



HAL
open science

Evolution des écosystèmes dans un contexte de mosaïque de forêt-savane et de présence humaine depuis 9000 ans BP au Parc National de la Lopé (Gabon central) : Approche palynologique

Karl Bader Henga Botsika Bobe

► **To cite this version:**

Karl Bader Henga Botsika Bobe. Evolution des écosystèmes dans un contexte de mosaïque de forêt-savane et de présence humaine depuis 9000 ans BP au Parc National de la Lopé (Gabon central) : Approche palynologique. Biodiversité et Ecologie. Université Paris sciences et lettres, 2021. Français. NNT : 2021UPSLP018 . tel-03585765

HAL Id: tel-03585765

<https://theses.hal.science/tel-03585765>

Submitted on 23 Feb 2022

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.

THÈSE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITÉ PSL

Préparée à l'École Pratique des Hautes Études

**Evolution des écosystèmes dans un contexte de mosaïque
de forêt-savane et de présence humaine depuis 9000 ans
BP au Parc National de la Lopé (Gabon central) : approche
palynologique**

Soutenu par

Karl Bader
HENGA-BOTSIKABOBE

Le 12 Mars 2021

École doctorale n° 472

**École doctorale de l'École
Pratique des Hautes Études**

Spécialité

**Biodiversité et écosystèmes
fossiles et actuels**

Composition du jury :

Mme Maria-Fernanda, SANCHEZ-GONI DE, EPHE	<i>Présidente</i>
M. Doyle, McKEY Pr, Univ. Montpellier	<i>Rapporteur</i>
Mme Florence, SYLVESTRE DR, IRD	<i>Rapporteur</i>
Mme Doris, BARBONI CR, CNRS	<i>Examineur</i>
Laurent, BREMOND MC, EPHE	<i>Directeur de thèse</i>

REMERCIEMENTS

La présente thèse est un projet qui est né à la suite de sorties de terrain au parc National de la Lopé (centre du Gabon) dans le cadre de l'*école de terrain en écologie tropicale (ECOTROP)*. Ce projet, mené au sein de l'équipe Dynamique des Ecosystèmes et Changements Globaux de l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM), a débuté en Décembre 2015. Je remercie tous les membres de l'équipe pour leur accueil chaleureux et en particulier les responsables d'équipes successifs qui ont toujours facilité toutes mes démarches administratives et mis à ma disposition un cadre de travail optimal.

Je remercie la Directrice Agnès Mignot, ainsi que toute la direction de l'ISEM, pour m'avoir accueilli au sein de l'Institut et facilité mon intégration auprès des autres doctorants par ma participation aux différentes animations scientifiques. Agnès, merci pour ton regard bienveillant sur l'avancée de mes travaux de thèse et d'avoir mis à ma disposition toutes les ressources de l'Institut nécessaires à mon travail telle que la collection de pollen de référence et le laboratoire de palynologie. Pour ce dernier, je remercie Sandrine Canal pour son aide dans les extractions polliniques quand j'étais en mission de terrain au Gabon. Concernant les extractions polliniques je remercie tour à tour Marie-Pierre Ledru pour m'avoir formé lors d'un stage à l'ISEM en 2011, et Rachid Cheddadi.

Il m'aurait été difficile d'apprécier le résultat de mes extractions polliniques si je n'avais su identifier le pollen au microscope. Je remercie Jean Maley pour m'avoir formé à la Palynologie et à l'identification des pollens d'Afrique tropicale.

Merci à Serge Muller pour sa disponibilité et sa collaboration pour la réalisation de mon premier article. Je tiens aussi à remercier Ilham Bentaleb pour m'avoir formé au traitement des échantillons pour analyses isotopiques et pour sa collaboration à ce travail.

Je remercie tous mes camarades de bureau pour les discussions constructives et les sorties amicales qui étaient de véritables bouffées d'oxygène. Un grand merci à tout le personnel de l'ISEM qui m'a toujours fait me sentir chez moi.

Mes remerciements aux techniciens botanistes du Parc National de la Lopé qui sont des petites mains expertes qui ont travaillé dans l'ombre de cette thèse, avec des sourires chaleureux. Sans eux, les identifications botaniques sur le terrain n'auraient pas été possibles. Merci à Lee White et Kate Abernethy pour avoir mis à ma disposition toute la documentation

botanique nécessaire à mon travail à la Lopé. Merci à David Lehmann et à tout le personnel de la SEGC à la Lopé.

Merci à Charly Favier. Charly, merci pour ton aide dans les analyses de mes données. Merci pour ta disponibilité et ta bienveillance.

Je remercie Richard Oslisly, pour son implication scientifique et logistique dans toutes les phases de réalisation de cette thèse. Merci Richard pour ton aide sur le terrain, merci pour les discussions constructives et la documentation et plus que tout, merci pour l'aide logistique sans laquelle cette thèse n'aurait pu se faire. Richard, tu es un ami, un père.

Un grand merci à Alfred NGOMANDA, mon *boss* et ami. Merci Alfred pour avoir cru en moi et m'avoir soutenu aussi bien professionnellement que scientifiquement. Merci pour avoir rendu compatible mes activités professionnelles et mon travail de thèse. Merci de m'avoir initié à la palynologie dès mon arrivée en 2011 à l'Institut de Recherche en Ecologie tropicale (IRET-CENAREST) et de m'avoir confié aux mains expertes de Jean Maley pour approfondir ma connaissance du pollen. Merci d'avoir été disponible pour des séances de travail en dépit de tes obligations professionnelles. Ton expérience de palynologue m'a été très utile dans la compréhension de mes résultats.

Cette thèse est le fruit d'un encadrement scientifique rigoureux et passionné de la part de Laurent BREMOND. Laurent, merci de m'avoir pris comme étudiant pour étudier le potentiel paléoenvironnementale de la Lopé. Ta rigueur scientifique et ta culture de l'effort sont des valeurs que je me suis approprié. Merci de m'avoir encouragé à faire une thèse alors que j'avais déjà été happé par le monde professionnel et plus que tout merci d'avoir facilité la mise en place administrative et pratique de cette thèse. Merci pour ton aide sans laquelle je me serais perdu dans les méandres de mes données si délicates à interpréter. Ton expérience des forêts tropicales et de leur fonctionnement a été un atout majeur dans l'aboutissement de cette thèse. Merci pour ton amitié qui m'a évité tout stress et surtout de me sentir seul, si loin de mon pays.

Merci à tous les membres de mon Jury de thèse pour leur disponibilité ainsi qu'aux rapporteurs de ce mémoire.

Merci à l'IRD et au CNRS pour leur soutien financier ainsi qu'à l'ANPN (l'Agence Nationale des Parcs Nationaux du Gabon) pour son soutien logistique.

Merci à l'EPHE-PSL, qui m'a accepté comme étudiant et pour son soutien au travers de deux bourses de mobilité dont j'ai bénéficié. Merci à la Présidence de l'EPHE ainsi qu'à tout son personnel.

Pour finir, merci à tout le personnel de l'Institut de Recherche en Ecologie Tropicale (IRET-CENAREST, Gabon), ma famille professionnelle, pour vos soutiens variés. Merci à mon employeur, le Ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche Scientifique qui encourage les jeunes chercheurs, merci à l'Etat Gabonais que j'encourage à investir encore davantage dans son potentiel humain et merci à la France pour avoir rendu possible cette aventure.

Sommaire

REMERCIEMENTS	3
LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX	10
LISTE DES FIGURES.....	10
LISTE DES TABLEAUX	12
LISTE DES ANNEXES	13
Avant-propos	14
Introduction Générale.....	17
A. Etat de l’art des études paleoenvironnementales dans le bassin du Congo.	17
1. Paléoclimatique	17
2. Paléoécologiques	20
3. La question des enclaves savanicoles	24
B. Etat de l’art sur les populations Bantoues dans le Bassin du Congo.....	26
1. Apport de l’archéologie et de la linguistique	26
2. Pratiques culturelles	27
3. L’archéologie à la Lopé et dans la basse vallée de l’Ogooué.....	28
C. Le site d’étude : le Parc National de la Lopé	29
1. Le climat	29
2. Description géologique et géomorphologique.....	30
3. La végétation de la Lopé : la mosaïque de foret-savane	31
D. Interprétation de la pluie pollinique actuelle en Afrique tropicale	33
1. Le pollen	33
2. La pluie pollinique actuelle en Afrique centrale atlantique	34
Pluie pollinique dans la zone phytogéographique Guineo-Congolaise : le cas de la Lopé	36
E. Les objectifs de la thèse	37
F. Organisation de la thèse	38
Chapitre 1	39
1. Introduction.....	41
2. Material and methods.....	42
2.1 Geographical and botanical setting	42
2.2. Vegetation survey	43
2.3. Remote-sensing data analysis	45
2.4. Pollen sampling, extraction and counting	46

2.5. Representation indices	47
3. Results	48
3.1. Floristic distribution	48
3.2. Pollen diagram.....	50
3.3. Pollen diversity	51
3.4. Indices of vegetation representation in pollen assemblages	52
3.5. Pollen concentrations.....	53
4. Discussion.....	53
4.1. Savana pollen representation	53
4.2. Pollen diversity: marshes, savanna, forest.....	58
4.3. Fossil assemblage interpretations	59
5. Conclusion	60
Chapitre 2	61
Évolution de la végétation en Afrique Centrale Atlantique: étude pollinique à long terme des marais de la mosaïque de forêt-savane du Parc National de la Lopé (centre du Gabon).....	61
1. Introduction	64
2. Matériel et méthodes	66
2.1 Caractéristiques du site d'étude	66
2.2 Caractéristiques des marais et typologie des habitats	68
2.3. Prélèvement des sédiments, datations radiocarbone et modèles d'âges.....	73
2.4. Analyses isotopiques des carottes	74
2.4. Analyse pollinique	75
3. Resultats.....	76
3.1. Diagrammes polliniques et évolution de la végétation à la Lopé depuis 9 000 ans BP.....	76
• Le marais <i>Lopé 2</i>	76
• Le marais <i>Paurosa</i>	80
3.2. Signature isotopique et évolution des marais <i>Lopé 2</i> et <i>Paurosa</i>	83
• Le marais <i>Lopé 2</i>	83
• Le marais <i>Paurosa</i>	84
3.3. Comparaison entre assemblages polliniques palustre et lacustre au Gabon	85
• En milieu forestier : le lac <i>Nguène</i> et le marais <i>Lopé 2</i>	86
• En mosaïque de forêt-savane : Comparaison entre le lac <i>Kamalété</i> et le marais <i>Paurosa</i>	88
4. Discussion	90
4.1. Dynamique de la végétation au Parc National de la Lopé depuis 9 000 ans BP	90
4.2. Évolution des marais <i>Lopé 2</i> et <i>Paurosa</i>	94
4.3. Type de dépôt et signal pollinique.....	96

5. Conclusion.....	98
Chapitre 3	99
Présence humaine et évolution de la mosaïque de forêt-savane du Parc National de la Lopé (Gabon central) depuis l'Holocène récent	99
1. Introduction	101
2. Matériel et méthodes	104
2.1. Caractéristiques du site d'étude	104
2.2. Sélection et description des marais	106
2.3. Inventaire floristique autour des sites et sélection d'espèces d'usage anthropique	107
2.4. Prélèvement des sédiments, datations radiocarbone et modèles d'âges.....	107
2.5. Analyse isotopique des carottes	108
2.6. Analyses polliniques et statistiques	108
3. Résultats	110
3.1. Inventaire floristique autour des sites et présence d'espèces d'usage anthropique pendant le hiatus archéologique d'occupation humaine.....	110
3.2. Diagrammes polliniques et évolution des abondances des espèces d'usage anthropique...	111
3.3. Dynamique forestière et distribution des espèces d'usage anthropique à la Lopé.....	119
4. Discussion	125
4.1. Inventaire floristique autour des sites et présence des espèces d'usage anthropique pendant le <i>hiatus</i>	125
4.2. Diagrammes polliniques et évolution des abondances des espèces d'usage anthropique à la Lopé	126
<i>Origine et évolution d'Elaeis guineensis à la Lopé</i>	128
4.3. Dynamique forestière et distribution des espèces d'usage anthropique à la Lopé	130
4.4. Évolution de la végétation pendant le <i>hiatus</i> archéologique : évolution régionale versus évolution à la Lopé	131
5. Conclusion.....	133
Chapitre 4	134
Synthèse et Conclusions Générales	134
1. La pluie pollinique à la Lopé	135
2. Archives sédimentaires palustres et histoire de la végétation à la Lopé	135
3. Présence humaine et évolution de la mosaïque de forêt-savane du PNL.....	137
4. Conclusions générales.....	138
5. Perspectives	139
5.1. Estimation de la production pollinique (<i>PPE</i>) et du <i>relevant source area of pollen (RSAP)</i>	139
5.2. Proposition de protocole préliminaire pour l'établissement du " relevant source area of pollen" à la Lopé.....	140

5.3. L'Homme et son impact sur l'évolution des écosystèmes forestiers d'Afrique centrale :	
l'intérêt des espèces d'usage anthropique	141
ANNEXES	155

LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX

LISTE DES FIGURES

Fig. 1 : Les zones phytogéographiques d’Afrique (White, 1983). En médaillon, le Parc National de la Lopé (centre du Gabon).....	16
Fig. 2 : Carte de situation des sites palynologiques répertoriés en zone intertropicale atlantique (tiré de Giresse et al. 2020)	24
Fig. 3 : Mise en évidence du hiatus archéologique d’occupation humaine (Modifié d’après Seidensticker et al. 2021)	29
Fig. 4 : Précipitations mensuelles à la Lopé (source : SEGC, 2016).	30
Fig. 5 : Représentation schématique de l’organisation spatiale des formations superficielles de la région de La Lopé (Modifié de Thieblemont, 2013).....	31
Fig. 6 : Localisation et representation de la mosaïque de forêt-savane de la Lopé	33
Fig. 7: Pollen d’ <i>Aucoumea klaineana</i> Pierre (Burseraceae) (X600)	34
Fig. 8: Illustration de la pluie pollinique	36
Fig. 9: Study area and location of sampled marshes.....	45
Fig. 10: Canonical analysis applied on the 439 botanical survey quadrats in savanna.....	50
Fig. 11. Canonical analysis applied on the 101 botanical survey quadrats in forest	51
Fig. 12: Pollen diagram of the most common grains counted in the marsh surface samples...	53
Fig. 13 : Canonical analysis applied on the most common pollen grains.	57
Fig. 14: aperçu de l’enclave savanicole du Parc National de la Lopé.....	67
Fig. 15: Aperçu de la mosaïque de forêt-savane de la Lopé	68
Fig. 16: Diagramme pollinique du marais <i>Lopé 2</i>	69
Fig. 17: Marais Paurosa. Vue nord-ouest-sud-est	70
Fig. 18: Marais <i>Lopé 2</i> . Vue est-ouest	71

Fig. 19: Modèle d'âge des carottes de Lopé 2 (a) et Paurosa (b).	75
Fig. 20: Diagramme pollinique du marais Lopé 2	80
Fig. 21: Diagramme pollinique synthétique du marais Lopé 2	81
Fig. 22: Diagramme pollinique du marais Paurosa	83
Fig. 23: Diagramme pollinique synthétique du marais Paurosa	84
Fig. 24: Valeurs de $\delta^{13}C$ comparées aux enregistrements polliniques au marais Lopé 2.	85
Fig. 25: Valeurs de $\delta^{13}C$ comparées aux enregistrements polliniques au marais Paurosa.	86
Fig. 26: Évolution des pollens arborés dans les sites de Lopé 2 et Nguène depuis 1500 ans BP	88
Fig. 27: Évolution d' <i>Elaeis guineensis</i> dans les sites de Lopé 2 et Nguène depuis 1500 ans BP.	88
Fig. 28: Evolution des Cyperaceae au lac Nguène et au marais Lopé 2 depuis 1500 ans BP.	89
Fig. 29 : Evolution des Poaceae au lac Nguène et au marais Lopé 2 depuis 1500 ans BP	89
Fig. 30 : Évolution des pollens arborés dans les sites de Paurosa et Kamalété depuis 1500 ans BP	90
Fig. 31 : Évolution du Front forestier (ici, <i>Elaeis guineensis</i> et <i>Alchornea</i> -type) dans les sites de Paurosa et Kamalété depuis 1500 ans BP	91
Fig. 32 : representation schématique de la dynamique spatio-temporelle de la vegetation à la Lopé	95
Fig. 33 : PNL et localisation des 23 marais inventoriés lors d'une précédente étude sur la pluie pollinique à la Lopé	106
Fig. 34 : Aperçu de la mosaïque forêt-savane de la Lopé	107
Fig. 35 : Marais <i>Lopé 2</i>	108
Fig. 36: Diagramme pollinique du marais Lopé 2. Mise en évidence des taxons d'affinité humaine	114
Fig. 37: Diagramme pollinique du marais Paurosa. Mise en évidence des taxons d'affinité humaine	116

Fig. 38: Diagramme pollinique du marais Citron au hiatus	117
Fig. 39 : Diagramme pollinique du marais Tortue-savane au hiatus.....	117
Fig. 40 : Diagramme pollinique du marais Vitex au hiatus	118
Fig. 41: Diagramme pollinique du marais Yao au hiatus.....	118
.....	118
Fig. 42: Distribution des pourcentages d'Elaeis guineensis et de Macaranga dans les comptages de Paurosa, avant, pendant et après le hiatus à l'aide de box plot.....	120
Fig. 43: Distribution des taxons polliniques selon les axes 1 et 2 de l'analyse de correspondance appliquée aux assemblages polliniques du site de Lopé 2 depuis 2000 ans BP.....	122
Fig. 44: Distribution des taxons polliniques selon les axes 1 et 2 de l'analyse de Correspondance appliquée aux données polliniques du site de Paurosa depuis 2000 ans BP.....	123
Fig. 45: Distribution des taxons polliniques selon les axes 1 et 2 de l'analyse de correspondance appliquée aux assemblages polliniques des sites de Lopé 2 et Paurosa depuis 2000 ans BP ...	125
Fig. 46: Représentation temporelle des axes 1 et 2 des AC depuis 2000 ans BP.....	126
Fig. 47: Evolution d'Elaeis guineensis dans les sites de Lopé 2 et Paurosa depuis 2000 ans ...	128

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Characteristics of the marshes	46
Tableau 2: Davis indices calculated for the main 33 pollen taxa.....	58
Tableau 3: Présence-absence des taxons polliniques d'interet humain et leurs usages, à l'actuel et durant le hiatus dans les six sites étudiés	111
Tableau 4: Proportion (valeurs moyennes) des espèces d'usage anthropique dans les assemblages polliniques de la Lopé à peu près 200 ans avant, pendant et 200 ans après le hiatus	119

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Diagramme pollinique détaillé de la pluie pollinique à la Lopé.....	159
Annexe 2 : Mise en place des parcelles; identifications et inventaires floristiques; transformation des coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet en valeurs quantitatives	160
Annexe 3 : Classification écologique des espèces de la Lopé	163
Annexe 4.1 : Diagramme pollinique détaillé de la séquence de <i>Lopé 2</i>	166
Annexe 4.2 : Diagramme pollinique détaillé de la séquence de <i>Paurosa</i>	167
Annexe 5 : Proportions (valeurs moyennes) des espèces d'affinité humaine dans les assemblages polliniques de la Lopé à peu près 200 ans avant, pendant et 200 ans après le hiatus	168
Annexe 6 : Quelques photos de lames de comptages polliniques	172

Avant-propos

Les études biogéographiques menées dans les forêts pluvieuses d'Afrique centrale ont permis de définir la zone phytogéographique Guineo-congolaise (Fig. 1) qui présente deux domaines forestiers majeurs : (i) la zone d'endémisme Guinéenne à l'ouest et (ii) la zone d'endémisme Congolaise à l'est (White, 1983). Dans ces forêts, comme à l'échelle du continent, de nombreuses études paleoenvironnementales ont montré l'instabilité des écosystèmes forestiers sur des périodes de temps long (Maley, 2004). Les forêts d'Afrique centrale actuelles seraient donc le résultat de changements majeurs qui ont affecté la composition et l'étendu du bloc forestier (Maley, 1996). Ces changements auraient consisté essentiellement en des phases d'ouverture et de fermeture du milieu. La question du facteur à l'origine de cette dynamique des écosystèmes en Afrique centrale Atlantique a donné lieu à des discussions, souvent houleuses, qui ont conduit en un clivage entre trois courants de pensée :

Le premier : les changements majeurs qui ont affecté la composition et la structure des forêts du Bassin du Congo seraient dus principalement à des changements climatiques (Maley, 2010). Des périodes de changements de la balance hydrique ont pu être mises en évidence dans les enregistrements sédimentaires. Les principales périodes arides identifiées sont : le dernier maximum glaciaire entre 24.000 et 16.000 ans *cal.* BP et le Dryas récent (entre 13.000 et 11.500 ans *cal.* BP). Pour l'holocène récent, qui est la période qui intéresse notre étude, deux évènements majeurs ont impacté les forêts pluvieuses d'Afrique centrale : un premier autour de *ca.* 4000 ans *cal.* BP ; et un deuxième évènement, entre 3000-2000 ans *cal.* BP. Ces évènements marqués par le développement du domaine savanicole seraient là aussi dus à des changements climatiques.

Le deuxième : les forêts de basses altitudes du bassin du Congo auraient été largement influencées par l'action des humains qui auraient affecté son évolution au cours des derniers milliers d'années (Bayon et al., 2012; Garcin et al., 2018; Tovar et al., 2014; Willis et al., 2004). En effet, la présence des populations Bantoues dans la région remonterait au moins à 2500 ans BP, dans les forêts d'Afrique centrale (Clist, 1990; Essomba, 1998) et des vestiges d'anciennes occupations humaines remontent au moins à 9000 ans BP dans les forêts du centre du Gabon, à la Lopé (Oslisly, 1998; Oslisly et Peyrot, 1992). Ainsi, la dernière crise forestière majeure de l'holocène autour de 3000-2000 ans BP serait consécutive d'une action anthropique de grande

ampleur, liée à l'expansion de ces populations dans le bloc forestier, et qui aurait conduit à la fragmentation de ce dernier sous l'effet de prélèvements destructifs exacerbés par la maîtrise de la métallurgie (Clist et al., 1986; Clist, 1990; Oslisly et Peyrot, 1992).

Le troisième suggère une action combinée du climat et de l'Homme. Cette position stipule que l'Homme aurait bénéficié de la fragmentation du bloc forestier, du fait de conditions climatiques défavorables, qui aurait facilité ses mouvements migratoires au sein de l'Afrique centrale (Bayon et al., 2019).

Les différentes phases de l'évolution des forêts d'Afrique Centrale ont été mise en évidence par de nombreuses études notamment géochimiques (Guillet et al., 2001); sédimentologiques (Giresse et al., 2009; Giresse et Makaya- Mvoubou, 2010) ; génétiques (Born, 2007) ; de charbons sédimentaires (Morin-Rivat et al., 2014, 2016) , palynologiques (Lebamba et al., 2009; Maley, 2004; Maley et al., 2018; Ngomanda et al., 2005, 2009a, 2009b; Vincens et al., 1998, 2000, 2004, 2010) et des études de diatomées (Nguetsop and Servant-Vildary, 2004). Toutefois, la palynologie a été l'outil le plus efficace pour mettre en évidence les changements de végétation lors de ces grandes phases (Maley et al., 2018).

La présente étude s'appuie donc principalement sur le pollen pour répondre à nos problématiques qui s'articulent autour de l'évolution des systèmes forestiers en mosaïque de forêt-savane d'Afrique centrale atlantique et le rôle qu'y aurait joué l'Homme. L'originalité de cette étude réside en ce qu'aucune autre étude palynologique, avec du matériel sédimentaire aussi ancien (9000 ans BP), prélevé au sein de marais, n'a été menée au Gabon dans ce type d'environnement (une mosaïque de forêt-savane). Par ailleurs, afin de réaliser des reconstitutions paleoenvironnementales de qualité, de nombreuses études ont montré la nécessité d'établir un référentiel actuel, *i.e.* déterminer la pluie pollinique actuelle pour la zone d'étude à reconstituer (Amami et al., 2010). C'est dans cet objectif que nous avons établi les caractéristiques de la pluie pollinique actuelle au Parc National de la Lopé (PNL) avant de procéder aux reconstitutions paleoenvironnementales, ce qui ajoute un peu plus au caractère inédit de l'étude en Afrique centrale.

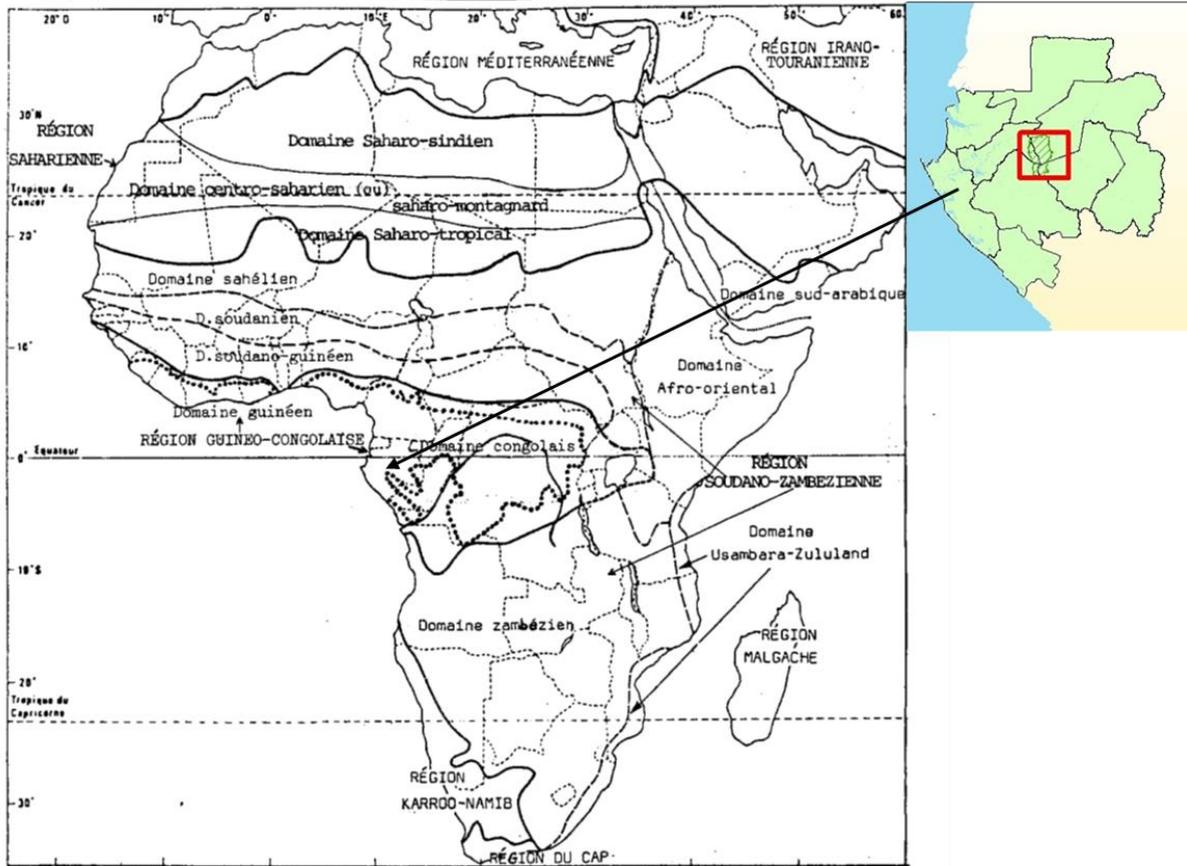


Fig. 1 : Les grandes zones de végétation (adaptée de F. White, 1983 ; J.P. Lebrun, 1977).

Fig. 1 : Les zones phytogéographiques d'Afrique (White, 1983). En médaillon, le Parc National de la Lopé (centre du Gabon. Source : Eyang Effa Edwige, Iret-Cenarest, 2018).

Introduction Générale

A. Etat de l'art des études paleoenvironnementales dans le bassin du Congo.

1. Paléoclimatique

L'Afrique comprend une gamme importante de régimes climatiques permettant la présence de forêts équatoriales humides intertropicales jusqu'à des végétations désertiques sèches de part et d'autre de cette zone intertropicale. Autour des tropiques, une zone de précipitations importantes varie latitudinalement au cours de l'année : c'est la ceinture pluvieuse. Cette ceinture oscille autour de l'équateur, passant de l'hémisphère nord à l'hémisphère sud, et inversement, selon un rythme annuel ce qui a pour résultat de définir un cycle pluvieux saisonnier qui est unimodal en-dehors des latitudes tropicales et bimodale, proche de l'Équateur (Nash et al., 2016). Cette ceinture tropicale est communément appelée Zone de Convergence Intertropicale (ZCIT). Cette zone a un effet important sur les précipitations bien qu'elle n'explique pas forcément les maxima pluvieux du continent (Nicholson, 2009).

Le Bassin du Congo, en Afrique centrale, présente deux zones climatiques bien distinctes : le centre de ce bassin, constitué par une cuvette, supporte un climat équatorial avec une seule saison de fortes précipitations tandis que les régions périphériques sont soumises à de fortes variations saisonnières des précipitations (Bayon et al., 2019).

En Afrique de l'ouest, la mousson influence grandement les précipitations. Il s'agit d'une différence d'amplitude thermique entre le Sahara chaud et sec et l'Atlantique plus froid au sud (Thorncroft et al., 2011). Ce système de mousson relie le Sahel présentant une saisonnalité unimodale, et le littoral guinéen qui lui, est bimodal. Les pluies de mousson recouvrent le littoral Guinéen pendant le printemps et l'automne boréal et atteignent le Sahel durant l'été boréal. Cette dynamique annuelle est fortement influencée par les températures marines de surface dans l'Océan Atlantique (Camberlin et al., 2001; Losada et al., 2010; Zhang and Delworth, 2006).

Des enregistrements fossiles et des simulations numériques ont mis en évidence un lien étroit entre la mousson ouest-africaine et des variations brusques et durables d'humidité à des

échelles de temps longs (Shanahan et al., 2009), mais aussi un lien entre les faciès forestiers et l'intensité de la mousson (Renssen et al., 2006; Shanahan et al., 2015, p. 200). Il en ressort que la dynamique forestière est donc essentiellement tributaire des variations d'humidité aux latitudes concernées.

Sur le continent africain, les variations climatiques passées ont essentiellement été mise en évidence par des carottes sédimentaires lacustres de terre ferme (Nash et al., 2016) ou par des carottes marines (Bayon et al., 2019). Toutefois, ces données demeurent insuffisantes et ne couvrent pas toutes les régions d'Afrique. Il en résulte une vision incomplète de l'histoire paléoclimatique et paléoenvironnementale du continent (Maley and Vernet, 2015). Depuis l'Holocène, on note des variations d'humidité importantes d'une région d'Afrique à l'autre qui seraient régulées à des échelles millénaires par des changements régionaux de l'insolation (Braconnot et Joussaume, 2000).

Au début de l'Holocène, l'insolation d'été dans l'hémisphère nord présentait des maximas consécutifs à une humidité plus importante que de nos jours dans les régions subtropicales septentrionales et tropicales d'Afrique (Gasse, 2000; Hoelzmann et al., 2001; Lézine et al., 2013, 2011; Shanahan et al., 2015; Umer et al., 2007; A. Vincens et al., 1999). Cette humidité au début de l'Holocène serait liée à l'action conjointe d'une plus grande pluviosité générée par des hautes températures de surface dans l'ouest de l'Océan indien et d'une augmentation des précipitation de saison sèche du fait d'un important apport humide issu de l'Océan Atlantique à travers le Bassin du Congo (Schefuß et al., 2005).

Par contre, le suivi à long terme des conditions hydroclimatiques d'Afrique montre une tendance à la baisse d'humidité depuis les 2000 dernières années (Nash et al., 2016). Dans les domaines ouest et équatorial, au lac Bosumtwi (au Ghana), on peut noter une mise en place progressive de conditions arides de 1700 à 950 ans BP, après une période plus ou moins humide (Shanahan et al., 2009). Cette phase aride a été corroborée par l'étude d'une carotte marine récoltée au large du Sénégal. L'analyse de cette carotte marine a montré la mise en place d'une phase aride entre ~2000 et ~1000 ans BP, soit pendant le premier millénaire CE (Common Era), et qui a donné lieu à une perte de végétation dans le domaine sahélien (Mulitza et al., 2010). Le lac Tizong, au nord du Cameroun, dans la zone tampon entre les régions pluvieuses nord unimodale et équatoriale bimodale, montre un bas niveau entre ~1600 et ~1100 ans BP, révélé à partir de l'étude de diatomées (Nguetsop et al., 2013, p. 2013). Au lac Mbalang, on observe

aussi de bas niveaux d'eau autour de 1500 ans BP (Nguetsop et al., 2011, p. 2011).

Toutefois, la fin de ce premier millénaire CE, a été suivi de conditions moins arides. En effet, les travaux de Ngomanda (2007) aux lacs Nguène et Kamalété, au Gabon, montrent que l'humidité progressive du milieu a atteint un pic respectivement autour de 1200 et 1000 ans *cal.* BP, respectivement à Nguène et Kamalété. Les données sédimentaires aux lacs Kitina et Sinnda au Congo corrobore cette tendance de conditions plus humides à la fin du premier millénaire CE (Bertaux et al., 2000). Ces résultats obtenus par des données sédimentaires sont confirmés par le pollen dans une étude menée au lac Sinnda par Vincens (1998).

Entre 650 et 200 ans *cal.* BP, on peut distinguer une phase de refroidissement du climat caractérisé par le développement de glacier dans l'hémisphère nord. Les données paléoclimatiques confirment ce petit âge glaciaire (Little Ice Age (*LIA*)) dont les manifestations n'étaient pas identiques à travers les continents (Nash et al. 2016). Bien que les phases précoces du *LIA*, se caractérisent par des conditions humides dans les lacs Tizong et Mbalang au nord Cameroun avec une légère augmentation de taxons arborés, l'essentiel du *LIA* a été une phase aride dans les zones équatoriales humides (Nguetsop et al., 2013, p. 2013; Annie Vincens et al., 2010). L'analyse des diatomées au lac Ossa montre une baisse considérable des niveaux du lacs entre 800 et 200 ans BP, confirmant une forte baisse d'humidité du milieu (Nguetsop et al., 2010). Globalement, la période du petit âge glaciaire semble avoir été la période la plus sèche de tout l'Holocène en Afrique équatoriale atlantique, ou du moins aussi sèche que l'anomalie climatique médiévale (MCA, entre 1100 et 800 ans BP) (Nash et al., 2016).

Une explication à ces différences de la balance hydrique à l'échelle subcontinentale ou régionale est la variation de la position par rapport à l'équateur de la ceinture pluvieuse de la zone concernée (Khon et al., 2014). En effet, les données paléoclimatiques montrent qu'une sécheresse dans les hautes latitudes nord entre 1550 et 950 ans BP aurait été concomitante à des conditions humides au sud, autour de l'équateur (Nash et al., 2016), comme le montrent les enregistrements lacustres de Nguène et Kamalété au Gabon (Ngomanda et al., 2007), mais aussi au lac Sinnda au Congo (Vincens et al., 1998). Cette évolution en sens inverse des précipitations entre le nord et le sud est cohérente avec un positionnement plus au sud de la zone de convergence intertropicale qui a eu pour conséquence de diminuer la longueur de la saison des pluies dans les hautes latitudes et de l'augmenter sous l'équateur (Nash et al., 2016).

On note que la zone équatoriale atlantique montre globalement des conditions plus

humides entre 2000 et 1500 ans BP plutôt qu'entre 1500 et 1000 ans BP. Cette transition a été abrupte dans certaines régions avec une aridité centrée autour de 1500 ans BP, alors qu'elle a été plus ou moins progressive dans d'autres régions (Nash et al., 2016). Ces variations bien enregistrées aussi bien par les données paléoécologiques que paléoclimatiques suggèrent que les changements de végétations sont plus liés à des variations climatiques plutôt qu'à un usage des terres.

La réduction du bloc forestier a coïncidé avec des phases de développement de glaciers dans les hautes latitudes entraînant l'isolement des taxons forestiers qui ont survécu dans des zones de faibles étendues, localisées dans les hautes altitudes et qui ont constitué des refuges forestiers. La mise en place des derniers refuges se situe entre 20 000 et 15 000 ans BP et la dernière phase de développement forestier maximum entre 9 000 et 4 000 ans BP. A la fin de cette phase d'extension forestière, soit après 4 000 ans BP, on assiste à une diminution progressive du bloc forestier, jusqu'à sa superficie actuelle, sous l'effet d'un climat moins humide (Maley, 1996).

2. Paléoécologiques

Les forêts tropicales pluvieuses africaines ont subi des changements climatiques majeurs durant les derniers millénaires, ce qui a conduit à de grandes variations dans leur superficie (Tovar, 2019). Ces perturbations déterminent les grandes étapes de la dynamique du bloc forestier Guineo-congolais dont l'une des archives paleoenvironnementales essentielle, qui couvre les 30 derniers milliers d'années, est représentée par la carotte sédimentaire longue de *ca.* 24 m, prélevée dans le lac Barombi Mbo au Cameroun en 1989 (Giresse et al., 1994; Maley et Brenac, 1998). Cette carotte montre qu'on assiste à une extension du bloc forestier vers *ca.* 12.000 ans BP, après le dernier maximum glaciaire (entre *ca.* 24 000 et 16 000 ans BP), que l'on peut observer sur le Plateau de l'Adamaoua au Cameroun où on enregistre une extension de la forêt pluviale jusqu'à 7°N (Vincens et al., 2010). Pour la période de l'Holocène récent, qui suscite l'intérêt de cette thèse, de nombreuses études, surtout palynologiques, menées dans des sites d'Afrique centrale atlantique (Fig. 2), ont permis de mettre en évidence deux événements majeurs qui ont influencé les forêts du bassin du Congo (Maley et al., 2017).

Un premier événement qui a eu lieu autour de *ca.* 4 000 ans BP, et a engendré une réduction du bloc forestier, associé à l'apparition de savanes dans sa périphérie (Maley et al.,

2018). Dans sa partie nord par exemple, la savane s'est grandement étendue dans le domaine Guinéen comme le montre les pourcentages élevés de Poaceae dans les assemblages polliniques du lac Sélé au Bénin, et qui aurait contribué à l'établissement du « Dahomey gap » (Salzmann et Hoelzmann, 2005). Dans la partie occidentale, on observe une régression importante du niveau du Lac Bosumtwi, au Ghana, vers *ca.* 4 000 ans BP (Shanahan et al., 2006). Cette extension savanicole a lieu aussi en-dessous de l'équateur, marquée par l'établissement de savanes sur les côtes Gabonaises, comme constaté au Lac Maridor (Giresse et al., 2009; Ngomanda et al., 2009), mais aussi dans la région du Niari, au Congo, où on constate un assèchement du lac Sinnda autour de *ca.* 4 000 ans BP, concomitante à une expansion savanicole (Vincens et al., 1998). Cette première perturbation majeure de l'Holocène récent et ses caractéristiques sus décrites, font généralement l'objet d'un consensus parmi les auteurs, qui lui attribuent une origine climatique.

Pour ce qui est de la deuxième perturbation importante, autour de *ca.* 2 500 ans BP, on constate des avis divergents quant à son origine (climatique et/ou anthropique) ce qui a donné lieu aux trois courants de pensée, signalés précédemment (cf. Avant-propos). Cette phase, qui a été particulièrement mise en évidence par les analyses polliniques, a surtout concerné le cœur du bloc forestier, en fragmentant les forêts qui avaient survécu à la précédente crise (celle à *ca.* 4 000 ans BP), comme le montre la disparition de nombreux taxons de forêts matures, associée à une abrupte expansion des taxons pionniers (Maley et al., 2017).

Les auteurs favorables à une origine climatique de cette dernière grande perturbation s'appuient, entre autres, sur les fortes érosions associées à des mouvements de grosses particules détritiques qui auraient donné lieu à la formation de stone-lines (Thiéblemont, 2013). Ce transport d'éléments détritiques de grosses dimensions se serait fait sous l'action de fortes pluies orageuses. Cette phase érosive serait liée à la saisonnalité engendrée par une mousson d'été accrue (Shanahan et al., 2012). Quelques sites ont montré des dépôts lacustres réguliers qui ont permis des datations fines (Maley et al., 2017). Ces sites sont les suivants (Fig. 2) : le Lac Barombi Mbo (Giresse et al., 1994; Maley, 1991; Maley et Brenac, 1998), le Marais Nyabessan (Neumann et al., 2012; Ngomanda et al., 2009) au Sud Cameroun et le Lac Ossa à l'Ouest (Giresse et al., 2005; Reynaud-Farrera et al., 1996). Dans le lac Barombi Mbo, au marais Nyabessan et au lac Nguène (Gabon) (Giresse et Makaya-Mvoubou, 2010; Ngomanda et al.,

2009), le climat aurait été le principal acteur des changements de la végétation, comme semble l'attester l'absence de feux, généralement lié aux activités anthropiques (Tovar, 2019).

