäfer, P. A., Majule, A. and Guiot, J. 2008b. Phytolith indices as proxies of grass subfamilies on East African tropical mountains. *Global and Planetary Change* 61, 209-224.
- Brett, C. E. and Baird, G. C. 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios*, 207-227.
- Brcic, T., Willis, K., Harris, D., Telfer, M. and Bailey, R. 2009. Fire and climate change impacts on lowland forest composition in northern Congo during the last 2580 years from palaeoecological analyses of a seasonally flooded swamp. *The Holocene* 19, 79.
- Brcic, T., Willis, K., Harris, D. and Washington, R. 2007. Culture or climate? The relative influences of past processes on the composition of the lowland Congo rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362, 229.
- Brookman-Amisshah, J., Hall, J., Swaine, M. and Attakorah, J. 1980. A re-assessment of a fire protection experiment in north-eastern Ghana savanna. *Journal of Applied Ecology*, 85-99.
- Brossard, M. and López-Hernández, D. 2005. Des indicateurs d'évolution du milieu et des sols pour rendre durable l'usage des savanes d'Amérique du Sud. *Natures Sciences Sociétés* 13, 266-278.
- Brown, A. 1988. The palaeoecology of *Alnus* (alder) and the Postglacial history of floodplain vegetation. Pollen percentage and influx data from the West Midlands, United Kingdom. *New Phytologist* 110, 425-436.
- Bruzon, V. 1994. Les pratiques du feu en Afrique subhumide, exemple des milieux savaniques de la Centrafrique et de la Côte d'Ivoire. *Blanc Pamard Ch., Boutrais J., À la croisée des chemins, Paris, Orstom*, 147-163.
- Bucini, G. and Hanan, N. P. 2007. A continental-scale analysis of tree cover in African savannas. *Global Ecology and Biogeography* 16, 593-605.
- Bucini, G. and Lambin, E. F. 2002. Fire impacts on vegetation in Central Africa: a remote-sensing-based statistical analysis. *Applied Geography* 22, 27-48.
- Bunting, M., Gaillard, M.-J., Sugita, S., Middleton, R. and Broström, A. 2004. Vegetation structure and pollen source area. *The Holocene* 14, 651-660.
- Bush, M., Silman, M., McMichael, C. and Saatchi, S. 2008. Fire, climate change and biodiversity in Amazonia: a Late-Holocene perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363, 1795-1802.

- Bush, M. B. 2002. On the interpretation of fossil Poaceae pollen in the lowland humid neotropics. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 177, 5-17.
- Bush, M. B., Silman, M. R., De Toledo, M. B., Listopad, C., Gosling, W. D., Williams, C., De Oliveira, P. E. and Krisel, C. 2007. Holocene fire and occupation in Amazonia: records from two lake districts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362, 209.
- Calef, M. P., David McGuire, A., Epstein, H. E., Scott Rupp, T. and Shugart, H. H. 2005. Analysis of vegetation distribution in Interior Alaska and sensitivity to climate change using a logistic regression approach. *Journal of Biogeography* 32, 863-878.
- Carcaillet, C. 2001. Soil particles reworking evidences by AMS 14C dating of charcoal. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science* 332, 21-28.
- Carcaillet, C. 2007. Charred particle analysis. *Encyclopedia of quaternary science*. Elsevier, Amsterdam, 1582-1593.
- Carcaillet, C., Almquist, H., Asnong, H., Bradshaw, R., Carrion, J., Gaillard, M. J., Gajewski, K., Haas, J., Haberle, S. and Hadorn, P. 2002. Holocene biomass burning and global dynamics of the carbon cycle. *Chemosphere* 49, 845-863.
- Carcaillet, C., Bouvier, M., Fréchet, B., Larouche, A. C. and Richard, P. J. H. 2001. Comparison of pollen-slide and sieving methods in lacustrine charcoal analyses for local and regional fire history. *The Holocene* 11, 467-476.
- Carcaillet, C., Perroux, A.-S., Genries, A. and Perrette, Y. 2007. Sedimentary charcoal pattern in a karstic underground lake, Vercors massif, French Alps: implications for palaeo-fire history. *The Holocene* 17, 845-850.
- Cerling, T. E., Wynn, J. G., Andanje, S. A., Bird, M. I., Korir, D. K., Levin, N. E., Mace, W., Macharia, A. N., Quade, J. and Remien, C. H. 2011. Woody cover and hominin environments in the past 6 [thinsp] million years. *Nature* 476, 51-56.
- Chandler, C., Cheney, P., Thomas, P., Trabaud, L. and Williams, D. 1983: *Fire in forestry*. . John Wiley & Sons, Inc.
- Cinquin, O. and Demongeot, J. 2002. Positive and negative feedback: striking a balance between necessary antagonists. *Journal of theoretical biology* 216, 229-241.
- Clark, J. S. 1988. Particle motion and the theory of charcoal analysis: source area, transport, deposition, and sampling. *Quaternary Research* 30, 67-80.
- Clark, J. S., Grimm, E. C., Lynch, J. and Mueller, P. G. 2001. Effects of Holocene climate change on the C4 grassland/woodland boundary in the northern plains, USA. *Ecology* 82, 620-636.
- Clark, J. S., Lynch, J., Stocks, B. J. and Goldammer, J. G. 1998. Relationships between charcoal particles in air and sediments in west-central Siberia. *The Holocene* 8, 19-29.
- Clark, J. S. and Royall, P. D. 1996. Local and regional sediment charcoal evidence for fire regimes in presettlement north-eastern North America. *Journal of Ecology* 84, 365-382.
- Cochrane, M. 2009: *Tropical fire ecology: climate change, land use and ecosystem dynamics*. Springer.
- Cochrane, M. A. 2003. Fire science for rainforests. *Nature* 421, 913-919.

- Cochrane, M. A., Alencar, A., Schulze, M. D., Souza Jr, C. M., Nepstad, D. C., Lefebvre, P. and Davidson, E. A. 1999. Positive feedbacks in the fire dynamic of closed canopy tropical forests. *Science* 284, 1832-1835.
- Cole, M. M. 1960. Cerrado, caatinga and pantanal: the distribution and origin of the savanna vegetation of Brazil. *The Geographical Journal* 126, 168-179.
- Cournac, L., Dubois, M., Chave, J. and Riéra, B. 2002. Fast determination of light availability and leaf area index in tropical forests. *Journal of tropical ecology* 18, 295-302.
- D'Odorico, P., Laio, F. and Ridolfi, L. 2005. Noise-induced stability in dryland plant ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 10819-10822.
- Delhon, C., Alexandre, A., Berger, J.-F. and Meunier, J.-D. 2003. Phytolith assemblages as a promising tool for reconstructing Mediterranean Holocene vegetation. *Quaternary Research* 59, 48-60.
- Diouf, A., Barbier, N., Lykke, A. M., Couteron, P., Deblauwe, V., Mahamane, A., Saadou, M. and Bogaert, J. 2012. Relationships between fire history, edaphic factors and woody vegetation structure and composition in a semi-arid savanna landscape (Niger, West Africa). *Applied Vegetation Science*.
- Dounias, E., Tserikiantz, F., Carrière, S., McKey, D., Grenand, F., Kocher-Schmid, C. and Bahuchet, S. 2000: La diversité des agricultures itinérantes sur brûlis. In S., B., editor, *Les peuples des forêts tropicales aujourd'hui : 2. Une approche thématique*, Bruxelles: APFT-ULB, 65-105.
- Duffin, K. 2008. The representation of rainfall and fire intensity in fossil pollen and charcoal records from a South African savanna. *Review of Palaeobotany and Palynology* 151, 59-71.
- Duffin, K., Gillson, L. and Willis, K. 2008. Testing the sensitivity of charcoal as an indicator of fire events in savanna environments: quantitative predictions of fire proximity, area and intensity. *The Holocene* 18, 279-291.
- Dupuy, B., Maitre, H.-F. and Amsellem, I. 1999. Techniques de gestion des écosystèmes forestiers tropicaux: état de l'art.
- Edwards, D. 1983: A broad-scale structural classification of vegetation for practical purposes. *Bothalia*.
- Efremov, I. A. 1940. Taphonomy: a new branch of paleontology. *Pan-American Geologist* 74, 81-93.
- Eichhorn, B., Neumann, K. and Garnier, A. 2010. Seed phytoliths in West African Commelinaceae and their potential for palaeoecological studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 298, 300-310.
- Eklom, A. and Gillson, L. 2010a. Fire history and fire ecology of Northern Kruger (KNP) and Limpopo National Park (PNL), southern Africa. *The Holocene*.
- Eklom, A. and Gillson, L. 2010b. Hierarchy and scale: testing the long term role of water, grazing and nitrogen in the savanna landscape of Limpopo National Park (Mozambique). *Landscape ecology* 25, 1529-1546.
- Elenga, H., Schwartz, D. and Vincens, A. 1994. Pollen evidence of late Quaternary vegetation and inferred climate changes in Congo. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109, 345-356.