Pour ce qui est des changements de végétation, pour tous ces sites, les enregistrements polliniques montrent une baisse significative des taxons de forêts matures entre 3000 et 2000 ans BP avec toutefois de légères différences quant au début de cette chute et sa durée d'un site à l'autre (Bonnefille, 2011; Vincens et al., 2004). En outre, des études dans le Sud-est Cameroun et au Nord Congo, à partir de phytolithes et de données isotopiques, ont montré que la crise Holocène récente de *ca.* 2500 ans BP n'a pas donné lieu au développement d'un stade savanicole généralisé (Bremond et al., 2017). Les conditions climatiques pour cette période seraient plutôt arides comme le montre les études sur les isotopes d'hydrogène qui ont mis en évidence des conditions arides qui ont caractérisé cette deuxième phase de perturbation, contrairement aux conditions qui ont prévalu au début et au milieu de l'Holocène (Collins et al., 2013; Schefuß et al., 2005). Des résultats similaires ont été obtenus à partir d'une étude au Lac Barombi Mbo utilisant des isotopes de carbone et d'hydrogène. Ces isotopes ont mis en évidence une tendance à la sécheresse entre *ca.* 3000 et 2000 ans BP (Garcin et al., 2018). Un autre proxy, les diatomées, semble confirmer cette phase d'aridité au Lac Ossa dans la même période (Nguetsop et Servant-Vildary, 2004). En effet, les diatomées alcaliphiles, apportées par les vents du Nord en provenance des dépôts Quaternaires du Sahara, prolifèrent dans les échantillons de surface et ont été utilisées comme indicateurs de faibles précipitations (Nguetsop et Servant-Vildary, 2004).

Les origines anthropiques de cette crise sont soutenues par d'autres auteurs qui s'appuient pour certains sur les résultats d'études de charbons sédimentaires sur des profils de sol dans les forêts pluvieuses africaines et qui ont révélé des feux importants au sein de la végétation autour de *ca.* 2 000 ans BP, liés à une activité anthropique intense dans les forêts du Mayombe (Hubau et al., 2013; 2015). Par ailleurs, plusieurs recherches dans les forêts pluvieuses (Bassin du Congo ; Bassin Amazonien et la région Indo-malaysienne en Asie du Sud-est) plaident en faveur d'une empreinte anthropique plus marquée que ce que l'on imaginait antérieurement sur les écosystèmes forestiers (Willis et al., 2004). Par exemple, dans le Bassin Amazonien certaines zones de terres fertiles dans les forêts de basse altitude résulteraient d'activité humaine de brulis et d'agriculture. Ces sols appelés « *terra preta* », couvrent de grandes superficies (jusqu'à 50 000 ha). Ces dernières ont été le lieu d'activités culturelles et de

transformations variées des paysages. Ensuite, la quasi complète disparition des populations enregistrée vers 1600 et 1700 A.D a donné lieu à une reconquête forestière dans la majorité des « *terra preta* » (Willis et al., 2004). Jusqu'à aujourd'hui ce genre de formation, appelée « *terra preta* » n'a pas été décrit pour la forêt humide africaine.

Cependant, des études archéologiques menées récemment dans le Bassin du Congo ont révélé des vestiges de présence humaine à travers les derniers millénaires au sein de la forêt pluvieuse (à l'exemple des vestiges révélés dans les « *terra preta* ») avec des impacts probables sur les forêts consécutives à des méthodes agricoles telle que l'agriculture sur brûlis (Bayon et al., 2012; Garcin et al., 2018; Morin-Rivat et al., 2016). De nombreux vestiges de présence humaine, telles que des pierres taillées, des poteries, ont été mis en évidence (de Bayle des Hermens et al., 1987) et des fourneaux à métaux de l'âge du fer récent (entre 1000 et 500 cal. BP) ont été découverts (Oslisly et al., 2013). Or, leur fonctionnement nécessite de grosses quantités de combustible (bois), ce qui a probablement eu pour conséquence un prélèvement important des ressources forestières. Aujourd'hui encore, de nombreux peuplements forestiers considérés comme « originels », montrent des stages de succession de forêt secondaire, témoins d'anciennes présences humaines (Willis et al., 2004).

Ces études montrent clairement que les activités humaines anciennes ont eu un impact, sans toutefois être comparable à celui des activités humaines actuelles, sur les forêts. De nombreuses données montrent que des feux liés à une activité anthropique intense ont eu lieu dans les forêts d'Afrique centrale (Brncic et al., 2007; Brncic et Willis, 2009; Tovar et al., 2014). C'est le cas par exemple de nombreux événements de feux qui ont eu lieu dans ces forêts et qui n'ont montré aucune relation entre eux en terme de spatialité (avec des feux discontinus et asynchrones) dans les différents sites où ils ont été signalés depuis les 1100 dernières années, Ce qui laisse penser à des départs de feux isolés et probablement déclenchés par l'Homme (Tovar et al., 2014) . Aujourd'hui, des données montrent que jusqu'à 2/3 de la déforestation annuelle dans les forêts tropicales seraient le fait de l'agriculture sur brûlis (O'Riordan and Stoll-Kleemann, 2002), or c'est une activité qui remonte à des temps anciens. Ainsi, la reconquête forestière consécutive à l'abandon des zones exploitées par l'Homme prouve le caractère résilient de ces milieux forestiers (Willis et al., 2004).

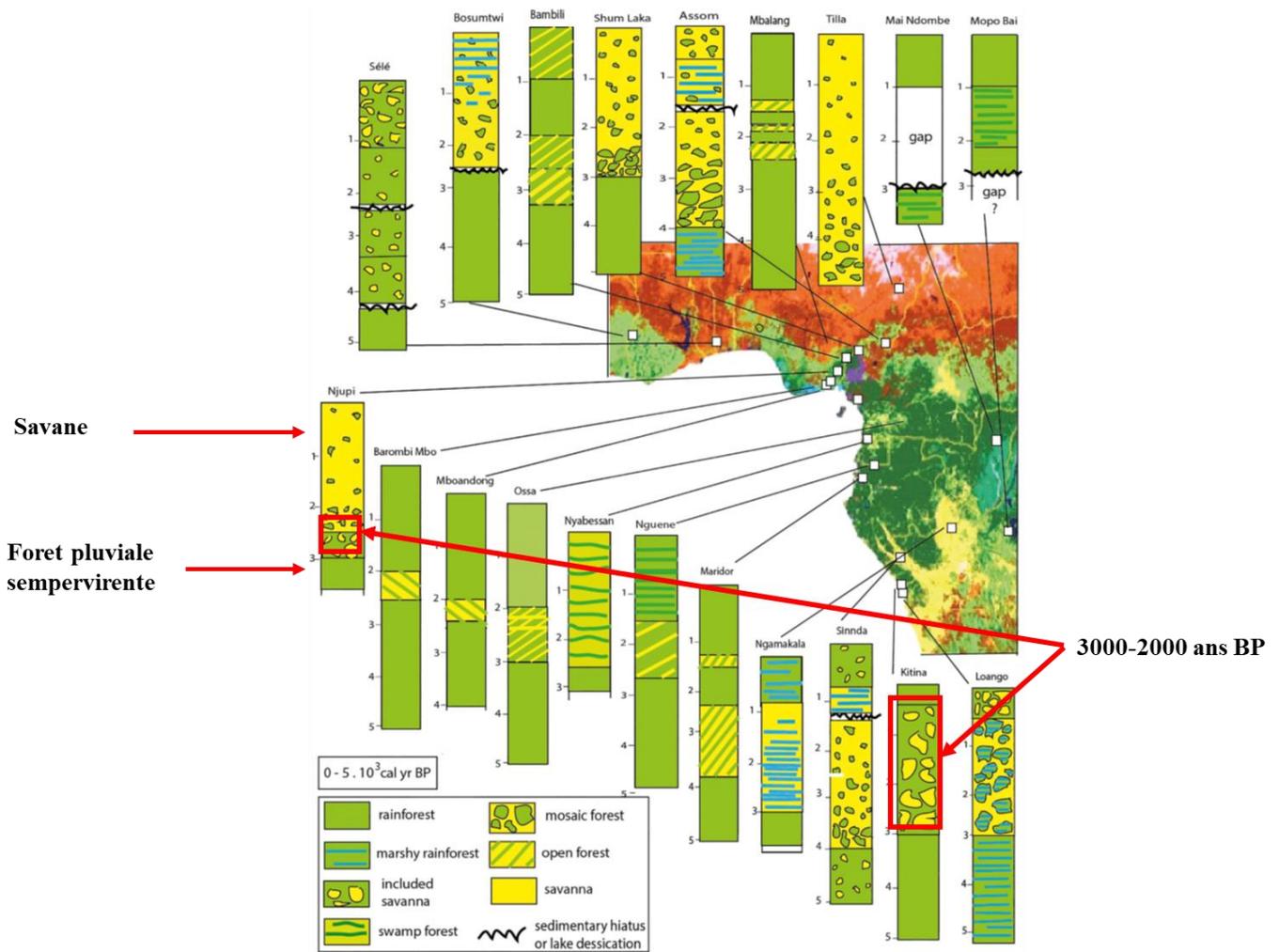


Fig. 2 : Carte de situation des sites palynologiques répertoriés en zone intertropicale atlantique (tiré de Giresse et al., 2020).

3. La question des enclaves savanicoles

Des études génétiques et biogéographiques ont mis en évidence la préservation de la forêt dans ce qu'on a appelé des *refuges forestiers* lorsque le climat n'était pas favorable à son maintien ou son développement pendant le dernier maximum glaciaire (Duminil et al., 2015; Maley, 1996). Une fois les conditions redevenues plus favorables, on assiste à une reconquête forestière du milieu. Les principaux refuges ou « *macro-refuges* » forestiers ont pu être mis en évidence dans la zone phytogéographique Guineo-congolaise (Ashcroft, 2010). Un important refuge occupe la partie centrale du Bassin du Congo, il est appelé « Refuge fluvial », car il est caractérisé par la disponibilité des eaux souterraines à proximité de la surface du sol (Dupont

et al., 2000; Leal, 2001). Ce refuge comprend de nombreuses zones humides (Betbeder et al., 2014; Dargie et al., 2017).

Des cartes phytogéographiques ont mis en évidence de nombreuses enclaves savaniques au sein d'une forêt dense dans la partie sud du Bassin du Congo entre 3°S et 4°S (Mayaux et al., 1999). Notre zone d'étude, le Parc National de la Lopé, est un exemple de ces enclaves savaniques. Pour de nombreux auteurs, ces savanes n'auraient pas pu évoluer comme des éléments isolés, au sein d'un bloc forestier plus ancien (Maley et Doumenge, 2012). Ces derniers auteurs suggèrent que ces savanes seraient plutôt les reliques d'une crise Holocène passée, et concluent donc que comparativement aux enclaves savaniques, la forêt dense alentour serait plus récente (Delègue et al., 2001; Vincens et al., 1998). Cette crise serait probablement celle qui s'est produite entre ca. 3000 à 2000 ans BP, puis la reprise de la conquête forestière à la suite de conditions redevenues favorables aurait isolé ces savanes. Ces savanes reliques seraient alors le témoignage de l'extension australe de la forêt à partir du refuge principal (Maley et Doumenge, 2012).

Par ailleurs, des données sédimentologiques soutenues par des datations par radiocarbone (^{14}C) obtenues sur des couches archéologiques, mais aussi des données isotopiques $\delta^{13}\text{C}$, suggèrent un milieu propice au développement savanique dans des zones telles que le Parc National de la Lopé (Peyrot et al., 2003). Les savanes incluses de la Lopé seraient alors des savanes édaphiques favorisées par des sols propices à leur développement ce qui impliquerait une installation de ces savanes qui remonterait au moins à la mise en place de ces sols dans la région. Or selon Thieblemont (2013), les formations superficielles d'Afrique centrale (Gabon et Congo), se seraient mise en place à partir de 3 000 ans BP. Cette mise en place de ces savanes, qui seraient édaphiques à la Lopé, coïncide avec la mise en place des enclaves savaniques dans la région. En effet, les travaux de synthèse de Vincens (1999), sur la mise en place des savanes incluses dans les forêts du Cameroun, du Ghana, et du Congo, indiquent une mise en place de ces savanes autour de la dernière grande crise holocène (ca. 3000-2000 ans BP) (Fig. 2).

B. Etat de l'art sur les populations Bantoues dans le Bassin du Congo.

1. Apport de l'archéologie et de la linguistique

Des études archéologiques ont permis de mettre en évidence des vestiges de présence humaine dans les Grassfields, une région entre le Nigeria et le Cameroun, autour de 7000 ans BP et les premières migrations vers l'Afrique centrale de ces populations appelées Bantous remonteraient à 5000 ans BP (Bostoen, 2007; Lavachery, 2001). La contraction du bloc forestier autour de 4000 ans BP a donné lieu à des savanes périphériques comme observé le long des côtes gabonaises (Ngomanda et al., 2009) mais aussi avec le développement des savanes du Niarai au Congo (Elenga et al., 1994). Cette ouverture du milieu aurait permis l'avancée des populations Bantou vers le bloc forestier d'Afrique centrale le long des côtes atlantiques (Bostoen, 2007).

Les résultats obtenus à partir de différents proxies plaident nettement en faveur de changements de végétation majeurs autour de 2500 ans BP contemporain à une période d'instabilité climatique (Maley, 2002; Maley et al., 2018; Thiéblemont, 2013; Vincens et al., 1998). Cette phase coïncide aussi avec l'existence de nombreux sites archéologiques d'occupation humaine à travers l'Afrique centrale (Bostoen et al., 2015).

Par ailleurs, cette période correspond aussi à la première grande incursion des populations Bantous de l'âge du fer dans le bloc forestier d'Afrique centrale tel que suggéré par des dates radiocarbone obtenues sur des sites archéologiques d'Afrique central atlantique et couvrant cette période (Garcin et al., 2018; Morin-Rivat et al., 2014; Oslisly et al., 2013). Ces métallurgistes auraient profité de la fragmentation climatique du bloc forestier pour progresser au sein de ce dernier (Bayon et al., 2019). Cette progression aurait été exacerbée par la maîtrise du fer.

D'autre part, des études sur l'évolution de la distribution géographique des noms vernaculaires de certaines espèces héliophiles présentent dans les spectres polliniques, entre 2500 et 2000 ans BP, a permis d'émettre des hypothèses sur le rôle de la dernière grande crise holocène sur le mode de dispersion des langages Bantous (Bostoen et al., 2013). Cette période autour de 2500 ans BP a été généralement associée par de nombreux auteurs à l'expansion Bantou dans le bloc forestier d'Afrique centrale (Maley, 2001; Oslisly, 2001a; Schwartz, 1992). La langue est intimement liée à l'histoire de son utilisateur qui elle-même est tributaire des

changements du milieu, en l'occurrence les changements de végétation. En effet, les modifications de facies végétal trouvent un écho dans les langues contemporaines à ces changements. De ce fait, l'apparition ou la disparition de certains noms vernaculaires de plantes est un exemple de l'impact de l'évolution du milieu sur l'évolution de la langue (Bostoen, 2013).

2. Pratiques culturelles

Les pratiques culturelles ont beaucoup évolué au cours du temps et ont essentiellement appartenu à une culture de l'âge de la pierre récent jusqu'à ~4000 ans BP. La période qui suit, à savoir l'Holocène récent, va plutôt se caractériser par des cultures néolithiques et de l'âge du fer (Oslisly et al., 1999).

L'évolution des conditions climatiques devrait être l'une des premières raisons évoquées pour expliquer les changements de pratiques culturelles au sein d'une population (McIntosh, 2005). Par exemple, pendant la période humide africaine qui a donné lieu à de hauts niveaux lacustres, les stratégies de pêche impliquaient des populations peu mobiles tandis qu'au cours du milieu de l'Holocène, les niveaux d'eaux variables ont conduit les populations à plus se déplacer à la recherche d'autres ressources alimentaires (McIntosh, 2005).

En outre, l'adoption de nouvelles pratiques culturelles pourrait être le fait d'une avancée technique à l'exemple de la maîtrise du fer par les fermiers Bantous qui a conduit à l'apparition de nombreuses pratiques tels que des prélèvements destructifs, au sein du bloc forestier, d'essences propices à l'alimentation de haut-fourneaux pour la réduction du minerai de fer (Oslisly and White, 2000a), à l'exemple de *Pterocarpus soyauxii* (Oslisly et al., 1999). Ces coupes forestières ont assurément contribué à l'ouverture du milieu. Par ailleurs, des pratiques agricoles telles que l'agriculture itinérante sur brûlis ont probablement été intensifiées par la maîtrise du fer.

Certaines pratiques pourraient être qualifiées de *circonstanciennes*. Il s'agit ici de pratiques induites par les conditions du milieu d'habitat à l'exemple des pratiques de chasse dans les mosaïques de forêt-savane de la Lopé. En effet, dans ces systèmes particuliers, les savanes constituent de hautes herbes qui réduisent la visibilité de l'observateur qui s'y trouve contrairement au sous-bois qui lui, est clair. Les hautes herbes empêchent d'apercevoir le gibier au loin. Une pratique de chasse consiste à brûler ces savanes. Le gibier est par la suite attiré par

les jeunes pousses herbacées qu'il consomme et se retrouve à la portée des chasseurs. Les savanes de la Lopé ont ainsi fait l'objet de brûlis permanent depuis les premières occupations humaines à nos jours (Jeffery et al., 2014; Oslisly, 2001).

3. L'archéologie à la Lopé et dans la basse vallée de l'Ogooué

Le fleuve Ogooué traverse la majorité des régions du Gabon et concentre 2/3 des eaux du pays faisant de la Vallée de l'Ogooué une zone propice aux établissements humains (Oslisly et al. 1999). La moyenne Vallée de l'Ogooué qui s'étend de part et d'autre de l'équateur (entre les coordonnées 11° et 12° de longitude) comprend des savanes incluses au sein d'un bloc forestier sempervirent (Oslisly et al. 1999). La région de la Lopé et sa mosaïque de forêt-savane appartiennent à cette moyenne Vallée de l'Ogooué et a montré de nombreux vestiges d'anciennes occupations humaines.

On observe dans cette vallée de l'Ogooué de nombreux ateliers de débitage caractéristiques d'une industrie lithique importante de l'âge de la pierre récent (12000~4000 ans BP). Ces sites révélés par l'érosion se situent très souvent sur des sommets collinaires (Oslisly et al. 1999), à l'exemple du site archéologique de *Lopé 2* (Oslisly et al., 1996), au sein du Parc National de la Lopé, en contrebas duquel se trouve le marais éponyme *Lopé 2* que nous avons échantillonné durant cette thèse.

Autour de 4000 ans BP, on retrouve dans les plaines de la Lopé des traces de populations néolithiques qui maîtrisent la céramique et le polissage. Ces populations s'installent sur les sommets collinaires et creusent des fosses dépotoirs non loin de leurs habitations. Ces fosses ont renseigné sur les usages domestiques de nombreuses essences telles qu'*Elaeis guineensis* et *Coula edulis* (Oslisly et al. 1999). *Elaeis guineensis* est une essence pionnière ou de lumière mais a souvent été retrouvé en forêt secondarisée près d'anciennes occupations humaines, ce qui peut laisser penser que ce type d'essence très consommée par l'Homme a pu faire l'objet d'une protoculture par ces populations néolithiques (Oslisly et al. 1999).

L'arrivée des métallurgistes Bantou dans la moyenne vallée de l'Ogooué, autour de 2500 ans BP, marque la fin du stade néolithique (Oslisly and Fontune, 1993). Ces métallurgistes fabriquent des fours de réduction du fer qui sont alimentés par des essences forestières. De nombreux vestiges de fours de réduction ont été retrouvés à la Lopé (Oslisly et al. 1999).

Entre 1400-800 ans BP, on note un hiatus dans les datations radiométriques (Fig. 3), en dépit des nombreuses dates disponibles pour la région (Oslisly et al., 2013). Cette absence a été interprétée comme un hiatus archéologique d'occupation humaine. Cette période *énigmatique* du point de vue archéologique fait encore aujourd'hui l'objet de nombreux questionnements. Dans cette thèse, nous nous sommes aussi intéressés à cette période particulière (cf. Chapitre 3).

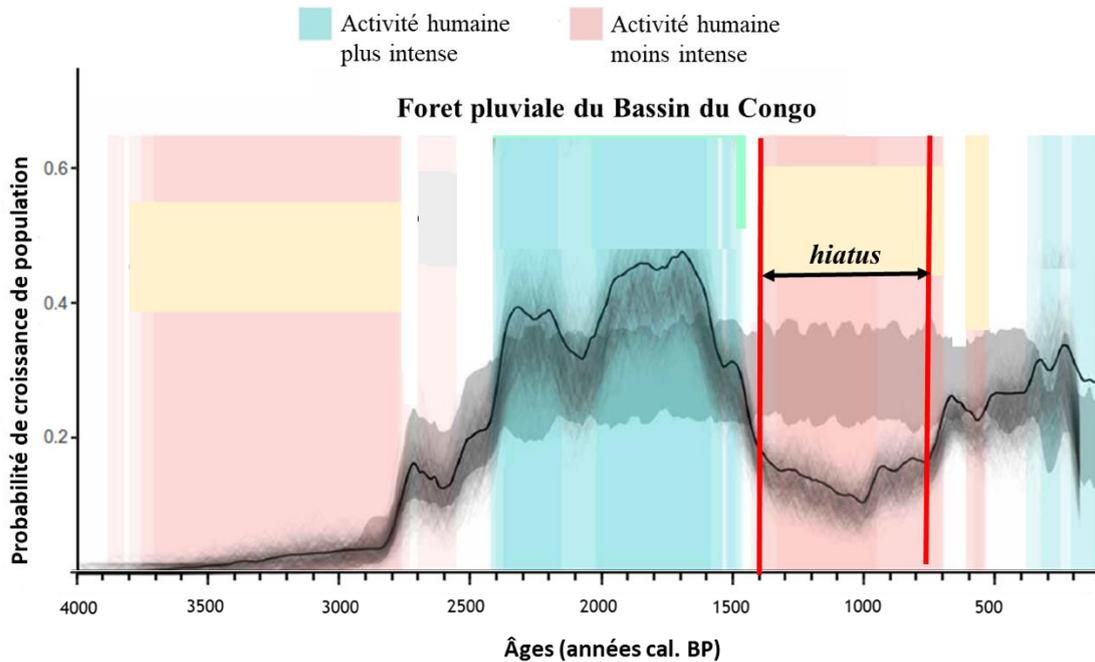


Fig. 3 : Mise en évidence du hiatus archéologique d'occupation humaine (Modifié d'après Seidensticker et al., 2021)

C. Le site d'étude : le Parc National de la Lopé

1. Le climat

La pluviométrie dans la partie nord du parc de la Lopé est de 1500 mm/an (Fig. 4), ce qui est bas par rapport aux données pluviométriques dans la région qui oscillent globalement autour de 3000 mm par/an. Ainsi, la Lopé a un des climats les plus secs du Gabon, et est donc la région où la forêt est la plus fragile (White et Abernethy, 1997). En effet, on admet généralement que les forêts pluviales africaines ont besoin d'environ 2000 mm/an pour subsister. Cette faible pluviométrie est due à un effet de foehn engendré par la position du parc à l'abri du Massif du Chaillu et du Mont de Cristal (Peyrot et al., 2003).

La Lopé a un climat équatorial avec 2 saisons sèches du fait du mouvement de la zone

de convergence intertropicale (ZCIT) à travers l'Equateur (Peyrot et al., 2003). La petite saison sèche dure de Décembre à Janvier et la grande saison sèche de Juin à Septembre (White & Abernathy, 1997). Les températures les plus chaudes varient entre 27 et 31 ° C toute l'année, alors que les températures les plus froides oscillent entre 20 et 22 ° C (White et Abernathy, 1997).. Le parc fait l'objet d'un monitoring depuis quelques décennies qui consiste, entre autres activités, en un brulis annuel des savanes, ce qui contribue à maintenir le milieu ouvert (Jeffrey et al, 2014).

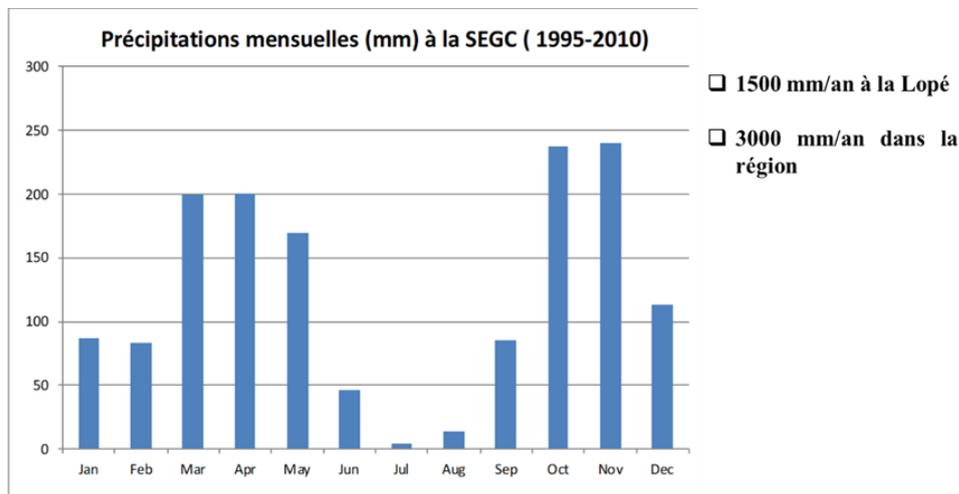


Fig. 4 : Précipitations mensuelles à la Lopé (source : SEGC, 2016).

2. Description géologique et géomorphologique

Les données géologiques indiquent que le nord et l'est du Bassin du Congo reposent essentiellement sur un substrat rocheux métamorphique Archéen et Protérozoïque, tandis que le sud-ouest est composé d'un substrat rocheux sédimentaire Mésozoïque et Cénozoïque (Bayon et al., 2019). Des roches volcaniques Néogène associées au système du Rift est-africain peuvent aussi être retrouvées dans la partie est du bassin.

Le Parc de la Lopé est globalement une dépression entourée de basses collines et les sols sont sableux à argilo-sableux. De nombreuses études montrent une organisation récurrente des formations superficielles d'Afrique Central avec: (i) un substrat constitué de schistes et grès quartzites, suivi d'un (ii) horizon détritique grossier appelé stone-line et enfin une (iii) partie supérieure sableuse à argilo-sableuse jaune à rouge, appelée horizon de couverture Thiéblemont

(2013). Nos marais se développent dans l'horizon de couverture de ces formations superficielles précisément au niveau des zones de dépression (Fig.5).

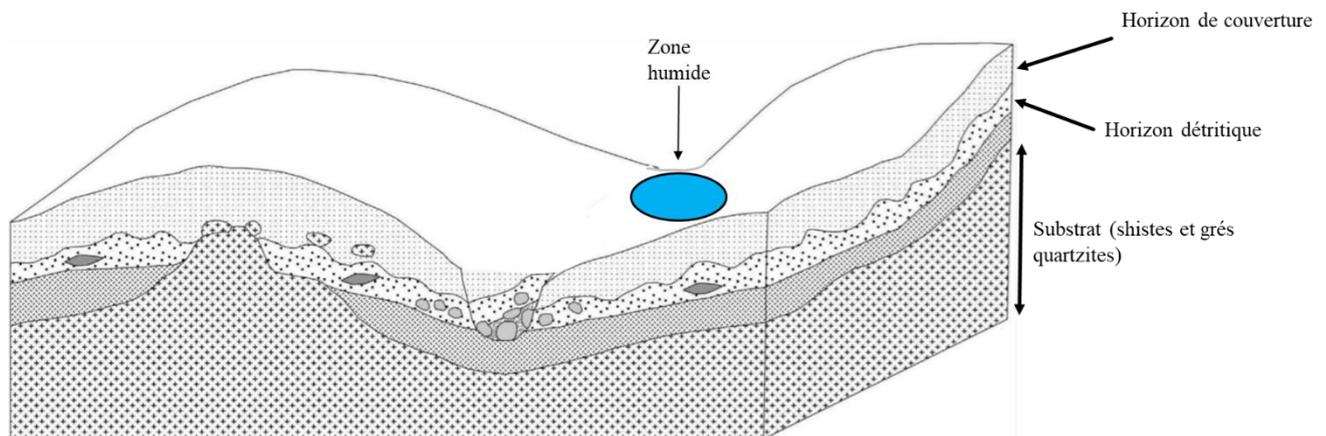


Fig. 5 : Représentation schématique de l'organisation spatiale des formations superficielles de la région de La Lopé (Modifié de Thieblemont, 2013).

3. La végétation de la Lopé : la mosaïque de forêt-savane

Le Parc National de la Lopé (PNL) est situé au centre du Gabon ($0^{\circ} 31' 31''$ S, $11^{\circ} 32' 34''$ E) et est caractérisé par des savanes incluses au sein d'un bloc forestier constitué de forêts pluvieuses de basses altitudes (White et Abernethy, 1997) appartenant à la zone phytogéographique Guineo-congolaise (White, 1983). Notre zone d'étude est située dans la partie nord du parc au sein des savanes qui couvrent une superficie de $\sim 50 \text{ km}^2$ (Données SEGC, 2017). Le bloc forestier s'enfonce dans ces savanes incluses par ses extensions que sont les forêts galeries et les bosquets en savane ce qui confère à cet environnement cet aspect en mosaïque de forêt-savane (Fig. 6) et qui a fait l'objet de nombreuses études surtout botaniques (Aubreville, 1961; White et al., 1995; White et Abernethy, 1997) mais aussi archéologiques (Clist, 1990; Oslisly, 1998; Oslisly et Peyrot, 1992) et palynologique. Concernant ce dernier proxy on peut citer une étude palynologique fossile menée dans un lac au sud du PNL (Ngomanda et al., 2005) mais aussi sur des échantillons de surface (Henga-Botsikabobe et al., 2020a; J. Lebamba et al., 2009a). White et Abernethy (1997) distinguent plusieurs formations végétales allant des forêts à Marantacées aux forêts galeries, mais définissent aussi des formations en fonction de leur stade de succession végétale: (1) des forêts pionnières à *Lophira alata*, *Aucoumea klaineana*, *Anthocleista*; (2) des forêts secondaires à Burseraceae,

Annonaceae ; (3) des forets matures à *Caesalpinaceae*, *Mimosaceae*, *Rubiaceae*, *Irvingiaceae* ; et (4) des savanes à *Crossopteryx febrifuga*, *Psidium guineense*, *Sarcocephalus latifolius* et des *Poaceae*.

Essentiellement au sein des savanes, on retrouve des zones humides qui occupent des dépressions topographiques (White et Abernethy, 1997). Ces zones humides qui constituent des marais ne sont pas des plans d'eau libre, mais plutôt des milieux colonisés principalement par une grande *Cyperaceae*, *Rhynchospora corymbosa* (White et Abernethy, 1997), qui cohabitent avec des *Poaceae*, l'ensemble constituant la végétation hélrophytique du marais. Certains de ces marais se trouvent proches de résurgences d'eaux souterraines ou alimentés par de petits cours d'eau, ce qui en fait des marais permanents, et d'autres sont juste alimentés par les pluies et s'assèchent durant les périodes arides, ce qui en fait des marais temporaires (Bremond et al., 2021; White et Abernethy, 1997).

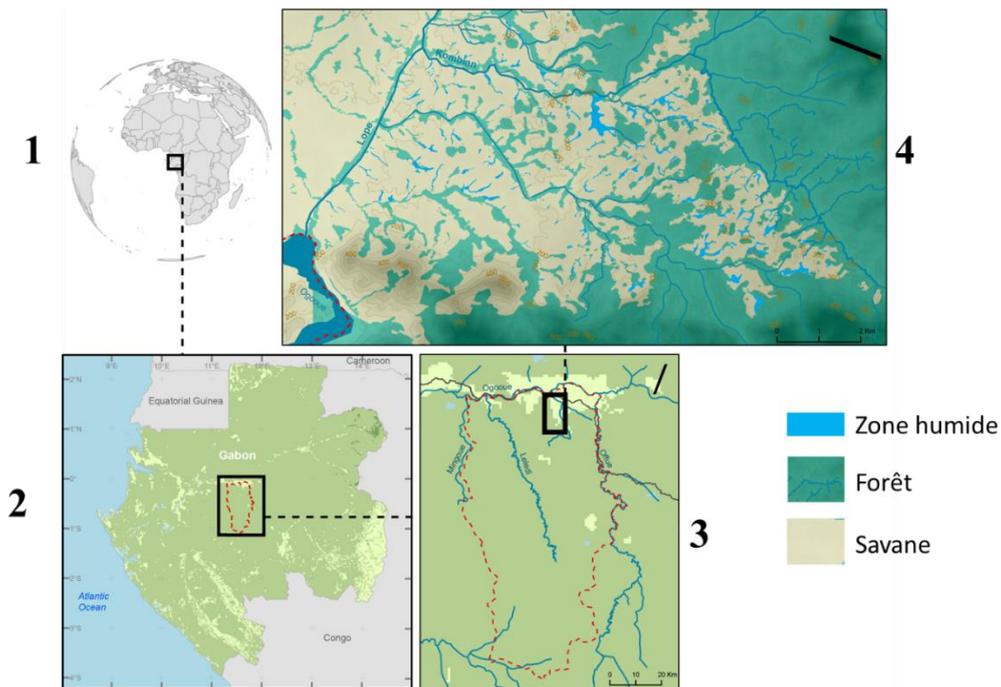


Fig. 6 : Localisation et représentation de la mosaïque de forêt-savane de la Lopé.

D. Interprétation de la pluie pollinique actuelle en Afrique tropicale

1. Le pollen

Le terme pollen désigne les spores ou les spores germées mâles (gamétophytes mâles) des Gymnospermes et Angiospermes, on réservera le terme de pollen *sensu stricto* à la spore de Phanérogame et on laissera le terme spore aux spores de Cryptogames vasculaires (Reille, 1990). Les études paléoenvironnementales s'intéressent moins au pollen comme organe reproducteur, mais plutôt à son intérêt en tant que marqueur fossile (Pons, 1970). En effet, l'enveloppe externe du pollen, constituée de sporopollénine, très résistante aux différents éléments corrosifs, montre de nombreuses caractéristiques dans ses dimensions, sa morphologie et les reliefs de sa surface (Fig. 7) qui permettent ainsi de le rattacher aux différentes unités systématiques (familles, genres, espèces) (Pons, 1970).

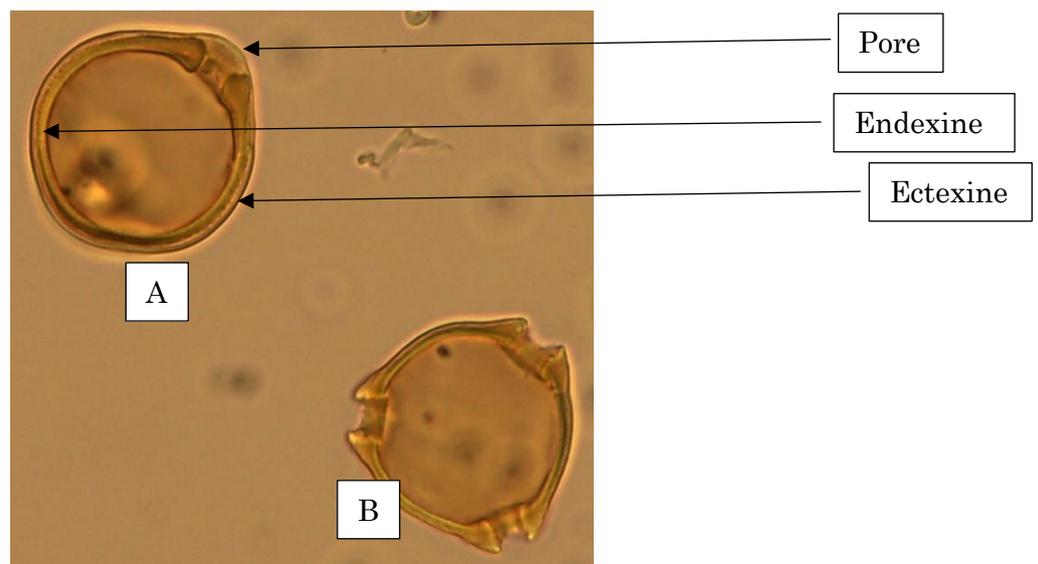


Fig. 7: Pollen d'*Aucoumea klaineana* Pierre (Burseraceae) (X600) (Photo : Karl Henga, 2016)

A : vue d'un pore ; B : vue équatoriale.

Les caractéristiques, et plus particulièrement la morphologie du pollen, ont fait l'objet de nombreuses descriptions que nous ne reprendrons pas ici car elles ont donné lieu à de nombreux Atlas (Bonfille and Riollot, 1980; Gosling et al., 2013; Reille, 1990) afin d'aider à l'identification du pollen dans les comptages polliniques.

Pour cette thèse, nous avons procédé à la mise en place d'une base de données photos du pollen des espèces végétales présentes au Parc National de la Lopé, qui est notre zone d'étude, sur la base des relevés botaniques disponibles pour le site (Henga-Botsikabobe et al., 2020; White et Abernethy, 1997) et pour la région (Aubréville et Morat, 1961; Letouzey, 1982; Wilks et Issembe, 2000). Il s'est agi de sélectionner, dans la collection de pollens de référence de l'ISEM (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier), les lames de pollen correspondantes à nos relevés botaniques puis de les photographier à l'aide d'un microscope Leica couplé à un appareil photo. Cette base de données photos est disponible en ligne (<https://data.oreme.org/> (Cf. Auteur photo: Karl Henga)). Puis, nous avons réalisé une deuxième base de données photos, plus restreinte, constituée de photo de pollen de chaque taxon compté dans nos lames de comptage. Cette deuxième base de données, dite «de comptage», a été confrontée à la première base de données, dite «de référence», afin de contrôler nos attributions taxonomiques au cours des comptages polliniques. Quelques photos de cette deuxième base de données «de comptage» sont disponibles en Annexe de cette thèse (Annexe 6).

2. La pluie pollinique actuelle en Afrique centrale atlantique

Le pollen des plantes est omniprésent dans l'environnement qui nous entoure. On le retrouve dans l'air, dans l'eau, sur les sols, etc. (Lézine, 2008). Il est acheminé dans ces différents milieux de dépôt par différents moyens de transport, dont les principaux sont : le vent (on parle d'anémophilie), l'eau (hydrophilie), et les insectes (entomophilie). Les innombrables particules polliniques se déposent en grand nombre dans les milieux précédemment cités (fig. 8), on parle alors de pluie pollinique (Reille, 1990).

Les principales méthodologies utilisées dans les études sur la pluie pollinique sont : les pièges à pollen (Gosling et al., 2003; Vuorela, 1973), les mousses (Vuorela, 1973) et l'échantillonnage de sols (Wright, 1967). Ces différentes méthodes d'échantillonnage possèdent des caractéristiques propres. De ce fait, le choix de la méthode d'échantillonnage est fonction de l'objectif de l'étude. En effet, les résultats obtenus peuvent varier d'une méthode à l'autre. Par exemple, une étude comparative entre les pièges à pollen et les mousses, en Finlande, révèle que le pourcentage de pollen de *Pinus* est plus élevé dans les mousses que dans les pièges à pollen et le pourcentage de pollen de Poaceae est plus faible dans un échantillon de mousses que dans un piège à pollen (Räsänen et al., 2004). Si toutes ces méthodes ont été

utilisées avec plus ou moins de préférence selon l'objet de l'étude et/ou la disponibilité du matériel, en Afrique tropicale, la tendance a plutôt été à l'échantillonnage des sols (Elenga et al., 2000; Lebamba et al., 2009; Lézine et Ector, 1991; Vincens et al., 1997, 2000) selon le protocole décrit par Wright (1967) et que nous avons appliqué pour la présente thèse (voir Chapitre 1).

Dans le cadre de cette thèse, pour l'étude de la pluie pollinique, nous avons choisi de prélever des échantillons de surface au sein même des marais. En effet, cet échantillonnage fournit de meilleurs analogues actuels des données fossiles issues des carottes sédimentaires prélevées au centre de ces mêmes marais, plutôt que des échantillonnages de sol prélevés à proximité du marais. Les résultats de cette méthode d'échantillonnage confirment la justesse de ce choix (cf. chapitre 1).

Si la pluie pollinique est sensée être le reflet de la végétation actuelle, il faut garder à l'esprit que ce reflet peut être distordu du fait de différences inhérentes aux espèces végétales, à savoir, leur production et leurs modes de dispersion pollinique (Vincens et al., 2000). Donc, une espèce végétale bien représentée dans les inventaires floristiques pourrait être sous-représentée dans les assemblages polliniques et inversement. Notre étude des assemblages polliniques actuels nous permettra donc de mieux appréhender les spectres polliniques fossiles dans les systèmes en mosaïques de forêt-savane. La végétation du Parc National de la Lopé (PNL) a fait l'objet de nombreuses descriptions botaniques à l'exemple des travaux de White et Abernethy (1997) qui ont permis de définir plusieurs formations végétales telles que les forêt à Marantacées, forêt galerie, etc.(White et Abernethy, 1997).

Cependant, cette description de la végétation, bien que précise, n'est pas pertinente pour notre étude de la pluie pollinique. En effet, suivant ces auteurs, une même espèce végétale peut être associée à plusieurs formations végétales différentes, ce qui constitue un problème pour nos reconstitutions paleoenvironnementales qui s'appuieront sur les résultats de notre étude de la pluie pollinique. Nous avons donc établi une classification de la végétation plus pertinente, qui rend mieux compte de la place du taxon végétal dans l'écosystème inhérent au marais étudié et facilite donc l'interprétation du taxon pollinique dans les spectres polliniques. Nous avons ainsi classé les espèces végétales comme suit : Savane, Front forestier, Forêt, Bordure de marais et Marais. Pour plus de détails, se référer au Chapitre 1. Cette classification a quelque peu été modifiée dans les chapitres suivants mais reste globalement la même.



Fig. 8: Illustration de la pluie pollinique
(Source: <https://climatic.inforef.be/palyno/8/fossiles.htm>).

Pluie pollinique dans la zone phytogéographique Guineo-Congolaise : le cas de la Lopé

La zone phytogéographique Guineo-congolaise *sensu* White (1983) est la moins connue de toutes les zones décrites par cet auteur, en terme de pluie pollinique (Lebamba et al., 2009; Vincens et al., 2000). Toutefois, nous pouvons noter quelques études menées au Congo (Elenga et al., 1992, 2000) ; au Cameroun (Reynaud-Farrera et al., 1996; Vincens et al., 2010) et au Gabon (Jolly et al., 1996; Lebamba et al., 2009) qui ont produit des résultats intéressants sur lesquels nous pouvons nous appuyer. Par exemple, Les études de Vincens au Cameroun sur la pluie pollinique le long d'un transect traversant plusieurs écosystèmes (savane, forêt, mosaïque forêt-savane), montrent que la pluie pollinique enregistre clairement la physionomie, la composition et la richesse floristique des écosystèmes échantillonnés (Vincens et al., 2000). Lebamba (2009) est arrivé à des conclusions similaires dans une étude menée au Gabon et au Cameroun, toujours dans des mosaïques de forêt-savane.

Toutefois, si la physionomie de la végétation et sa richesse sont reflétées dans les spectres polliniques, ces auteurs reconnaissent quelques distorsions entre la pluie pollinique et la composition floristique étudiée. Ces décalages concernent quelques taxons floristiques et se caractérisent par une sous-représentation ou une surreprésentation dans les assemblages polliniques comme signalé précédemment. C'est par exemple le cas des Caesalpiniaceae et

Mimosaceae, qui sont sous-représentées dans les spectres polliniques (Maley et Brenac, 1998), tandis que d'autres espèces telles que les *Alchornea* et *Macaranga* sont bien représentées voire surreprésentées (Jolly et al., 1996). Ces études ont aussi montré que les Poaceae étaient les principaux marqueurs des savanes avec des valeurs de près de 50% au Cameroun (Vincens et al., 2000) et plus de 60 % au Gabon (Lebamba et al., 2009)

E. Les objectifs de la thèse

Cette thèse cherche à reconstituer l'évolution des paleoenvironnements dans la Reserve de la Lopé au cours de l'Holocène récent principalement à partir d'analyses palynologiques de deux carottes sédimentaires ainsi que quatre autres carottes étudiées uniquement dans la période du « hiatus » pour essayer de mieux cerner les changements écologiques durant cette période. Au moins 200 échantillons actuels et fossiles ont été analysés et interprétés pour les besoins de cette thèse. La zone d'étude est soumise à deux influences extérieures majeures que sont les changements climatiques et l'activité anthropique. Ces deux facteurs ont probablement agi à des niveaux différents et avec des intensités variées. Nous tenterons de distinguer les changements liés à la variabilité naturelle (climatique principalement) de ceux attribués à l'Homme. Nos objectifs s'articulent de la façon suivante :

I. Comprendre comment la mosaïque forêt-savane s'enregistre dans les assemblages polliniques actuels à la Lopé à partir d'échantillons de surfaces de marais situés dans des conditions écologiques variées (en savane, en forêt et en mosaïque de forêt-savane).

II. Déterminer les principales phases d'évolution de la végétation à la Lopé à partir de deux carottes sédimentaires, *Lopé 2* et *Paurosa*, respectivement en forêt et en mosaïque de forêt-savane et discuter l'évolution locale de la végétation, au sein du parc, vis-à-vis de l'évolution régionale largement documentée.

III. Détecter à partir du suivi de l'évolution d'espèces utiles à l'Homme dans les spectres polliniques, durant le hiatus et en dehors du hiatus, les changements de végétation potentiellement imputables à l'Homme.

F. Organisation de la thèse

Ce travail se présente sous la forme d'articles qui constituent les différents chapitres du manuscrit de thèse. Les chapitres se succèdent selon les trois objectifs de la thèse.

Ainsi, le premier chapitre intitulé : "*Modern pollen-vegetation relationships within tropical marshes of Lopé National Park (Central Gabon)*", établit pour la première fois, en Afrique central atlantique, la pluie pollinique d'une région en mosaïque forêt-savane à partir d'échantillons de surface de marais temporaires à permanents. Ce chapitre nous permet de comprendre comment s'enregistre la mosaïque forêt-savane dans les assemblages polliniques et d'établir un référentiel actuel pour l'interprétation des séquences fossiles. Cet article a été publié dans *Review of Paleobotany and Palynology*, 27, 5 (2020).

Dans le deuxième chapitre: "Évolution de la végétation en Afrique centrale atlantique: étude pollinique à long terme des marais de la mosaïque de forêt-savane du Parc National de la Lopé (centre du Gabon)", nous étudions l'évolution de la végétation depuis l'Holocène récent sur la base d'une approche multi-proxy, mais essentiellement palynologique, de deux carottes sédimentaires prélevées dans deux marais différents : l'un en mosaïque de forêt-savane et l'autre en forêt. Cet article est en préparation.

Dans le chapitre III, intitulé: "Présence humaine et évolution de la mosaïque de forêt-savane du Parc National de la Lopé (centre du Gabon) depuis l'Holocène récent ", nous confrontons l'histoire de l'Homme en Afrique centrale aux grandes phases de l'évolution de la végétation et discutons de l'impact potentiel de celui-ci sur le milieu. Cet article est lui aussi en préparation.

Dans le chapitre IV, je fais une synthèse des résultats obtenus et propose un certain nombre de perspectives scientifiques.

Chapitre 1

Review of Paleobotany and Palynology, 27, 5 (2020)

Modern pollen–vegetation relationships within tropical marshes of Lopé National Park (Central Gabon).

*Karl Henga-Botsikabobe ^a, Alfred Ngomanda ^a, Richard Oslisly ^b, Charly Favier ^c, Serge D. Muller ^c,
Laurent Bremond ^c **

^a IRET, BP13354, Libreville, Gabon

^b Agence Nationale des Parcs Nationaux, BP20379 Libreville, Gabon

*^c Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM), EPHE, PSL Research University,
Université de Montpellier, CNRS, IRD, Place Eugene Bataillon, CC, 065, 34095 Montpellier, France*

Abstract

In the Congo Basin, paleoenvironmental data are scarce, due to the lack of natural lakes. Using marsh sedimentary deposits as alternative archives requires the calibration of modern pollen assemblages, which are totally absent for these types of deposits. The aim of this study is to understand and qualify how well surface marsh sediment pollen assemblages reflect the contemporary vegetation. We compare pollen assemblages at the surface of 23 sedge marshes disseminated in an enclave of savanna in the Gabonese forest and vegetation surveys along transects from sampling areas. Very high diversity of forest pollen taxa is recorded, with a gradient of diversity from the most open environments to those where the forest is closer, however savanna taxa remains low. The surface samples surprisingly reveal generally low percentages of Poaceae pollen grains that never exceed 25%. The low proportion of Poaceae is consistent with the mode of deposition of pollen in these specific sites but challenges the common interpretation of a straightforward relationship between this percentage and savanna/forest balance.

Keywords: modern pollen assemblages; marshes; sediments; Congo Basin; savanna; lowland rainforest

1. Introduction

The savannas on the edge of the forest block of the Congo Basin as well as those enclosed are either relicts of Last Glacial Maximum climate conditions (Oslisly et al. 2006) or remnants of a forest recession that occurred during the third millennium BP (Maley, 2002), the causes of which have recently been the under heavy debate, with arguments in favor of a human (Bayon et al., 2012, 2019; Garcin et al., 2018) or a climatic origin (Maley et al., 2018; Ngomanda et al., 2009). Increasing the number of fossil records and their their spatial coverage is necessary to better understand this event, but this is made difficult by the scarcity of lakes with sediment accumulation spanning the last thousand years in the region. It is likely that the basin's geological and hydrological characteristics, combined with tropical forest ecological dynamics, do not permit lake maintenance over several thousand years.

In Gabon, an enclave of savanna in the forest has the particularity of sheltering many lowlands that have preserved organic matter in sedge marshes (White and Abernethy, 1997), disseminated in the savanna itself, as well as in the surrounding forest. This area lies in the Lopé national Park (LNP), where the savanna has been kept open by annual fires for decades by the park managers (Jeffery et al., 2014) but also probably for centuries or millennia, as a consequence of traditional landscape management (Oslisly, 2001). The numerous marshes, of a few hundred square meters each, are not fed by rivers and preliminary studies have showed that they accumulated sediments for several thousand years (Oslisly and White, 2000) and recorded local deposition conditions (Obame et al., 2017). To our knowledge, no equivalent environmental archives have ever been used for paleoecological reconstructions in West or Central Atlantic Africa nor elsewhere in lowland tropical Africa. The most similar studies probably come from marshes in the Brazilian Cerrados, where pollen assemblages have been analyzed over sequences of several thousand years (Barberi et al. 2000; Ledru 2002).

The purpose of this study is to assess the potential of the marshes for paleoecological investigations, by comparing pollen assemblages at the surface of 23 marshes and vegetation surveys along transects from sampling areas. On a larger scale, the spatial forest/savanna structure is addressed using satellite data.

The main questions addressed in this article are:

- 1- What type of pollen signal do these small marshes record? Specifically, is it a local or regional signal?
- 2- Is the forest-to-savanna ratio properly recorded by the commonly used arboreal/non-arboreal pollen ratio?
- 3- Are the floristic composition of the Guinean-Congolese forest and the subcategories often used in pollen-based vegetation reconstructions such as "mature forest", "secondary forest" or "pioneer forest" recorded?

2. Material and methods

2.1 Geographical and botanical setting

The study area is located in the northern part of Lopé National Park, where a savanna-forest mosaic stands as approximately 320 km² enclosed open area in the Guineo-Congolian tropical moist forest formation (~1000km² for the savannas of the middle Ogooue valley) (White, 1983). The annual rainfall in this part of the park is around 1500 mm, with two dry seasons: the longer spans about three/four months from mid-May to mid-September, the shorter is about one/two-months long in January-February. The low tree cover of the savannas is mainly composed by shrubs of *Crossopteryx febrifuga*, *Psidium guineense*, *Sarcocephalus latifolius* and *Bridelia ferruginea*. Marshes occupying the topographical depressions are mainly dominated by the tall Cyperaceae *Rhynchospora corymbosa* (White et Abernethy, 1997). Most marshes are permanent and fed by groundwater resurgences; the others are only rain fed and dry out during the dry season. We selected 23 marshes, in an area of 45 km², along a gradient from closed forest to plain savanna (Fig. 7; names of the marshes in italics in the text). The description of surrounding vegetation was made during marsh surface sampling by qualifying the immediate periphery of the marshes by the presence of savanna, forest or both (see Table 1).

2.2. Vegetation survey

Botanical nomenclature follows the International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants (Turland et al. 2018) and family level is updated according to APG III (APG 2009) and APG IV (Chase et al., 2016). Botanical surveys were carried out around the 23 marshes in September 2016. Most plants were identified to species, but some to genus and a few to family, due to the absence of distinctive character at this period of the year. The selected marshes were either in an open savanna environment, partially against the forest or entirely in the forest. We conducted two different botanical survey protocols in savanna and forest.

In the savanna surrounding each marsh, three 100 m-long transects were defined in different directions from the marsh margin. The margin was established visually based on the soil-surface quality (from black in wet parts to brownish in the marsh border) and on the transition from hydrophytic vegetation, with *Rhynchospora corymbosa*, to dry land vegetation. In seven 5 x 5 m quadrats placed every 15 m along each transect, botanical surveys were performed according to Braun-Blanquet (1932), using abundance-dominance coefficient from 5 (plants covering more than 75% of the surveyed area) to 1 (plants covering a small area of the surveyed (< 5%), R for rare specimens and + for specimens present one time. Abundance-dominance is a general estimate of density and recovery rate (top-down projection of aerial parts of plants) of different species in the inventory square (Braun-Blanquet 1932). The semi-quantitative values obtained were translated into quantitative data that can be used for vegetation survey analysis. The median of each classes has been used to obtain a percentage for each species (Class + (present) = 0.1 %; R (rare)= 1 %; 1= 2.5 %; 2= 15 %; 3= 37.5 %; 4= 62.5 %; 5= 87.5 %).

When forest patches were against the marsh area, three 250 m-long transects in forest originating from marsh margin were performed. In three 50 x 10 m quadrats placed every 100 m in each transect, all trees with a diameter at breast height (dbh) greater than 10 cm were identified and counted.

Two Correspondence Analyses (CA) were performed on the median of classes for the savanna surveys and on the number of tree species for forest surveys. Due to the different protocols used in savanna and forest, we were not able to make a single analysis of the whole

dataset. Analyses were done using the CA function in the FactoMineR package of R (Lê et al., 2008).

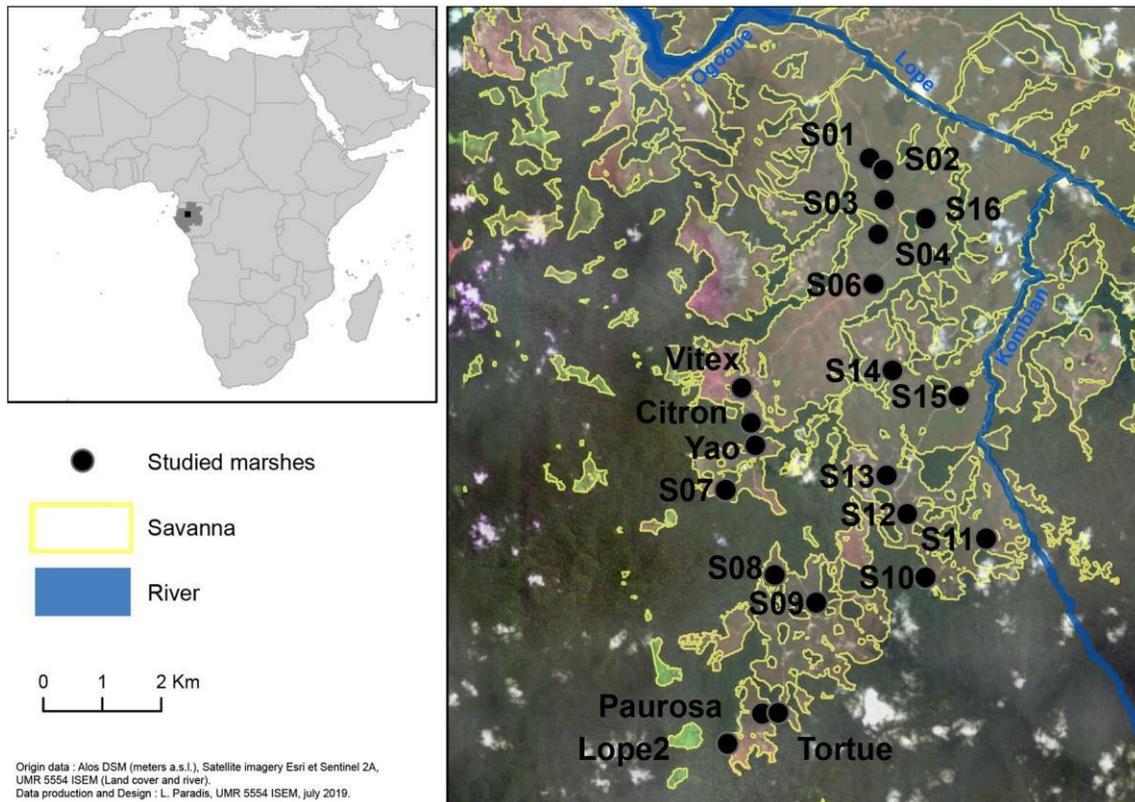


Fig. 9: Study area and location of sampled marshes.

Table 1.

Characteristics of the marshes

Sample site	Latitude	Longitude	Elevation (m. asl)	Marsh Length	Marsh width	Approx. Marsh Surface (m2)	% of Savanna vs Forest (radius of 200 m)	% of Savanna vs Forest (radius of 500 m)	Savanna	Forest-savanna	Forest	Permanent water
S01	-0.127985	11.605235	159	90	30	2121	100	94	*			
S02	-0.129767	11.607432	155	150	20	2356	95	95	*			
S03	-0.134325	11.607489	160	100	30	2356	100	90	*			
S16	-0.137195	11.613853	163	98	45	3464	97	83	*			
S04	-0.139689	11.606595	166	125	60	5890	89	88	*			
S05	-0.145851	11.60121	164	95	20	1492	89	83	*			
S06	-0.147283	11.605835	173	100	30	2356	100	82	*			
S14	-0.160535	11.608747	208	80	25	1571	98	88		*		
Vitex	-0.163246	11.585711	238	125	40	3927	81	79		*		*
S15	-0.164476	11.618837	219	99	30	2333	95	90	*			
Citron	-0.168619	11.587202	232	80	45	2827	49	52		*		*
Yao	-0.172074	11.58781	238	200	30	4712	69	51		*		*
S13	-0.176709	11.607833	248	170	50	6676	98	85		*		
S07	-0.178815	11.583223	255	100	10	785	64	44		*		*
S12	-0.182578	11.61105	262	150	50	5890	95	76	*			*
S11	-0.186315	11.622994	242	150	30	3534	92	77		*		
S08	-0.191981	11.590751	256	101	46	3649	69	51	*			
S10	-0.192216	11.613869	258	130	30	3063	54	41		*		
S09	-0.196182	11.597091	271	150	30	3534	86	71		*		*
Tortue-Foret	-0.213077	11.591333	275	50	20	785	63	51			*	*
Tortue-Savane	-0.213077	11.591333	275	150	60	7069	63	51		*		*
Paurosa	-0.213181	11.588708	279	150	64	7540	97	62		*		*
Lope2	-0.21781	11.58349	277	203	81	12914	28	30			*	*

2.3. Remote-sensing data analysis

A 0.5 m resolution WorldView-2 image acquired on 07/13/2016 (id 10300100595CDA00 and 1030010058399300) was downloaded from Esri Satellite available through Qgis. Relying on the clear visual difference between forest and savanna in the image, we performed an automatic pixel classification into “forest” and “savanna” with Qgis (QGIS Development Team 2015). We then computed the proportion of savanna and forests in circular buffer zones centered on each marsh with radii 20 m, 50 m, 100 m, 200 m, 300 m, 500 m and 700 m.

2.4. Pollen sampling, extraction and counting

Surface marsh sediments were sampled for pollen analysis in March 2015. Sampling method was based on Wright (1967). In each of the 23 marshes, about 50 subsamples (the uppermost centimeter of sediment) were randomly collected over the whole surface of the marsh. Subsamples were homogenized and put in a plastic bag to obtain one sample per marsh.

Pollen extraction was conducted on 1 cm³ of sediment following Faegri and Iversen protocol (Faegri & Iversen 1989). A minimum of 400 pollen grains (excluding pteridophyte spores) was counted per sample with an optical microscope at X630 magnification. The identification was based on the pollen collection of Tropical Africa at the “Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier” (ISEM, Université Montpellier <https://data.oreme.org/observation/pollen>), and on African atlases of pollen and spores (Bonfille, 1971; Gosling et al., 2013; Sowunmi, 1995; Ybert, 1979). The nomenclature of pollen taxa was based on Vincens et al. (2007).

Pollen taxa were attributed to five ecological classes according to the classification of Vincens et al. (2007) for Africa, and locally specified according to White and Abernethy (1997): Marsh, for pollen taxa corresponding to plants growing in waterlogged environments; Marsh border, to plants growing in the vicinity of water but not in the submerged area; Savanna, to plants characteristic of open environments; Forest front, to forest plants characteristic of forest edge, generally fast-growing light-demanding forest species; Forest, to other forest plants.

For the representation diagram, pollen percentages were calculated on the sum of all determined pollen, excluding spores but including hydrophytic taxa (e.g. Cyperaceae), as Poaceae species grow in the marsh and it is not possible to distinguish pollen from *terra firme* or marsh Poaceae. As a means of comparison with fossil studies, where hydrophytic taxa are not included in the pollen sum and where Poaceae are included in *terra firme* taxa, we also computed AP (Arboreal Pollen) and NAP (Non Arboreal Pollen) sums with this rule. The whole pollen sum is used as studies of modern pollen-vegetation relationships (e.g. Vincens et al., 2000). Pollen concentrations were calculated by adding *Lycopodium* tablets during the chemical treatment (Stockmarr 1971). Pollen diagrams were created with the Rioja package of R (Juggins

2012). The most common taxa were defined as the taxa present in a minimum of three samples and with more than 2% of the pollen sum in at least one sample.

A correspondence analysis was performed on the total pollen sum (excluding undetermined pollen and spores) and according to different options to refine interpretations: on the most common taxa defined above, on pollen from terrestrial plants by excluding those attributed to the Marsh class, and finally on Forest taxa only. Marsh surfaces and proportion of savanna cover in 200m and 500m radii were projected as passive environmental variables in each CA. Analyses were done using the CA function in the FactoMineR package of R (Lê et al., 2008).

2.5. Representation indices

After establishing a correspondence between surveyed plants and identified pollen taxa, we computed indices of Association (*A*), Under-representation (*U*) and Over-representation (*O*) for the main taxa present in plant and pollen datasets (Davis 1984). These indices are based on presence/absence data in vegetation and pollen from the 23 marshes and allow qualifying the relationship between vegetation and pollen. They are defined as follows:

$$A = \frac{B_0}{B_0 + P_0 + P_1}$$

$$U = \frac{P_1}{B_0 + P_1}$$

$$O = \frac{P_0}{B_0 + P_0}$$

and expressed as percentages, where: B_0 is the number of samples in which both the pollen type and the associated plant are present; P_0 is the number of samples in which the pollen type is present but not the associated plant; and P_1 is the number of samples in which the pollen type is not present but the associated plant is. We also follow the classification used by Amami et al. (2010) with Strongly-Associated taxa: $A > 65\%$; Associated taxa: $50\% < A < 65\%$; Weakly Associated taxa: low A values and relatively high values for U (under-represented taxa) or O (over-represented taxa).

3. Results

3.1. Floristic distribution

Canonical analysis applied on the 439 botanical survey quadrats in savanna reflects a gradient of plant distribution from quadrats closest to the marsh (Q1 and Q2; 0-30m) to the furthest ones in the savanna (Fig. 8; Panel A; full botanical survey available in SI). The first two axes express 13.3% of the total dataset inertia. In the species representation, the first axis opposes species from marshy areas, with high frequencies for species such as *Aspilia africana*, *Hyparrhenia* sp., *Hypoxis angustifolia*, *Imperata cylindrica*, *Ipomoea* sp1., *Ourenia lobata*, *Paspalum* sp., *Rhynchospora corymbosa*, *Sauvagesia erecta* and *Schizachyrium platyphyllum*, and species more related to inland savanna zone such as *Andropogon* sp., *Crossopteryx febrifuga* and *Kyllinga echinata*. The second axis also opposes species from marshy areas, such as Fern (unidentified), *Clappertonia ficifolia*, *Desmodium* sp., *Phyllanthus* sp. and *Triumfetta* sp., to more inland savanna species, such as *Andropogon* sp., *Crossopteryx febrifuga* and *Kyllinga echinata*. The second lower panel (B) of Fig. 8 where quadrat numbers are plotted reveals an opposition between Q1 plus Q2 and the other quadrats presenting a higher homogeneity.

The first two axes of the canonical analysis applied on the 101 botanical survey quadrats in forest are presented in Fig. 9. The axes express 28.3% of the total dataset inertia. They oppose marshes close (*Citron*, *Paurosa*, *S08*) or within the forest (*Lopé2* and *Tortue-foret*) to others in more open areas such as *Vitex*, *S06*, *S15* and *S16* associated to gallery forest (Fig. 9). The first group is mainly explained by the frequency of *Aucoumea klaineana*, *Maprounea membranacea*, *Uvariastrum* sp. and *Xylopia quintasii*, compared to *Ceiba pentandra*, *Elaeis guineensis* and *Irvingia grandifolia* for the second group.

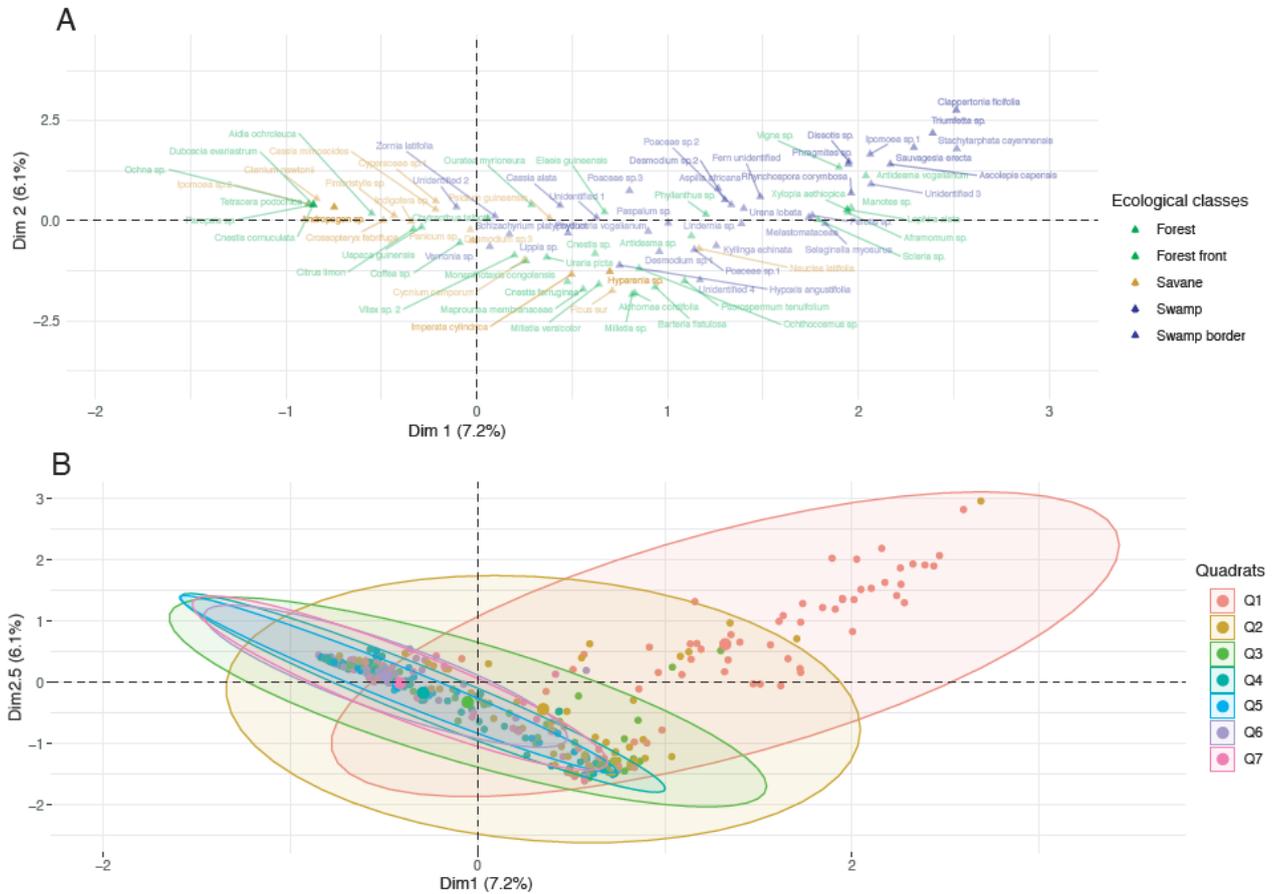


Fig. 10: Canonical analysis applied on the 439 botanical survey quadrats in savanna. Panel A: Distribution of the plant species according to axis 1 and 2 colored according to their ecology. Light–dark gradient illustrates the contribution of each species to the CA according to the squared cosine (\cos^2). Panel B: Distribution of the quadrats according to axis 1 and 2. Q1 are the quadrats closest to the marsh and the other by incrementing by 15 m. The centroids for each quadrat distance are marked by a bigger dot

The pollen diagram shows that marshes with the highest degree of openness (marshes within savanna) show low percentages of “Savanna” taxa in their pollen assemblages, with variation between *ca.* 5 and 30%. The highest values of the “Savanna” taxa are obtained in marshes within forest-savanna mosaic with values between *ca.* 20 and 40%, but that do not exceed 50%.

“Forest front” pollen taxa are registered in all the 23 pollen assemblages with close values, between *ca.* 1 and 5% and not exceeding 10%.

“Forest” pollen taxa are registered with the highest values in all marshes within savanna, between *ca.* 70 and 80%, but not exceeding 90%. Their values vary between *ca.* 60 and 70% and do not exceed 80% in the marshes within forest-savanna mosaic. The marshes within forest (*Lopé 2* and *Tortue-foret*) have similar percentages to those respectively in forest-savanna, and in savanna.

“Marsh” taxa present higher percentages in marshes within forest-savanna mosaic than those in savanna or forest, with values between *ca.* 10 and 35%, without exceeding 40%.

In all marshes, pollen assemblages are dominated by Poaceae and Cyperaceae, with unusual correlation of occurrence. The percentages remain low, respectively 4-27% and 1-33% for all the marshes.

3.3. Pollen diversity

Several correspondence analysis (CA) were performed on the whole pollen assemblages without marsh pollen excluded, on the forest taxa, on the forest taxa without rare taxa (superior to 2% in almost three samples) and with *Tortue-foret* excluded (because of an over-dominance of *Uapaca* pollen in the assemblage) to refine the interpretation of the results. The distributions of marshes and taxa are quite the same for CA with other taxa subsets (Figure SI-X to SI-X4) and rare taxa only (Fig. 11 A-B). In all CA, axe 1 is slightly associated with marsh surface on the negative sides and to savanna cover at 500 m on the positive side (figure SI-X5). Marshes in open areas (*S04*, *S08*, *S03*, *S12* and *S01*, *S02*) are opposed to those in more closed habitats (*Citron*, *Paurosa*, *Vitex*, *Yao* and *Lopé2*, *Tortue-Savane*). The distribution is mainly explained by the high frequency of *Cassia*-type, *Dialium*, Euphorbiaceae, Fabaceae Caesalpinioideae,

Achariaceae and Salicaceae (some times named Flacourtiaceae in this work because of an old nomenclature of pollen identification in Tropical African pollen), *Macaranga-type*, Olacaceae, Pontederiaceae, and for the second group by Annonaceae, *Celtis*, Cyperaceae, *Laccosperma*, *Lophira alata*-type, Poaceae and *Uapaca*.

The gradient from marshes in open areas to closed habitats along the first axis is well visible in the map of Fig. 11C, where value of the first axis of the CA (B) has been plotted with a color scale.

3.4. Indices of vegetation representation in pollen assemblages

The Davis indices calculated for the 33 main pollen taxa indicate that nine taxa are Strongly Associated, 2 Associated, 0 Under-represented and the majority (20 taxa) Over-represented (Table 2).

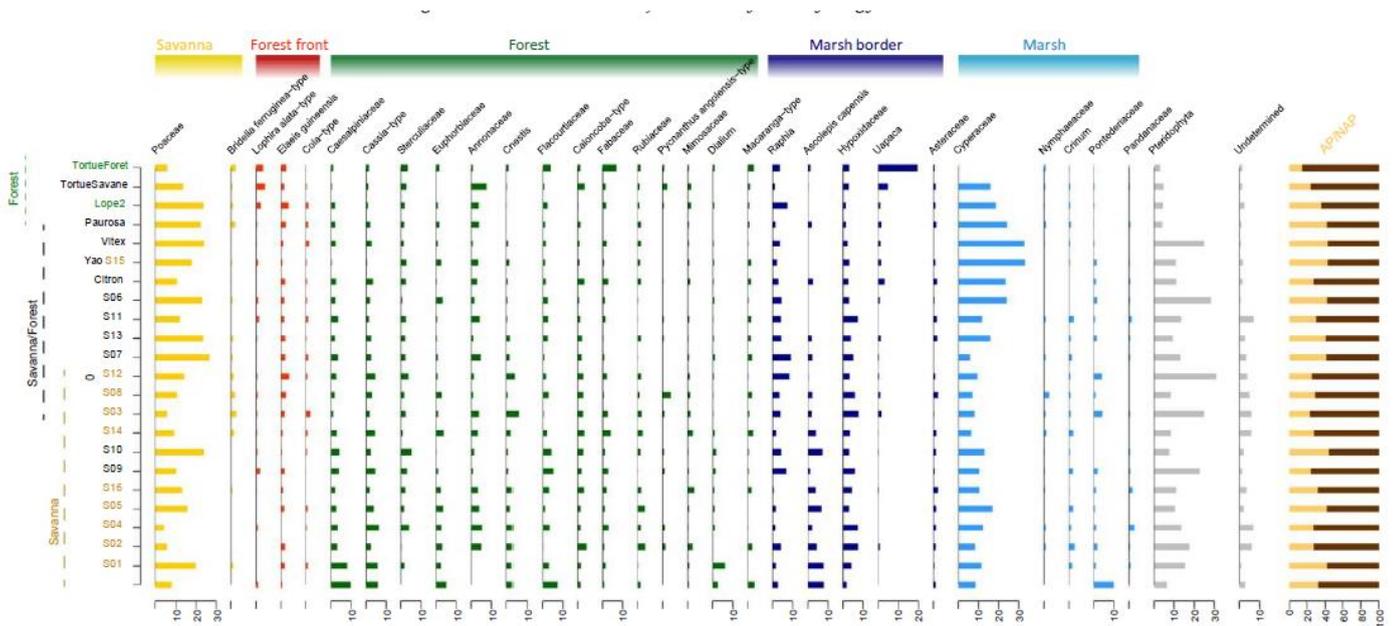


Fig. 12: Pollen diagram of the most common grains counted in the marsh surface samples. Samples are organized according to the first axis of a CA performed on the whole pollen assemblages and taxa ranging according to their ecological affinity. AP/NAP balance is computed by excluding hygrophytic taxa from the pollen sum.

3.5. Pollen concentrations

Pollen concentrations were calculated first on the pollen sum (total concentration), second on the regional pollen excluding Cyperaceae, Poaceae, other hydrophytes and spores (regional concentration), and third on forest taxa only (forest concentration). Total concentration varies from 36,996 (*Yao*) to 274,821 (*Vitex*), regional concentration from 16,288 (*Yao*) to 127,780 (*S05*), and forest concentration from 12,006 (*Yao*) to 94,173 (*S05*).

There is no trend in concentrations, either in terms of distance from the forest (forest concentration), in terms of marsh size (regional concentration) or in terms of the permanent or temporary nature of wetlands (total concentration). There is also no correlation with the mean sediment accumulation rate calculated for the six marshes for which we have radiocarbon dates (K. Henga-Botsikabobe & L. Bremond, unpublished data).

4. Discussion

4.1. Savana pollen representation

Arboreal Pollen grains versus Non-Arboreal Pollen grains (AP/NAP ratio) has long been used to characterize the structure of the vegetation by simplifying complex pollen assemblages (Faegri & Iversen, 1964). In tropical areas, as in temperate regions, this ratio has been confronted and discussed with quantified vegetation cover (Favre et al., 2008; Vincens et al., 2000). In fossil samples, the NAP grains are mainly Poaceae pollen and a common interpretation is to link Poaceae pollen abundance and presence of savanna around the site (e.g. Maley et al. 2018). In lake fossil records, the Poaceae that grow along the shoreline can mask the regional forest signal and lead to a misinterpretation of the real openness of the environment (Bush 2002), but it has never been observed that fossil sediments from a savanna region contain very few Poaceae pollen grains. In lake Kamalété, in the south-eastern part of the Lopé National Park, the study of Ngomanda et al. (2005) shows that Poaceae pollen grains were well recorded and preserved (> 60 % of the pollen sum) in the sediments during the last 1400 years. Also, Lebamba et al. (2009) observed that modern soil assemblages from the savanna surrounding our studied marshes present more than 60% of Poaceae pollen grains in the assemblages.

Results of these studies are consistent with those of previous works (El Ghazali and Moore, 1998; Julier et al., 2018; Vincens et al., 2000b; Ybert, 1975), which consider tropical savanna Poaceae as strong pollen producers, and their wind-mediated pollen as well dispersed and usually over-represented in pollen assemblages.