- Elenga, H., Schwartz, D., Vincens, A., Bertaux, J., deNamur, C., Martin, L., Wirmann, D. and Servant, M. 1996. Holocene pollen data from Kitina lake (Congo): Palaeoclimatic and palaeobotanical changes in the Mayombe forest area. *Comptes Rendus De L Academie Des Sciences Serie Ii Fascicule a-Sciences De La Terre Et Des Planetes* 323, 403-410.
- Ellis, E. C. 2011. Anthropogenic transformation of the terrestrial biosphere. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 369, 1010-1035.
- Emmons, L. H. and Dubois, M. A. 2003. Leaf-area index change across river-beach successional transects in south-eastern Peru. *Journal of tropical ecology* 19, 473-477.
- Enache, M. D. and Cumming, B. F. 2006. Tracking recorded fires using charcoal morphology from the sedimentary sequence of Prosser Lake, British Columbia (Canada). *Quaternary Research* 65, 282-292.
- Faegri, K. and Iversen, J. 1975: *Textbook of pollen analysis*. Oxford: Blackwell.
- Favier, C., Aleman, J., Bremond, L., Dubois, M. A., Freycon, V. and Yangakola, J. M. 2012. Abrupt shifts in African savanna tree cover along a climatic gradient. *Global Ecology and Biogeography* 21, 787-797.
- Favier, C., Chave, J., Fabing, A., Schwartz, D. and Dubois, M. 2004a. Modelling forest-savanna mosaic dynamics in man-influenced environments: effects of fire, climate and soil heterogeneity. *Ecological Modelling* 171, 85-102.
- Favier, C., De Namur, C. and Dubois, M. A. 2004b. Forest progression modes in littoral Congo, Central Atlantic Africa. *Journal of Biogeography* 31, 1445-1461.
- Favier, C. and Dubois, M. 2004. Reconstructing forest savanna dynamics in Africa using a cellular automata model, FORSAT. *Cellular Automata*, 484-491.
- Favre, E., Escarguel, G., Suc, J., Vidal, G. and Thévenod, L. 2008. A contribution to deciphering the meaning of AP/NAP with respect to vegetation cover. *Review of Palaeobotany and Palynology* 148, 13-35.
- Fernández-Jalvo, Y., Scott, L. and Andrews, P. 2011. Taphonomy in palaeoecological interpretations. *Quaternary Science Reviews* 30, 1296-1302.
- Fredlund, G. G. and Tieszen, L. L. 1997. Calibrating grass phytolith assemblages in climatic terms: Application to late Pleistocene assemblages from Kansas and Nebraska. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 136, 199-211.
- Fredlund, G. G. and Tieszen, L. T. 1994. Modern Phytolith Assemblages from the North-American Great-Plains. *Journal of Biogeography* 21, 321-335.
- Fréjaville, T., Carcaillet, C. and Curt, T. 2013. Calibration of charcoal production from trees biomass for soil charcoal analyses in subalpine ecosystems. *Quaternary International* 289, 16-23.
- Frost, P. and Robertson, F. 1987: The ecological effects of fire in savannas. In Walker, B. H., editor, *Determinants of tropical savannas*, Paris: IUBS, 93-141.
- Furley, P. A., Rees, R. M., Ryan, C. M. and Saiz, G. 2008. Savanna burning and the assessment of long-term fire experiments with particular reference to Zimbabwe. *Progress in Physical Geography* 32, 611-634.

- Gallon, C., Tessier, A., Gobeil, C. and Carignan, R. 2006. Historical perspective of industrial lead emissions to the atmosphere from a Canadian smelter. *Environmental science & technology* 40, 741-747.
- Garnier, A., Neumann, K., Eichhorn, B. and Lespez, L. 2012. Phytolith taphonomy in the middle-to late-Holocene fluvial sediments of Ounjougou (Mali, West Africa). *The Holocene*.
- Giglio, L., Randerson, J. T., van der Werf, G. R., Kasibhatla, P. S., Collatz, G. J., Morton, D. C. and DeFries, R. S. 2010. Assessing variability and long-term trends in burned area by merging multiple satellite fire products. *Biogeosciences* 7, 1171-1186.
- Gignoux, J., Barot, S., Menaut, J.-C. and Vuattoux, R. 2006: Structure, long-term dynamics, and demography of the tree community. *Lamto*: Springer, 335-364.
- Gignoux, J., Clobert, J. and Menaut, J. 1997. Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia* 110, 576-583.
- Gignoux, J., Lahoreau, G., Julliard, R. and Barot, S. 2009. Establishment and early persistence of tree seedlings in an annually burned savanna. *Journal of Ecology* 97, 484-495.
- Gil, I. M., Abrantes, F. and Hebbeln, D. 2006. The North Atlantic Oscillation forcing through the last 2000 years: Spatial variability as revealed by high-resolution marine diatom records from N and SW Europe. *Marine Micropaleontology* 60, 113-129.
- Gillson, L. 2004a. Evidence of hierarchical patch dynamics in an East African savanna ? *Landscape ecology* 19, 883-894.
- Gillson, L. 2004b. Testing non-equilibrium theories in savannas: 1400 years of vegetation change in Tsavo National Park, Kenya. *Ecological Complexity* 1, 281-298.
- Gillson, L. and Duffin, K. I. 2007. Thresholds of potential concern as benchmarks in the management of African savannahs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 362, 309-319.
- Gillson, L. and Ekblom, A. 2009. Untangling anthropogenic and climatic influence on riverine forest in the Kruger National Park, South Africa. *Vegetation History and Archaeobotany* 18, 171-185.
- Gillson, L., Waldron, S. and Willis, K. J. 2004. Interpretation of soil delta C-13 as an indicator of vegetation change in African savannas. *Journal of Vegetation Science* 15, 339-350.
- Good, S. P. and Caylor, K. K. 2011. Climatological determinants of woody cover in Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 4902 - 4907.
- Graz, F. P. 2005: Structure and diversity of the dry woodland savanna of northern Namibia. Niedersächsische Staats-und Universitätsbibliothek Göttingen.
- Grousset, F., Jouanneau, J., Castaing, P., Lavaux, G. and Latouche, C. 1999. A 70 year record of contamination from industrial activity along the Garonne River and its tributaries (SW France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 48, 401-414.
- Gu, Y., Pearsall, D. M., Xie, S. and Yu, J. 2008. Vegetation and fire history of a Chinese site in southern tropical Xishuangbanna derived from phytolith and charcoal records from Holocene sediments. *Journal of Biogeography* 35, 325-341.
- Guillet, B., Achoundong, G., Happi, J., BEYALA, V., Bonvallot, J., Riera, B., Mariotti, A. and Schwartz, D. 2001. Agreement between floristic and soil organic carbon isotope