The surface samples of our study zone surprisingly reveal very weak percentages of Poaceae pollen grains that never exceed 25% (36% when hygrophytic taxa are excluded of the pollen sum). The studies of Ngomanda et al. (2005) and Lebamba et al. (2009) clearly prove that the very low proportions of Poaceae pollen found in our samples are not due to low pollen production by Poaceae species from the savanna of La Lopé (mainly *Anadelphia afzeliana*, *Hyparrhenia diplandra*, *Panicum nervatum* and *Schizachyrium platyphyllum* (Jeffery et al., 2014)). Moreover, in our surface samples, Poaceae are well correlated with Cyperaceae (Pearson test: $r = 0.78$; $p < 0.01$), which suggests that they originate from local helophytic vegetation, and not from savanna. The discrepancy between previous results and our data should be due to both the marshy nature of our study sites and the spatial scale of pollen trapping, inadequate to record the savanna vegetation. The spatial scale represented by pollen assemblages has long been investigated. It is dependent on pollen productivity and dispersion for each plant species, including its mode of primary and secondary dispersal and its ability to be dispersed. Jacobson and Bradshaw (1981) proposed that the relative weights of local (< 20 m), extra-local (< a few hundred meters) and regional vegetation (from a few hundred meters to about 30 km) in the pollen assemblage strongly vary with the size of the site. Here, the studied wetlands are small, very often less than 100 m in diameter, which should reduce the proportion of the regional pollen influx. In addition, they are not open water bodies, but herbaceous marshes without streams that feed them. Herbaceous plants should block the runoff, further reducing extra-local supply. Pollen assemblages will therefore be strongly influenced by local vegetation and partially by regional vegetation. The extra-local vegetation will therefore be masked by these two components. The study of Jacobson and Bradshaw (1981) was quite theoretical, but later Sugita (1994a) simulated pollen loading in relation to distance-weighted plant abundance around the sedimentary basin and specified that pollen loading and proportion in large lakes record the spatial distribution pattern of vegetation as homogeneous rather than patchy. This confirms our interpretation, especially since in Sugita's model the height of trees producing pollen grains is not considered. Trees in the galleries in the savanna rarely exceed 25

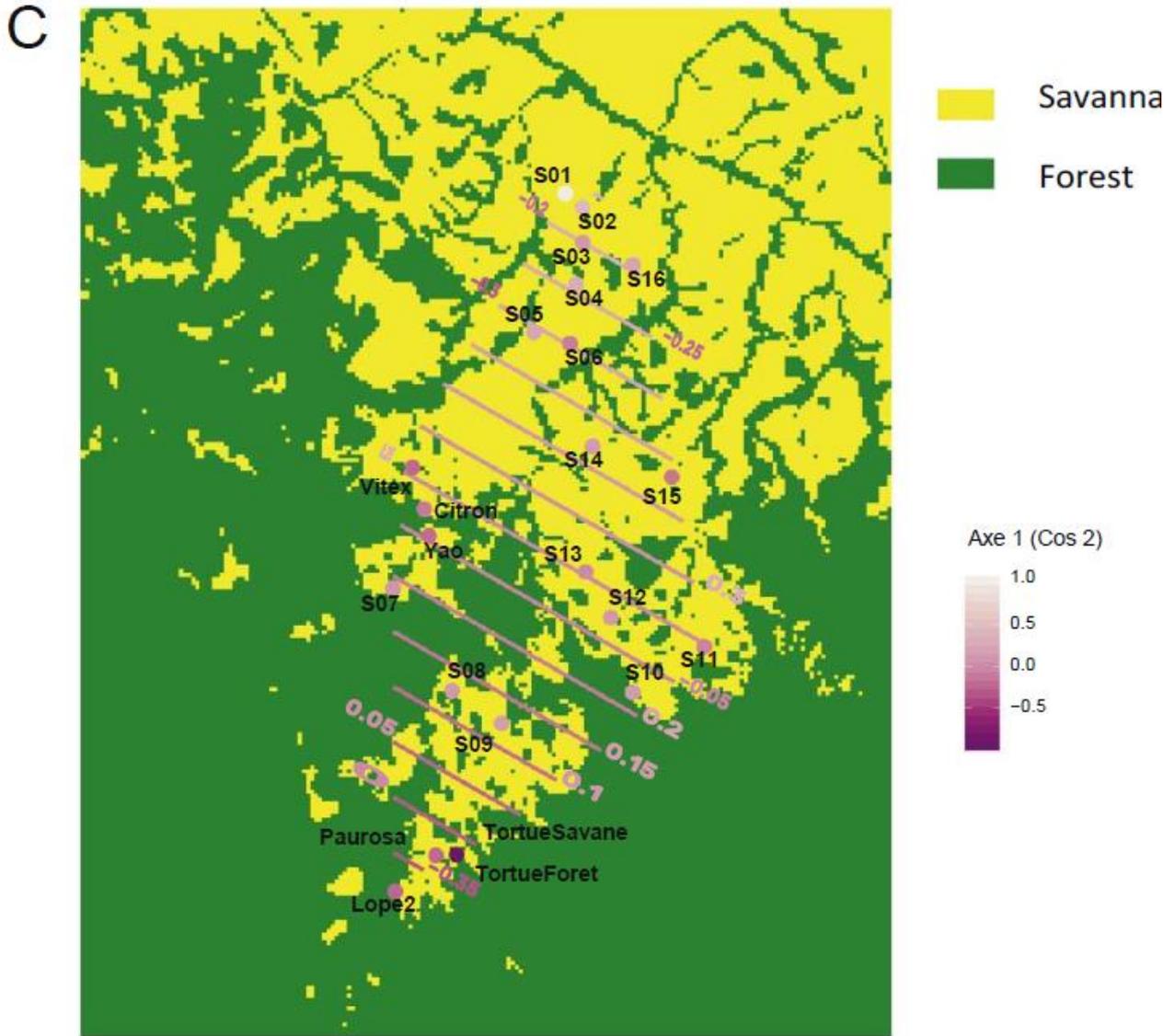


Fig. 13. Canonical analysis applied on the most common pollen grains. Panel A: Distribution of the taxa according to axis 1 and 2. Color gradient illustrates the contribution of each taxa to the CA according to the squared cosine (\cos^2). Panel B: Distribution of the sampled marshes according to axis 1 and 2. Panel C: Mapping of axis 1 of the CA with a color gradient for each marsh according to its location and position towards the forest-savanna mosaic.

Table 2. Davis indices calculated for the 33 main pollen taxa: B_0 is the number of samples in which both the pollen type and the associated plant are present; P_0 is the number of samples in which the pollen type is present but not the associated plant; and P_1 is the number of samples in which the pollen type is not present but the associated plant is associated (A), under-represented (U) or over-represented (O).

		B0	P0	P1	A	U	O
Savanna	Poaceae	21	0	0	1	0	0
Forest	Cassia-type	21	0	0	1	0	0
Marsh	Cyperaceae	20	1	0	0.95	0	0.05
Forest	Annonaceae	18	1	0	0.95	0	0.05
Forest	Olacaceae	16	4	0	0.8	0	0.2
Forest Front	Lophira alata-type	15	2	3	0.75	0.17	0.12
Forest	Dialium	15	4	1	0.75	0.06	0.21
Forest	Uapaca	14	2	4	0.7	0.22	0.13
Forest	Moraceae	13	7	0	0.65	0	0.35
Forest Front	Elaeis guineensis	12	9	0	0.57	0	0.43
Forest	Diospyros	10	9	1	0.50	0.09	0.47
Marsh border	Ascolepis capensis	9	7	3	0.47	0.25	0.44
Forest	Anacardiaceae	8	9	1	0.44	0.11	0.53
Forest	Euphorbiaceae	8	13	0	0.38	0	0.62
Forest	Psychotria	6	13	0	0.32	0	0.68
Forest	Rubiaceae	5	16	0	0.24	0	0.76
Forest Front	Alchornea-type	4	15	0	0.21	0	0.79
Marsh border	Hypoxidaceae	4	17	0	0.19	0	0.81
Marsh border	Raphia	0	21	0	0	0	1
Forest	Caesalpiaceae	0	21	0	0	0	1
Forest	Flacourtiaceae	0	21	0	0	0	1
Forest	Sterculiaceae	0	20	0	0	0	1
Forest	Caloncoba-type	0	21	0	0	0	1
Forest	Fabaceae	0	21	0	0	0	1
Marsh	Pontederiaceae	0	18	0	0	0	1
Forest	Cnestis	0	21	0	0	0	1
Forest	Macaranga-type	0	19	0	0	0	1
Marsh border	Asteraceae	0	20	0	0	0	1
Forest	Laccosperma	0	20	0	0	0	1
Marsh	Crinum	0	19	0	0	0	1
Forest	Celtis	0	19	0	0	0	1
Forest	Mimosaceae	0	21	0	0	0	1
Savanna	Bridelia ferruginea-type	0	15	0	0	0	1

4.2. Pollen diversity: marshes, savanna, forest

Axis 1 of the CA indicates that there is a gradient from the most open environments to those where the forest is closer. The assemblages that explain this distribution seem however to be counter-intuitive when referring to the usual interpretations of pollen patterns in tropical Africa (Maley and Brenac, 1998). Indeed, Fabaceae Caesalpinioideae, usually considered as a marker of mature forest, are better recorded far from the forest front, and pioneer taxa such as Annonaceae and *Lophira alata* are more present in the sites close to the forest bloc. These observations, based on pollen percentages, are confirmed by pollen concentrations of forest trees that show no trend towards distance from the forest. This implies that the recorded gradient clearly does not translate the nature of extra-local vegetation (savanna or forest). It should be rather related to the mosaic nature of Lopé landscapes that include savannas, gallery forests and forest stands. In the open part of the studied zone, there are tree species associated with the presence of marshes and streams such as *Anthocleista* spp. (Loganiaceae), *Berlinia* spp. (Fabaceae Caesalpinioideae), *Caloncoba glauca* (Flacourtiaceae), *Mitragyna ciliata* (Rubiaceae) and *Nauclea vanderguchtii* (Rubiaceae), found quite close to rivers and streams, or *Homalium* (Flacourtiaceae), generally found in gallery forests close to savanna (White et al. 1995). In the southern samples, closed to the forest, there are species of the colonizing forest front, including *Aucoumea klaineana* (Burseraceae), a very weak pollen producer, *Lophira alata* (Ochnaceae) and some species that are able to colonize savanna, such as *Elaeis guineensis* (Arecaceae), *Klainedoxa gabonensis* (Irvingiaceae), *Uvariastrum pierreanum* (Annonaceae) and *Xylopia* spp. (Annonaceae) (White et al. 1995).

The analysis of the botanical statement performed in the forested area close to the studied marshes is difficult to compare with the results of the pollen assemblages, because the gallery forest was not enough sampled. Statements are missing in open environments because galleries and forest “bosquets” were not against the marsh area. However, we can note a roughly similar distribution, with a distribution from swamps in open areas to those close to the forest bloc. Vegetation in Lopé NP is complex due to the mosaic of forest types, 27 according to White et al. (1995), and the botanical surveys did not permit differentiating between some of them.

In contrast, the botanical statements performed in the savanna surrounding the marshes reflected a clear distribution of plants from the swamp border to further in the savanna. Swampy species are opposed to inland savanna species. This distribution cannot be directly recorded by the assemblages of surface pollen because of the sampling method, which consisted in obtaining a homogeneous assemblage over a surface area of several hundred square meters and not a transect as Amami et al. (2010) did. Thus, it is important to identify "indicator taxa" of the different environments and especially the presence of savanna around the sites. Janssen (1967; 1970) and Amami et al. (2010) emphasized the importance of "indicator taxa" to characterize a particular community. Our results, both quantitative, based on Davis indices, and qualitative, based on pollen diagrams, indicate that no pollen correctly records the main herbaceous and shrubby savanna species, namely *Crossopteryx febrifuga*, *Sarcocephalus latifolius*, Poaceae, *Psidium guineense* and *Bridelia ferruginea*. Marsh border species, such as *Ascolepis capensis* and Hypoxidaceae, are more sensitively recorded. These taxa are associated with an opening of the environment around the marsh and probably a lower humidity condition.

4.3. Fossil assemblage interpretations

Our results from marsh surface sediments show that soil samples (e.g. Lebamba et al., 2009) are not good analogues for marsh pollen records. Tropical savanna marshes are rare because of the very strong evapotranspiration in these environments. A constant supply of water during dry seasons is necessary to allow the accumulation of organic matter. To our knowledge, there are no equivalent fossil deposits that have been studied in Africa. Some of the marshes presently studied for their pollen surface assemblages have a strong potential for reconstruction of long-term vegetation dynamics. Some of them accumulated organic matter over several meters of thickness and over several thousand years old (Bremond et al. in prep.). In Brazil, some palm swamps, so-called "vereda", are growing in the savanna-like vegetation commonly known as "cerrado" and were studied for their pollen fossil content (Salgado-Labouriau et al. 1997). That study do not really investigate the relationship between present vegetation and pollen deposits, but the obtained results clearly do not show any distortion similar to the one we observed in our sites, particularly with regard to Poaceae. In Ledru (2002), some surface samples from cerrados can however register less than 20% of Poaceae, but the published data do not allow identifying the exact environmental conditions of the study. Thus, the

interpretation of fossil data from the marshes where we studied the contemporary deposits will have to be done very finely, considering these limitations. Fossil assemblages may have to be analyzed by adding them to the canonical analyses performed on modern data in order to differentiate riparian forest assemblages from those of mature forests as done by Montade et al. (2019).

5. Conclusion

The pollen signal recorded in these small marshes is highly influenced by local vegetation, growing directly in the marsh. However, the very high diversity of the regional forest pollen taxa is not affected by the taphonomy of the deposits, which nevertheless makes it possible to finely qualify the major changes in plant diversity ("mature forest", "secondary forest" or "pioneer forest") that may have occurred in the forests of the Congo Basin over the past few millennia.

The low proportion of Poaceae in the assemblages is explained but challenges the simplistic interpretation that consists in considering this percentage as a degree of openness of the environment. These results do not affect previous calibration results performed on soil surfaces and applicable to lake sediments. Because the forest-to-savanna ratio is not properly recorded by the commonly used arboreal/non-arboreal pollen ratio, these new results are essential for interpreting sedimentary sequences from marshes.

Acknowledgments

We thank ANPN (Agence Nationale des Parcs Nationaux) and IRD (Institut de Recherche pour le Développement) for having financed part of the project. We thank Judicael Lebamba for constructive discussions and Jean Maley for introducing KHB to palynology. We are grateful to Laure Paradis for extracting satellite data and mapping the field of study.

Chapitre 2

À soumettre

Évolution de la végétation en Afrique Centrale Atlantique: étude pollinique à long terme des marais de la mosaïque de forêt-savane du Parc National de la Lopé (centre du Gabon)

Karl Henga-Botsikabobe ^a, Alfred Ngomanda ^a, Richard Oslisly ^b, Charly Favier ^c, Ilham
Bentaleb ^c, Laurent Bremond ^c *

^a IRET, BP13354, Libreville, Gabon

^b Agence Nationale des Parcs Nationaux, BP20379 Libreville, Gabon

^c Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISEM), EPHE, PSL Research
University, Université de Montpellier, CNRS, IRD, Place Eugène Bataillon, CC, 065, 34095
Montpellier, France

Résumé

L'évolution de la mosaïque de forêt-savane du Parc National de la Lopé est étudiée à partir des enregistrements polliniques de deux sites : *Lopé 2* et *Paurosa*, respectivement en bordure de forêt et en mosaïque de forêt-savane. L'enregistrement pollinique de la carotte de *Lopé 2* montre que les savanes incluses de ce parc sont beaucoup plus anciennes que la mise en place documentée de ces enclaves dans la région, et remonterait au moins à 9000 ans BP, comme l'atteste la présence à cette date de Poaceae et de *Bridelia ferruginea* qui sont des taxons savanicoles. Cet enregistrement a permis de mettre en évidence l'existence d'une savane proche de ce site forestier avant l'ouverture de celui-ci autour de 3700 ans BP, caractérisée par une baisse des taxons forestiers concomitante à une augmentation importante d'*Alchornea*-type, un taxon de milieu ouvert, et de *Cnestis* sp. , un taxon d'écotone forêt-savane. Cette phase de perturbation du bloc forestier est suivi par un stade de plus grande ouverture du site entre 3000 et 2000 ans BP, caractérisée par de bas niveaux de taxons forestiers et un développement conséquent de taxons héliophiles à savoir *Alchornea*-type, *Cola*-type et *Elaeis guineensis*. L'installation permanente de Poaceae et de Cyperaceae dans les assemblages polliniques à partir de 3000 ans BP, à des niveaux comparables à l'actuel et sans variations majeures, suggère que le bas-fond *Lopé 2* aurait commencé à fonctionner en tant que marais à partir de cette date, comme semble l'indiquer la signature isotopique du marais qui correspond à celle de *Rhynchospora corymbosa*, la grande Cyperaceae qui domine la végétation héliophytique au sein du marais *Lopé 2* de nos jours. Ce signal local se distingue du signal isotopique régional qui a prévalu à la base de la carotte avant 3 000 ans BP, et qui présente des similitudes avec le signal régional lacustre documenté dans la région, ce qui suggère une évolution du milieu de dépôt au site de *Lopé 2*. Par ailleurs, le marais *Paurosa* qui s'est mis en place à ~2100 ans BP, enregistre les mouvements de la ripisylve adjacente au marais qui est plus sensible aux variations d'humidité par rapport au bloc forestier. Ce dernier alterne des phases d'expansion et de contraction depuis ~2000 ans BP à l'exemple du développement forestier qui a eu lieu entre ~1200 et ~700 ans BP en dépit d'une tendance à la sécheresse documentée dans le Bassin du Congo. Cette phase d'avancée de la forêt sur la savane a coïncidé globalement avec une phase supposée de faible pression Bantou sur le milieu : le *hiatus archéologique* d'occupation humaine (1400-800 ans BP), ce qui pose la question du rôle de l'impact anthropique dans le

maintien de ces enclaves savanicoles. Cette question trouvera des réponses dans des études complémentaires utilisant d'autres proxies tels que les charbons sédimentaires qui permettront d'établir l'historique des feux anthropiques dans la région et émettre des hypothèses sur le rôle de ces feux dans la dynamique de l'écotone forêt-savane. En outre, le suivi pollinique autour de la période clé du *hiatus archéologique*, d'espèces à fort intérêt humain, permettra d'apprécier la pression anthropique sur ces dernières.

Mots-clés: Parc National de la Lopé, mosaïque de forêt-savane, marais, enregistrements polliniques, Bantou, hiatus archéologique d'occupation humaine.

1. Introduction

En Afrique centrale, la zone phytogéographique Guineo-congolaise (White, 1983) a fait l'objet de quelques études palynologiques (Lebamba et al., 2009, 2010, 2016; Maley, 1996; Maley et Brenac, 1998; Ngomanda et al., 2005, 2007, 2009; Vincens et al., 2000). Ces études ont permis de documenter les grandes phases de l'évolution de la végétation au cours de l'Holocène récent et ont mis en évidence deux perturbations majeures : (i) la première autour de 4000 ans BP avec la mise en place de savanes à la périphérie du bloc forestier (Maley et al., 2017; Ngomanda et al., 2009; Vincens et al., 2000) et qui correspond probablement à la fin de la période humide africaine dans la région (Shanahan et al., 2015); (ii) et la deuxième entre 3000-2000 ans BP qui a fragmenté le bloc forestier et introduit des savanes au sein même de celui-ci, engendrant des enclaves savaniques (Schwartz, 1992).

Ces deux crises revêtent un intérêt particulier pour le suivi de la dynamique savanicole régionale. Si la première perturbation fait plutôt l'objet d'un consensus autour d'une origine climatique, la deuxième, par contre, est sujet à des débats très animés aujourd'hui encore (Garcin et al., 2018). En effet, pour certains auteurs, (i) les variations climatiques seraient à l'origine de cette dernière grande crise (Elenga et al., 1996; Giresse et al., 1994; Lebamba et al., 2009, 2010, 2016; Maley, 2001, 2002, 2004; Maley et al., 2018; Maley et Brenac, 1998; Maley et Willis, 2010; Ngomanda et al., 2005, 2007, 2009; Nguetsop et Servant-Vildary, 2004; Reynaud-Farrera, 1995; Schwartz et al., 2000; Vincens et al., 1998, 1999, 2000, 2007; Wirrmann et al., 2001) ; et (ii) d'autres plaident plutôt pour une origine anthropique de celle-ci (Bayon et al., 2012; Garcin et al., 2018). Identifier les facteurs responsables de cette dernière grande crise revêt un intérêt crucial pour les questions d'évolution à long terme des écosystèmes. Une difficulté à clairement identifier ces facteurs est probablement liée à la rareté du matériel sédimentaire couvrant cette période d'une part, et à la distribution spatiale des sites d'autre part qui ne permettent pas d'obtenir des résultats transposables à toute la région dans le but de mieux connaître l'historique des changements spatio-temporels à grande échelle, dans les zones tropicales (Hély et Lézine, 2013).

En effet, pour la région phytogéographique Guineo-congolaise, la seule séquence sédimentaire qui couvre la période Holocène et qui est bien documentée est celle du lac *Barombi Mbo*, au Cameroun (Giresse et al., 1991; Giresse et al., 1994; Lebamba et al., 2010; Maley et

Brenac, 1998). Or, sur cette carotte, les analyses polliniques ont été réalisées à faible résolution temporelle, de l'ordre de 100 à 200 ans entre deux échantillons (Ngomanda, 2005).

Toutefois, quelques études polliniques à haute résolution ont été menées dans la région dont quelques-unes dans des systèmes en mosaïque de forêt-savane: (i) au Gabon, sur le site du lac Maridor (Giresse et al., 2009; Ngomanda et al., 2009) qui retrace l'évolution des savanes côtières gabonaises ; et au sud du Parc National de la Lopé (PNL), qui suit la dynamique des savanes incluses du lac Kamalété (Giresse et Makaya-Mvoubou, 2010; Ngomanda et al., 2005, 2007) et (ii) en Afrique centrale atlantique, au lac Kitina, au Congo (Elenga et al., 1996). Ces études ont permis d'établir la dynamique des systèmes en mosaïque de forêt-savane dont l'établissement dans la région remonterait à l'Holocène récent (Schwartz, 1992; Vincens et al., 1999). Aussi, les conditions géomorphologiques et hydrologiques de la zone de forêts pluvieuses africaines conduisent au comblement rapide des formations lacustres et limite ainsi le nombre d'archives naturelles (Bremond et al. 2021).

Par contre, dans le PNL (centre du Gabon), de nombreuses dépressions essentiellement localisées en milieux savanicoles ont été progressivement comblées par des dépôts détritiques et organiques donnant lieu à des marais temporaires ou permanents (White et Abernethy, 1997; Henga-Botsikabobe et al., 2020; Bremond et al. 2021). Certains de ces marais ont accumulé des dépôts millénaires (Oslisly et White, 2000) qui, exploités, permettraient de retracer l'histoire de la végétation et des paléoenvironnements (Ngomanda et al., 2005). Le PNL est une mosaïque de forêt-savane (fig. 15) qui constitue en réalité une enclave savanicole avec de nombreux marais au sein d'un bloc forestier plus général (fig. 14). Ces marais n'ont été que peu utilisés comme archives sédimentaires dans la région. Ainsi, on peut citer deux études récentes : (i) une sur la sédimentologie du marais *Lopé 2* (Obame et al. 2017) et (ii) une autre sur l'évolution des diatomées au marais *Paurosa* (Kom et al., 2018), qui montrent que ces marais enregistrent un signal local. A notre connaissance, aucune étude palynologique fossile exhaustive n'a encore été menée sur ce type d'archives sédimentaires au Gabon, même si des tests avaient été menés sur quelques échantillons issus de deux marais : à savoir le site de *Marais 1* et le site des *Galleries de l'aéroport* (Oslisly et White, 2000), mais aussi par Maley (1992). Notre étude s'appuie principalement sur l'analyse pollinique de deux carottes sédimentaires marécageuses, couplée à des analyses d'isotopes du carbone, pour atteindre les objectifs suivants :

- (i) Établir la date de la mise en place de la mosaïque de forêt-savane de la Lopé et discuter de son évolution,
- (ii) Déterminer les réponses écologiques de la végétation aux changements climatiques et/ou anthropiques,
- (iii) Comparer les enregistrements lacustres documentés dans la région avec les enregistrements palustres de la présente étude afin de dégager les caractéristiques propres aux dépôts palustres au Gabon, et plus largement en Afrique Centrale Atlantique.

2. Matériel et méthodes

2.1 Caractéristiques du site d'étude

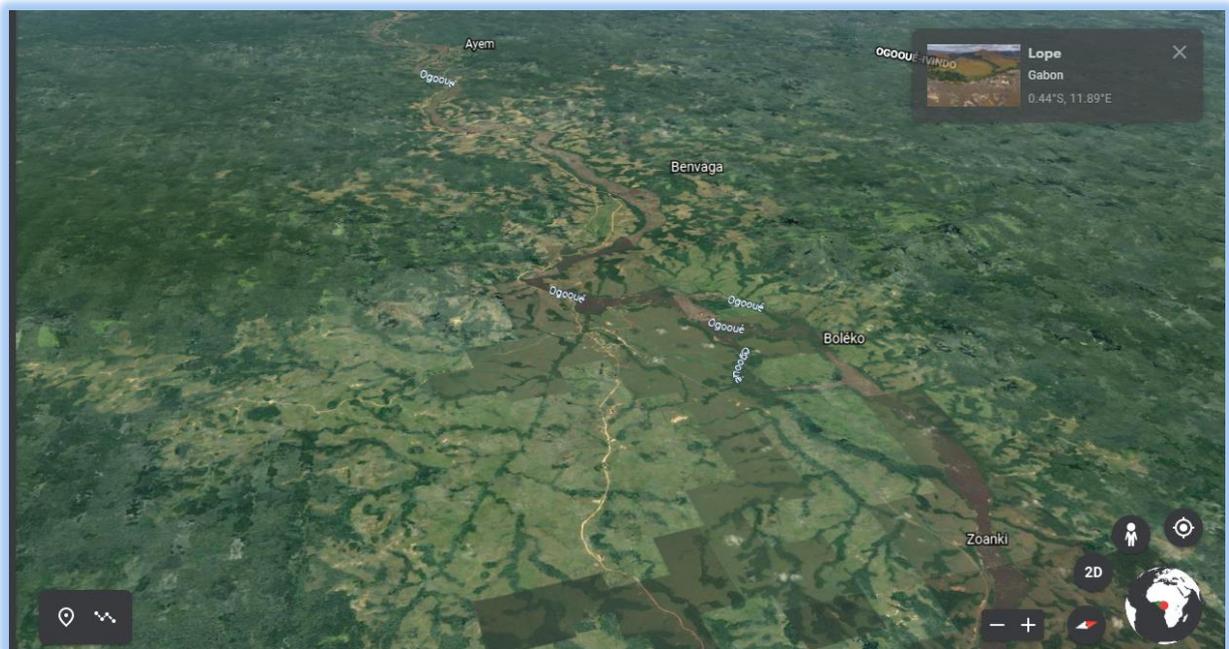


Fig. 14 : aperçu de l'enclave savanicole du Parc National de la Lopé (source : Google earth)

Le PNL est situé au centre du Gabon ($0^{\circ} 31' 31''$ S, $11^{\circ} 32' 34''$ E) et est caractérisé par des savanes incluses au sein d'un bloc forestier constitué de forêts pluvieuses de basse altitude (White et Abernethy, 1997) appartenant à la zone phytogéographique Guineo-congolaise (White, 1983). Notre zone d'étude est située dans la partie nord du parc au sein des savanes qui couvrent une superficie de ~ 50 km² (données SEGC, 2017). Pour plus de détails sur les

caractéristiques du site d'étude, se référer à la *section C de l'introduction générale* du manuscrit.

Comme signalé plus haut, les formations marécageuses de la Lopé se retrouvent essentiellement en milieu savanicole. Certains de ces marais se trouvent proche de résurgences d'eaux souterraines ou alimentés par de petits cours d'eau, ce qui en fait des marais permanents (c'est le cas des marais *Lopé 2* et *Paurosa* qui concernent la présente étude), et d'autres sont juste alimentés par les pluies et s'assèchent durant les périodes arides, ce qui en fait des marais temporaires (White et Abernethy, 1997), bien que ces derniers gardent une humidité suffisante pour éviter toute lacune de sédimentation (Bremond et al., 2021).



Fig. 15: Aperçu de la mosaïque de forêt-savane de la Lopé (Photo : Karl Henga, 2016)

2.2 Caractéristiques des marais et typologie des habitats

Deux marais nous ont intéressés pour cette étude : les marais *Paurosa* (~ 7500 m² ; fig. 17) et *Lopé2* (~ 13000 m² ; fig. 18). Le premier se trouve dans la mosaïque de forêt-savane et le deuxième en bordure de forêt (Fig. 16).

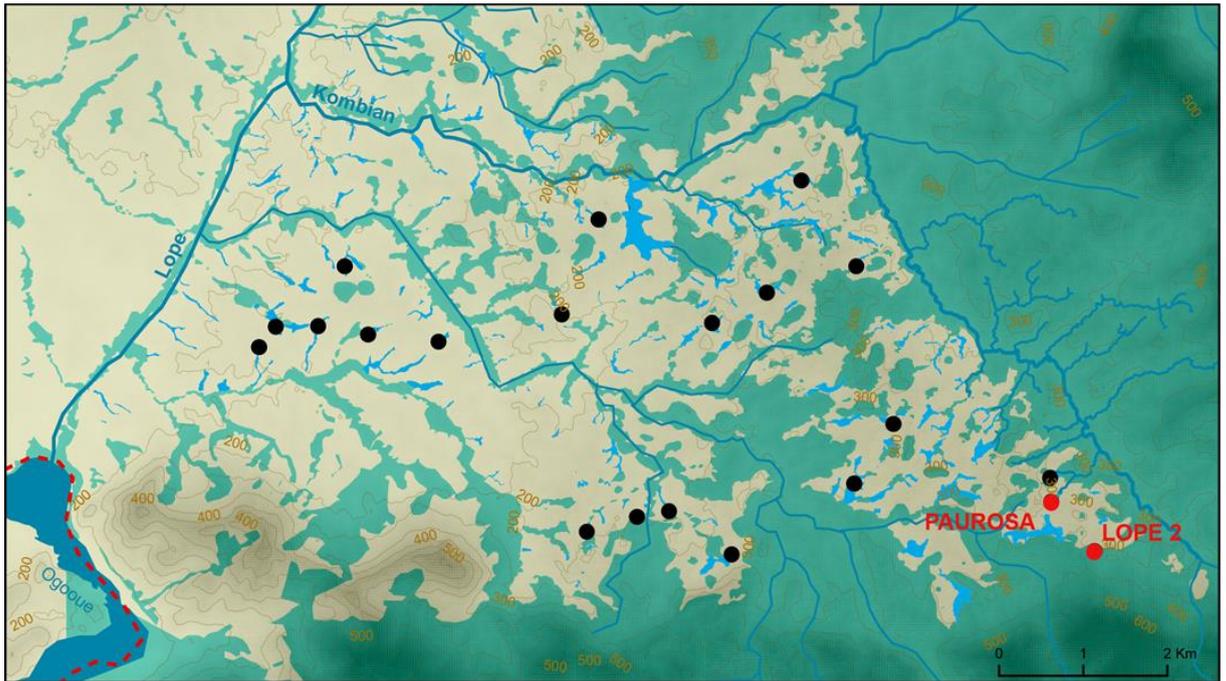


Fig. 16: Localisation des marais *Lopé 2* et *Paurosa* (en rouge) et des autres marais qui ont servi à ce travail de thèse (en noir).



Fig. 17 : Marais *Paurosa*. Vue nord-ouest-sud-est. On peut voir la ripisylve adjacente au marais et rattachée au bloc forestier. La savane arbustive à *Sarcocephalus latifolius* et *Crossopteryx febrifuga* (récemment brûlée) se développe autour du marais. Ce dernier présente une végétation héliophytique à Poaceae et *Rhynchospora corymbosa*. (Photo : Karl Henga, 2016).



Fig. 18: Marais *Lopé* 2. Vue est-ouest. On peut voir au premier plan une savane à *Crossopteryx febrifuga*, suivie d'une ripisylve discontinue à *Lophira alata* et *Aucoumea klaineana* qui donne ensuite accès au marais proprement dit. Ce dernier est recouvert essentiellement de *Rhynchospora corymbosa* et de Poaceae. A l'arrière-plan du marais, le bloc forestier s'étend aux pieds du Mont Yindo qui culmine à 678 mètres. (Photo : Karl Henga, 2016)

La caractérisation de la végétation autour des deux marais s'est faite à partir d'inventaires floristiques que nous avons menés en octobre 2016. L'identification des espèces s'est faite avec l'aide des flores disponibles pour le PNL tel que le "Guide de la végétation de la Réserve de la *Lopé*" (White et Abernethy, 1997) et plus largement des flores d'Afrique Centrale (Letouzey, 1982; Wilks et Issembe, 2000) sous la supervision de techniciens botanistes, de l'Agence Nationale des Parcs Nationaux du Gabon (ANPN-SEGC, Gabon). Le nom attribué aux espèces *in situ*, pendant les inventaires, a été révisé à partir de « The Plant List » (<http://www.theplantlist.org/1.1/browse/>). Dans les deux sites la composante savanicole montre une zonation, liée à un gradient d'humidité, de la bordure du marais vers la savane plus sèche telle que montré dans le Chapitre 1. Cette zonation a permis de proposer la classification suivante des espèces (pour la liste exhaustive des espèces cf. Annexe 3) en fonction des types d'habitat définis par Henga-Botsikabobe (2020):

- **Marais** : les espèces aquatiques, à savoir les macrophytes (Nymphaeaceae, *Crinum*, Pandanaceae), les Cyperaceae (principalement *Rhynchospora corymbosa*) et des Poaceae de marécage.
- **Bordure de marais** : les espèces hygrophytiques observées dans la zone humide directement après la bordure du marais, avec des espèces telles que les *Uapaca*, *Ascolepis capensis*, *Raphia*, des Hypoxidaceae et des Compositae.
- **Savanes**, les Poaceae et les espèces appartenant au domaine savanicole à savoir : *Crossopteryx febrifuga*, *Sarcocephalus latifolius*, *Bridelia ferruginea*, etc.
- **Forêt** : les espèces végétales de la composante forestière autour des marais ont aussi fait l'objet de regroupement en classes écologiques. Ces espèces appartiennent aussi bien au bloc forestier qu'à la végétation riveraine. Cet habitat inclus les types forestiers suivants :
 - **Forêt secondaire**, les taxons forestiers se développant préférentiellement dans des milieux ayant subi une perturbation qui peut être : (i) naturelle avec des espèces évoluant dans les milieux forestier à la faveur d'une trouée dans la canopée causée par un chablis, tels que *Dacryodes klaineana*, *Heisteria parvifolia* (Obame Engone, 2015) ; (ii) ou anthropique, avec les deux principaux types de destruction des habitats par l'Homme à la Lopé, à savoir
 - a) *les plantations*, qui sont envahies au stade jachère par des espèces évoluant à la suite d'un cycle de plantation : à savoir des Cecropioideae (*Musanga cecropioides*), Anacardiaceae (*Mangifera indica*), Rutaceae (*Citrus*) ; etc.
 - b) et *les exploitations forestières*, qui font proliférer des espèces telle qu'*Alchornea*, *Heisteria* sp., en bordure de route et *Macaranga* dans les trouées forestières (White et Abernethy, 1997).
 - **Forêt mature**, composée de nombreux arbres grands ou moyens qui donnent une structure complexe. Dans le cas du bloc forestier *stricto sensu*, la canopée est quasi continue, créant des conditions fraîches et sombres au niveau du sol. La végétation du sous-bois est clairsemée (cf. Annexe 2) , constituée principalement d'arbustes et de lianes (White et Abernethy, 1997). La Forêt mature regroupe des espèces

appartenant essentiellement aux familles des Caesalpiniaceae, Mimosaceae, Sterculiaceae (classification classique), Rubiaceae et Euphorbiaceae.

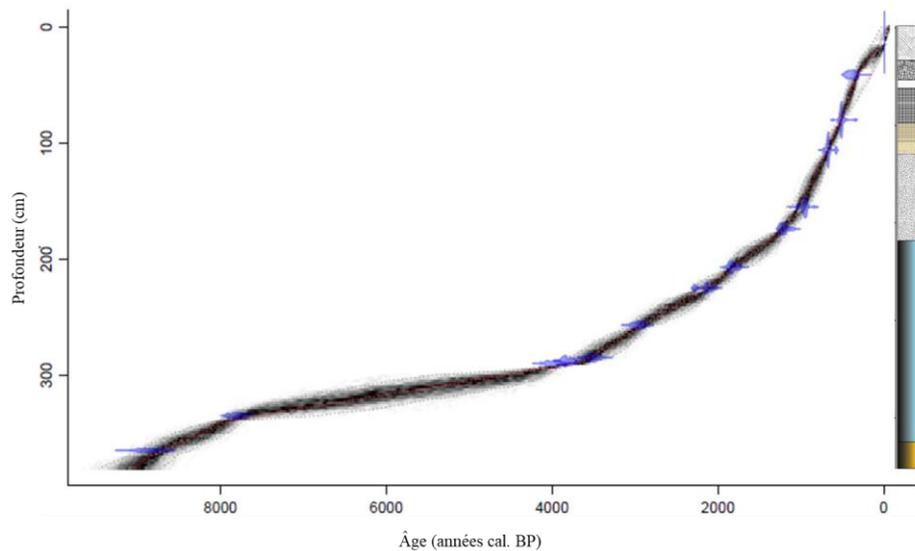
- **Front forestier** : les taxons forestiers caractéristiques des fronts forestiers, *i.e* les taxons pionniers qui colonisent la savane ou les milieux ouverts tels qu'*Anthocleista* sp. *Lophira alata*, *Elaeis guineensis*, *Cola lizae* ; ou des taxons de bordures forestières comme *Aucoumea klaineana* Pierre et *Saccoglottis gabonensis*. Les espèces de front forestier sont généralement des espèces à croissance rapide et héliophiles et sont très souvent les premières à occuper l'espace dans les milieux ouverts pour ensuite céder l'espace aux taxons de forêts matures (Puig, 2001; Riera et Alexandre, 1988; van der Meer, 1997). Le remplacement se fait assez rapidement (près de 60 ans dans le cas de certaines forêts sempervirentes gabonaises).

A *Paurosa*, la végétation riveraine est dominée par *Anthocleista* spp. (Loganiaceae), *Berlinia* spp. (Fabaceae Caesalpinioideae), *Calancoba glauca* (Achariaceae), *Mitragyna ciliata* (Rubiaceae) et *Nauclea vanderghuchtii* (Rubiaceae), ou encore *Homalium* (Salicaceae) et de *Uapaca heudelotii* (Phyllanthaceae) qui prolifèrent dans les bordures forestières (White et Abernethy, 1997). *Cola lizae* est principalement présent dans les zones de lumière, en l'occurrence dans l'écotone forêt-savane (White et Abernethy, 1997; Henga-Botsikabobe et al., 2020). A *Paurosa*, cette espèce est présente dans la ripisylve adjacente au marais, associée à d'autres taxons pionniers tels qu'*Alchornea cordifolia*. Ce dernier taxon est relativement absent du bloc forestier situé à près de 500 m du marais (observations personnelles lors des relevés floristiques, 2016). L'assemblage *Cola lizae-Alchornea cordifolia* est donc associé à la ripisylve adjacente au marais *Paurosa*. Par conséquent, dans les assemblages polliniques fossiles de la carotte de *Paurosa*, cette association (*Cola-type-Alchornea-type*) aura donc pour source pollinique la plus probable la ripisylve adjacente au marais.

Au site de *Lopé 2*, le marais est bordé par une forêt semi-caducifoliée à *Aucoumea klaineana* (Burseraceae) et *Lophira alata* (Ochnaceae) de même que des espèces typiques de ce type forestier à savoir des Fabaceae Caesalpinioideae (*Cynometra schlechteri*, *Dialium guineense*, *Gilbertiodendron dewevrei*) ; Euphorbiaceae (*Macaranga gabunica*, *Ricinodendron heudelotti*) et Mimosaceae (*Piptadeniastrum africanum*).

2.3. Prélèvement des sédiments, datations radiocarbone et modèles d'âges

Les carottes ont été prélevées à l'aide d'un carottier russe au sein des marais, dans la zone où il y avait le plus de sédiments (après sondage au fer à béton), ce qui correspond à peu près au centre du marais. La carotte de *Lopé 2* est longue de 379 cm et celle de *Paurosa* de 332 cm. Les carottes ont ensuite été découpées tous les centimètres et ensachées sur le terrain, puis transportées à l'Université de Montpellier, à l'Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISEM) et conservées à 4°C, pour différentes analyses : isotopiques (Carbone 13), sédimentologiques, et XRF (Bremond et al. 2021). Des datations radiocarbone ont été réalisées à l'aide de la méthode AMS sur des graines et/ou feuilles récupérées après tamisage et quelques rares dates ont été obtenues sur de la matière organique totale lorsqu'il n'y avait pas de macrorestes végétaux identifiables dans les niveaux sélectionnés. Les dates ont été calibrées à l'aide du programme Calib 5.0 (Stuiver et Reimer, 2005). Pour établir une chronologie à partir de ces dates, des modèles d'âge ont été établis (Fig. 19) avec le logiciel Bacon (Blaauw and Christen, 2011) à partir de la calibration post-bombardement du NH3 (Reimer et al., 2013).



(a)

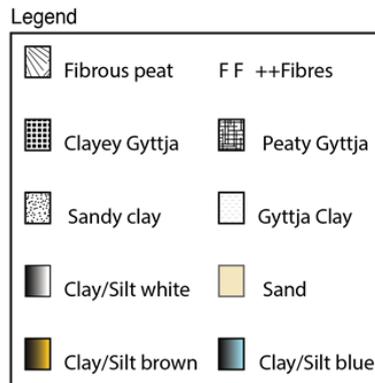
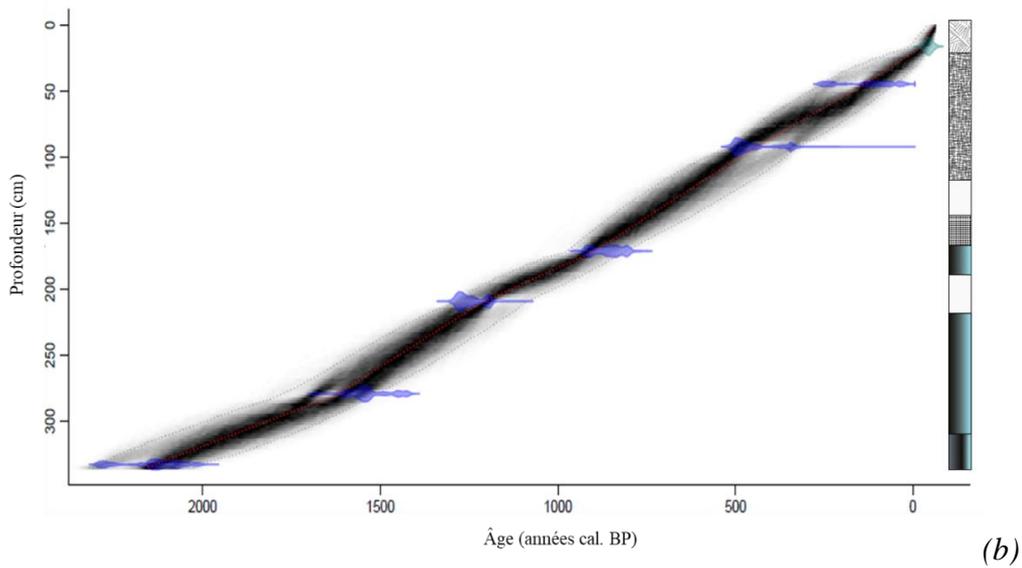


Fig. 19: Modèle d'âge des carottes de *Lopé 2* (a) et *Paurosa* (b).