- (13C/12C, 14C) indicators of forest invasion of savannas during the last century in Cameroon. *Journal of tropical ecology* 17, 809-832.
- Hanan, N. P., Sea, W. B., Dangelmayr, G. and Govender, N. 2008. Do fires in savannas consume woody biomass? A comment on approaches to modeling savanna dynamics. *The American Naturalist* 171, 851-856.
- Hanley, J. A. and McNeil, B. J. 1982. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology* 743, 29-36.
- Hansen, M., DeFries, R., Townshend, J., Carroll, M., Dimiceli, C. and Sohlberg, R. 2003. Global percent tree cover at a spatial resolution of 500 meters: First results of the MODIS vegetation continuous fields algorithm. *Earth Interactions* 7, 1-15.
- Hao, W. M. and Liu, M. H. 1994. Spatial and temporal distribution of tropical biomass burning. *Global Biogeochemical Cycles* 8, 495-503.
- Hennenberg, K. J., Fischer, F., Kouadio, K., Goetze, D., Orthmann, B., Linsenmair, K. E., Jeltsch, F. and Porembski, S. 2006. Phytomass and fire occurrence along forest–savanna transects in the Comoe National Park, Ivory Coast. *Journal of tropical ecology* 22, 303-311.
- Higgins, S., Bond, W. and Trollope, W. 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass–tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology* 88, 213-229.
- Higgins, S., Shackleton, C. and Robinson, E. 1999. Changes in woody community structure and composition under contrasting landuse systems in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Biogeography* 26, 619-627.
- Higuera, P., Brubaker, L., Anderson, P., Hu, F. and Brown, T. 2009. Vegetation mediated the impacts of postglacial climate change on fire regimes in the south-central Brooks Range, Alaska.
- Higuera, P. E., Peters, M. E., Brubaker, L. B. and Gavin, D. G. 2007. Understanding the origin and analysis of sediment-charcoal records with a simulation model. *Quaternary Science Reviews* 26, 1790-1809.
- Higuera, P. E., Sprugel, D. G. and Brubaker, L. B. 2005. Reconstructing fire regimes with charcoal from small-hollow sediments: a calibration with tree-ring records of fire. *The Holocene* 15, 238.
- Hijmans, R., Cameron, S. and Parra, J. 2009. WorldClim-Global Climate Data. URL: <http://www.worldclim.org>.
- Hilbe, J. M. 2009: *Logistic regression models*. CRC Press Boca Raton.
- Hill, T. R. 1996. Statistical determination of sample size and contemporary pollen counts, Natal Drakensberg, South Africa. *Grana* 35, 119-124.
- Hills, T. L. and Randall, R. E. 1968: The Ecology of the Forest/savanna Boundary (proceedings of the Igu Humid Tropics Commission Symposium, Venezuela, 1964). DTIC Document.
- Hirota, M., Holmgren, M., Van Nes, E. H. and Scheffer, M. 2011. Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. *Science* 334, 232-235.
- Hirota, M., Nobre, C., Oyama, M. D. and Bustamante, M. 2010. The climatic sensitivity of the forest, savanna and forest–savanna transition in tropical South America. *New Phytologist* 187, 707-719.

- Hoffmann, W., Orthen, B. and Do Nascimento, P. 2003. Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology* 17, 720-726.
- Hoffmann, W. A. 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology* 80, 1354-1369.
- Hoffmann, W. A. 2000. Post-Establishment Seedling Success in the Brazilian Cerrado: A Comparison of Savanna and Forest Species. *Biotropica* 32, 62-69.
- Hoffmann, W. A., da Silva, E. R., Machado, G. C., Bucci, S. J., Scholz, F. G., Goldstein, G. and Meinzer, F. C. 2005. Seasonal leaf dynamics across a tree density gradient in a Brazilian savanna. *Oecologia* 145, 306-315.
- Hoffmann, W. A. and Franco, A. C. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology* 91, 475-484.
- Hoffmann, W. A., Geiger, E. L., Gotsch, S. G., Rossatto, D. R., Silva, L. C. R., Lau, O. L., Haridasan, M. and Franco, A. C. 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters*, 759-768.
- Hoffmann, W. A., Orthen, B. and Franco, A. C. 2004. Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia* 140, 252-260.
- Houehanou, T. D., Assogbadjo, A. E., Glele Kakai, R., Kyndt, T., Houinato, M. and Sinsin, B. 2013. How far a protected area contributes to conserve habitat species composition and population structure of endangered African tree species (Benin, West Africa). *Ecological Complexity*.
- Houehanou, T. D., Glèlè Kakai, R. L., Assogbadjo, A. E., Kindomihou, V., Houinato, M., Wittig, R. and Sinsin, B. A. 2012. Change in the woody floristic composition, diversity and structure from protected to unprotected savannas in Pendjari Biosphere Reserve (Benin, West Africa). *African Journal of Ecology*.
- House, J. I., Archer, S., Breshears, D. D. and Scholes, R. J. 2003. Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. *Journal of Biogeography* 30, 1763-1777.
- Hyvärinen, H. 1976. Flandrian pollen deposition rates and tree-line history in northern Fennoscandia. *Boreas* 5, 163-175.
- Ibanez, T., Hély, C. and Gaucherel, C. 2013. Sharp transitions in microclimatic conditions between savanna and forest in New Caledonia: Insights into the vulnerability of forest edges to fire. *Austral Ecology*.
- Ickowitz, A. 2006. Shifting cultivation and deforestation in tropical Africa: critical reflections. *Development and Change* 37, 599-626.
- IPCC. 2007. Climate change 2007: the physical science basis. *Agenda* 6, 07.
- Jeltsch, F., Milton, S. J., Dean, W. and van Rooyen, N. 1996. Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *Journal of Ecology*, 583-595.
- Jeltsch, F., Weber, G. E. and Grimm, V. 2000. Ecological buffering mechanisms in savannas: a unifying theory of long-term tree-grass coexistence. *Plant Ecology* 150, 161-171.
- Jensen, K., Lynch, E. A., Calcote, R. and Hotchkiss, S. C. 2007. Interpretation of charcoal morphotypes in sediments from Ferry Lake, Wisconsin, USA: do different plant fuel sources produce distinctive charcoal morphotypes? *The Holocene* 17, 907-915.