2.4. Analyses isotopiques des carottes

Nous avons prélevé 45 niveaux dans la carotte de *Lopé 2* et 51 niveaux sur *Paurosa* pour établir la composition isotopique totale en carbone organique (exprimée en $\delta^{13}\text{C}$) de nos carottes. Ces valeurs isotopiques caractérisent les différents niveaux prélevés et renseignent sur la matière organique qui domine dans le niveau étudié. Ce niveau est un mélange de tout ou partie de plante évoluant dans le marais ou aux alentours de celui-ci. La préparation des échantillons suit le protocole détaillé par Nguetsop (2013). Les analyses isotopiques et élémentaires sur ces échantillons sédimentaires ont été effectuées en 2016 par UC-DAVIS IRMS facilities (University of California). Les prélèvements ont été effectués dans les mêmes niveaux que pour le pollen afin de faciliter les comparaisons entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et les

spectres polliniques. Pour plus de détails sur ces analyses isotopiques, se référer à Bremond (2021)

2.4. Analyse pollinique

L'extraction pollinique s'est faite selon le protocole de Faegri et Iversen (1989), et a concerné 133 échantillons (*ca.* 1 cm³ de sédiment par échantillon) pour les deux carottes, soit 74 échantillons dans la carotte *Lopé 2* et 59 échantillons dans la carotte de *Paurosa*, prélevés à intervalles allant de 1 à 10 cm en fonction du modèle d'âge pour avoir une résolution temporelle de ~5 à 50 ans maximum entre deux échantillons. Les comptages polliniques sont faits à l'aide d'un microscope optique à un grossissement x 600. Au moins 300 grains de pollen ont été identifiés par échantillon en excluant les Poaceae, Cyperaceae et spores de Ptéridophytes comptés séparément. L'identification des grains de pollen s'est appuyée principalement sur la collection de pollen d'Afrique de l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM, Université Montpellier <https://data.oreme.org/observation/pollen>), d'atlas sur le pollen et les spores d'Afrique (Bonnefille et Riollet, 1980; Gosling et al., 2013; Sowunmi, 1995; Ybert, 1979).

La nomenclature des taxons polliniques utilise celle de Vincens et al., 2007 pour qualifier le genre et la famille et quelques fois l'espèce. La désignation 'type' renvoie à un taxon pollinique dont il existe des pollens de morphologie identique (Vincens et al., 1998). Les taxons polliniques identifiés ont ensuite été assignés aux cinq typologies d'habitats précédemment définis à savoir : "Marais", "Bordure de marais", "Savane", "Front forestier", et "Forêt". Pour réaliser les diagrammes polliniques, les pourcentages sont calculés sur la somme de tous les grains de pollen (terrestre, hydrophytique et hygrophytique) à l'exception des spores de fougères. En effet, aucun taxon pollinique n'a une production pollinique trop importante de sorte à masquer le signal des autres taxons et justifier de ce fait son exclusion de la somme pollinique totale (Ngomanda et al., 2005, 2007; Reynaud-Farrera et al., 1996). Les diagrammes polliniques ont été réalisés à l'aide du logiciel C2 (Juggins, 2014), ils ont globalement concernés les taxons les plus communs, c'est-à-dire ceux $\geq 2\%$ de la somme pollinique. Les zones polliniques ont été déterminées visuellement à partir des principaux changements de végétation, sans utiliser une procédure stratigraphique particulière à l'instar de précédentes études

polliniques menées au Gabon (Henga-Botsikabobe et al., 2020; Ngomanda et al., 2005, 2007), et au Congo voisin, au lac Sinnda (Vincens et al., 1998).

3. Resultats

3.1. Diagrammes polliniques et évolution de la végétation à la Lopé depuis 9 000 ans BP

- Le marais *Lopé 2*

A *Lopé 2*, le diagramme pollinique a été établi jusqu'à ~9 000 ans BP (Fig. 20), soit 379 cm de carotte. Les identifications polliniques ont permis de distinguer 156 taxons polliniques, avec toutefois une absence de pollen dans les niveaux 343 et 330 cm, soient respectivement ~8000 et ~7300 ans BP. D'un point de vue lithologique, ces deux niveaux correspondent à des argiles ou des limons bleus.

Dans la zone pollinique 6, de ~9000 à ~3700 ans BP, les assemblages polliniques sont surtout dominés par des taxons de forêts matures (*sensu* Aubreville, 1961; White et Abernethy, 1997), à savoir les Fabaceae Caesalpinioideae (~11.5%), Euphorbiaceae (~6.44%), Mimosaceae (~7.22%), Rubiaceae (~5.63%), *Cassia*-type (~4%), *Guibourtia* (~5%), *Dialium* (~3%), *Pycnanthus angolensis*-type (~2.5%), sans fluctuations majeures. Cette composition forestière est caractéristique d'une forêt mature ombrophile (Fouilloy et Hallé, 1973; Ngomanda et al., 2009). Il en ressort que le marais *Lopé 2* était entouré d'une forêt mature durant cette phase. Cette forêt était probablement maintenue par des conditions humides favorables comme semblent l'indiquer les taxons de bordure forestière tels que *Raphia* (3%) et les Asteraceae (~1%), qui de nos jours se développent dans les bordures de marais humides (White et Abernethy, 1997; Henga-Botsikabobe et al., 2020). La présence de Poaceae (~4%) et de *Bridelia ferruginea*, un taxon savanicole, indique qu'on avait une savane proche du site *Lopé 2* et probablement à la lisière de celui-ci, comme semble l'indiquer la présence de taxons de front forestier à savoir *Lophira alata*, *Elaeis guineensis*, *Cola*-type et *Alchornea*-type.

Par ailleurs, on peut distinguer un bref déclin des taxons forestiers entre 5000 et 4000 ans BP, concomitant à un pic de Poaceae (~34%) et une augmentation des niveaux de *Cola*-type (jusqu'à 23%) et de Cyperaceae.

La zone pollinique 4 qui suit, de ~3700 à ~3000 ans BP, montre une baisse des niveaux

de *Raphia* (~1%), qui fluctuent, concomitante à une baisse des niveaux de plusieurs taxons de forêt mature, à savoir : Mimosaceae (~4.5%), *Guibourtia* (~2%), *Dialium* (~2%), et *Pycnanthus angolensis*-type (0.5%) entre autres. On peut noter dans la même phase une augmentation des niveaux de Poaceae (~6%) et une explosion des taux d'*Alchornea*-type (~24%) avec deux pics à 3666 et 3566 ans BP, respectivement de ~41 et ~81 %. Ici, la baisse des taxons de la forêt mature ombrophile associée aux taux élevés d'*Alchornea*-type et au développement des autres taxons de milieux ouverts (*Cola*-type, *Elaeis guineensis*), attestent d'une ouverture du site. L'augmentation des niveaux de Poaceae dans les assemblages polliniques témoigne d'une plus grande accessibilité des Poaceae dans le bloc forestier autrefois fermé. Cette baisse des taxons forestiers est probablement consécutive au changement des conditions hydriques du milieu, comme l'indique la baisse de *Raphia*. Le développement de *Cnestis* (6%), taxon d'écotone forêt-savane (Ngomanda et al. 2007 ; White et Abernethy, 1997), durant cette phase, est indicateur d'une forte activité à la lisière du bloc forestier (*e.g* une avancée savanicole).

Entre ~3000 et ~2100 ans BP, soit la zone pollinique 3, les Poaceae et les Cyperaceae s'installent de façon permanente, à des niveaux comparables à l'actuel (cf. pluie pollinique à la Lopé, Henga-Botsikabobe *et al.* 2020), dans les assemblages polliniques. On peut noter une baisse importante des taxons de forêts matures avec quelquefois la disparition de certains d'entre eux tels que *Guibourtia*, *Dialium*, et les Rubiaceae dont les niveaux sont proches de zéro. Inversement, il y a une augmentation des principaux taxons du front forestier à savoir *Alchornea*-type (~15%), *Cola*-type (~5%) et *Elaeis guineensis* (~7%). Ce dernier taxon était plutôt discret dans les phases précédentes et montre des valeurs plus importantes ici. L'augmentation des niveaux de *Cnestis* (jusqu'à ~15% à ~2200 ans BP) indiquent une forte dynamique de la lisière forestière. Par ailleurs, les bas niveaux des taxons de bordure de marais associés à des niveaux élevés de Ptéridophytes (par rapport aux zones polliniques précédentes) suggèrent une baisse d'humidité au marais *Lopé 2*. En effet, dans la région, l'augmentation des niveaux de Ptéridophytes a été associée à (i) une haute perturbation du milieu très souvent contemporaine à des niveaux élevés des taxons pionniers (Maley et al., 2017) et à (ii) une baisse des niveaux d'eau (Ngomanda et al., 2005)

De ~2100 à ~1400 ans BP, la zone pollinique 2 présente une reprise des taxons forestiers (Fig. 21) comme le montre l'augmentation des taxons de forêts matures (Fig. 20) : Caesalpinaceae (~12.5%), *Cassia*-type (~4%), Euphorbiaceae (~6.5%), Mimosaceae (~5%),

Flacourtiaceae (5.5%) et le retour de *Guibourtia* (~1%), *Dialium* (~2%) et Rubiaceae (~3.5%) dans les assemblages polliniques. Ici, la reprise des taxons de forêts matures fait suite à la baisse progressive des taxons de Front forestier observée à la fin de la zone pollinique 3, ce qui correspond à la succession écologique décrite précédemment (Cf. Matériel et méthodes).

De ~1300 ans BP à nos jours, zone pollinique 1, la forêt reste très présente, avec des taxons de forêts matures qui augmentent globalement ou se maintiennent à des niveaux comparables à ceux dans la zone pollinique précédente: Flacourtiaceae (~5%), Mimosaceae (~4%), *Guibourtia* (~2%), *Dialium* (~1%), et *Pycnanthus angolensis*-type (~1%). Les taxons de Front forestier continuent leur baisse amorcée dans la phase précédente, à l'exception d'*Elaeis guineensis* qui augmente (~7%) avec des pics jusqu'à 19%. La progression de la forêt est probablement favorisée par des conditions d'humidité, optimale comme l'attestent les niveaux notables de taxons de bordure de marais.

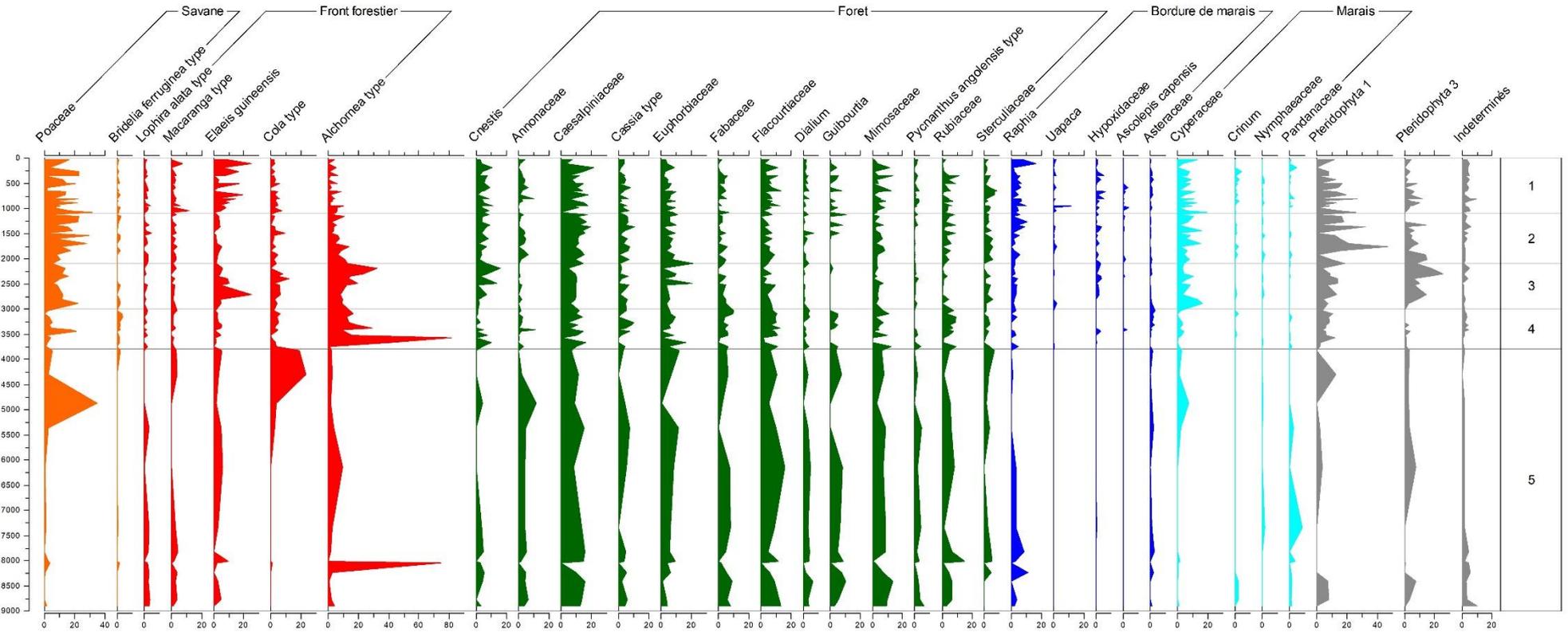


Fig. 20: Diagramme pollinique du marais *Lopé 2*. Taxons polliniques les plus communs (>2% de la somme pollinique sans les Ptéridophytes) et zones polliniques. Le pourcentage des Ptéridophytes est calculé sur l'ensemble des pollens et spores de Ptéridophytes.

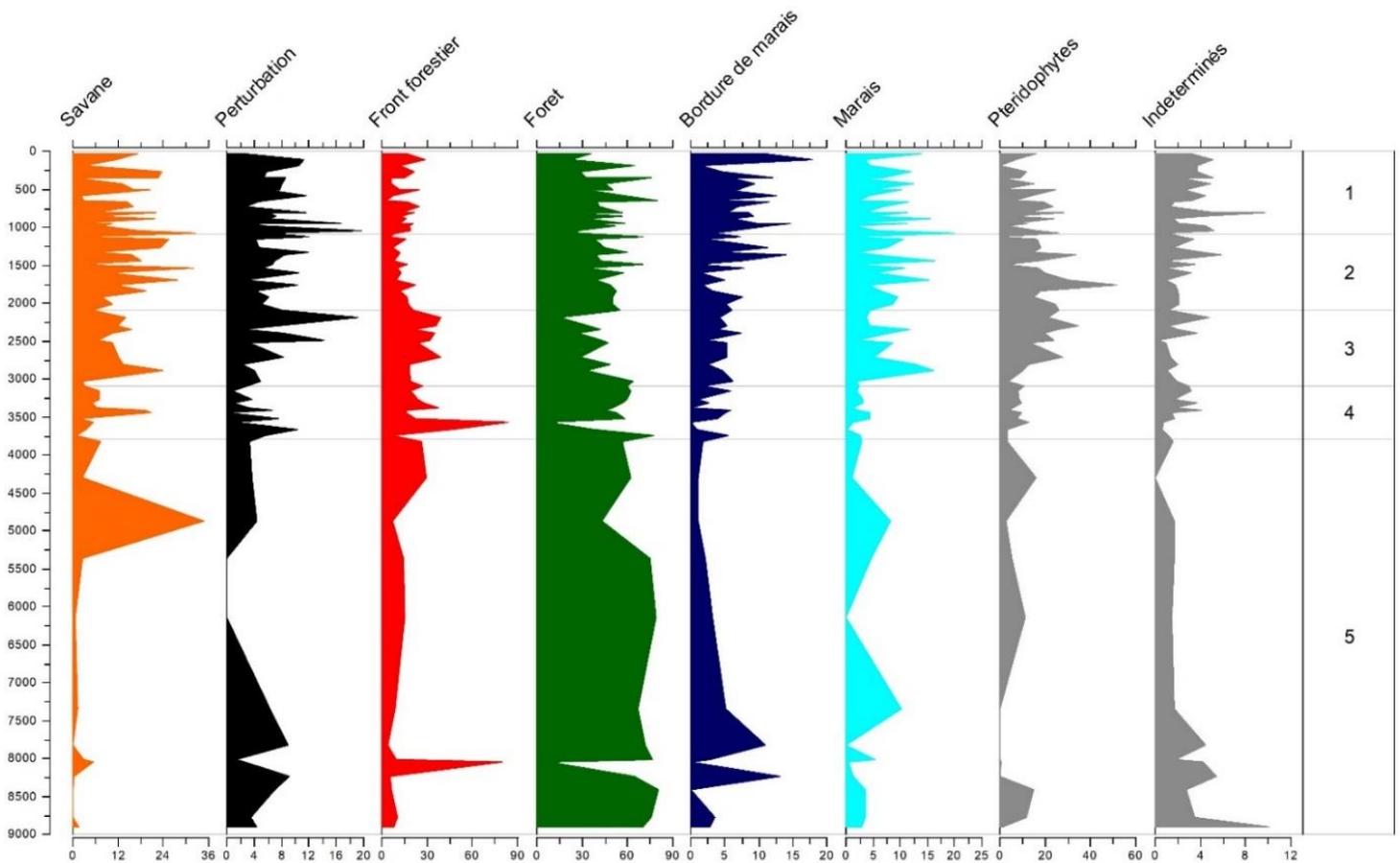


Fig. 21: Diagramme pollinique synthétique du marais *Lopé 2*.

- Le marais *Paurosa*

Au site de *Paurosa*, la séquence sédimentaire remonte jusqu'à ~2100 ans BP pour une profondeur de 332 cm. Les identifications polliniques ont permis la détermination de 157 taxons polliniques dans les 59 niveaux étudiés. L'observation du diagramme pollinique nous donne les informations suivantes (Fig. 22):

De ~2100 à ~1600 ans BP (zone pollinique 4) ce sont essentiellement les taxons de Front forestier qui sont enregistrés, en l'occurrence *Alchornea* (~9% en moyenne, avec des pics à ~1900 et ~1600 ans BP, respectivement de 24 et 30%) et *Cola*-type (7%, avec un pic de ~24% à ~1900 ans BP). *Elaeis guineensis* est très peu représenté durant cette phase, tout comme les taxons de forêts matures: Caesalpiniaceae (~7%), Euphorbiaceae (1%), *Cassia*-type (~3%), de même que de bas niveaux de Poaceae et Cyperaceae. La présence notable de taxons évoluant à l'interface forêt-savane tel que *Cnestis* (~5%) suggère une dynamique importante à la lisière de

la ripisylve. Les taxons de bordure de marais sont certes présents (*Raphia*, Hypoxidaceae) mais ne présentent pas des niveaux homogènes, alternant de hauts niveaux et des niveaux proches de zéro. Ces taxons de bordure de marais sont associés à de hauts niveaux de Ptéridophytes, confirmant la domination des taxons de front forestier dans le milieu comme signalé précédemment et laissant penser à une phase moins humide (par rapport à la zone pollinique qui suit) avec des niveaux de *Raphia* à ~2%. Ici, les niveaux relativement bas de taxons de Forêt mature ont aussi été signalés, pour la même période, au sein du bloc forestier, au lac Kamalété, au sud du PNL (Ngomanda et al., 2005, 2007).

De ~1500 à ~1200 ans BP (zone pollinique 3), on note une augmentation des niveaux de Poaceae et de Cyperaceae tandis que les taxons de front forestier baissent. Ces derniers laissent la place à des taxons de Forêt mature qui présentent des niveaux supérieurs à la zone pollinique précédente : Caesalpiniaceae (~7%), Euphorbiaceae (~2%), *Cassia*-type (~4%). Dans cette zone pollinique la diminution des taxons de Front forestiers peut s'expliquer par un positionnement défavorable de la plante source (*Alchornea*-type et *Cola*-type en particulier). En effet, ces taxons sont les pionniers qui conquièrent l'espace avant d'être suivi par les taxons de Forêt mature. Leur fragmentation ou diminution peut être donc interprétée comme un enforestement du marais qui de ce fait enregistre mieux les taxons forestiers. Les Poaceae et Cyperaceae qui enregistrent des niveaux notables sont donc très probablement locaux. L'enforestement du site est cohérente avec l'humidité du milieu caractérisée par des hauts niveaux de *raphia* avec deux pics de 17% à 1500 et 1300 ans BP. Cette augmentation des taxons de Forêt mature a été aussi signalée au lac Nguène durant cette phase (plus précisément entre 1400 et 950 ans BP) et a marqué la fin de la perturbation du bloc forestier (Ngomanda et al., 2009).

De ~1100 à ~700 ans BP (zone pollinique 2), on a à nouveau un bon enregistrement des taxons de Front forestier à savoir *Alchornea*-type (~7%, avec un pic à ~11% à ~700 ans BP), *Elaeis guineensis* (~5%, avec un pic à ~20% à ~1100 ans BP) et *Cola*-type ; en même temps qu'une augmentation des niveaux de *Cnestis* (~3%). On observe une baisse des enregistrements des taxons de Forêt mature, en l'occurrence des Fabaceae Caesalpiniodaea, qui tombent à ~4% et *Cassia*-type (~2%). Les niveaux de Poaceae et Cyperaceae chutent à nouveau et les taxons de bordure de marais augmentent fortement. La zone pollinique 2 présente des caractéristiques similaires à la zone pollinique 4. Le retour des taxons de Front forestier est synonyme d'une

ouverture du milieu qui a favorisé le développement de ces essences de lumière. Par ailleurs, on a une activité intense à la lisière de la ripisylve qui est à nouveau caractérisée par une augmentation des niveaux de *Cnestis*.

De 700 ans BP à nos jours (zone pollinique 1) on observe la baisse progressive des taxons de Front forestier vers des valeurs proches de zéro, et l'augmentation des taxons forestiers (Fig. 23) à l'exemple des taxons de Forêt mature, comme le montre les niveaux de Caesalpiniaceae (~6%) (Fig. 22). On note une reprise des Poaceae et Cyperaceae après la baisse observée dans la phase précédente tandis que les taxons de bordure de marais se maintiennent à des niveaux comparables à l'actuelle. La baisse progressive des taxons de Front forestier et de *Cnestis* est probablement synonyme d'une succession végétale avec le remplacement de taxons de Front forestiers par des taxons plus forestiers.

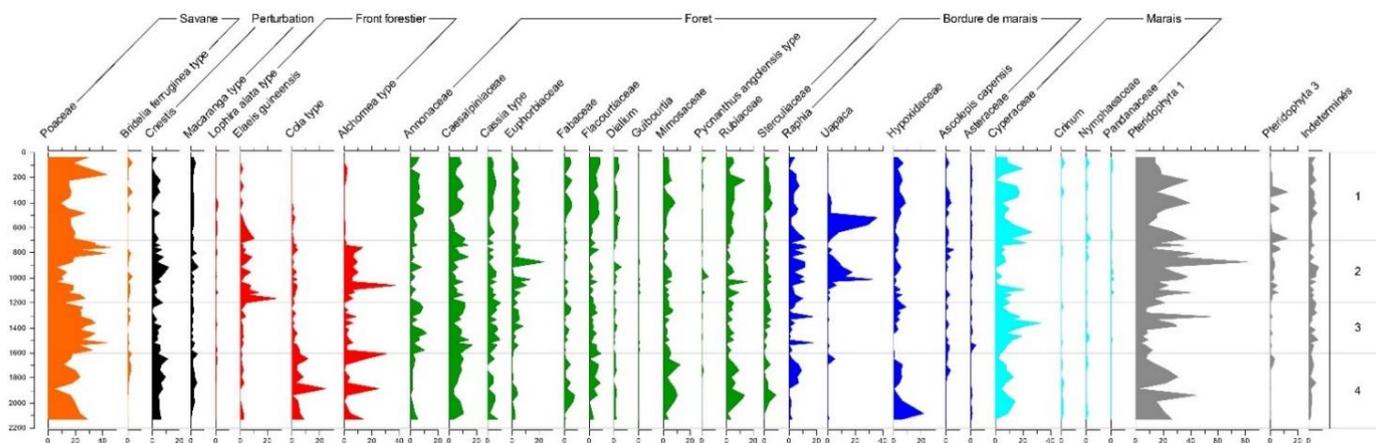


Fig. 22: Diagramme pollinique du marais *Paurosa*. Taxons polliniques les plus communs (>2% de la somme pollinique sans les Ptéridophytes) et zones polliniques. Le pourcentage des Ptéridophytes est calculé sur l'ensemble des pollens et spores de Ptéridophytes.

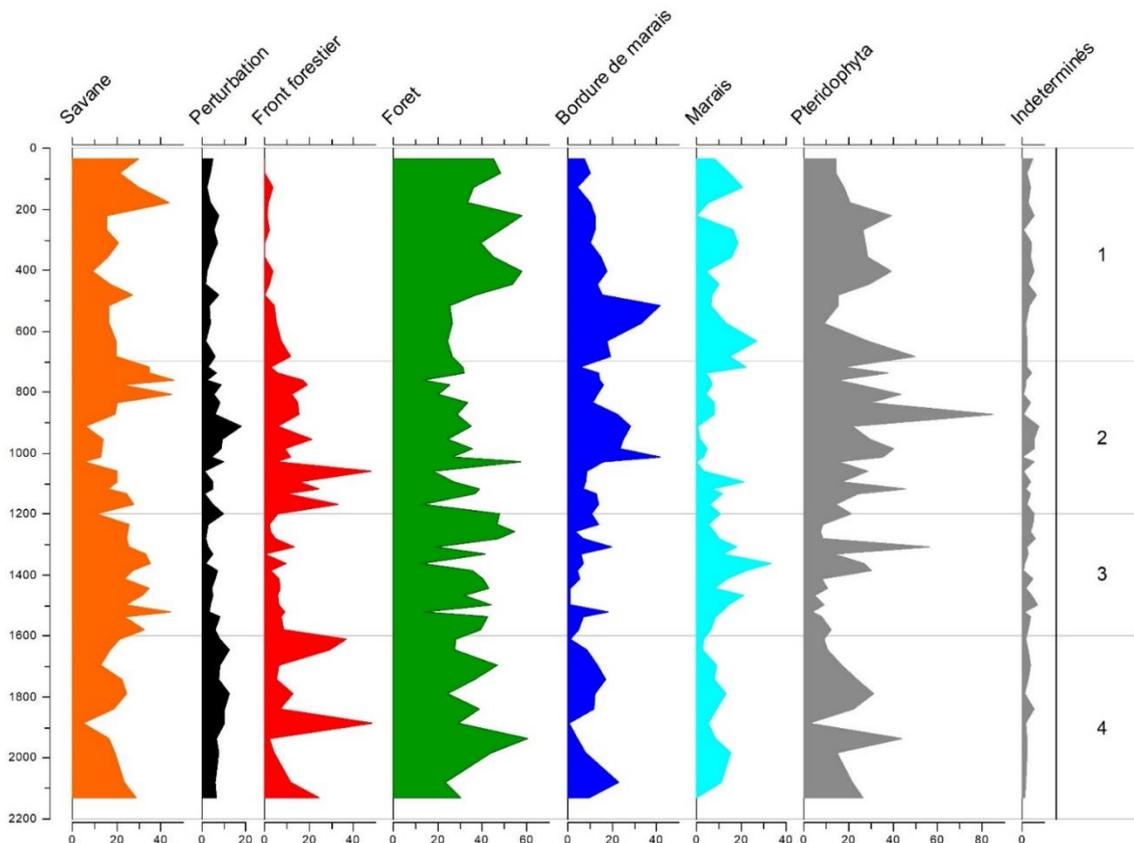


Fig. 23: Diagramme pollinique synthétique du marais *Paurosa*.

3.2. Signature isotopique et évolution des marais *Lopé 2* et *Paurosa*

- Le marais *Lopé 2*

La valeur moyenne de $\delta^{13}\text{C}$ des niveaux prélevés le long de la carotte est de -27.8‰ . Ce qui suggère une domination de plantes en C_3 dans le milieu (Fig. 24). Les plantes en C_3 ont des gammes de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ comprises dans l'intervalle -22 à -30‰ (Mariotti, 1991). Au site *Lopé 2*, les valeurs isotopiques de la séquence sédimentaire peuvent être subdivisées en trois grandes phases, bien que toutes soient caractéristiques de plantes en C_3 :

De ~ 6000 à ~ 3000 ans BP, la valeur moyenne de $\delta^{13}\text{C}$ est de -30‰ . Cette valeur grandement négative reflète une végétation mature arborée autour du site et pas ou peu de plantes héliophytiques.

De ~ 3000 à ~ 2000 ans BP, la valeur moyenne de $\delta^{13}\text{C}$ passe à -28‰ , qui correspond à la valeur de la Cyperaceae *Rhynchospora corymbosa*, qui semble avoir colonisé le marais

durant cette période et ceci depuis 3000 ans BP. En effet, cette augmentation des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ est bien concomitante à l'augmentation des Cyperaceae par le pollen (fig. 20).

De ~2000 ans BP à nos jours, la valeur moyenne de $\delta^{13}\text{C}$ est de -27 ‰ ; il y a donc des apports un peu plus importants de plantes en C_4 , très probablement en lien avec le développement de la savane en périphérie du site de *Lopé 2* aussi enregistré par le pollen.

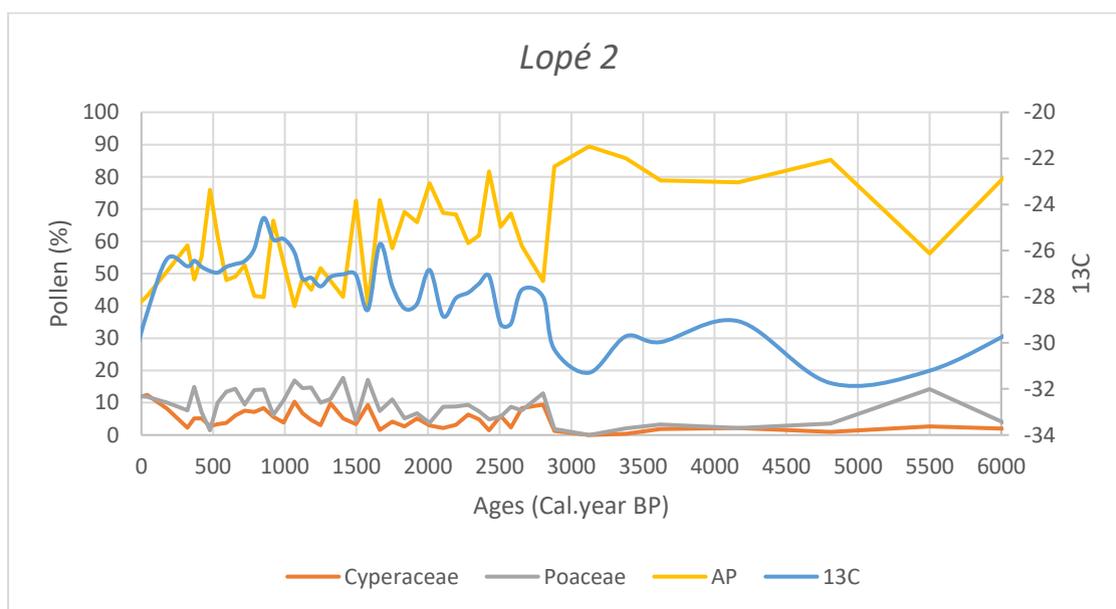


Fig. 24: Valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ comparées aux enregistrements polliniques au marais *Lopé 2*.

- Le marais *Paurosa*

La valeur moyenne de $\delta^{13}\text{C}$ au marais *Paurosa* est de -23,59 ‰ pour l'ensemble de la carotte, ce qui reflète un mélange de plantes en C_3 et C_4 plus marqué que pour la carotte de *Lopé 2* (Fig. 25).

De ~2000 à 1600 ans BP (zone pollinique 4), dans cette zone les valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ sont de -22,45 ‰.

De 1600 à 1200 ans BP (zone pollinique 3), la séquence sédimentaire enregistre des valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ de -20,30 ‰, suggérant un apport plus important de plantes en C_4 dans le marais. C'est une signature de milieux ouverts tels que les savanes.

De 1200 ans BP à nos jours (zones polliniques 2 et 1), la valeur moyenne de $\delta^{13}\text{C}$ remonte autour de -26,19 ‰, probablement à la faveur de la recolonisation du marais par *Rhynchospora corymbosa* comme pour *Lopé 2* il y a 3000 ans BP, bien que ce ne soit pas aussi

visible dans les assemblages polliniques.

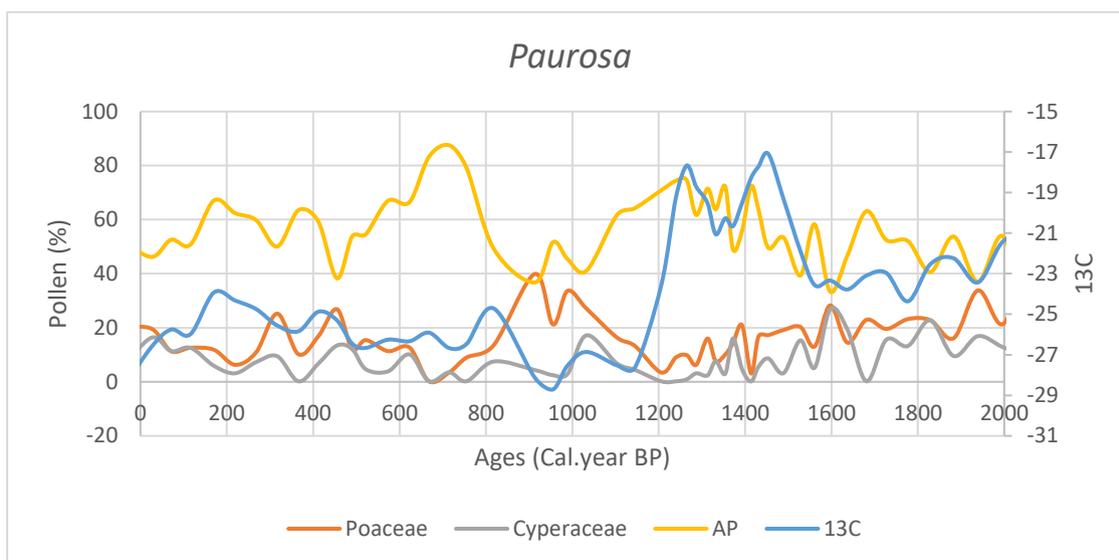


Fig. 25: Valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ comparées aux enregistrements polliniques au marais *Paurosa*.

3.3. Comparaison entre assemblages polliniques palustre et lacustre au Gabon

Une étude menée sur deux sites par Ngomanda (2007) en forêt, au lac Nguène, sur la façade atlantique du Gabon, et en mosaïque de forêt savane, au lac Kamalété, situé au sud du PNL nous a semblé intéressante à comparer avec nos enregistrements. En effet, le contexte actuel de ces deux sites est comparable aux nôtres, bien que les modes de dépôt y soient différents. Leur comparaison permettra de mettre en évidence les caractéristiques propres à chaque type de dépôt et de mieux connaître la dynamique forestière depuis 1500 ans BP, qui est la période commune à tous ces sites. Nous avons donc comparé les sites en fonction de leur écologie.

Pour les comparaisons des diagrammes polliniques des sites en mosaïque de forêt-savane, *Kamalété* et *Paurosa*, nous avons exclu les Poaceae, les Cyperaceae, les herbes aquatiques ainsi que les spores de Fougères de la somme pollinique. En effet, ces taxons n'ont pas rigoureusement la même écologie dans les deux sites. Ainsi, au site de *Paurosa*, les taxons exclus susmentionnés appartiennent à la végétation héliophytique (Henga-Botsikabobe, 2020) tandis qu'à Kamalété ils appartiennent essentiellement au domaine extra-local et quelque peu à la bordure du marais (Ngomanda et al, 2007).

Par contre, pour les sites forestiers de *Nguène* et *Lopé 2*, nous avons considéré la somme

pollinique totale sans exclure les Poaceae et les Cyperaceae, car ces derniers évoluent essentiellement au sein du marais dans le site de *Nguène* (Ngomanda et al., 2007) tout comme au marais *Lopé 2* (Henga-Botsikabobe, 2020). Nous avons uniquement exclu, pour ces deux derniers sites, les spores de fougères.

- En milieu forestier : le lac *Nguène* et le marais *Lopé 2*

Les taxons arborés, constitués entre autres de Caesalpiniaceae, Sterculiaceae, Euphorbiaceae (voir la liste complète en Annexe 3), s’enregistrent à des niveaux beaucoup plus élevés au marais *Lopé 2*, avec des valeurs qui oscillent entre 60 et 90% des assemblages, comparativement au lac *Nguène*, où ils oscillent plutôt entre 20 et 70 % depuis 1500 ans BP (Fig. 26). Pour ce qui est d’*Elaeis guineensis*, le palmier à huile, il présente une évolution assez similaire dans les deux sites jusqu’à ~800 ans BP, puis baisse au lac *Nguène* alors qu’il se maintient à des taux élevés à *Lopé 2* jusqu’à nos jours (Fig. 27).

Les Cyperaceae présentent des niveaux beaucoup plus élevés au lac *Nguène* (Fig. 28), tout comme les niveaux de Poaceae (Fig. 29) de 1500 à 1100 ans BP, avant de baisser à *Nguène* et augmenter à *Lopé 2* jusqu’à nos jours.

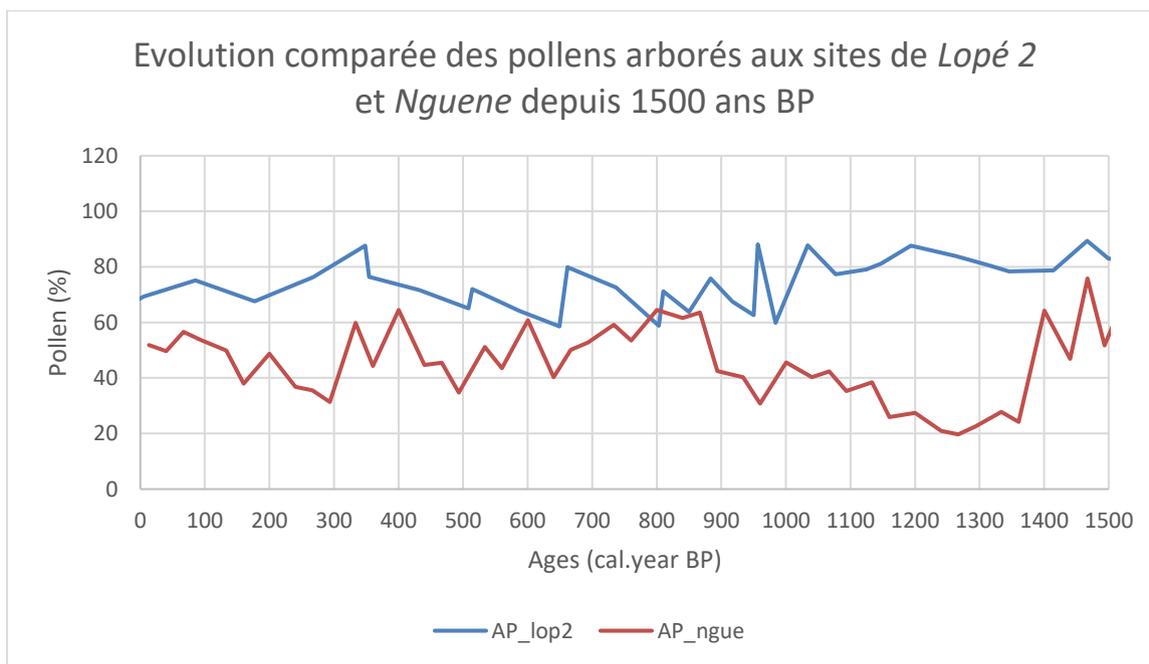


Fig. 26: Évolution des pollens arborés dans les sites de *Lopé 2* et *Nguène* depuis 1500 ans BP.