- Jibrin, A. 2013. A Study of Variation in Physiognomic Characteristics of Guinea Savanna Vegetation. *Environment and Natural Resources Research* 3, p52.
- Jindal, R., Swallow, B. and Kerr, J. 2008: Forestry-based carbon sequestration projects in Africa: Potential benefits and challenges. *Natural Resources Forum: Wiley Online Library*, 116-130.
- Johnson, J. B. and Omland, K. S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 101-108.
- Jolly, D., Bonnefille, R., Burcq, S. and Roux, M. 1996. Study and statistical treatment of pollen samples from surface soil of the rain forest in Gabon (Africa). *Comptes Rendus De L'Académie Des Sciences* 322, 63-70.
- Jones, H. T., Mayle, F. E., Pennington, R. T. and Killeen, T. J. 2011. Characterisation of Bolivian savanna ecosystems by their modern pollen rain and implications for fossil pollen records. *Review of Palaeobotany and Palynology* 164, 223 - 237.
- Jones, R. L. and Beavers, A. 1963. Some mineralogical and chemical properties of plant opal. *Soil science* 96, 375-379.
- Joseph, G. S., Seymour, C. L., Cumming, G. S., Mahlangu, Z. and Cumming, D. H. 2013. Escaping the flames: large termitaria as refugia from fire in miombo woodland. *Landscape ecology*, 1-12.
- Kauffman, J. B., Cummings, D. and Ward, D. 1994. Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian cerrado. *Journal of Ecology*, 519-531.
- Kealhofer, L. and Penny, D. 1998. A combined pollen and phytolith record for fourteen thousand years of vegetation change in northeastern Thailand. *Review of Palaeobotany and Palynology* 103, 83-93.
- Kelly, E. 1990. Method for extracting opal phytoliths from soil and plant material. *Intern. Rep., Dep. Agron. Colorado State Univ., Fort Collins*.
- Kelly, E., Blecker, S., Yonker, C., Olson, C., Wohl, E. and Todd, L. 1998. Stable isotope composition of soil organic matter and phytoliths as paleoenvironmental indicators. *Geoderma* 82, 59-81.
- Kondo, R., Childs, C. and Atkinson, I. 1994: *Opal phytoliths of New Zealand*. Manaaki Whenua Press: Lincoln, NZ.
- Kotto-Same, J., Woomer, P. L., Appolinaire, M. and Louis, Z. 1997. Carbon dynamics in slash-and-burn agriculture and land use alternatives of the humid forest zone in Cameroon. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 65, 245-256.
- Lambin, E. F., Geist, H. J. and Lepers, E. 2003. Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual Review of Environment and Resources* 28, 205-241.
- Laporte, N. T., Stabach, J. A., Grosch, R., Lin, T. S. and Goetz, S. J. 2007. Expansion of industrial logging in Central Africa. *Science* 316, 1451-1451.
- Laris, P. 2002. Burning the seasonal mosaic: preventative burning strategies in the wooded savanna of southern Mali. *Human Ecology* 30, 155-186.
- Laurance, W. F., Cochrane, M. A., Bergen, S., Fearnside, P. M., Delamônica, P., Barber, C., D'Angelo, S. and Fernandes, T. 2001. Environment: the future of the Brazilian Amazon. *Science* 291, 438-439.

- Le Cloarec, M. F., Bonte, P., Lestel, L., Lefèvre, I. and Ayrault, S. 2011. Sedimentary record of metal contamination in the Seine River during the last century. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C* 36, 515-529.
- Lebamba, J., Vincens, A., Jolly, D., Ngomanda, A., Schevin, P., Maley, J. and Bentaleb, I. 2009. Modern pollen rain in savanna and forest ecosystems of Gabon and Cameroon, Central Atlantic Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology* 153, 34-45.
- Lehmann, C. E. R., Archibald, S. A., Hoffmann, W. A. and Bond, W. J. 2011. Deciphering the distribution of the savanna biome. *New Phytologist* 191, 197-209.
- Lehmann, M. F., Bernasconi, S. M., McKenzie, J. A., Barbieri, A., Simona, M. and Veronesi, M. 2004. Seasonal variation of the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of particulate and dissolved carbon and nitrogen in Lake Lugano: Constraints on biogeochemical cycling in a eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr* 49, 415-429.
- Lentfer, C. and Boyd, W. E. 1998. A comparison of three methods for the extraction of phytoliths from sediments. *Journal of archaeological science* 25, 1159-1183.
- Leroux, M. 1996: *La dynamique du temps et du climat*. Masson.
- Letouzey, R. and Aubréville, A. 1968: *Etude phytogéographique du Cameroun*. Lechevalier Paris.
- Levavasseur, G., Vrac, M., Roche, D., Paillard, D. and Guiot, J. 2013. An objective methodology for potential vegetation reconstruction constrained by climate. *Global and Planetary Change*.
- Leys, B., Carcaillet, C., Dezileau, L., Ali, A. A. and Bradshaw, R. H. 2013. A comparison of charcoal measurements for reconstruction of Mediterranean paleo-fire frequency in the mountains of Corsica. *Quaternary Research* 79, 337 - 349.
- Lézine, A.-M., Watrin, J., Vincens, A. and Hély, C. 2009. Are modern pollen data representative of west African vegetation? *Review of Palaeobotany and Palynology* 156, 265-276.
- Lézine, A. 1988. New pollen data from the Sahel, Senegal. *Review of Palaeobotany and Palynology* 55, 141-154.
- Lézine, A. and Casanova, J. 1989. Pollen and hydrological evidence for the interpretation of past climates in tropical West Africa during the Holocene. *Quaternary Science Reviews* 8, 45-55.
- Lindenmayer, D. B., Hobbs, R. J., Likens, G. E., Krebs, C. J. and Banks, S. C. 2011. Newly discovered landscape traps produce regime shifts in wet forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 15887-15891.
- Lindenmayer, D. B., Likens, G. E., Andersen, A., Bowman, D., Bull, C. M., Burns, E., Dickman, C. R., Hoffmann, A. A., Keith, D. A. and Liddell, M. J. 2012. Value of long-term ecological studies. *Austral Ecology* 37, 745-757.
- Liu, H., Cui, H., Pott, R. and Speier, M. 1999. The surface pollen of the woodland-steppe ecotone in southeastern Inner Mongolia, China. *Review of Palaeobotany and Palynology* 105, 237-250.
- Loehman, R. A., Reinhardt, E. and Riley, K. L. 2013. Wildland fire emissions, carbon, and climate: Seeing the forest and the trees—A cross-scale assessment of wildfire and carbon dynamics in fire-prone, forested ecosystems. *Forest ecology and management*.