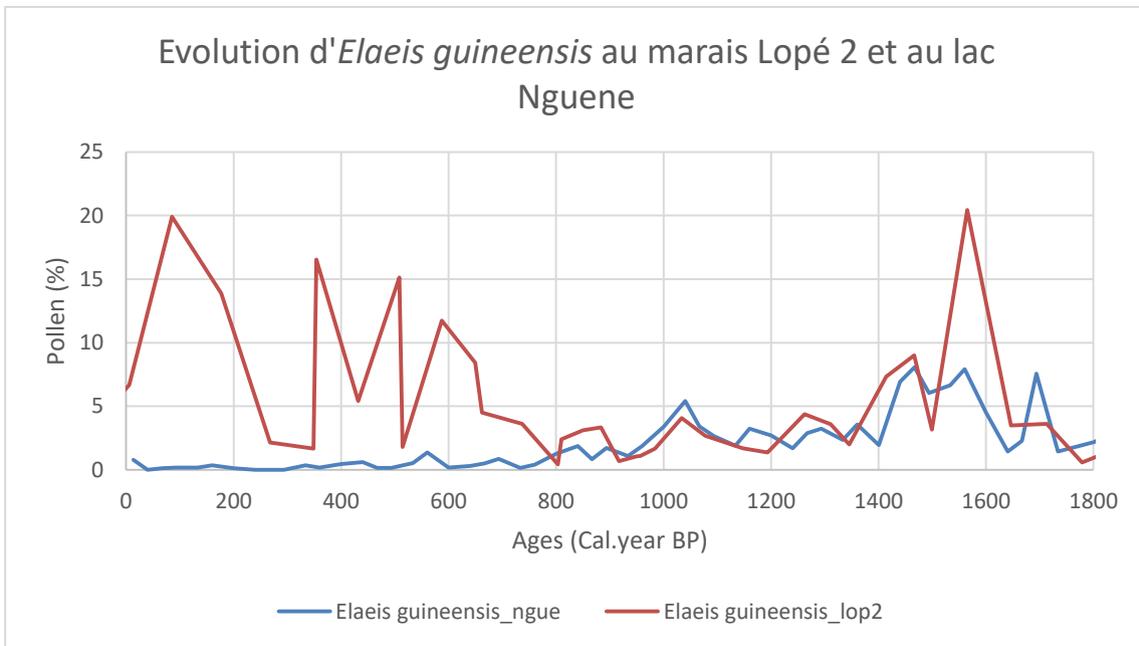


Fig. 27: Évolution d'*Elaeis guineensis* dans les sites de *Lopé 2* et *Nguène* depuis 1500 ans BP.

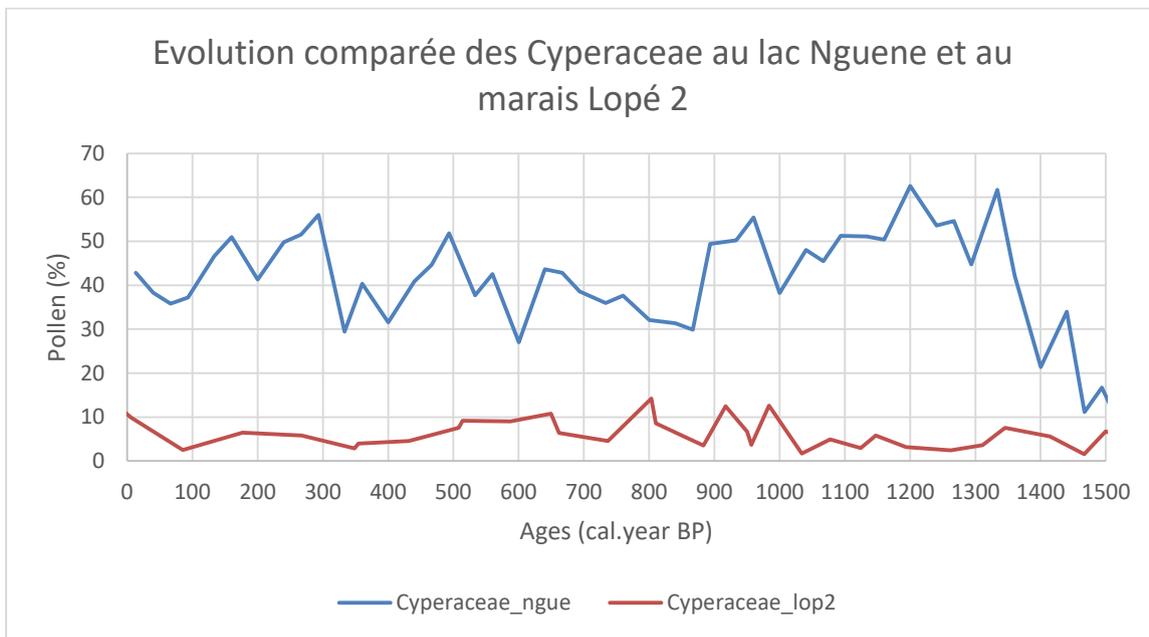


Fig. 28: Evolution des Cyperaceae au lac *Nguène* et au marais *Lopé 2* depuis 1500 ans BP.

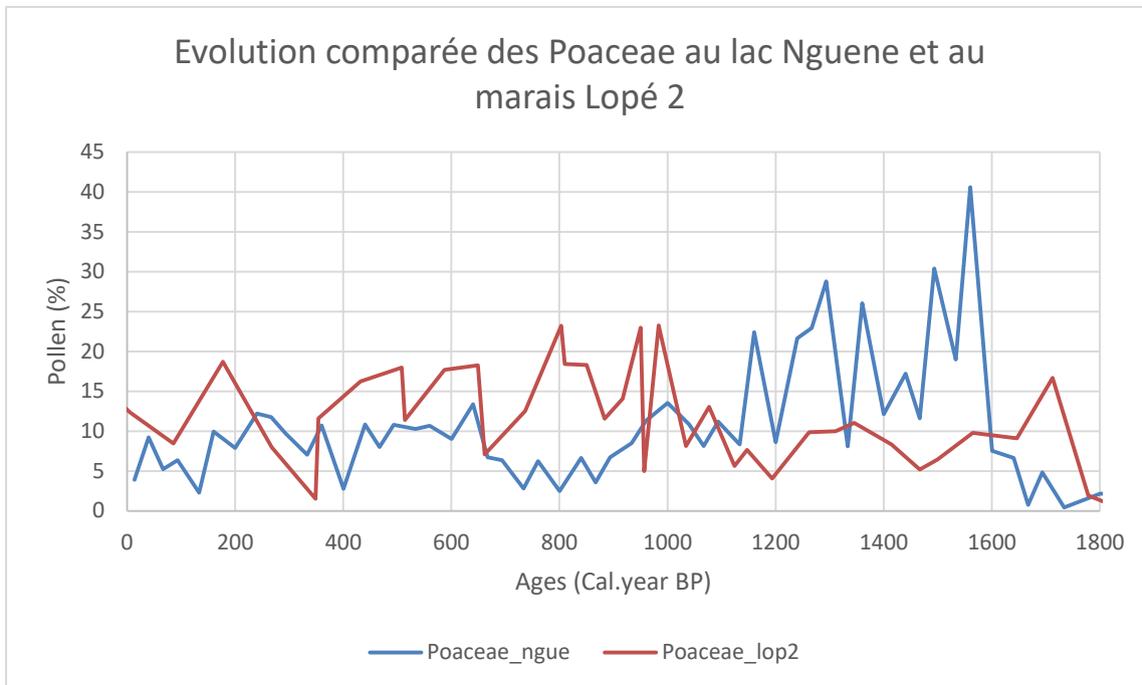


Fig. 29: Evolution des Poaceae au lac *Nguène* et au marais *Lopé 2* depuis 1500 ans BP.

- En mosaïque de forêt-savane : Comparaison entre le lac *Kamalété* et le marais *Paurosa*

Depuis 1500 ans BP, dans les sites en mosaïque de forêt-savane au nord du Parc (marais *Paurosa*) et au sud de celui-ci (lac *Kamalété*), on peut noter une prépondérance des taxons arborés qui se maintiennent à de hauts niveaux et fluctuent entre 40 et 80 % des assemblages polliniques (Fig. 30). L'évolution d'*Elaeis guineensis* est remarquable entre 1200 et 700 ans BP dans les deux sites. En effet, dans cet intervalle, on observe la prolifération des taxons pionniers, dont *Alchornea*-type et le palmier à huile, qui connaissent de hauts niveaux dans les assemblages polliniques (Fig. 31).

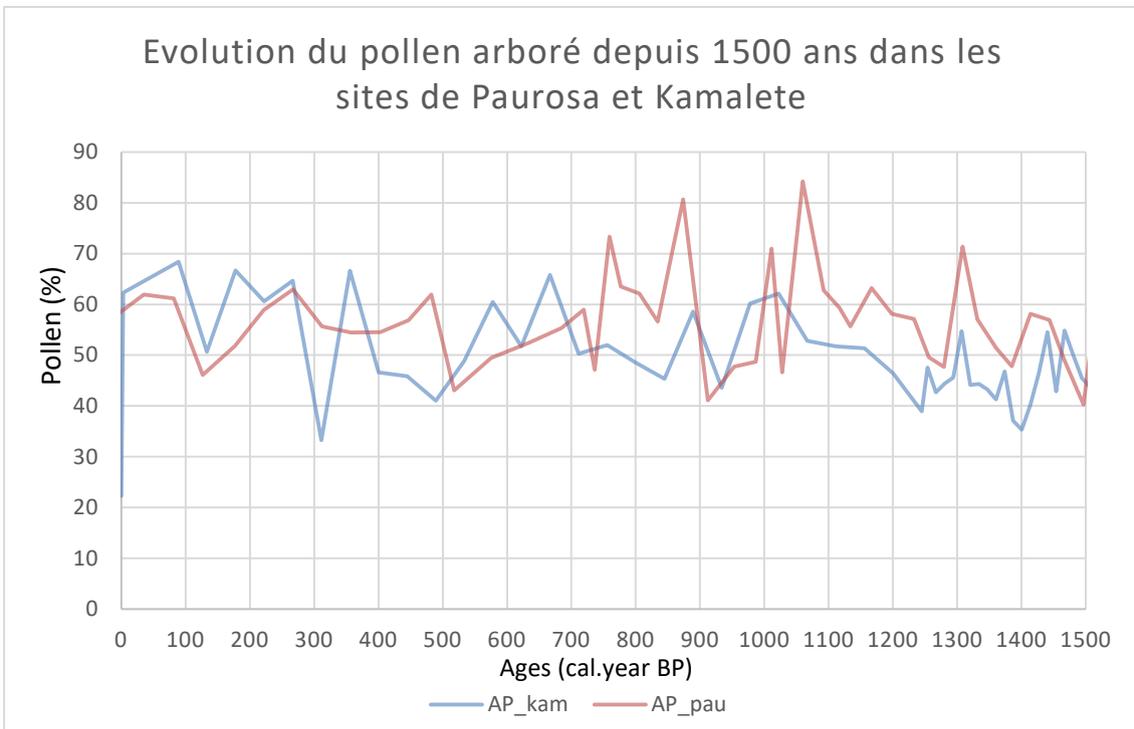


Fig. 30: Évolution des pollens arborés dans les sites de *Paurosa* et *Kamalété* depuis 1500 ans BP.

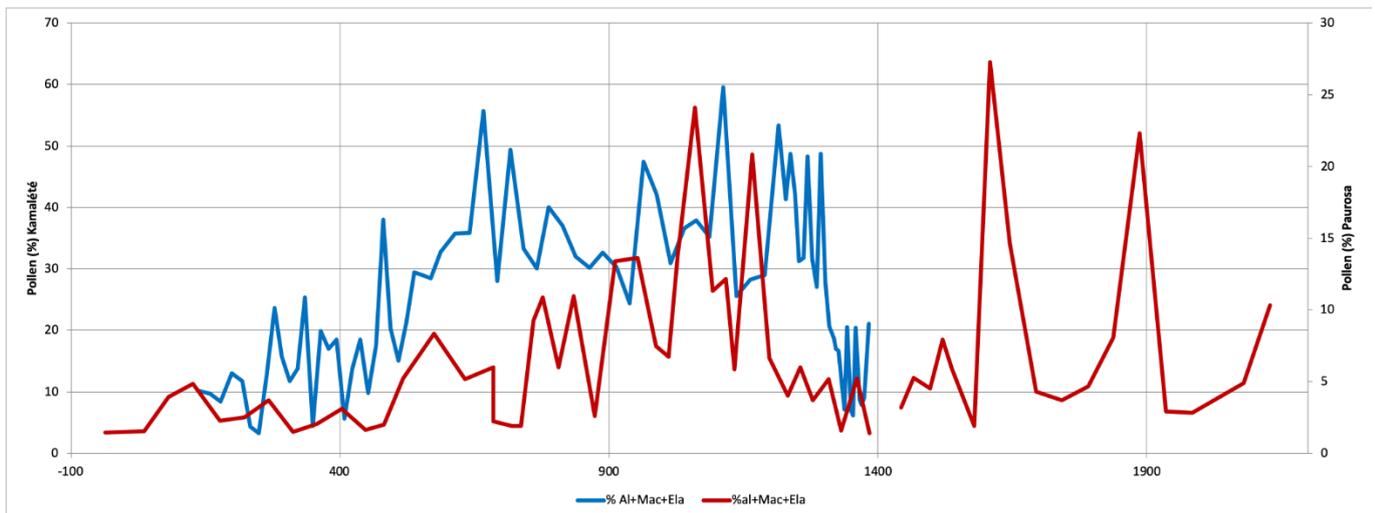


Fig. 31: Évolution du Front forestier (ici, *Elaeis guineensis*, *Alchornea* et *Macaranga*) dans les sites de *Paurosa* et *Kamalété* depuis 1500 ans BP.

4. Discussion

4.1. Dynamique de la végétation au Parc National de la Lopé depuis 9 000 ans BP

L'histoire de la végétation de la Lopé peut être décrite à partir de nos séquences fossiles, qui couvrent une large période de temps et représentent les principaux habitats du Parc. La séquence sédimentaire la plus ancienne, celle de *Lopé 2*, qui remonte à près de 9000 ans BP révèle, à l'observation de son diagramme pollinique, que tous les principaux taxons actuellement présents à la Lopé le sont, au moins, depuis cette date. C'est le cas de taxons savaniques tel que *Bridelia ferruginea* qui est très présent dans les savanes à la Lopé, mais aussi le cas de taxons de Front forestier associés aux milieux ouverts tels qu'*Elaeis guineensis*, *Alchornea*, et *Cola lizae*. Par conséquent, l'aspect en mosaïque de forêt-savane du PNL serait tout aussi ancien mais peut-être moins étendu. Ce qui conforte les résultats d'études géomorphologiques et sédimentologiques (Peyrot et al., 2003), botaniques (Tutin et White, 1998) et biogéographiques (Leal, 2001), qui suggèrent une origine très ancienne des savanes incluses de la Lopé, au-delà de 9000 ans BP, et qui seraient des reliques d'une ancienne période aride, probablement Pléistocène.

La baisse des taxons de forêt mature dans le PNL, à partir de ~3800 ans BP, est probablement causée par une baisse d'humidité. Ce déclin forestier a entraîné une ouverture du milieu comme le montre l'explosion d'*Alchornea*-type dans les assemblages polliniques de la carotte de *Lopé 2* à ~3700 ans BP (jusqu'à 70% des assemblages). Cette prolifération d'*Alchornea*-type est probablement le paroxysme d'une baisse d'humidité qui aurait commencé beaucoup plus tôt, comme le montre le pic de Poaceae (25%) à 4800 ans BP, associé à une augmentation de *Cola lizae* dans les assemblages jusqu'à ~3800 ans BP au site de *Lopé 2*. Cette baisse d'humidité du milieu est confirmée par les bas niveaux de taxons de bordure de marais. Ce déclin forestier indique la fin d'une période humide favorable au développement de la forêt pluvieuse et correspond probablement à la crise climatique largement documentée dans la région et datée autour de 4000 ans BP (Maley et Brenac, 1998, au lac Barombi Mbo, au Cameroun; Reynaud-Farrera et al., 1996, au lac Ossa, au Congo). Au Gabon, à l'instar de nos sites, les lacs *Nguène* et *Maridor* ont montré le développement d'une forêt pluvieuse mature avant 4200 ans BP, marquée par une abondance de Caesalpinaceae dans les assemblages

polliniques (Ngomanda et al., 2009).

Le marais *Lopé 2* est, rappelons-le, une petite vallée encaissée avec une façade forestière et une façade savanicole (Obame et al., 2017) ; cf. Fig. 18). Les relevés floristiques que nous avons menés sur le site en 2016 (Henga-Botsikabobe et al., 2020) et les travaux botaniques menés dans le PNL (White et Abernethy, 1997) confirment le caractère pionnier (ou héliophile) de taxons tels qu'*Alchornea cordifolia*, *Cola lizae* et *Elaeis guineensis*, qui ont une plus grande affinité avec les milieux ouverts et sont naturellement présents, de nos jours, sur le côté savanicole du marais *Lopé 2*. Par conséquent, nous pouvons suivre l'ouverture du bloc forestier au site de *Lopé 2* à partir de l'évolution de ces trois taxons.

Le développement généralisé de ces taxons de milieu ouvert, en l'occurrence d'*Alchornea*-type, d'*Elaeis guineensis* et de *Cola*-type entre 3000 et 2000 ans BP (avant de baisser progressivement à partir de 2000 ans BP, dans la zone pollinique 2 du diagramme pollinique de *Lopé 2* (Cf. Fig. 20)) témoigne d'une plus grande ouverture du marais sur sa façade savanicole durant cette période, telle qu'illustrer par la figure 32. Cette ouverture du milieu a consisté en une fragmentation des taxons de forêt mature, probablement sous l'action d'un changement dans le régime des précipitations comme il a été documenté dans la région entre 3000 et 2000 ans BP (Ngomanda et al., 2009; Vincens et al., 1999). La baisse de ces niveaux de taxons de forêts matures associées à une augmentation généralisée des taxons de front forestier entre 3000 et 2000 ans BP correspond sans nul doute à la crise forestière documentée dans la région et centrée autour de 3000-2000 ans BP (Elenga et al., 2004; Giresse et al., 2018; Maley et al., 2017; Ngomanda et al., 2009; Vincens et al., 2010).

En Afrique centrale atlantique cette crise a essentiellement consisté en une fragmentation des forêts associée dans certains sites (i) au développement d'enclaves savaniques comme on peut le voir aux lacs Kitina (Elenga et al., 1996) et Barombi Mbo (Giresse et al., 1994, 2020) à 2500 ans, (ii) ou encore au développement de taxons héliophiles et/ou pionniers tel qu'*Alchornea*-type aux lacs Nguène et Maridor (Ngomanda et al., 2007, 2009), ainsi qu'aux lacs Kitina et Ossa (Vincens et al., 1999). Cette crise n'étant effectivement pas une phase d'expansion savanicole généralisée (Bremond et al., 2017). Dans le PNL, cette phase (entre 3000 et 2000 ans BP) correspond aussi à l'installation de Poaceae et Cyperaceae, de façon permanente, au sein des marais de la *Lopé*. L'observation du diagramme pollinique de *Lopé 2* montre que cette crise forestière a pris fin à la *Lopé* autour de 2000 ans BP tout comme

au lac Nguène (Ngomanda et al., 2007, 2009).

De nos jours, on peut faire les observations suivantes au site de *Lopé 2* : (i) la savane est située à moins de 5 mètres du marais sur son côté savanicole, à la faveur d'une trouée dans le bloc forestier constitué d'espèces de front forestier à savoir *Aucoumea klaineana*, *Lophira alata*, et *Cola lizae* (cf. relevés floristiques Henga-Botsikabobe et al. 2020), tandis que (ii) le bloc forestier, de l'autre côté du marais, sur la façade forestière, est constitué d'espèces de milieu fermé avec des Caesalpiniaceae (*Dialium*, *Gilbertiodendron dewevrei*, *Guibourtia demeusii*), Euphorbiaceae (*Macaranga*, *Ricinodendron heudelotii*), et Mimosaceae (*Cylicodiscus gabunensis*), caractéristiques d'une forêt mixte.

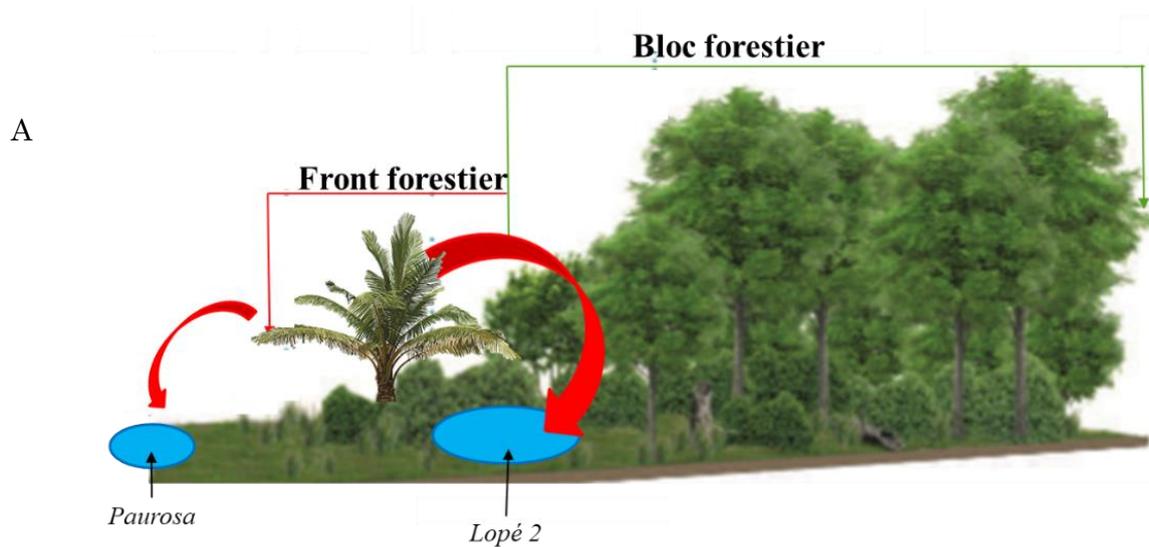
Une étude précédente sur la sédimentation du marais *Lopé 2* a montré que l'Unité 1 basale, qui va de la base de la carotte jusqu'à 2320 ans BP, est pauvre en débris végétaux mais riche en quartz et en micas (Obame et al., 2017). La séquence sableuse au-dessus de l'unité basale 1, à ~2320 ans BP, a été associée par l'auteur à la phase climatique datée entre 3000 et 2000 ans BP et caractérisée par des pluies rares et intenses qui ont donné lieu à des dépôts détritiques suite à des phases de forte érosion (Giresse et al., 2005; Vincens et al., 2010). La même séquence sableuse a été datée entre 3450 et 2300 ans BP pour la carotte de *Lopé 2* qui a servi à la présente étude (Bremond et al. 2021). Le dépôt sableux est probablement lié aux mêmes événements érosifs susmentionnés.

De 2000 ans BP à nos jours on observe une augmentation des taux de taxons de forêts matures dans les assemblages polliniques du site de *Lopé 2*, synonyme d'une reprise forestière probablement sous l'effet d'un retour des conditions humides, comme l'atteste l'augmentation progressive des niveaux de *Raphia* depuis ~2000 ans BP (Fig. 20). Cette reprise forestière est assez précoce pour la région à l'instar de la reprise forestière observée au lac Barombi Mbo, au Cameroun, à partir de 2000 ans BP (Maley et Brenac, 1998).

Au site de *Paurosa*, on observe de hauts niveaux de taxons de front forestier (*Alchornea*-type et *Cola*-type) autour de 2100 ans BP, probablement liés à une augmentation de ces individus autour du marais et donc synonyme d'une avancée de la ripisylve sur celui-ci. Globalement on assiste donc à une reprise forestière dans les sites de *Lopé 2* et *Paurosa* à partir de 2000 ans BP. Cette reprise forestière semble se dérouler suivant le mécanisme suivant : le bloc forestier s'étend sur le domaine savanicole à la faveur d'une humidité suffisante, conduisant à l'enforestement du marais *Lopé 2* et à une progression des taxons pionniers jusqu'à

la périphérie du marais *Paurosa* (cf. Fig. 32, Panel B). Le développement du front forestier à la périphérie du marais qui est une zone édaphique favorable (Leal, 2001), conduit probablement à une compétition des apports polliniques dans le marais entre le pollen du front forestier et le pollen de Poaceae et Cyperaceae produits localement. Cette compétition pourrait expliquer la baisse d'enregistrement du pollen de la végétation héliophytique quand le front forestier se développe autour du marais.

Donc, depuis 2000 ans BP, au site de *Paurosa*, cette ripisylve semble alterner des mouvements de recul et d'avancée sur le marais en fonction des variations d'humidité du milieu. La reprise forestière à la Lopé depuis 2000 ans BP n'est donc pas un phénomène linéaire, mais plutôt un événement qui fluctue. Ainsi, lorsque le milieu s'assèche, le bloc forestier se contracte et les taxons pionniers s'enregistrent très peu dans le marais *Paurosa* (cf. Fig. 32, Panel A). Les niveaux importants de *Cnestis* à chaque augmentation des apports polliniques du front forestier témoignent de l'activité intense à la lisière de la ripisylve lors de l'avancée du front de ripisylve sur le marais *Paurosa*.



B

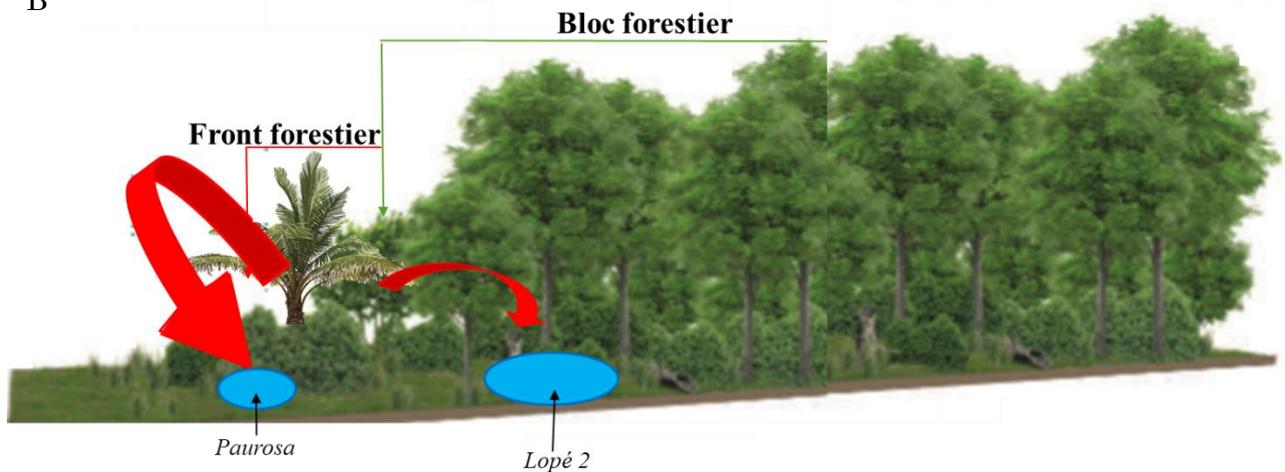


Fig. 32 : Représentation schématique de la dynamique spatio-temporelle de la végétation à la Lopé.

Panel (A) : le marais Lopé 2 se trouve à la périphérie du bloc forestier au sein du front forestier. Ce dernier est éloigné du marais Paurosa et de ce fait, s'y enregistre très peu. Panel (B) : le marais Lopé 2 est enforesté du fait d'une extension forestière et le front forestier atteint le marais Paurosa ce qui explique son fort enregistrement pollinique à Paurosa durant cette phase. La taille des flèches est schématiquement proportionnelle aux apports.

4.2. Évolution des marais *Lopé 2* et *Paurosa*

L'histoire de la végétation dans le PNL à partir du diagramme pollinique de *Lopé 2* indique que les Poaceae et Cyperaceae se seraient installées de façon permanente au sein du marais autour de 3000 ans BP. Par ailleurs, des études précédentes menées dans le PNL ont montré que la végétation hélophytique du marais, essentiellement constituée de *Rynchospora corymbosa* et de Poaceae, constituait un filtre qui réduit les apports allochtones grossiers dans le marais (Obame et al., 2017; Henga-Botsikabobe et al., 2020). Par conséquent, le signal isotopique des marais de la Lopé devrait être essentiellement local depuis 3000 ans BP car principalement influencé par les dépôts autochtones constitués grandement de débris de Cyperaceae et de Poaceae.

Il en ressort qu'au marais *Lopé 2*, de 6000 à 3000 ans BP, le signal isotopique est essentiellement fourni par la forêt pluvieuse ombrophile qui était autour du marais, d'où la valeur moyenne de $\delta^{13}\text{C}$ de -30,30 ‰, caractéristique d'une végétation dominée par des plantes en C3 (tel qu'un milieu forestier avec peu de Poaceae) (Mariotti, 1991). Par contre, à partir de 3000 ans BP, le signal isotopique devient fortement influencé par les Cyperaceae et/ou Poaceae

qui colonisent le marais, comme semble l'indiquer la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ de -28 ‰, qui correspond à la valeur isotopique de *Rhynchospora corymbosa*, soit -28,7‰. En outre, les quelques analyses isotopiques disponibles pour des plantes prélevées à la Lopé montrent la présence de quelques Poaceae en C₃ telles que *Panicum fulgens* (*Panicum nervatum*) (-26,5 ‰) ou bien encore *Panicum cf. Walense* (-26,7‰) (données SEGC, 2016), qui peuvent aussi influencer le signal.

Par ailleurs, les relevés floristiques menés dans le domaine savanicole à la Lopé (Henga-Botsikabobe et al. 2020) montrent un gradient d'humidité qui influence la distribution des Poaceae. En effet, certaines Poaceae telles que *Hyparrhenia* se situent en début de transect en partant de la bordure du marais, plus ou moins humide, alors que d'autres telles qu'*Andropogon* se positionnent en fin de transect (à 100 mètres), en milieu aride. Une telle distribution des Poaceae en fonction des variations d'humidité peut être ramenée à l'échelle du marais qui, lui aussi, montre un gradient d'humidité, bien visible pendant les périodes sèches, du centre du marais vers la périphérie de celui-ci. Cette variation d'humidité au sein du marais pourrait aussi être à l'origine d'une succession écologique qui alterne les types de Poaceae en C₄ et/ou en C₃ au sein du marais en fonction de l'humidité de celui-ci. Cette hypothèse se vérifie à *Paurosa* entre 1600 et 1200 ans BP (Fig. 25), où la valeur isotopique indique un signal en C₄ (-20,30‰) alors que les grains de pollen arborés et les Cyperaceae (essentiellement *Rhynchospora corymbosa* de nos jours et probablement depuis la mise en place du marais) dominent dans les assemblages polliniques. Cette valeur isotopique est probablement induite par des Poaceae qui ont proliféré dans le marais durant cette phase, comme l'indique le diagramme pollinique de *Paurosa* (zone pollinique 3), où on voit une augmentation des Poaceae très probablement en C₄.

Nous pouvons alors émettre l'hypothèse que c'est le développement des Poaceae C₄ sur les marais qui est la principale source des changements du signal isotopique au sein des marais de la Lopé, contrebalancé par un signal en C₃ essentiellement induit par *Rhynchospora corymbosa*.

4.3. Type de dépôt et signal pollinique

L'observation de l'évolution d'*Elaeis guineensis* dans les sites de *Nguène* et *Lopé 2* montre des similitudes de 1500 à 800 ans BP avec des niveaux importants de ce taxon. Cette période correspond à un assèchement dans de nombreux sites au nord du PNL entre 1400 et 800 ans BP (Bremond et al., 2021) et au sud de celui-ci, au lac Kamalété, entre 1410 et 520 ans BP (M'Voubou Makaya, 2005). *Elaeis guineensis* semble proliférer lorsque les conditions d'humidité baissent. Cette hypothèse se vérifie lorsque les conditions humides sont de retour dans la région, globalement autour de 800 ans BP, et coïncident avec la chute d'*E. guineensis* dans la majorité des sites au Gabon tels qu'aux lacs *Nguène* et *Maridor* (Ngomanda et al., 2009) et au lac *Kamalété* (Ngomanda et al., 2007). Le maintien d'*Elaeis guineensis* au site *Lopé 2* alors que ce taxon a décliné dans la majorité des sites de la région, suggère que ce taxon est local dans ce marais et serait probablement le fait de conditions édaphiques favorables autour de celui-ci. En effet, aujourd'hui il est possible de rencontrer quelques pieds isolés d'*Elaeis guineensis* qui se maintiennent en amont du marais dans une zone inondable (Cf. Photo 1 d'Obame et al., 2017; observations personnelles lors des relevés floristique d'Octobre 2016).

Les niveaux élevés de Poaceae dans les assemblages polliniques de *Lopé 2* par rapport à *Nguène* peuvent aisément s'expliquer par la savane proche du marais *Lopé 2*, qui contribue à alimenter les taux de Poaceae (essentiellement locaux) dans les assemblages, et ceci d'autant plus que le marais *Lopé 2* s'est progressivement ouvert au cours du temps, favorisant une incursion du domaine savanicole dans le bloc forestier tel que démontré précédemment.

Les taux de Cyperaceae plus élevés à *Nguène* par rapport à *Lopé 2* pourraient être dus à la production pollinique des espèces de Cyperaceae impliquées dans les assemblages polliniques respectifs. En effet, au lac *Nguène*, les Cyperaceae présentent une diversité spécifique importante avec *Cyperus papyrus*, *Kyllinga* spp, *Cyperus* spp, *Eleocharis* spp. (Ngomanda et al. 2007), alors qu'au marais *Lopé 2*, le marais est essentiellement colonisé par *Rhynchospora corymbosa*. Les productions polliniques variées de ces différentes Cyperaceae pourraient donc expliquer les taux élevés de Cyperaceae au lac *Nguène*.

Les résultats montrent aussi que les taxons arborés présentent des niveaux beaucoup plus élevés au marais *Lopé 2* plutôt qu'au lac *Nguène*. Ce résultat semble contre-intuitif au regard de l'écologie des deux sites. En effet, *Nguène* est un site forestier *sensu stricto*

(Ngomanda et al., 2007) alors que *Lopé 2* présente une savane proche. Bien que n'ayant pas les données d'influx polliniques pour conclure sur l'enregistrement des taxons arborés au site de Nguène, nous pouvons toutefois émettre quelques hypothèses pour expliquer les différences d'enregistrements observées. Une hypothèse pourrait être liée aux caractéristiques physiques propres à la zone de captage du pollen.

En effet, au lac Nguène, on a de nombreux flux d'eaux en provenance des ruisseaux et de petites rivières alimentées par la grande rivière *Abanga*, mais aussi de nombreux macrophytes (*Nymphaea sp.*, *Vossia sp.*, *Typha*) qui colonisent le lac du fait de sa faible profondeur, sans oublier l'importante surface de sa bordure qui est recouverte de Cyperaceae denses. En outre, le lac *Nguène* se situe à l'abri du *Mont de Cristal* (0°12'S, 10°28'E, 20 m asl). Il est probable que les caractéristiques inhérentes à la zone de captage susmentionnée vont influencer les processus taphonomiques qui seraient plutôt favorables aux espèces locales telles que les Poaceae, Cyperaceae et macrophytes et ainsi limiter l'accès, au cœur du lac, au pollen de taxons allochtones tels que les taxons arborés. De plus, lorsque ces derniers atteignent le cœur du lac, ils peuvent être déplacés par les flux d'eaux qui alimentent celui-ci.

Par contre, au marais *Lopé 2*, bien que celui-ci soit lui aussi recouvert par une végétation héliophytique abondante (essentiellement constituée de la grande Cyperaceae *Rhynchospora corymbosa*), son positionnement dans un bas-fond (Obame et al., 2017; Sebag et al., 2016) pourrait être un avantage dans l'accumulation du pollen arboré local mais probablement aussi régional.

Les sites en mosaïque de forêt-savane, au PNL, ont globalement montré la même évolution de cette mosaïque depuis 1500 ans BP pour tous les types de dépôts aussi bien palustre que lacustre à l'exemple des sites de *Paurosa* et *Kamalété*. Cette évolution similaire pourrait être due à la structure de la végétation en mosaïque de forêt-savane, globalement identique, et à une sensibilité similaire aux variations climatiques locales à régionales.

5. Conclusion

Les analyses polliniques de la présente étude ont montré que la structure en mosaïque de forêt-savane de la Lopé remonterait au moins à ~9000 ans BP. Les savanes incluses du site seraient alors beaucoup plus anciennes que l'origine documentée, entre 3000 et 2000 ans BP, de ce type de savane dans la majorité des sites d'Afrique centrale. L'évolution de cette mosaïque a essentiellement été rythmée par les variations d'humidité du milieu. Ces variations climatiques ont conduit à une ouverture du bloc forestier autour de 3800 ans BP et une extension progressive du domaine savanicole en son sein. Le maximum de cette extension savanicole autour de 3000 ans BP correspond à l'installation permanente de Cyperaceae et Poaceae au sein des marais. Les données polliniques couplées aux données isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$) montrent qu'à partir de cette installation permanente de la végétation héliophytique à Poaceae et Cyperaceae, les marais de la Lopé ont enregistré un signal local qui traduit essentiellement les mouvements de la végétation riveraine contrairement aux dépôts lacustres qui reconstruisent une histoire plus régionale de la végétation.

L'évolution de l'abondance d'*Elaeis guineensis* semble être sous la dépendance des variations d'humidité bien que ce taxon ait été habituellement associé aux activités humaines dans la région. Nos résultats tendent à minimiser l'impact anthropique dans l'évolution de la mosaïque de forêt-savane de la Lopé. Cette hypothèse devra être vérifiée en faisant un focus sur l'évolution de certains taxons qui sont couramment associés aux activités anthropiques et ceci dans une période clé de l'histoire humaine dans la région : le *hiatus* d'occupation humaine (1400-800 ans BP).

Chapitre 3

À soumettre

Présence humaine et évolution de la mosaïque de forêt-savane du Parc National de la Lopé (Gabon central) depuis l'Holocène récent

Karl Henga-Botsikabobe ^a, Alfred Ngomanda ^a, Richard Oslisly ^b, Charly Favier ^c, Ilham Bentaleb ^c, Laurent Bremond ^c

^a IRET, BP13354, Libreville, Gabon

^b Agence Nationale des Parcs Nationaux, BP20379 Libreville, Gabon

^c Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM), EPHE, PSL Research University, Université de Montpellier, CNRS, IRD, Place Eugene Bataillon, CC, 065, 34095 Montpellier, France

Résumé

La présente étude a évalué le rôle de l'Homme dans la dynamique des systèmes forestiers en mosaïques de forêt-savane du Parc National de la Lopé (PNL, Gabon central) à partir de l'analyse pollinique de six carottes sédimentaires prélevées dans des marais disséminés au sein du parc. Il a essentiellement été question de suivre dans les spectres polliniques l'évolution des taxons d'intérêt humain (taxons dont les usages anthropiques sont bien documentés dans la région) afin d'apprécier l'impact anthropique sur le milieu. Les résultats montrent que l'évolution de ces taxons est essentiellement rythmée par les variations d'humidité du milieu plutôt que par des activités anthropiques telles que celles pratiquées par les métallurgistes de l'âge du fer ancien à récent qui ont peuplé la région de la Lopé. En outre, l'évolution de ces espèces d'intérêt présente des similitudes quel que soit le type d'archives sédimentaires (palustres ou lacustres) et pour des faciès écologiques (forêt ou mosaïque de forêt-savane) identiques et ceci pour toutes les échelles spatiales (locales à régionales) renforçant l'hypothèse d'une influence climatique sur la dynamique de ces espèces et plus largement sur la dynamique de la mosaïque de forêt-savane du PNL. Toutefois, le site forestier de *Lopé 2*, situé en contrebas du site archéologique éponyme de *Lopé 2*, semble montrer une perturbation du bloc forestier autour de 1000 ans BP. Cette perturbation du bloc forestier, déjà signalé au Congo voisin, est caractérisée par une augmentation des niveaux de *Macaranga*, suivi d'une reprise des niveaux d'*Elaeis guineensis*. Ces deux taxons évoluent dans les milieux perturbés à ouverts et leur augmentation dans les spectres polliniques à cette date n'est pas forcément cohérente avec une reprise forestière mise en évidence entre 1200 et 700 ans BP dans le PNL. Par ailleurs, il n'y a pas d'évidence archéologique de présence humaine dans la région entre 1400 et 800 ans BP. Aussi, la perturbation enregistrée autour de 1000 ans BP au site de *Lopé 2* suggère soit un maintien de l'Homme dans la région sans qu'il n'ait laissé de trace de sa présence, soit une perturbation climatique ponctuelle qui pourrait être enregistrée dans tous les marais de la Lopé.

Mots-clés: Parc National de la Lopé, mosaïque de forêt-savane, analyses polliniques, pression anthropique, climat.

1. Introduction

Les écosystèmes forestiers font l'objet d'une pression anthropique intense à l'échelle de la planète et les conséquences ou les effets de cette pression sont remarquables : déforestation de grandes superficies et perte de biodiversité (Onemba, 2004) exacerbées par (i) la démographie mondiale croissante qui engendre une augmentation des besoins en produits issus de la forêt avec pour conséquence des activités telles que l'agriculture intensive, qui est responsable de près de 80% de la déforestation mondiale (FAO, 2016), de même que l'exploitation forestière et (ii) l'évolution technologique et/ou industrielle avec le développement d'infrastructures de transports sur des surfaces et des distances importantes et l'amélioration techniques des outils de coupe du bois et de terrassement, contribuant grandement à la destruction des forêts de la planète (Tchatchou et al., 2015). Aucun continent n'est épargné par ces destructions forestières, bien que les facteurs de destruction n'aient pas le même impact d'un continent à l'autre. Dans les zones tropicales par exemple, on enregistre des pertes de forêt de l'ordre d'environ 7.6 millions d'ha chaque année (Achard et al., 2014). Cette situation actuelle a contribué à nourrir l'idée d'un moindre impact de l'Homme sur les écosystèmes durant les périodes anciennes telles qu'à l'Holocène récent.

Cependant, des études montrent que l'Homme a considérablement modifié son environnement depuis la préhistoire et que son impact sur les écosystèmes forestiers a été largement sous-estimé (Willis et al., 2004). En Afrique, dans la zone phytogéographique Guineo-congolaise (White, 1983), et plus précisément en Afrique centrale atlantique, il existe un parc caractérisé par une mosaïque de forêt-savane, au centre du Gabon (0° 31' 31" S, 11° 32' 34" E) : le Parc National de la Lopé (PNL). Celui-ci a connu des populations de culture différentes qui se sont succédées depuis 9000 ans BP (Peyrot et al., 2003), dont des cultures néolithiques et des métallurgistes de l'Age du fer (Clist et al., 1986; Oslisly, 2001; Oslisly et Peyrot, 1992; Oslisly et White, 2000) qui ont fortement impacté le bloc forestier tour à tour par des pratiques agricoles axées sur le maintien voire le développement de certaines plantes utiles à l'alimentation à l'exemple d'*Elaeis guineensis* et *Canarium schweinfurthii*, dans le cadre d'une protoagriculture néolithique (Oslisly, 1998), puis par des activités très demandeuses en bois comme l'utilisation de hauts fourneaux pour la réduction du fer par des métallurgistes de l'âge du fer (Oslisly et al., 1999).

Toutefois, si la présence humaine à la Lopé est bien établie par les données archéologiques avec le recensement de nombreux sites d'anciennes occupations humaines (Clist, 1997, 1990; Clist et al., 1986; Oslisly, 2001) à l'exemple du site archéologique de *Lopé 2* (Oslisly et al., 1996), son rôle sur l'évolution des paysages Holocène reste à déterminer. En effet, en Afrique Centrale, deux principaux facteurs ont été identifiés comme étant responsables des grandes crises forestières depuis les trois derniers millénaires, avec des rôles plus ou moins importants selon les auteurs : pour certains, le climat serait le principal responsable de ces crises forestières (Elenga et al., 1996; Lebamba et al., 2010; Maley, 2002; Maley et al., 2017; Ngomanda et al., 2009; Ngomanda et al., 2005; Vincens et al., 1999; Vincens et al., 2000) et pour d'autres auteurs, le principal artisan de ces modifications forestières serait les humains (Bayon et al., 2012; Garcin et al., 2018; Oslisly et al., 1999).

La présente étude se propose d'établir le rôle de l'impact humain dans l'évolution des paysages en mosaïque de forêt-savane de la Lopé depuis l'Holocène récent à partir de l'analyse palynologique de six carottes sédimentaires issues des marais du PNL. Ces marais se développent essentiellement au sein des savanes incluses de la mosaïque de forêt savane de la Lopé (White et Abernethy, 1997) et ont enregistré des milliers d'années d'histoire de la végétation et d'évolution des environnements (Ngomanda et al., 2005; Bremond et al. 2021). Si l'archéologie (Clist, 1990; Oslisly, 2001) et l'anthracologie (Morin-Rivat et al., 2014; Oslisly et al., 2013) ont été utiles pour déterminer l'impact humain dans le façonnement des paysages Holocène d'Afrique centrale, la palynologie a été très peu utilisée avec cet objectif. Cette situation semble tout à fait cohérente avec l'emploi traditionnel de ce proxy qu'on a trop souvent cantonné à la reconstitution de la végétation dans les études paléoenvironnementales d'Afrique centrale. Les résultats du chapitre 2 montrent que la mise en place de la mosaïque de forêt-savane du PNL remonterait au moins à 9000 ans BP et son évolution serait essentiellement dépendante des variations d'humidité qui aurait conduit au développement de savane au cœur du bloc forestier et à des mouvements de recul et d'avancée de la ripisylve dans les milieux ouverts. Toutefois, ce chapitre II, qui s'intéresse à l'évolution de la cohabitation entre les forêts et les savanes au sein du PNL, ne s'est pas réellement intéressé à l'enregistrement d'espèces végétales associées à la présence humaine et dont les variations dans les assemblages polliniques pourraient être interprétées comme des empreintes anthropiques.

Ainsi, pour mieux comprendre l'impact humain sur les forêts du PNL, nous devons nous

intéresser à ces espèces dites « *d'intérêt humain* ». Ces dernières sont des espèces qui sont traditionnellement associées à la présence humaine pour des usages variés tels que : (1) l'alimentation, à l'exemple d'*Elaeis guineensis* (Maley, 1999) ; (2) la technique, en tant que matière première de nombreux outils ou pour la construction d'habitation, à l'exemple de *Guibourtia demeusii* (Tosso et al., 2015) et (3) les rites et coutumes, à l'exemple de *Pterocarpus soyauxii* (Oslisly et al., 2007). Une fois ces espèces identifiées dans les assemblages polliniques, nous pourrions suivre leur évolution dans le bloc forestier à partir de la carotte de *Lopé 2*, qui remonte à ~9000 ans BP d'une part et dans la mosaïque de forêt-savane à partir de la carotte de *Paurosa* qui remonte à ~2100 ans BP d'autre part. Par ailleurs, il nous a semblé judicieux d'apprécier l'impact humain sur le milieu en nous intéressant à une période particulière dans l'histoire récente des forêts pluvieuses africaines de basse altitude : le « *hiatus archéologique d'occupation humaine* » (Oslisly et al., 2013; Oslisly et Fontune, 1993). Cette période ne semble pas avoir enregistré de populations humaines dans les sites d'Afrique centrale, comme en témoignent l'absence de dates radiométriques dans la région entre 1400 et 800 ans BP. Ce pas de temps semble idéal pour tester l'impact anthropique sur l'évolution de la végétation en appréciant les enregistrements des espèces d'intérêt hors période de *hiatus* et pendant le *hiatus*.

Aussi, des études ont montré qu'une des difficultés à déterminer le ou les facteur(s) à l'origine des variations de la végétation en Afrique tropicale serait le manque de carottes sédimentaires disponibles couvrant la période à étudier et leur faible couverture spatiale, non-représentative de tous les habitats écologiques en présence. Cette situation empêche la généralisation à toute la région des résultats obtenus et de ce fait fragilise les reconstructions des changements spatio-temporels à grande échelle (Hély et Lézine, 2013). Afin d'augmenter le nombre de sites, nous avons étudié quatre autres carottes en plus des deux déjà étudiées (*Lopé 2* et *Paurosa*) dans le Chapitre 2, ce sont: *Yao*, *Vitex*, *Citron* et *Tortue-savane*, localisés au sein de la mosaïque de forêt-savane du PNL, soit un total de six sites pour la présente étude (fig. 33). Les quatre carottes sédimentaires supplémentaires ont été échantillonnées uniquement autour de la fenêtre temporelle 1400-800 ans BP, afin d'apprécier de façon fine les changements de végétation durant le hiatus. Cette étude a donc trois objectifs:

- (i) Etablir les spectres polliniques de six séquences sédimentaires, représentatives des principaux habitats écologiques du PNL pour repérer les changements de

végétation et les discuter en fonction des variations climatiques documentées pour la région.

- (ii) Suivre l'évolution d'espèces dites d'*intérêt humain* avant, pendant et après la période clé du *hiatus*.
- (iii) Confronter les grandes étapes documentées de l'évolution des écosystèmes forestiers dans la région à l'histoire des populations Bantou à la Lopé et conclure sur le rôle de ces populations dans l'évolution de la mosaïque de forêt-savane du PNL.

2. Matériel et méthodes

2.1. Caractéristiques du site d'étude

Le Parc National de la Lopé, situé au centre du Gabon, est caractérisé par des savanes incluses au sein de forêts pluvieuses de basse altitude (White et Abernethy, 1997). La zone d'étude se trouve dans la partie nord du parc, parmi les savanes qui représentent une superficie de ~50 km². Ces savanes sont entretenues par l'Homme par des brûlis réguliers depuis les temps anciens pour les besoins de pratiques telles que la chasse (Oslisly, 2001) et aujourd'hui dans le cadre d'un monitoring écologique de la végétation par les agents du Parc (Jeffery et al., 2014). Le bloc forestier entoure ces savanes et c'est par le moyen de ses extensions, galeries forestières et bosquets en savanes, qu'on obtient cet aspect en mosaïque de forêt-savane (Fig. 34). De nombreuses formations végétales ont été répertoriées à la Lopé (White et Abernethy, 1997) mais nous les avons résumé, comme pour le chapitre 2, en formations végétales, représentant différentes écologies ou étapes de succession écologique : (1) des formations de Front forestier ou forêts pionnières à *Aucoumea klaineana*, *Lophira alata*, *Alchornea* ; (2) des forêts avec des espèces de forêts secondaires telles que les Annonaceae, Apocynaceae, Burseraceae, ainsi que des espèces de forêts matures telles que des Caesalpiniaceae, Sterculiaceae, Mimosaceae, Rubiaceae; (3) des savanes à *Crossopteryx febrifuga*, *Sarcocephalus latifolius*, *Psidium guineense* et des Poaceae ; (4) des espèces de bordure de marais, telles que les *Raphia* et Tiliaceae ; (5) des espèces de marais telles que les Cyperaceae et (6) des espèces caractéristiques d'une perturbation du milieu à l'exemple de *Macaranga*.

La Lopé possède de nombreux sites archéologiques clairement identifiés, dont le site de

Lopé 2, situé sur un sommet collinaire au-dessus du marais éponyme *Lopé 2* (Oslisly et al., 1996).

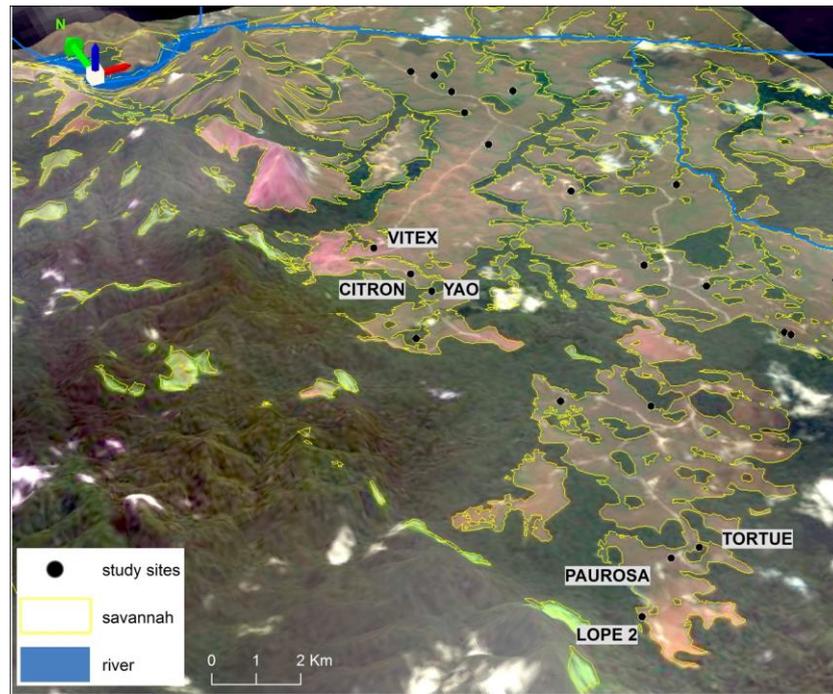


Fig. 33: PNL et localisation des 23 marais inventoriés lors d'une précédente étude sur la pluie pollinique à la Lopé. Seuls les noms de six marais étudiés dans ce chapitre sont représentés.



Fig. 34: Aperçu de la mosaïque forêt-savane de la Lopé (Photo Karl Henga, 2016).

2.2. Sélection et description des marais

Pour cette étude, six marais ont été sélectionnés sur la base de leur représentativité des différents habitats du PNL et/ou de traces documentées d'activités humaines proches et de leur résolution temporelle permettant d'avoir enregistré la période du hiatus. Ce sont les marais *Lopé 2*, *Paurosa*, *Yao*, *Citron*, *Vitex* et *Tortue-savane*. Le marais *Lopé 2* se situe en forêt et les cinq autres dans la mosaïque de forêt-savane. Les caractéristiques physiques et botaniques de ces marais ont été décrites dans un article précédent (Henga-Botsikabobe, 2020). On peut noter que le marais *Lopé 2* est un grand marais en bordure forestière situé dans un bas-fond (Oslisly et al., 1996; Obame et al., 2017; Henga-Botsikabobe et al., 2020) (Fig. 35).



Fig. 35 : Marais *Lopé 2* (Photo Karl Henga, 2016).

2.3. Inventaire floristique autour des sites et sélection d'espèces d'usage anthropique

Des inventaires floristiques ont été réalisés en Octobre 2016 au nord du PNL autour de 23 marais, dont les six qui nous intéressent pour cette étude (Henga-Botsikabobe et al., 2020). Les espèces d'intérêt seront retenues d'après les inventaires floristiques sur la base de leur usage anthropique documentée, d'une part, et selon que l'identification du pollen correspondant se fait au genre voire à l'espèce, d'autre part.

2.4. Prélèvement des sédiments, datations radiocarbone et modèles d'âges

Les six carottes ont été prélevées lors de plusieurs campagnes de carottage dans le cadre de sorties pédagogiques à la Lopé (*Ecole de Terrain en Ecologie Tropicale (Ecotrop)*). Les carottages ont été faits à l'aide d'un carottier russe à peu près au centre de chaque marais après un sondage de celui-ci au fer à béton à la recherche du point de carottage le plus profond. Pour les détails des caractéristiques des six carottes (longueur, lithologie) se référer à L. Bremond (2021). Les carottes obtenues ont ensuite été découpées tous les centimètres et ensachées sur le

terrain, puis transportées à l'Université de Montpellier, au sein de l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM) et conservées à 4°C, pour différentes analyses : géochimie isotopique du carbone, analyse sédimentologique et XRF (Bremond et al. 2021). Les datations radiocarbone ont été réalisées à l'aide de la méthode AMS à partir de graines et/ou de feuilles obtenues après tamisage ou à partir de matière organique totale du niveau sélectionné dans la carotte. Ces dates ont été calibrées à partir du programme Calib 5.0 de Reimer (2005). Les modèles d'âge ont été établis avec le logiciel Bacon (Blaauw et Christen, 2011).

2.5. Analyse isotopique des carottes

Nous avons prélevé 45 et 51 niveaux respectivement sur toute la longueur des carottes de *Lopé 2* et *Paurosa* et 10 niveaux sur chacune des quatre autres carottes (*Yao*, *Citron*, *Vitex* et *Tortue-savane*, en fonction du modèle d'âge dans la fenêtre temporelle du hiatus) pour un total de 136 échantillons pour la détermination de la composition isotopique totale en carbone organique ($\delta^{13}\text{C}$) à l'aide d'un analyseur d'éléments Euro Vector 3000, couplé à un spectromètre de masse OPTIMA. Les échantillons ont été prélevés dans les mêmes niveaux que pour les pollens afin de faciliter les comparaisons entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et les spectres polliniques.

2.6. Analyses polliniques et statistiques

Les quatre séquences sédimentaires en plus de *Lopé 2* et *Paurosa* ont été échantillonnées pour des analyses polliniques tous les 1 à 10 cm, soit une résolution temporelle de 5 à 50 ans en fonction du modèle d'âge (dans la partie de la carotte qui correspond au hiatus). L'extraction pollinique s'est faite sur 1 cm³, de sédiment pour chaque niveau retenu suivant le protocole de Faegri et Iversen (1989). Au moins 300 grains de pollen ont été comptés par échantillon, à l'exclusion des Poaceae, Cyperaceae et spores de Ptéridophytes qui ont été comptés séparément. Un microscope optique au grossissement X600 a été utilisé pour les identifications qui se sont appuyés essentiellement sur la collection de pollen de référence de l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM) (<https://data.oreme.org/observation/pollen>) et à partir de plusieurs Atlas de pollen et spores d'Afrique (Bonfille and Riollet, 1980; Gosling et al., 2013; Sowunmi, 1995; Ybert, 1979).

La nomenclature des taxons polliniques s'appuie sur Vincens et al. (2007) et les différents taxons ont été attribués aux classes écologiques retenues dans le chapitre 2. Les diagrammes polliniques ont été réalisés sur la base des pourcentages polliniques de tous les taxons polliniques à l'exclusion des spores de Ptéridophytes qui présentent des pourcentages élevés par rapport aux autres taxons. En effet, aucun taxon pollinique n'a une production pollinique trop importante de sorte à masquer le signal des autres taxons et justifier de ce fait son exclusion de la somme pollinique totale (Ngomanda et al., 2005, 2007; Reynaud-Farrera et al., 1996). Les diagrammes polliniques ont été établis à l'aide du logiciel C2 (Juggins, 2014). Ils ont concerné les taxons les plus communs, c'est-à-dire ceux comptant chacun pour $\geq 2\%$ de la somme pollinique. Les zones polliniques ont été déterminées visuellement à partir des principaux changements de végétation, sans utiliser une procédure stratigraphique particulière à l'instar de précédentes études palynologiques menées au Gabon (Ngomanda et al., 2005, 2007; Henga-Botsikabobe et al., 2020), et au Congo voisin, au lac Sinnda (Vincens et al., 1998). Les groupes de taxons sont subdivisés en trois grandes unités : (i) les espèces d'usage anthropique ; (ii) les marqueurs écologiques qui renseignent sur l'écologie du milieu, qui peut être perturbé et/ou ouvert (comme l'indiquent les niveaux de *Macaranga*); et (iii) les groupes écologiques, cette unité comprenant les grands groupes de taxons définis dans les chapitres précédents tout en excluant les deux précédentes unités (i et ii) de leur somme pollinique.

Des analyses de correspondances ont été effectuées sur l'ensemble des données polliniques depuis 2000 ans BP, pour les marais *Lopé 2* et *Paurosa*. Cependant, afin de pouvoir rendre comparable les analyses, nous avons restreint les taxons de sorte à ce qu'ils soient dans au moins cinq échantillons et à au moins 5% de l'assemblage totale et lorsque nous les comparons tous ensemble il faut qu'ils soient présents dans chaque séquence. Les analyses ont été effectuées en excluant les ptéridophytes. Pour la séquence de *Lopé 2*, un échantillon a été retiré de l'analyse (à 32cm de profondeur) qui présentait un pourcentage d'Apocynaceae très élevé (>25%) et qui influençait entièrement l'analyse.

Un test de Tukey a été effectué pour déterminer les variations des niveaux des taxons d'intérêt humain avant, pendant et après la période du *hiatus* d'occupation humaine.

3. Résultats

3.1. Inventaire floristique autour des sites et présence d'espèces d'usage anthropique pendant le hiatus archéologique d'occupation humaine

184 espèces végétales ont été inventoriées en Octobre 2016 autour de 23 marais représentatifs des principaux habitats de la Lopé à savoir : le milieu forestier, la savane et la mosaïque de forêt-savane, dans le cadre d'une étude sur la pluie pollinique actuelle au PNL (Henga-Botsikabobe *et al.*, 2020). Nous avons repris ces résultats d'inventaires et identifié les espèces d'intérêt anthropique que sont : *Canarium schweinfurthii*, *Elaeis guineensis*, *Pterocarpus soyauxii*, *Coula edulis*, *Antrocaryon klaineianum*, *Guibourtia demeusei*, *Copaifera mildbraedii* et *Dacryodes buettneri*. Ces espèces ont été associées aux taxons polliniques correspondant, constituant ainsi nos taxons polliniques d'intérêt. Nous avons ensuite déterminé la présence-absence de ces taxons polliniques d'intérêt à l'actuel et au *hiatus* dans les six sites qui concernent notre étude. Les résultats sont présentés dans le tableau 3. Ce tableau montre que : (i) durant le hiatus, quasiment toutes les espèces d'utilité humaine se rencontrent dans les sites de *Lopé 2* et *Paurosa* ; (ii) les taxons *Elaeis guineensis* et *Copaifera* sont présents aussi bien à l'actuel que durant le *hiatus* dans tous les sites, excepté le site de *Tortue-savane*, pour le taxon *Copaifera* pendant le hiatus.

Tableau 3: Présence-absence des taxons polliniques d'intérêt humain et leurs usages, à l'actuel et durant le *hiatus* dans les six sites étudiés.

Espèces d'affinité humaine	Usages			Références	Sites											
	Alimentation	Technique	Rites et coutumes		Lopé 2		Paurosa		Yao		Vitex		Tortue-sav		Citron	
					Actuel	Hiatus	Actuel	Hiatus	Actuel	Hiatus	Actuel	Hiatus	Actuel	Hiatus	Actuel	Hiatus
<i>Canarium schweinfurthii</i>	*			Morin-Rivat et.al. 2012	*	*	*	*								
<i>Elaeis guineensis</i>	*			Oslisly et al. ; Garcin et al.	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Pterocarpus</i>			*	Oslisly ; 1994b ; Oslisly, 1999		*	*	*				*				*
<i>Coula edulis</i>	*			Oslisly 1999		*										
<i>Antrocaryon klaineianum</i>	*			Oslisly, 1999		*	*	*		*			*	*		*
<i>Guibourtia demeusei</i>		*		Oslisly, 1999		*		*					*	*		
<i>Copaifera</i>		*	*	Tosso et al. 2015	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Dacryodes</i>	*			Morin-Rivat et.al. 2012		*		*								

3.2. Diagrammes polliniques et évolution des abondances des espèces d'usage anthropique

L'histoire de la végétation du PNL a déjà été décrite lors de précédentes études au sud du parc, au lac *Kamalété* (Ngomanda et al., 2005, 2007) et au nord de celui-ci, dans les marais *Lopé 2* et *Paurosa* (cf. chapitre 2 (Henga-Botsikabobe et al. in prep.)). Pour la présente étude, nous nous sommes intéressés à l'évolution des abondances des espèces d'usage anthropique à la Lopé, aussi bien au sein du bloc forestier à partir de la carotte de *Lopé 2* (Fig. 36) qu'en milieu ouvert à partir des carottes de *Paurosa*, *Vitex*, *Tortue savane*, *Citron* et *Yao* (Fig. 37 à 41). Les résultats montrent que depuis 9000 ans BP, au site forestier de *Lopé 2*, tous les taxons d'affinité humaine sélectionnés sont enregistrés (Fig. 36). Globalement, on peut retenir trois grandes zones polliniques dans cette figure :

De 9000 à 3800 ans BP, zone pollinique 3, les espèces d'intérêt humain présentent leurs taux les plus élevés de la séquence sédimentaire, avec: *Antrocaryon* (1%), *Copaifera* (3%), *Guibourtia* (~5%), *Elaeis guineensis* (2,7%) et *Dacryodes* (1,5%). Cette période correspond à l'existence d'une forêt mature ombrophile autour du site de *Lopé 2* (Cf. Chapitre 2).

De 3800 à 2000 ans BP, zone pollinique 2, on a une baisse des niveaux de ces taxons d'usage anthropique : *Antrocaryon* (0,2%), *Copaifera* (1,5%), *Guibourtia* (1%) et *Dacryodes* (0,8%) en même temps qu'on assiste à une fragmentation des taxons forestiers à l'exemple des *Caesalpiniaceae* et *Rubiaceae*. Ici on peut signaler une augmentation substantielle des niveaux d'*Elaeis guineensis* (jusqu'à 20%) qui étaient plutôt bas dans la phase précédente. On note aussi l'augmentation des niveaux de taxons de front forestier comme il a été signalé en Afrique centrale atlantique durant cette même période et qualifiée de phase d'ouverture du milieu (Maley et al., 2017).

De 2000 ans BP à nos jours, on observe globalement une reprise des taxons forestiers. Cette reprise forestière concerne aussi les taxons d'usage anthropique qui augmentent à l'exception d'*Elaeis guineensis* qui décline (jusqu'à ~1000 ans BP). Cette reprise forestière concerne tout aussi le hiatus d'occupation humaine (1400-800 ans BP), où on observe une légère augmentation des taxons d'usage anthropique par rapport à la zone pollinique 2, en l'occurrence *Dacryodes* (1,1%) et *Guibourtia* (1,7%), et *Copaifera* qui reste stable (1,5%) La reprise forestière s'est poursuivie globalement jusqu'à ~1000 ans BP. Autour de cette date, on

observe une augmentation des niveaux de *Macaranga* jusqu'à ~9%. Ce pic de *Macaranga* (~9%) à ~1000 ans BP est suivi d'une baisse des niveaux des taxons d'usage anthropique susmentionnés qui tombent à des valeurs < 1%. *Macaranga* est un taxon qui ne supporte pas l'ombrage et un « *gap-colonizer* » qui colonise les trouées dans les milieux forestiers perturbés (Ngomanda et al., 2005, 2007; Nicolas, 1977; White et Abernethy, 1997).

La période du *hiatus* s'inscrit dans une phase de reprise forestière amorcée depuis 2000 ans BP (comme mentionné précédemment) dans les sites forestiers de la Lopé, à l'exemple du site de *Lopé 2* (cf. Chapitre 2), mais aussi au lac Nguène, sur la façade atlantique du Gabon (Ngomanda et al., 2009) et plus largement en Afrique Centrale Atlantique (Elenga et al., 2004; Giresse et al., 1994; Maley et Brenac, 1998; Vincens et al., 2010). Il en ressort que la baisse des taxons utiles après ~1000 ans BP, de même que le pic de *Macaranga* qui précède cette baisse, ne sont pas cohérents avec la reprise forestière enregistrée dans la région et suggèrent plutôt une ouverture du milieu. Un cas particulier d'évolution est celui d'*E. guineensis* qui, contrairement aux autres taxons d'usages anthropiques, augmente à la suite du pic de *Macaranga* à ~1000 ans BP, confirmant ainsi l'ouverture ponctuelle du milieu autour de cette date. Cette augmentation des niveaux d'*Elaeis guineensis* autour de 1000 ans BP s'observe aussi au lac Sinnda, dans la vallée du Niari au Congo voisin et a été attribuée à une action anthropique (Vincens et al., 1998). Cette ouverture ponctuelle du milieu semble donc être un évènement régional.

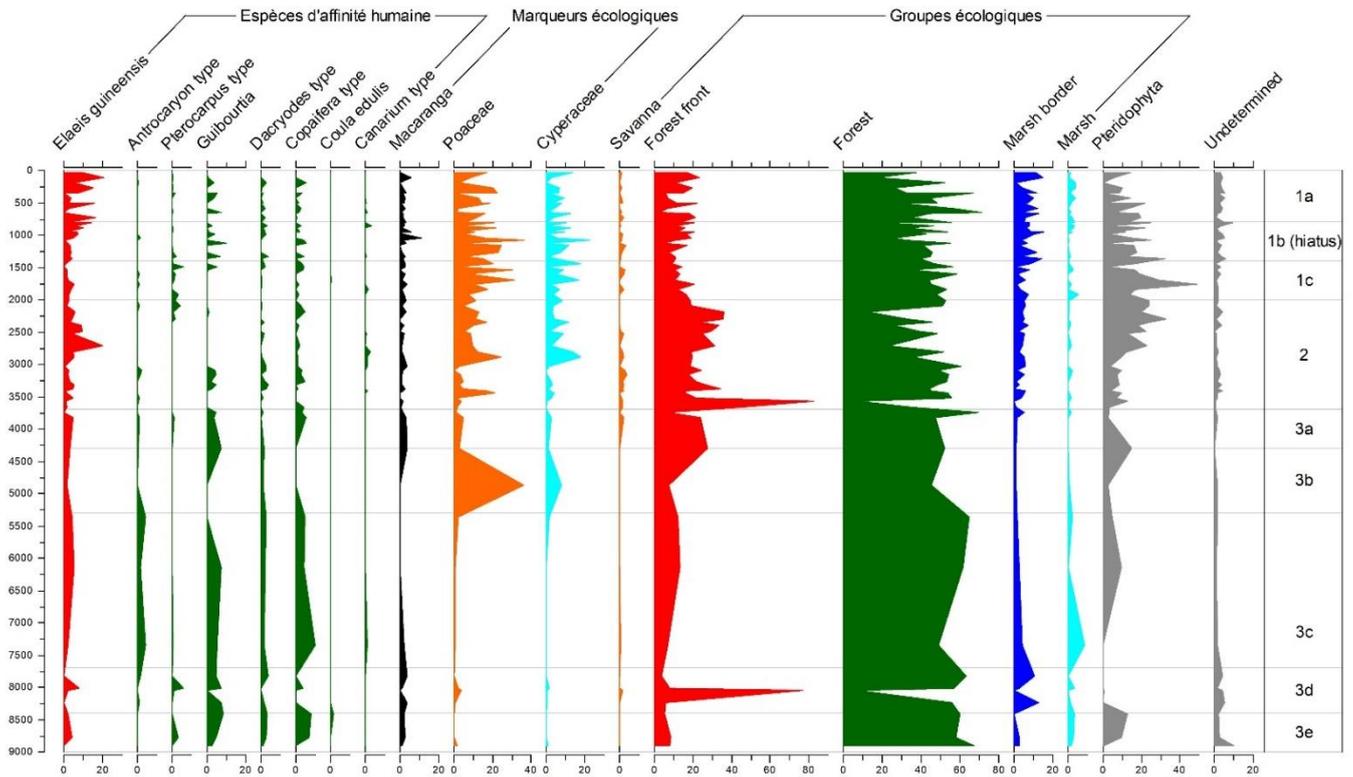


Fig. 36 : Diagramme pollinique du marais *Lopé 2*. Mise en évidence des taxons d'affinité humaine. Taxons polliniques les plus communs (>2% de la somme pollinique sans les Ptéridophytes) et zones polliniques. Le pourcentage des Ptéridophytes est calculé sur l'ensemble des pollens et Spores de Ptéridophytes.

L'histoire de la végétation au site de *Paurosa* depuis ~2000 ans BP (Cf. chapitre 2) indique que les proportions polliniques des taxons d'intérêt humain sont restées basses tout au long de la séquence sédimentaire et n'excèdent jamais la valeur moyenne la plus élevée qui est celle de *Pterocarpus* (0,2 %). Il en est de même dans les autres sites en forêt-savane, *Tortue-savane*, *Citron*, *Yao* et *Vitex* dont les proportions des espèces utiles restent inférieures à 1% pendant le *hiatus* et probablement depuis la mise en place suggérée des marais de la Lopé autour de 2000 ans BP (Bremond et al. 2021). Il semble que les taxons d'usage anthropique, à l'exception d'*Elaeis guineensis*, s'enregistrent très peu dans les marais en milieu ouvert.

Par ailleurs, une étude précédente sur la dynamique de la mosaïque de forêt-savane de la Lopé a montré que la ripisylve, qui constitue la composante forestière de nos marais en mosaïques de forêt-savane, a alterné les mouvements d'avancée et de recul sur le marais depuis ~2000 ans BP (cf. Chapitre 2). La période du *hiatus* a été une période d'expansion de la ripisylve autour du marais *Paurosa* (cf. Chapitre 2) avec des niveaux notables de taxons pionniers à savoir *Elaeis guineensis* (~4%) et *Alchornea cordifolia*. Cette expansion de la ripisylve pendant le hiatus semble être un phénomène généralisé à l'échelle du PNL comme suggérer au chapitre 2, et confirmé par l'enregistrement d'*E. guineensis* à des taux comparables dans les assemblages polliniques des quatre autres sites en mosaïques de forêt-savane, qui montrent des valeurs moyennes sans différences significatives entre elles : ~6% à *Vitex*, ~4% à *Citron*, ~5% à *Yao* et ~3% au site *Tortue-savane* (Fig. 38 à 41). Par ailleurs, la période du hiatus, à *Paurosa*, enregistre les plus hauts niveaux d'*E. guineensis* de la séquence sédimentaire (jusqu'à 20%, Fig. 37).

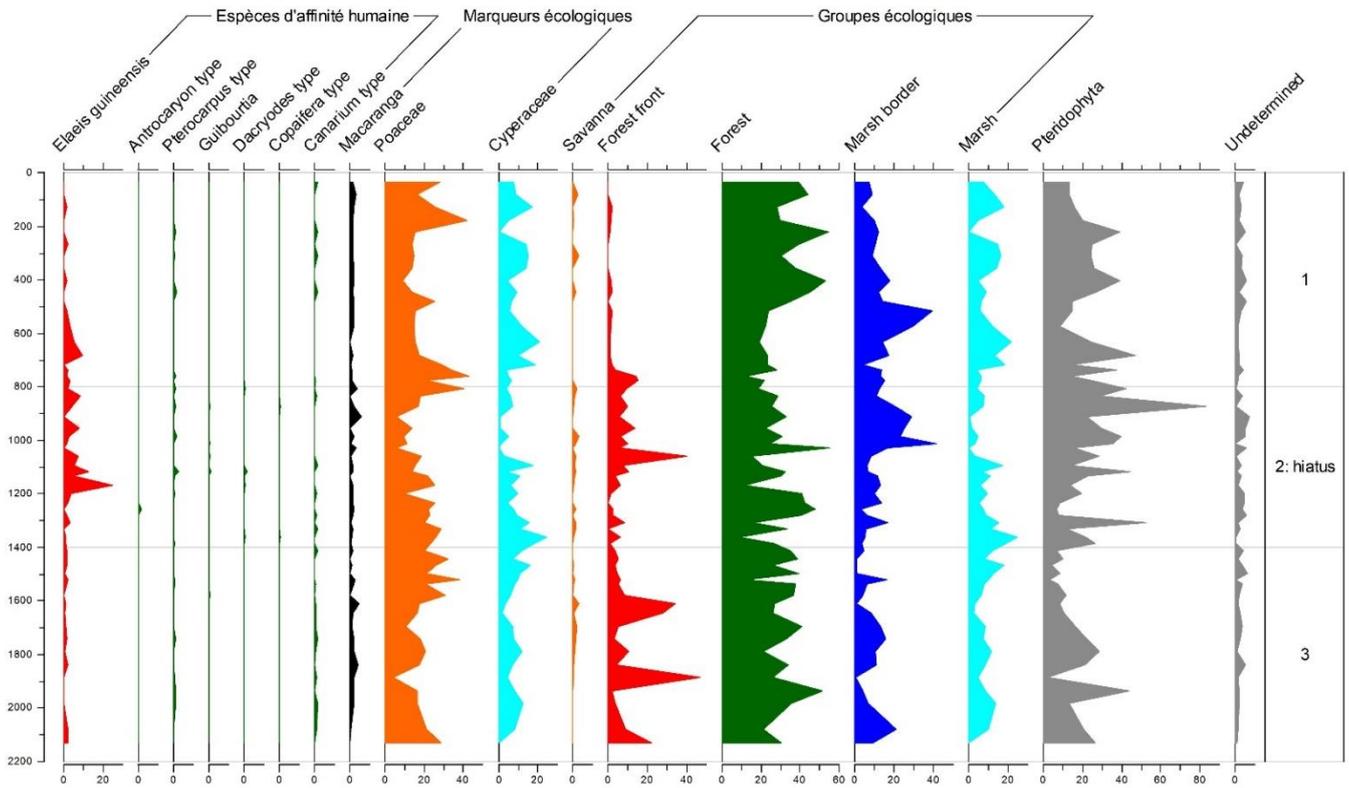


Fig. 37 : Diagramme pollinique du marais *Paurosa*. Mise en évidence des taxons d'affinité humaine. Taxons polliniques les plus communs (>2% de la somme pollinique sans les Ptéridophytes) et zones polliniques. Le pourcentage des Ptéridophytes est calculé sur l'ensemble des pollens et spores de Ptéridophytes.

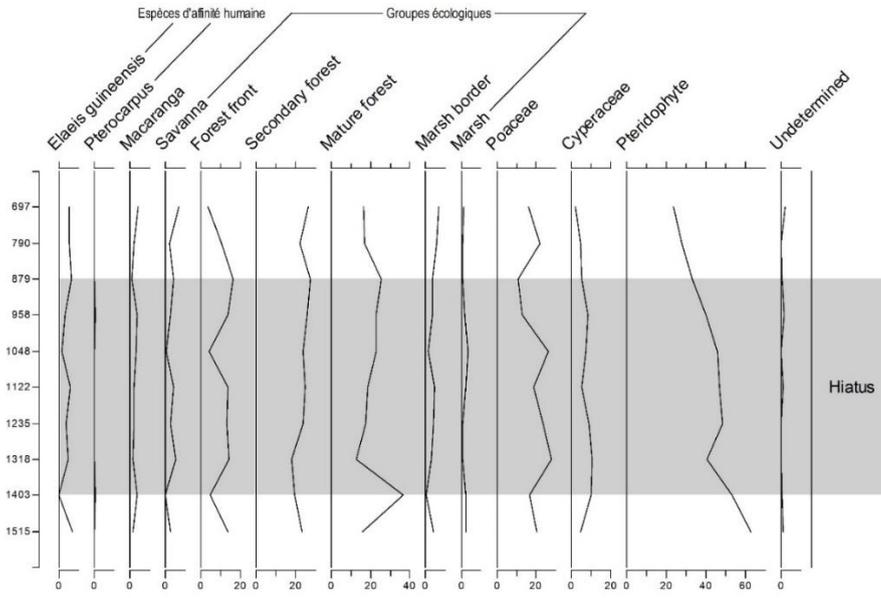


Fig. 38 : Diagramme pollinique du marais *Citron* au hiatus. Taxons polliniques les plus communs (>2% de la somme pollinique sans les Ptéridophytes) au *hiatus*. Le pourcentage des Ptéridophytes est calculé sur l'ensemble des pollens et spores de Ptéridophytes.

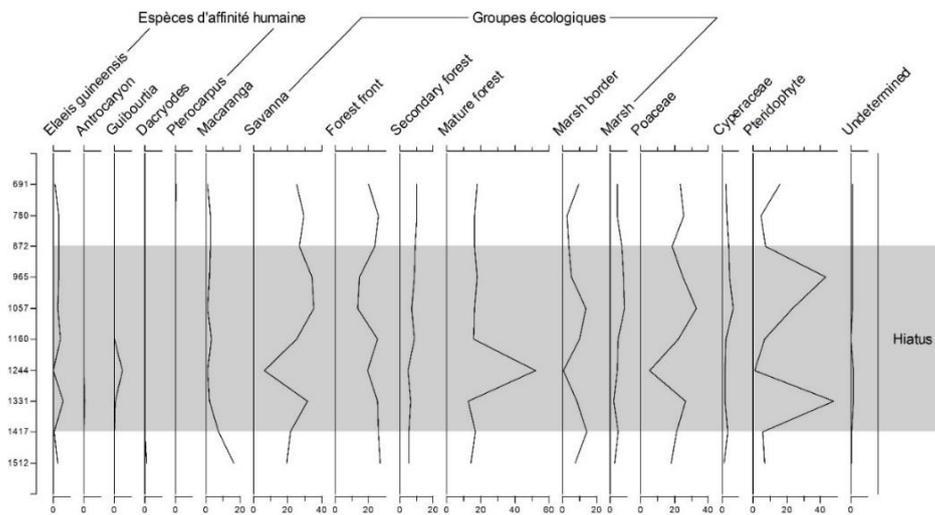


Fig. 39 : Diagramme pollinique du marais *Tortue-savane* au hiatus. Taxons polliniques les plus communs (>2% de la somme pollinique sans les Ptéridophytes) au *hiatus*. Le pourcentage des Ptéridophytes est calculé sur l'ensemble des pollens et spores de Ptéridophytes.