- Loupe, D., N'KLO, O. and COILIBALY, A. 1995. Effet des feux de brousse sur la végétation. *Bois et forêts des tropiques*, 59-74.
- Lykke, A. M. 1998. Assessment of species composition change in savanna vegetation by means of woody plants' size class distributions and local information. *Biodiversity & Conservation* 7, 1261-1275.
- Lynch, J., Clark, J. and Stocks, B. 2004. Charcoal production, dispersal, and deposition from the Fort Providence experimental fire: interpreting fire regimes from charcoal records in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 1642-1656.
- Madella, M., Alexandre, A. and Ball, T. 2005. International code for phytolith nomenclature 1.0. *Annals of Botany* 96, 253-260.
- Madella, M., Powers-Jones, A. H. and Jones, M. K. 1998. A simple method of extraction of opal phytoliths from sediments using a non-toxic heavy liquid. *Journal of archaeological science* 25, 801-803.
- Magnusson, W. E., Sanaiotti, T. M., Lima, A. P., Martinelli, L. A., Victoria, R. L., de Araujo, M. C. and Albernaz, A. L. 2002. A comparison of delta C-13 ratios of surface soils in savannas and forests in Amazonia. *Journal of Biogeography* 29, 857-863.
- Maley, J. 2001a. *Elaeis guineensis* Jacq.(oil palm) fluctuations in central Africa during the late Holocene: climate or human driving forces for this pioneering species? *Vegetation History and Archaeobotany* 10, 117-120.
- Maley, J. 2001b. La destruction catastrophique des forêts d'Afrique centrale survenue il ya environ 2500 ans exerce encore une influence majeure sur la répartition actuelle des formations végétales. *Systematics and Geography of Plants* 71, 777-796.
- Maley, J. and Brenac, P. 1998. Vegetation dynamics, palaeoenvironments and climatic changes in the forests of western Cameroon during the last 28,000 years B.P. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99, 157-187.
- Marchant, R. 2010. Understanding complexity in savannas: climate, biodiversity and people. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2, 101-108.
- McGlynn, G., Mooney, S. and Taylor, D. 2013. Palaeoecological evidence for Holocene environmental change from the Virunga volcanoes in the Albertine Rift, central Africa. *Quaternary Science Reviews* 61, 32-46.
- McPherson, G., Boutton, T. and Midwood, A. 1993. Stable carbon isotope analysis of soil organic matter illustrates vegetation change at the grassland/woodland boundary in southeastern Arizona, USA. *Oecologia* 93, 95-101.
- Menaut, J., Gignoux, J., Prado, C. and Clobert, J. 1990. Tree community dynamics in a humid savanna of the Cote-d'Ivoire: modelling the effects of fire and competition with grass and neighbours. *Journal of Biogeography*, 471-481.
- Mercader, J., Bennett, T., Esselmont, C., Simpson, S. and Walde, D. 2009. Phytoliths in woody plants from the Miombo woodlands of Mozambique. *Annals of Botany* 104, 91-113.
- Mercader, J., Runge, F., Vrydaghs, L., Doutrelepont, H., Ewango, C. and Juan-Tresseras, J. 2000. Phytoliths from archaeological sites in the tropical forest of Ituri, Democratic Republic of Congo. *Quaternary Research* 54, 102-112.
- Meyer, K. M., Wiegand, K. and Ward, D. 2009. Patch dynamics integrate mechanisms for savanna tree-grass coexistence. *Basic and Applied Ecology* 10, 491-499.

- Monserud, R. A. and Leemans, R. 1992. Comparing global vegetation maps with the Kappa statistic. *Ecological Modelling* 62, 275-293.
- Mooney, S. and Tinner, W. 2011. The analysis of charcoal in peat and organic sediments. *Mires and Peat* 7, 1-18.
- Moustakas, A., Sakkos, K., Wiegand, K., Ward, D., Meyer, K. M. and Eisinger, D. 2009. Are savannas patch-dynamic systems ? A landscape model. *Ecological Modelling* 220, 3576-3588.
- Moustakas, A., Wiegand, K., Getzin, S., Ward, D., Meyer, K. M., Guenther, M. and Mueller, K.-H. 2008. Spacing patterns of an *Acacia* tree in the Kalahari over a 61-year period: How clumped becomes regular and *vice versa*. *Acta Oecologica* 33, 355-364.
- Mulholland, S. C. 1989. Phytolith shape frequencies in North Dakota grasses: a comparison to general patterns. *Journal of archaeological science* 16, 489-511.
- Mulholland, S. C. and Rapp Jr, G. 1992: A morphological classification of grass silica-bodies. In Rapp Jr, G. and Mulholland, S. C., editors, *Phytoliths systematics: Emerging Issues. Advances in Archaeological and Museum Science*, New York: Plenum Press, 65-89.
- Murphy, B. P. and Bowman, D. M. 2007. The interdependence of fire, grass, kangaroos and Australian Aborigines: a case study from central Arnhem Land, northern Australia. *Journal of Biogeography* 34, 237-250.
- Nachtergaele, F. and Petri, M. 2010. Mapping land use systems at global and regional scales for land degradation assessment analysis.
- Nathan, R. 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science* 313, 786-788.
- Nelson, D. M., Verschuren, D., Urban, M. A. and Hu, F. S. 2012. Long-term variability and rainfall control of savanna fire regimes in equatorial East Africa. *Global Change Biology*, 3160-3170.
- Neumann, K., Fahmy, A., Lespez, L., Ballouche, A. and Huysecom, E. 2009. The Early Holocene palaeoenvironment of Ounjougou (Mali): Phytoliths in a multiproxy context. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 276, 87-106.
- Ngomanda, A. 2005: Dynamique des écosystèmes forestiers du Gabon au cours des cinq derniers millénaires.
- Ngomanda, A., Chepstow-Lusty, A., Makaya, M., Favier, C., Schevin, P., Maley, J., Fontugne, M., Oslisly, R., Jolly, D. and Langebroek, P. 2009a. Western equatorial African forest-savanna mosaics: a legacy of late Holocene climatic change? *Clim. Past* 5, 647-659.
- Ngomanda, A., Neumann, K., Schweizer, A. and Maley, J. 2009b. Seasonality change and the third millennium BP rainforest crisis in southern Cameroon (Central Africa). *Quaternary Research* 71, 307-318.
- Nguetsop, V., Bentaleb, I., Favier, C., Martin, C., Bietrix, S., Giresse, P., Servant-Vildary, S. and Servant, M. 2011. Past environmental and climatic changes during the last 7200 cal yr BP in Adamawa plateau (Northern-Cameroun) based on fossil diatoms and sedimentary carbon isotopic records from Lake Mbalang. *Climate of the Past* 7, 1371-1393.
- Nguetsop, V., Servant-Vildary, S. and Servant, M. 2004. Late Holocene climatic changes in west Africa, a high resolution diatom record from equatorial Cameroon. *Quaternary Science Reviews* 23, 591-609.

- Nicholson, S. E. 2000. The nature of rainfall variability over Africa on time scales of decades to millenia. *Global and Planetary Change* 26, 137-158.
- Novello, A., Barboni, D., Berti-Equille, L., Mazur, J. C., Poilecot, P. and Vignaud, P. 2012. Phytolith signal of aquatic plants and soils in Chad, Central Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology*.
- O'Connor, T. 1994. Composition and population responses of an African savanna grassland to rainfall and grazing. *Journal of Applied Ecology*, 155-171.
- O'Reilly, J., León Vitró, L., Mitchell, P., Donohue, I., Leira, M., Hobbs, W. and Irvine, K. 2011. 210 Pb-dating of a lake sediment core from Lough Carra (Co. Mayo, western Ireland): use of paleolimnological data for chronology validation below the 210 Pb dating horizon. *Journal of environmental radioactivity* 102, 495-499.
- Ohiagu, C. and Wood, T. 1979. Grass production and decomposition in Southern Guinea savanna, Nigeria. *Oecologia* 40, 155-165.
- Ohlson, M. and Tryterud, E. 2000. Interpretation of the charcoal record in forest soils: forest fires and their production and deposition of macroscopic charcoal. *The Holocene* 10, 519-525.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V., Underwood, E. C., D'amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E. and Morrison, J. C. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience* 51, 933-938.
- Osborne, P. L. 2000: *Tropical ecosystems and ecological concepts*. Cambridge University Press.
- Oslisly, R., White, L., Bentaleb, I., Favier, C., Fontugne, M., Gillet, J.-F. and Sebag, D. 2013. Climatic and cultural changes in the west Congo Basin forests over the past 5000 years. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368.
- Overpeck, J. and Webb, T. 1985. Quantitative interpretation of fossil pollen spectra: dissimilarity coefficients and the method of modern analogs. *Quaternary Research* 23, 87-108.
- Parker, A., Eckersley, L., Smith, M., Goudie, A., Stokes, S., Ward, S., White, K. and Hodson, M. 2004. Holocene vegetation dynamics in the northeastern Rub'al-Khali desert, Arabian Peninsula: a phytolith, pollen and carbon isotope study. *Journal of Quaternary Science* 19, 665-676.
- Parr, J. F. 2006. Effect of fire on phytolith coloration. *Geoarchaeology* 21, 171-185.
- Pearsall, D. M. 2000: *Paleoethnobotany: A handbook of procedures*. San Diego: Academic Press.
- Pérez, J. 1994. Aspects géographiques et historiques des llanos vénézuéliens. Une contribution a leur étude. *Boletín americanista*, 179-195.
- Peters, M. E. and Higuera, P. E. 2007. Quantifying the source area of macroscopic charcoal with a particle dispersal model. *Quaternary Research* 67, 304-310.
- Piperno, D. 1993. Phytolith and charcoal records from deep lake cores in the American tropics. *MASCA research papers in science and archaeology* 10, 59-71.
- Piperno, D. 2006: *Phytoliths: a comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists*. Altamira Pr.

- Piperno, D. R. 1988: *Phytolith analysis: an archaeological and geological perspective*. Academic Press: San Diego, etc.
- Piperno, D. R. 1995. Plant microfossils and their application in the New World tropics. *Archaeology in the Lowland American Tropic. En Current Analytical Methods and Recent Applications, editado por Stahl P*, 130-153.
- Piperno, D. R. and Becker, P. 1996. Vegetational history of a site in the central Amazon basin derived from phytolith and charcoal records from natural soils. *Quaternary Research* 45, 202-209.
- Piperno, D. R. and Jones, J. G. 2003. Paleoecological and archaeological implications of a Late Pleistocene/Early Holocene record of vegetation and climate from the Pacific coastal plain of Panama. *Quaternary Research* 59, 79-87.
- Piperno, D. R. and Pearsall, D. M. 1993. The nature and status of phytolith analysis. *MASCA research papers in science and archaeology* 10, 9-18.
- Pongratz, J., Reick, C., Raddatz, T. and Claussen, M. 2009. Effects of anthropogenic land cover change on the carbon cycle of the last millennium. *Global Biogeochemical Cycles* 23, GB4001.
- Pontius, J. 2000. Quantification error versus location error in comparison of categorical maps. *Photogrammetric engineering and remote sensing* 66, 1011-1016.
- Power, M., Marlon, J., Ortiz, N., Bartlein, P., Harrison, S., Mayle, F., Ballouche, A., Bradshaw, R., Carcaillet, C. and Cordova, C. 2008. Changes in fire regimes since the Last Glacial Maximum: an assessment based on a global synthesis and analysis of charcoal data. *Climate Dynamics* 30, 887-907.
- Power, M. J., Bush, M., Behling, H., Horn, S., Mayle, F. and Urrego, D. 2010. Paleofire activity in tropical America during the last 21 ka: A regional synthesis based on sedimentary charcoal.
- Powers-Jones, A. and Padmore, J. 1993. The use of quantitative methods and statistical analyses in the study of opal phytoliths. *MASCA research papers in science and archaeology* 10, 47-56.
- Powers, A. H. and Gilbertson, D. D. 1987. A simple preparation technique for the study of opal phytoliths from archaeological and Quaternary sediments. *Journal of archaeological science* 14, 529-535.
- Prentice, I. 1985. Pollen representation, source area, and basin size: toward a unified theory of pollen analysis. *Quaternary Research* 23, 76-86.
- Ratnam, J., Bond, W. J., Fensham, R. J., Hoffmann, W. A., Archibald, S., Lehmann, C. E. R., Anderson, M. T., Higgins, S. I. and Sankaran, M. 2011. When is a 'forest' a savanna, and why does it matter? *Global Ecology and Biogeography* 20, 653-660.
- Reimer, P. J., Baillie, M. G., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J. W., Blackwell, P. G., Ramsey, C. B., Buck, C. E., Burr, G. S. and Edwards, R. L. 2009. IntCal09 and Marine09 radiocarbon age calibration curves, 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 51, 1111-1150.
- Reynaud-Farrera, I., Maley, J. and Wirmann, D. 1996. Végétation et climat dans les forêts du sud-ouest Cameroun depuis 4770 ans BP: analyse pollinique des sédiments du lac Ossa. *Comptes Rendus De L'Académie Des Sciences* 322, 749-755.
- Rippstein, G., Lascano, C. and Decaëns, T. 1996. La production fourragère dans les savanes d'Amérique du Sud intertropicale. *Fourrages* 145, 33-52.

- Roberts, N. 2009: *The Holocene: an environmental history*. Wiley. com.
- Roy, D., Boschetti, L., Justice, C. and Ju, J. 2008. The collection 5 MODIS burned area product--Global evaluation by comparison with the MODIS active fire product. *Remote Sensing of Environment* 112, 3690-3707.
- Runge, F. 1999. The opal phytolith inventory of soils in central Africa--quantities, shapes, classification, and spectra. *Review of Palaeobotany and Palynology* 107, 23-53.
- Sage, R. F. and McKown, A. D. 2006. Is C4 photosynthesis less phenotypically plastic than C3 photosynthesis? *Journal of Experimental Botany* 57, 303-317.
- Sala, O., Chapin III, F., Armesto, J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L., Jackson, R. and Kinzig, A. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770.
- Salgado-Labouriau, M. L. and Rull, V. 1986. A method of introducing exotic pollen for paleoecological analysis of sediments. *Review of Palaeobotany and Palynology* 47, 97-103.
- San Miguel, E. G., Pérez-Moreno, J. P., Bolivar, J. P., Aguado, J. L., Garcia-Tenorio, R. and Simopoulos, E. S. 2005: Efficiency calibration for 210Pb gamma-spectrometric determinations in sediment samples. *Radioactivity in the Environment: Elsevier*, 166-174.
- Sankaran, M., Hanan, N. P., Scholes, R. J., Ratnam, J., Augustine, D. J., Cade, B. S., Gignoux, J., Higgins, S. I., Le Roux, X., Ludwig, F., Ardo, J., Banyikwa, F., Bronn, A., Bucini, G., Caylor, K. K., Coughenour, M. B., Diouf, A., Ekaya, W., Feral, C. J., February, E. C., Frost, P. G. H., Hiernaux, P., Hrabar, H., Metzger, K. L., Prins, H. H. T., Ringrose, S., Sea, W., Tews, J., Worden, J. and Zambatis, N. 2005. Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438, 846-849.
- Sankaran, M., Ratnam, J. and Hanan, N. 2008. Woody cover in African savannas: the role of resources, fire and herbivory. *Global Ecology and Biogeography* 17, 236-245.
- Sankaran, M., Ratnam, J. and Hanan, N. P. 2004. Tree-grass coexistence in savannas revisited - insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters* 7, 480-490.
- Scheffer, M. 2009: *Critical transitions in nature and society*. Princeton University Press.
- Scheffer, M. and Carpenter, S. R. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 648-656.
- Scheffer, M., Hirota, M., Holmgren, M., Van Nes, E. H. and Chapin, F. S. 2012. Thresholds for boreal biome transitions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, 21384-21389.
- Scherer, R. P. 1994. A new method for the determination of absolute abundance of diatoms and other silt-sized sedimentary particles. *Journal of Paleolimnology* 12, 171-179.
- Schmitz, A., Fall, A. O. and Rouchiche, S. 1996: *Contrôle et utilisation du feu en zones arides et subhumides africaines*. Food & Agriculture Org.
- Scholes, R. and Archer, S. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual review of ecology and systematics* 28, 517-544.
- Scholes, R., Frost, P. and Tian, Y. 2004. Canopy structure in savannas along a moisture gradient on Kalahari sands. *Global Change Biology* 10, 292-302.

- Schwartz, D. 1991. Intérêt de la mesure du ^{13}C des sols en milieu naturel équatorial pour la connaissance des aspects pédologiques et écologiques des relations savane-forêt: exemples du Congo= Measurement of ^{13}C as a pedological and ecological marker of the savanna-forest relationship in equatorial ecosystems. Examples from Congo. *Cahiers-ORSTOM. Pédologie* 26, 327-341.
- Schwartz, D., Foresta, H., Mariotti, A., Balesdent, J., Massimba, J. and Girardin, C. 1996. Present dynamics of the savanna-forest boundary in the Congolese Mayombe: a pedological, botanical and isotopic (^{13}C and ^{14}C) study. *Oecologia* 106, 516-524.
- Schwartz, D., Mariotti, A., Lanfranchi, R. and Guillet, B. 1986. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of soil organic matter as indicators of vegetation changes in the Congo. *Geoderma* 39, 97-103.
- Schwarz, G. 1978. Estimating the dimension of a model. *The annals of statistics* 6, 461-464.
- Scurfield, G., Anderson, C. and Segnit, E. 1974. Silica in woody stems. *Australian Journal of Botany* 22, 211-229.
- Seppä, H. and Hicks, S. 2006. Integration of modern and past pollen accumulation rate (PAR) records across the arctic tree-line: a method for more precise vegetation reconstructions. *Quaternary Science Reviews* 25, 1501-1516.
- Seppä, H., Nyman, M., Korhola, A. and Weckström, J. 2002. Changes of treelines and alpine vegetation in relation to post-glacial climate dynamics in northern Fennoscandia based on pollen and chironomid records. *Journal of Quaternary Science* 17, 287-301.
- Servant, M., Maley, J., Turcq, B., Absy, M., Brenac, P., Fournier, M. and Ledru, M. 1993. Tropical forest changes during the Late Quaternary in African and South American lowlands. *Global and Planetary Change* 7, 25-40.
- Simioni, G., Gignoux, J. and Le Roux, X. 2003. Tree layer spatial structure can affect savanna production and water budget: results of a 3-D model. *Ecology* 84, 1879-1894.
- Solbrig, O. T., Medina, E. and Silva, J. 1996. Biodiversity and tropical savanna properties: a global view. *SCOPE-SCIENTIFIC COMMITTEE ON PROBLEMS OF THE ENVIRONMENT INTERNATIONAL COUNCIL OF SCIENTIFIC UNIONS* 55, 185-211.
- Staver, A. C., Archibald, S. and Levin, S. 2011a. Tree cover in sub-Saharan Africa: rainfall and fire constrain forest and savanna as alternative stable states. *Ecology*.
- Staver, A. C., Archibald, S. and Levin, S. A. 2011b. The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science* 334, 230-232.
- Staver, A. C., Bond, W. J., Stock, W. D., Van Rensburg, S. J. and Waldram, M. S. 2009. Browsing and fire interact to suppress tree density in an African savanna. *Ecological Applications* 19, 1909-1919.
- Staver, A. C. and Levin, S. A. 2012. Integrating theoretical climate and fire effects on savanna and forest systems. *The American Naturalist* 180, 211.
- Stefanova, I. and Ammann, B. 2003. Lateglacial and Holocene vegetation belts in the Pirin Mountains (southwestern Bulgaria). *The Holocene* 13, 97-107.
- Stockmarr, J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et spores* 13, 615-621.
- Stott, P. 1991. Recent trends in the ecology and management of the world's savanna formations. *Progress in Physical Geography* 15, 18-28.

- Stromberg, C. A. E. 2009. Methodological concerns for analysis of phytolith assemblages: Does count size matter? *Quaternary International* 193, 124-140.
- Stuiver, M. and Braziunas, T. F. 1993. Modeling atmospheric ¹⁴C influences and ¹⁴C ages of marine samples to 10 000 BC. *Radiocarbon* 35, 137-189.
- Stuiver, M. and Reimer, P. 1993. Extended ¹⁴C data base and revised CALIB 3.0 ¹⁴C age calibration program. *Radiocarbon* 35, 215-230.
- Sugita, S. 1993. A model of pollen source area for an entire lake surface. *Quaternary Research* 39, 239-244.
- Sugita, S. 1994. Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. *Journal of Ecology*, 881-897.
- Sugita, S., Gaillard, M. and Brostrom, A. 1999. Landscape openness and pollen records: a simulation approach. *The Holocene* 9, 409.
- Swaine, M., Hawthorne, W. and Orgle, T. 1992. The effects of fire exclusion on savanna vegetation at Kpong, Ghana. *Biotropica*, 166-172.
- Team, R. D. C. 2009. R: A language and environment for statistical computing. . *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.
- Team, R. D. C. 2012: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M., Schwager, M. and Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31, 79-92.
- Tinner, W., Hofstetter, S., Zeugin, F., Conedera, M., Wohlgemuth, T., Zimmermann, L. and Zweifel, R. 2006. Long-distance transport of macroscopic charcoal by an intensive crown fire in the Swiss Alps-implications for fire history reconstruction. *The Holocene* 16, 287-292.
- Tinner, W. and Hu, F. S. 2003. Size parameters, size-class distribution and area-number relationship of microscopic charcoal: relevance for fire reconstruction. *The Holocene* 13, 499-505.
- Trabucco, A. and Zomer, R. 2009: Global aridity index (global-aridity) and global potential evapo-transpiration (global-PET) geospatial database. *Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at: [http://www.csi.cgiar.org/\(2009\)](http://www.csi.cgiar.org/(2009)). Global Aridity Index (Global-Aridity) and Global Potential Evapo-Transpiration (Global-PET) Geospatial Database. In CGIAR Consortium for Spatial Information.*
- Turner, M. G., Gardner, R. H. and O'Neill, R. V. 2001: *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer Verlag.
- Twine, W., Moshe, D., Netshiluvhi, T. and Siphugu, V. 2003. Consumption and direct-use values of savanna bio-resources used by rural households in Mametja, a semi-arid area of Limpopo province, South Africa.
- Twiss, P. C. 1992: Predicted world distribution of C3 and C4 grass phytoliths. In Press, P., editor, *Phytolith Systematic emerging issues. Advance Archaeological Museum Science*.
- Twiss, P. C., Suess, E. and Smith, R. M. 1969. Morphological classification of grass phytoliths. *Soil Science Society of America Journal* 33, 109-115.

- Uhl, C. and Kauffman, J. B. 1990. Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in the eastern Amazon. *Ecology* 71, 437-449.
- Umbanhowar, C. E. and Mcgrath, M. J. 1998. Experimental production and analysis of microscopic charcoal from wood, leaves and grasses. *The Holocene* 8, 341-346.
- Van Campo, M. 1957: *Palynologie africaine: I*. Institut Français d'Afrique Noire, Dakar.
- van der Werf, G., Peters, W., van Leeuwen, T. and Giglio, L. 2013. What could have caused pre-industrial biomass burning emissions to exceed current rates? *Clim. Past* 9, 289-306.
- van der Werf, G. R., Randerson, J. T., Giglio, L., Collatz, G., Mu, M., Kasibhatla, P. S., Morton, D. C., DeFries, R., Jin, Y. and van Leeuwen, T. T. 2010. Global fire emissions and the contribution of deforestation, savanna, forest, agricultural, and peat fires (1997–2009). *Atmos. Chem. Phys* 10, 11,707-711,735.
- Van Langevelde, F., Van De Vijver, C., Kumar, L., Van De Koppel, J., De Ridder, N., Van Andel, J., Skidmore, A., Hearne, J., Stroosnijder, L. and Bond, W. 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology* 84, 337-350.
- van Nes, E. H. and Scheffer, M. 2005. Implications of spatial heterogeneity for catastrophic regime shifts in ecosystems. *Ecology* 86, 1797-1807.
- Vincens, A., Bremond, L., Brewer, S., Buchet, G. and Dussouillez, P. 2006. Modern pollen-based biome reconstructions in East Africa expanded to southern Tanzania. *Review of Palaeobotany and Palynology* 140, 187-212.
- Vincens, A., Buchet, G., Elenga, H., Fournier, M., Martin, L., de Namur, C., Schwartz, D., Servant, M. and Wirmann, D. 1994. Changement majeur de la végétation du lac Sinnda (vallée du Niari, Sud-Congo) consécutif à l'assèchement climatique holocène supérieur: apport de la palynologie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 318, 1521–1526.
- Vincens, A., Dubois, M. A., Guillet, B., Achoundong, G., Buchet, G., Beyala, V. K. K., de Namur, C. and Riera, B. 2000. Pollen-rain-vegetation relationships along a forest-savanna transect in southeastern Cameroon. *Review of Palaeobotany and Palynology* 110, 191-208.
- Vincens, A., Garcin, Y. and Buchet, G. 2007a. Influence of rainfall seasonality on African lowland vegetation during the Late Quaternary: pollen evidence from Lake Masoko, Tanzania. *Journal of Biogeography* 34, 1274-1288.
- Vincens, A., Lézine, A., Buchet, G., Lewden, D. and Le Thomas, A. 2007b. African pollen database inventory of tree and shrub pollen types. *Review of Palaeobotany and Palynology* 145, 135-141.
- Vincens, A., Schwartz, D., Bertaux, J., Elenga, H. and de Namur, C. 1998. Late Holocene climatic changes in western equatorial Africa inferred from pollen from Lake Sinnda, southern Congo. *Quaternary Research* 50, 34-45.
- Vincens, A., Schwartz, D., Elenga, H., Reynaud-Farrera, I., Alexandre, A., Bertaux, J., Mariotti, A., Martin, L., Meunier, J. and Nguetsop, F. 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., Williamson, D., Thevenon, F., Taieb, M., Buchet, G., Decobert, M. and Thouveny, N. 2003. Pollen-based vegetation changes in southern Tanzania during the

- last 4200 years: climate change and/or human impact. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 198, 321-334.
- Von Gadow, K. 1999. Waldstruktur und diversitat. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* 170, 117-122.
- Wald, A. 1940. The fitting of straight lines if both variables are subject to error. *The Annals of Mathematical Statistics* 11, 284-300.
- Walter, H. and Mueller-Dombois, D. 1971: *Ecology of tropical and subtropical vegetation*. Edinburgh, UK, Oliver & Boyd.
- White, F. 1983: *The vegetation of Africa, a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa*. Paris: UNESCO.
- Whitlock, C. and Larsen, C. 2001: Charcoal as a fire proxy. In Smol, J. P., Birks, H. J. B. and Last, W. M., editors, *Tracking environmental change using lake sediments.*, Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 75-97.
- Whitlock, C. and Millspaugh, S. H. 1996. Testing the assumptions of fire-history studies: an examination of modern charcoal accumulation in Yellowstone National Park, USA. *The Holocene* 6, 7-16.
- Whittaker, R. 1975: *Community and ecosystems*. London: McMillan.
- Wiegand, K., Saitz, D. and Ward, D. 2006. A patch-dynamics approach to savanna dynamics and woody plant encroachment - Insights from an arid savanna. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 7, 229-242.
- Wiegand, K., Ward, D. and Saltz, D. 2005. Multi-scale patterns and bush encroachment in an and savanna with a shallow soil layer. *Journal of Vegetation Science* 16, 311-320.
- Wigley, B., Cramer, M. and Bond, W. 2009. Sapling survival in a frequently burnt savanna: mobilisation of carbon reserves in *Acacia karroo*. *Plant Ecology* 203, 1-11.
- Williams, J. 2003. Variations in tree cover in North America since the last glacial maximum. *Global and Planetary Change* 35, 1-23.
- Willis, K., Bailey, R., Bhagwat, S. and Birks, H. 2010. Biodiversity baselines, thresholds and resilience: testing predictions and assumptions using palaeoecological data. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 583-591.
- Willis, K. J., Araújo, M. B., Bennett, K. D., Figueroa-Rangel, B., Froyd, C. A. and Myers, N. 2007. How can a knowledge of the past help to conserve the future? Biodiversity conservation and the relevance of long-term ecological studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362, 175.
- Wirth, R., Weber, B. and Ryel, R. J. 2001. Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest. *Acta Oecologica* 22, 235-244.
- WoldeGabriel, G., Ambrose, S. H., Barboni, D., Bonnefille, R., Bremond, L., Currie, B., DeGusta, D., Hart, W. K., Murray, A. M. and Renne, P. R. 2009. The geological, isotopic, botanical, invertebrate, and lower vertebrate surroundings of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326, 65-65e65.
- Wolfe, A. P. 1997. On diatom concentrations in lake sediments: results from an inter-laboratory comparison and other tests performed on a uniform sample. *Journal of Paleolimnology* 18, 261-268.

- Wolfe, R. E., Nishihama, M., Fleig, A. J., Kuiper, J. A., Roy, D. P., Storey, J. C. and Patt, F. S. 2002. Achieving sub-pixel geolocation accuracy in support of MODIS land science. *Remote Sensing of Environment* 83, 31-49.
- Wright Jr, H. E. 1967. The use of surface samples in quaternary pollen analysis. *Review of Palaeobotany and Palynology* 2, 321-330.
- Wynn, J. and Bird, M. 2007. C4 derived soil organic carbon decomposes faster than its C3 counterpart in mixed C3/C4 soils. *Global Change Biology* 13, 2206-2217.
- Xu, H., Liu, B. and Wu, F. 2010. Spatial and temporal variations of Rb/Sr ratios of the bulk surface sediments in Lake Qinghai. *Geochemical transactions* 11.
- Youta Happi, J. 1998: Arbres contre graminées: la lente invasion de la forêt par la savane au Centre-Cameroun. Thèse de Doctorat, Paris IV.
- Zucchini, W. 2000. An introduction to model selection. *Journal of Mathematical Psychology* 44, 41-61.