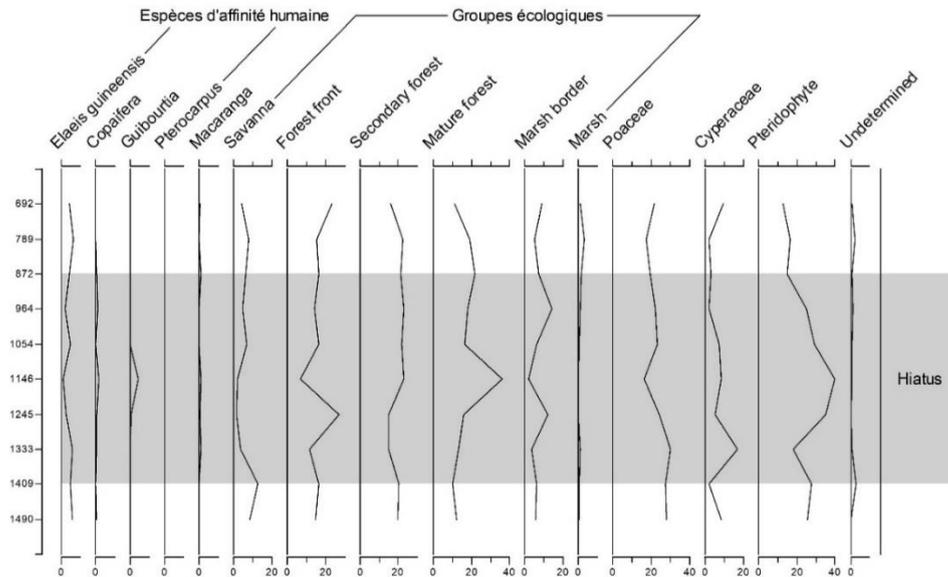


Fig. 40 : Diagramme pollinique du marais *Vitex* au hiatus. Taxons polliniques les plus communs (>2% de la somme pollinique sans les Ptéridophytes) au *hiatus*. Le pourcentage des Ptéridophytes est calculé sur l'ensemble des pollens et spores de Ptéridophytes.

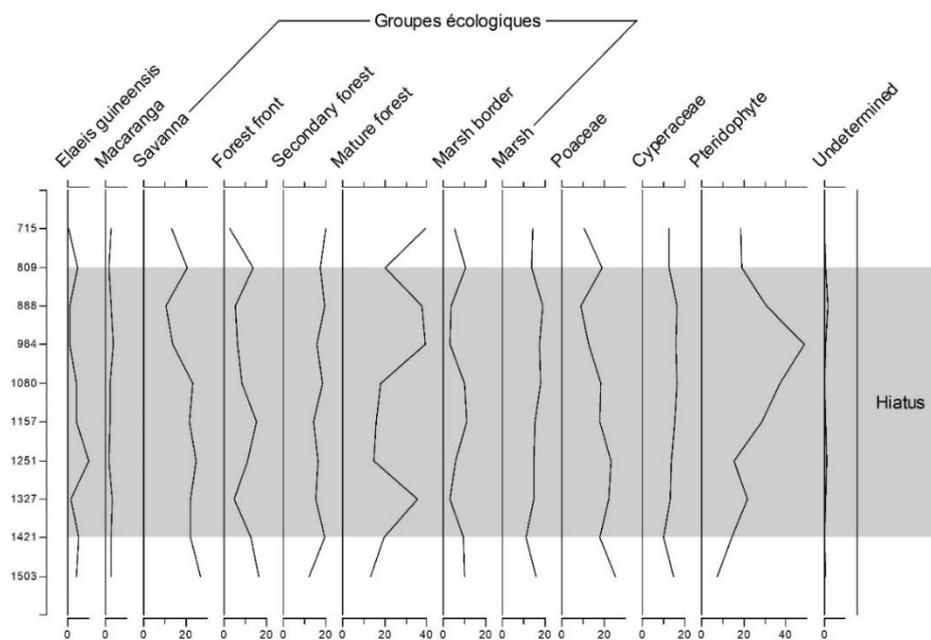


Fig. 41 : Diagramme pollinique du marais *Yao* au hiatus. Taxons polliniques les plus communs (>2% de la somme pollinique sans les Ptéridophytes) au *hiatus*. Le pourcentage des Ptéridophytes est calculé sur l'ensemble des pollens et spores de Ptéridophytes.

Nous nous sommes aussi intéressés aux proportions polliniques de ces taxons d'usage anthropique pendant le *hiatus*, et *hors-hiatus* afin de comparer leurs enregistrements dans les spectres polliniques lorsque les Bantous sont présents avec la période supposée d'absence de ces populations dans le milieu. Les résultats sont renseignés dans le tableau 4. Pour les sites de *Lopé 2* et *Paurosa* la valeur pour chaque taxon avant et après le hiatus est obtenue à partir de la moyenne des pourcentages sur ~200 ans, un pas de temps minimal pour apprécier le potentiel développement des espèces végétales lors des phases de colonisation ou de successions végétales associées à des périodes de climat favorable (Maley, 2004), comme c'est le cas dans les périodes qui encadrent le hiatus à la Lopé (comme signalé précédemment, cf Chapitre 2). Pour les quatre autres sites les valeurs avant et après le *hiatus* correspondent à la moyenne des quelques valeurs disponibles qui encadrent le hiatus.

Tableau 4: Proportion (valeurs moyennes) des espèces d'usage anthropique dans les assemblages polliniques de la Lopé à peu près 200 ans avant, pendant et 200 ans après le *hiatus*. Ici, seuls sont représentées les valeurs des sites *Lopé 2* et *Paurosa*.

Sites	Espèces	ante_hiatus	hiatus	post_hiatus
L o p é 2	<i>Elaeis guineensis</i>	1.57752851	3.60791309	6.20223864
	<i>Antrocaryon</i>	0.31288627	0.09718679	0
	<i>Copaifera</i>	1.33195251	1.05018999	0.84214003
	<i>Guibourtia</i>	0.6835614	1.26551353	0.83732057
	<i>Canarium</i>	0	0.1907363	0.19961722
	<i>Coula edulis</i>	0.06644518	0	0
	<i>Dacryodes</i>	0.37742301	0.84389241	0.6577161
	<i>Pterocarpus</i>	1.05023489	0.22668162	0.07268081
P a u r o s a	<i>Elaeis guineensis</i>	0.99579397	3.62515941	2.7990463
	<i>Antrocaryon</i>	0	0.04965243	0.0151699
	<i>Copaifera</i>	0	0.04066958	0
	<i>Guibourtia</i>	0.09311301	0.11914021	0.03033981
	<i>Canarium</i>	0.09185901	0.29181736	0.04159734
	<i>Coula edulis</i>	NA	NA	NA
	<i>Dacryodes</i>	0	0.14584575	0.0151699
	<i>Pterocarpus</i>	0.12805249	0.29552679	0.13652913

Les résultats semblent montrer qu'il n'y a pas de différence flagrante entre les valeurs moyennes de chaque taxon d'usage anthropique avant, pendant et après le hiatus quel que soit le site choisi. Pour vérifier ce résultat de façon statistique nous avons effectué une Anova puis

un test de Tukey pour comparer les moyennes. En exemple, la Fig. 42 représente les valeurs moyennes d'*Elaeis guineensis* à *Paurosa*, avant, pendant et après le hiatus. Les tests confirment qu'il n'y a pas de différence significative entre les moyennes, et ceci pour l'ensemble des espèces testées (cf. Annexe 5).

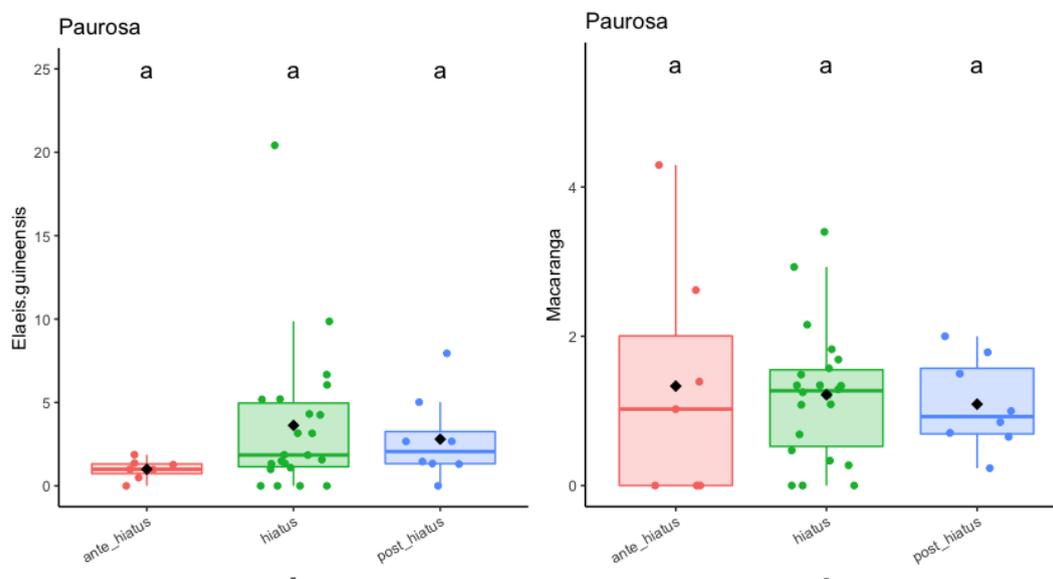


Fig. 42. Distribution des pourcentages d'*Elaeis guineensis* et de *Macaranga* dans les comptages de *Paurosa*, avant, pendant et après le hiatus à l'aide de boxplot (premier quartile au troisième quartile, coupé par la moyenne). Les lettres (a) indiquent la non significativité des différences entre chaque moyenne d'après le test de Tukey.

Les tableaux des tests de Tukey pour les sites de *Paurosa* et *Lopé 2* sont disponibles en annexe de cette thèse.

3.3. Dynamique forestière et distribution des espèces d'usage anthropique à la Lopé

Des analyses de correspondance (AC) ont été faites sur l'ensemble des données polliniques (les mêmes que pour les diagrammes polliniques) depuis 2000 ans BP pour les sites de *Lopé 2* et *Paurosa*, d'une part et autour du hiatus dans les quatre autres sites, d'autre part.

Au site de *Lopé 2*, les axes 1 et 2 de l'AC expriment 40,6% de l'inertie totale (Fig. 43). L'axe 1 montre une opposition entre des taxons typiques d'un milieu marécageux ouvert, comme le montre le développement de taxons de bordure de marais tels que les Tiliaceae,

Raphia et la présence de Poaceae, sur la partie négative de l'axe, et un milieu forestier fermé avec le développement de taxons tels que *Cassia-type*, Sterculiaceae, Euphorbiaceae, Caesalpiniaceae, sur la partie positive de l'axe. Dans le premier groupe, la distribution est expliquée par la fréquence des Cyperaceae, *Uapaca*, *Elaeis guineensis*, les Poaceae et Tiliaceae et pour le second groupe par *Guibourtia*, Apocynaceae, Rubiaceae, Mimosaceae et *Pseudoprosopis-type*. L'axe 1 semble montrer un gradient d'enforestement du milieu avec des espèces caractéristiques d'un milieu ouvert en mosaïque de forêt-savane (Poaceae, *Elaeis guineensis*, *Cola-type* et Annonaceae) sur la partie négative de l'axe qui évoluent vers des espèces de milieu forestier (Caesalpiniaceae, Euphorbiaceae, Sterculiaceae) sur la partie positive de l'axe.

L'axe 2 semble montrer une opposition entre un milieu forestier perturbé avec des taxons tels que des Caesalpiniaceae, Irvingiaceae, Flacourtiaceae, *Elaeis guineensis* et *Macaranga-type*, sur la partie négative de l'axe, et un milieu ouvert en mosaïque de forêt-savane avec des espèces telles que Poaceae et *Alchornea-type*. Dans le premier groupe, la distribution est expliquée par la fréquence d'*Elaeis guineensis*, *Guibourtia*, *Raphia* et des Irvingiaceae et pour le second groupe par la grande fréquence d'*Uapaca*, *Alchornea*, Fabaceae. L'axe 2 semble montrer l'évolution d'un milieu forestier perturbé vers un milieu en mosaïque de forêt-savane.

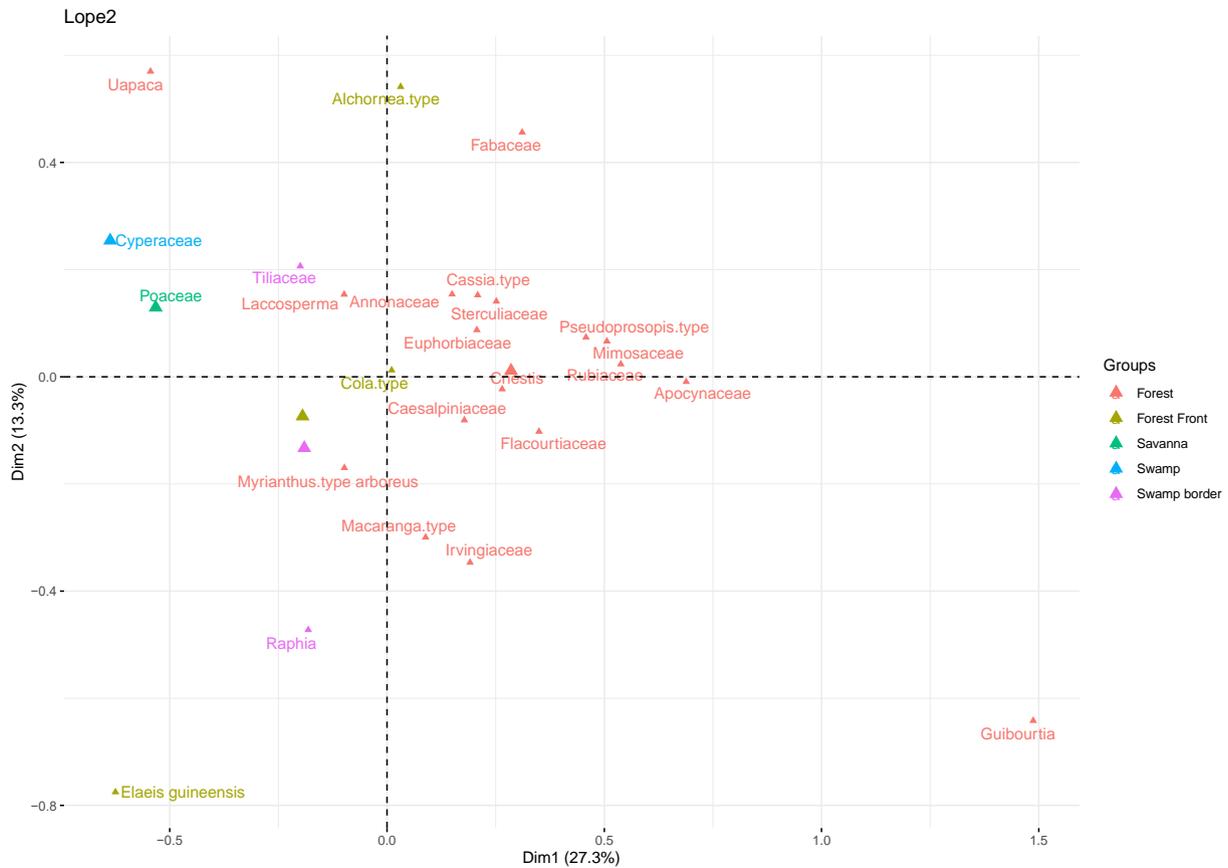


Fig 43: Distribution des taxons polliniques selon les axes 1 et 2 de l'analyse de correspondance appliquée aux assemblages polliniques du site de *Lopé 2* depuis 2000 ans BP.

Au site de *Paurosa*, les axes 1 et 2 de l'AC expriment 42,2% de l'inertie totale (Fig. 44). Ici, l'axe 1 montre une opposition entre un milieu en mosaïque de forêt-savane avec des espèces telles que *Caesalpinaceae*, *Rubiaceae*, *Cassia-type*, *Fabaceae* et des *Poaceae*, sur la partie négative de l'axe, et des espèces de milieux marécageux ouverts avec des taxons tels qu'*Elaeis guineensis*, *Alchornea-type*, *Cola-type* et surtout *Uapaca*, sur la partie positive de l'axe. L'axe 1 semble montrer un changement de la couverture forestière adjacente au marais avec l'installation d'espèces pionnières autour de celui-ci.

L'axe 2 semble montrer une opposition entre un milieu ouvert en mosaïque de forêt-savane avec des espèces telles que *Coelocaryon preussi-type*, *Euphorbiaceae*, *Cnestis* et des *Poaceae*, sur la partie négative de l'axe, et des espèces de milieux fermés avec des *Caesalpinaceae*, des *Mimosaceae*, *Flacourtiaceae* et *Rubiaceae*, sur la partie positive de l'axe. Dans le premier groupe, la distribution est expliquée par la fréquence d'*Alchornea-type*, *Cola-*

type, *Elaeis guineensis* et *Cnestis* et pour le second groupe la distribution est expliquée par la grande fréquence d'*Uapaca*, Fabaceae, Annonaceae et Apocynaceae. L'axe 2 semble montrer une fermeture du site avec l'évolution de formations végétales pionnières vers des taxons de forêt mature.

Dans les autres sites en milieu ouverts à savoir *Vitex*, *Citron*, *Tortue-savane* et *Yao*, les résultats des AC sur les données polliniques autour du *hiatus* archéologique ne permettent pas de dégager une réponse marquée de la végétation qui pourrait distinguer la période du hiatus des périodes hors-hiatus.

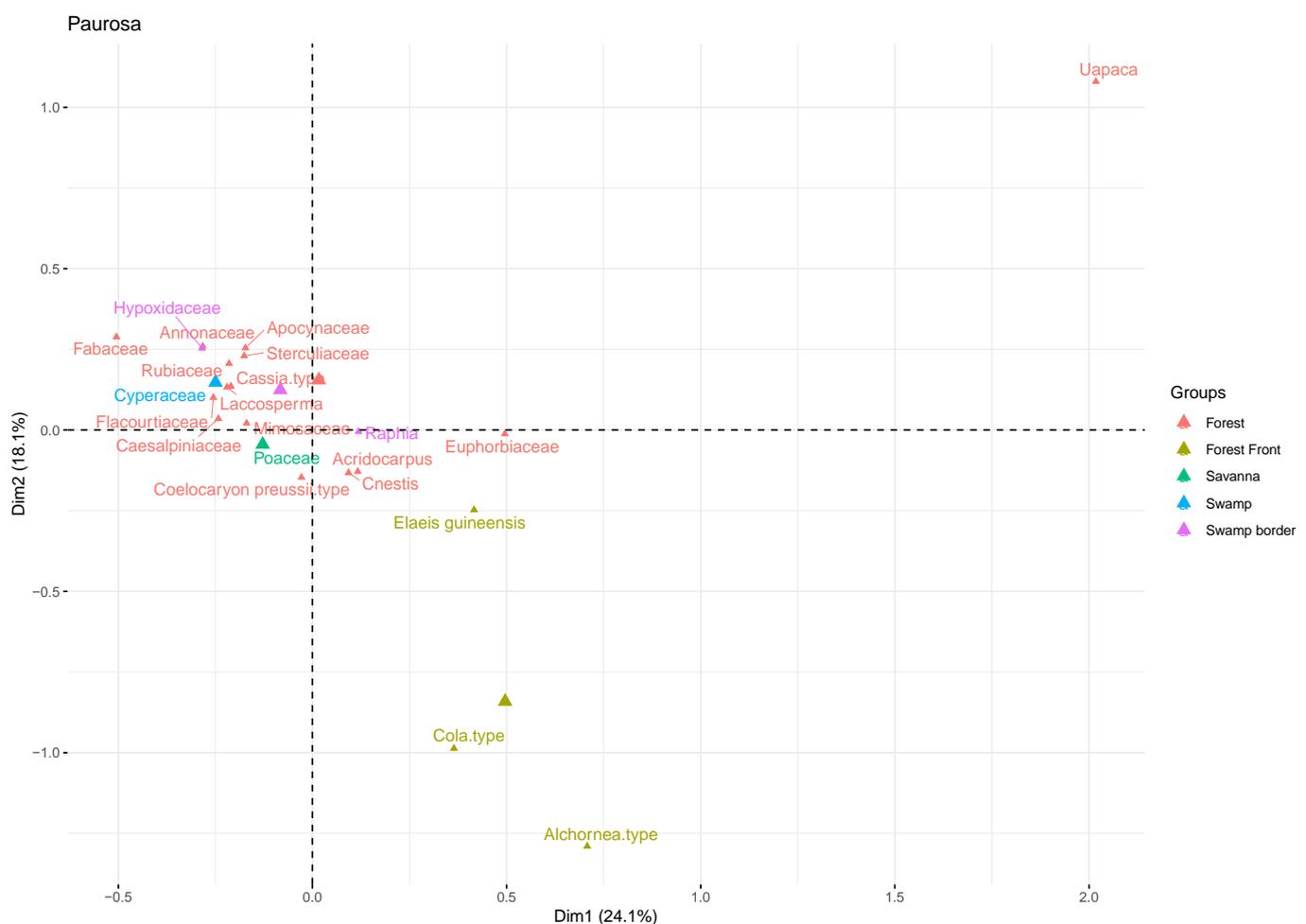


Fig. 44: Distribution des taxons polliniques selon les axes 1 et 2 de l'analyse de Correspondance appliquée aux données polliniques du site de *Paurosa* depuis 2000 ans BP.

Afin de comparer *Lopé 2* et *Paurosa* et voir si un changement était enregistré statistiquement durant le hiatus nous avons établi une AC commune (Fig. 45) et représenté les axes 1 et 2 selon leur distribution temporelle (Figure 46). L'axe 1 confirme la tendance observée pour les deux AC faites séparément, c'est-à-dire une réponse très marquée d'*Uapaca* vis-à-vis des autres taxons.

Par contre l'Axe 2 est intéressant parce qu'il sépare bien les groupes écologiques et confirme l'opposition entre les taxons forestiers et ceux liés au marais et à sa bordure. Ainsi, sur la partie négative de l'axe 2 se regroupent essentiellement les espèces forestières, à savoir des espèces de forêts matures (Mimosaceae, Fabaceae, Rubiaceae, Flacourtiaceae et Caesalpiniaceae) et des espèces pionnières (*Cola*-type, *Alchornea*-type) et sur la partie positive de l'axe nous avons les Cyperaceae et Poaceae qui évoluent dans le marais et les *Raphia*, *Laccosperma* et les Hypoxidaceae qui poussent sur sa bordure. Le positionnement d'*Elaeis guineensis* sur la partie positive de l'axe, avec les espèces liées au marais, suggère une affinité de ce taxon aux milieux humides marécageux dans les sites de la Lopé.

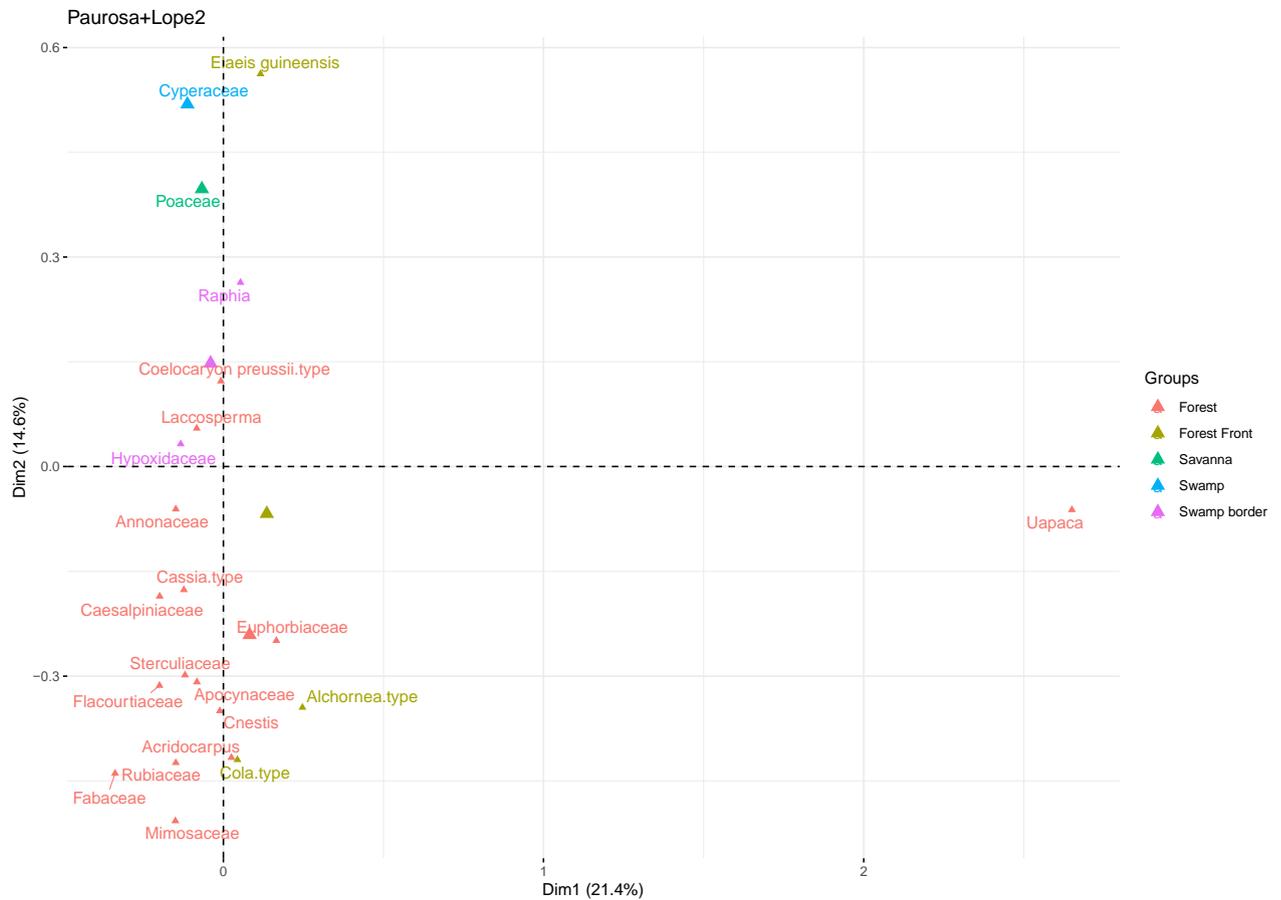


Fig. 45 : Distribution des taxons polliniques selon les axes 1 et 2 de l'analyse de correspondance appliquée aux assemblages polliniques des sites de *Lopé 2* et *Paurosa* depuis 2000 ans BP.

Par ailleurs, la représentation temporelle des axes 1 et 2 des AC confirme qu'il n'y a pas de réponse franche de la végétation à la Lopé pendant la période sans Homme (Figure 46) a part une phase durant laquelle *Uapaca* augmente clairement.

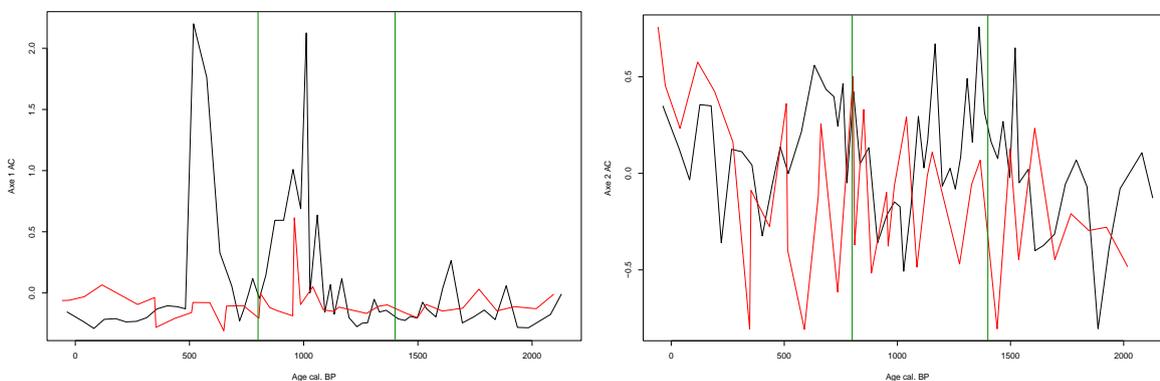


Fig. 46 : Représentation temporelle des axes 1 et 2 des AC depuis 2000 ans BP. En noir les axes 1 et 2 de l'AC faite sur les données de *Paurosa*, en rouge ceux sur *Lopé 2* et en vert la période du hiatus.

4. Discussion

4.1. Inventaire floristique autour des sites et présence des espèces d'usage anthropique pendant le *hiatus*

Certaines des espèces d'usage anthropique retenues pour la présente étude ont déjà fait l'objet de quelques études, notamment archéologiques, pour la détermination de l'impact de l'Homme sur les écosystèmes forestiers du Gabon et plus largement d'Afrique Centrale Atlantique (Oslisly et al., 2007, 1996; Oslisly and White, 2000) (Oslisly et al., 2007; Oslisly et White, 1996; 2000). Toutes ces espèces sont présentes aussi bien actuellement dans la flore (cf. relevés floristiques en Annexes) que durant le hiatus à travers les comptages polliniques. L'occurrence continue de la majorité de ces taxons (à l'exception de *Coula edulis*) dans les sites de *Lopé 2* et *Paurosa* pendant le hiatus archéologique d'occupation humaine, pourrait être le fait de conditions locales favorables à leur maintien ou bien qu'elles ne soient pas forcément liées à la présence humaine sur le site.

Concernant l'occurrence d'*Elaeis guineensis* et de *Copaifera* dans la majorité des sites, aussi bien actuellement que durant le hiatus, on peut l'expliquer dans le cas d'*Elaeis guineensis*, par sa (i) plasticité écologique, d'une part, qui lui permet de se développer dans la majorité des habitats de la Lopé et de s'adapter aux variations locales d'humidité. En effet, on retrouve cette espèce aussi bien en lisière de forêt, en bordure de marais, dans la ripisylve, quelque peu en

savane ou dans les trouées forestières (White et Abernethy, 1997; observations personnelles lors des relevés floristiques en octobre 2016). Une autre explication serait le (ii) caractère pionnier de cette espèce qui tend à proliférer lors d'une ouverture du milieu. Cette dernière hypothèse implique une ouverture du milieu qui pourrait se vérifier aussi bien au hiatus qu'actuellement dans la majorité des sites étudiés. L'ouverture du milieu se vérifie aisément de nos jours dans tous les sites étudiés (Cf. données satellite Henga-Botsikabobe *et al.* 2020) mais aussi durant le hiatus ou on assiste au remplacement d'une végétation de forêt mature ombrophile par une végétation pionnière dans les sites de milieux ouverts (cf. Chapitre 2).

Copaifera quant à lui, est un arbre massif et grand, pouvant atteindre 65 mètres de hauteur avec une inflorescence en épis et restreint à la forêt mature à la Lopé (White et Abernethy, 1997). La présence de son pollen dans la majorité des sites étudiés aussi bien à l'actuel qu'au hiatus (Tableau 3), suggère que le bloc forestier n'a pas été impacté, sinon très peu, aussi bien au hiatus que de nos jours et probablement depuis la reprise forestière signalée à 2000 ans BP à la Lopé.

4.2. Diagrammes polliniques et évolution des abondances des espèces d'usage anthropique à la Lopé

L'observation du diagramme pollinique de *Lopé 2* depuis 9000 ans BP montre que les taxons d'usage anthropique semblent évoluer au rythme des variations d'humidité du milieu. En effet, pendant les périodes qui ont été documentées dans la région comme présentant une faible humidité on remarque que les niveaux de ces taxons baissent, comme on peut l'observer pendant la crise forestière documentée entre 3000 et 2000 ans BP ; puis augmentent dans les spectres polliniques lorsque les conditions d'humidité augmentent à la suite de précipitations régulières comme celles documentées au site forestier de *Nguène*, au Gabon, depuis 2000 ans BP à nos jours (M'Voubou Makaya, 2005; Ngomanda et al., 2007, 2009).

Cependant, le chapitre 2 de ce manuscrit a plutôt mis en évidence une alternance de phases d'ouverture et de fermeture du milieu depuis 2000 ans BP à la Lopé. Ainsi, la période du *hiatus* archéologique (1400-800 ans BP), a connu une dynamique forestière caractérisée par une avancée des taxons pionniers sur le domaine savanicole (cf. chapitre 2). Cette période a correspondu à une augmentation de la fraction minérale dans les dépôts palustres de la Lopé consécutive à un changement dans le régime des précipitations qui a conduit à une baisse

d'humidité des marais (Bremond et al. 2021). La période du hiatus archéologique est une phase de perturbation des forêts de la Lopé qui s'est matérialisée par un changement de la couverture arborée perceptible aussi bien dans les sites de milieu ouvert tels que *Paurosa*, *Yao*, *Vitex*, *Citron* et *Tortue-savane* (qui ont montré le développement de taxons pionniers) que dans les sites de milieu fermé tel que *Lopé 2* avec le développement de *Macaranga* qui atteint un pic de 9% autour de 1000 ans BP (cf. fig. 20, Chapitre 2).

Le pic de *Macaranga* de ~9% autour de 1000 ans BP au site de *Lopé 2* serait donc le témoignage de cette perturbation climatique qui a probablement ouvert le bloc forestier car, rappelons-le, *Macaranga* est un *gap-colonizer* qui se développe dans les trouées forestières. En outre, cette ouverture du milieu est corroborée par l'augmentation des niveaux d'*Elaeis guineensis* (observable autour de 1000 ans BP). Il a aussi été signalé une augmentation des niveaux d'*Elaeis guineensis* dans les spectres polliniques du lac Sinnda (au Congo voisin) autour de 1000 ans BP, et qui a été interprétée comme une évidence de l'action anthropique sur le milieu (Vincens et al., 1998), bien que ce taxon ait souvent été associé à des phases d'ouverture temporaire du bloc forestier (Elenga et al., 1996; Reynaud-Farrera et al., 1996).

Origine et évolution d'*Elaeis guineensis* à la Lopé

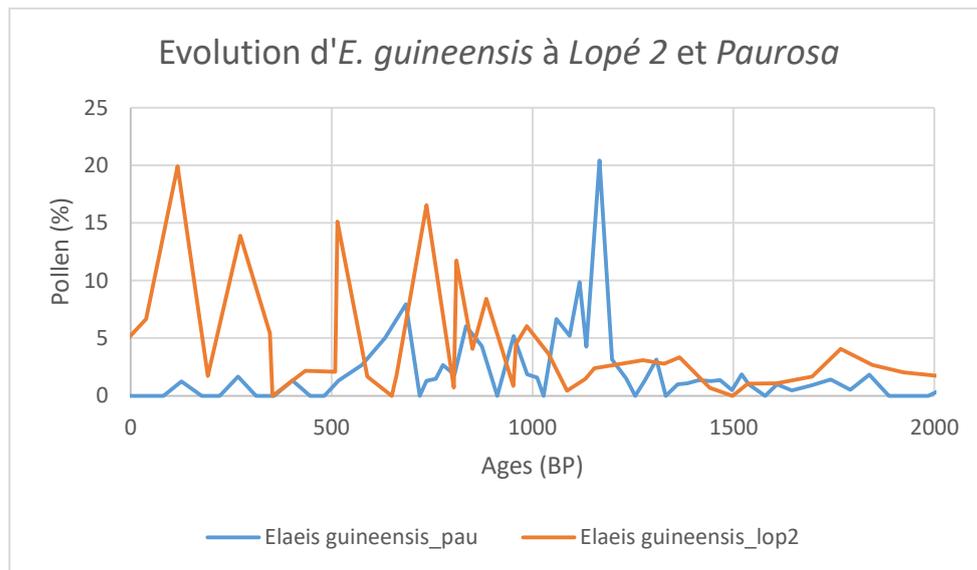


Figure 47 : Evolution d'*Elaeis guineensis* dans les sites de *Lopé 2* et *Paurosa* depuis 2000 ans BP.

Elaeis guineensis est présent au PNL depuis au moins 9000 ans BP, comme l'indique le diagramme pollinique de *Lopé 2* (fig.20). L'évolution comparée d'*E. guineensis* au site forestier de *Lopé 2* et au site en mosaïque de forêt-savane de *Paurosa* permet de comprendre le comportement de cette espèce dans ces différents milieux (Fig. 47). Contrairement aux autres taxons d'usage anthropique, (i) *E. guineensis* se développe lorsque le milieu s'ouvre, comme on peut le voir pendant la dernière grande crise forestière mentionnée précédemment au site de *Lopé 2* (cf. Figure 20 entre 3000 et 2000 ans BP) ou pendant des phases sèches telle que celle observée à *Paurosa* entre 1700 et 700 ans BP (Kom et al., 2018) et qui a favorisé le développement d'une végétation de milieux ouverts (avec des taxons tels qu'*Alchornea*-type, *Elaeis guineensis*, et *Cola*-type) entre 1200 et 700 ans BP (cf. Fig. 22, diagramme pollinique *Paurosa*) ; et (ii) il se raréfie lorsque le milieu se referme. Il suit donc une évolution inverse de celle des autres taxons d'intérêt humain.

Cette évolution est probablement liée au caractère essentiellement pionnier d'*Elaeis guineensis* dans le bloc forestier africain, tel que suggéré au lac Ossa, au Sud-Ouest Cameroun (Reynaud-Farrera et al., 1996), alors que les autres taxons d'usage anthropique sont des taxons forestiers (White et Abernethy, 1997 ; Cf. relevés floristiques Henga-Botsikabobe et al. (2020)).

L'appartenance au domaine forestier des taxons d'usage anthropique sélectionnés pour cette étude (à l'exclusion d'*Elaeis guineensis*) pourrait être l'explication de leurs faibles enregistrements dans les assemblages polliniques des sites en milieux ouverts (*Paurosa*, *Citron*, *Yao*, *Vitex* et *Tortue-savane*) alors qu'ils atteignent des valeurs plus notables au site forestier de *Lopé 2*.

Des deux périodes de prolifération d'*E.guineensis* au PNL susmentionnées à savoir la (i) dernière grande crise forestière (entre 3000 et 2000 ans BP) et durant le (ii) *hiatus* (entre 1400 et 800 BP) dans les sites de milieux ouverts (à l'instar du site de *Paurosa*), seule la première a été caractérisée par une ouverture du milieu bien enregistré dans les assemblages polliniques de tous les sites de la région (Giresse et al., 2018, 2020; Maley, 2001, 2002), tandis qu'on a plutôt assisté à un changement de la couverture forestière aussi bien dans les sites en milieux ouverts qu'en milieux fermés pendant la période du hiatus. On assiste donc, durant le hiatus, à l'installation de taxons pionniers à la lisière, voire au sein même des marais en milieu ouvert (cf. chapitre 2) et au développement de taxons caractéristique d'une perturbation du milieu au site de *Lopé 2*. Ces changements de la couverture arborée seraient le résultat d'une perturbation climatique telle que susmentionné et qui correspond probablement à l'anomalie climatique médiéval (MCA, entre 1100 et 800 ans BP).

A la *Lopé*, la dernière grande crise forestière (3000-2000 ans BP) a coïncidé avec l'arrivée massive de populations Bantous de l'âge du fer ancien (2500-1400 ans BP), qui a probablement eu un impact sur le bloc forestier (Oslisly et al., 1999). Par ailleurs, la chute des niveaux d'*Elaeis guineensis* après 2000 ans BP au site de *Lopé 2*, coïncide avec le retour des conditions humides dans certains sites forestiers de la région tel qu'indiqué au lac Barombi Mbo, au Cameroun (Lebamba et al., 2010; Maley et Brenac, 1998), au lac *Nguène*, au Gabon, (M'Voubou Makaya, 2005; Ngomanda et al., 2007, 2009) et au marais *Lopé 2* (Obame et al. 2017 ; cf. Chapitre 2). *Elaeis guineensis* a probablement décliné au site de *Lopé 2*, à partir de 2000 ans BP, du fait du retour de conditions favorables plutôt que du fait d'une pression des populations de l'âge du fer.

Les analyses anthracologiques menées à la *Lopé* dans des fosses dépotoirs, à des niveaux datés entre 2500 et 1400 BP, ont révélé de nombreux restes de charbons de *Pterocarpus soyauxii*, *Coula edulis*, *Canarium schweinfurthii*, *Antrocaryon klaineanum*, *Copaifera* et *Elaeis guineensis* (Oslisly et al., 1999). Bien que les restes d'*E. guineensis* dans ces fosses démontrent

la consommation de cette ressource alimentaire par ces populations, les hauts niveaux de ce taxon dans les spectres polliniques contemporains à ces populations (entre 3000 et 2000 ans BP, cf. diagramme pollinique *Lopé 2*) suggèrent une consommation, voire une gestion parcimonieuse de cette espèce par ces métallurgistes. Ce qui semble conforter l'hypothèse d'une protoculture d'*Elaeis guineensis* héritée des populations néolithiques qui ont précédé ces métallurgistes (Oslisly, 2001; Oslisly et al., 1999). Par ailleurs, le maintien d'*Elaeis guineensis* depuis 800 ans BP au site *Lopé 2* alors que ce taxon a décliné dans la majorité des sites au Gabon à partir de cette date à l'exemple des lacs *Nguène* et *Maridor* (Ngomanda et al., 2009) et du lac *Kamalété* (Ngomanda et al., 2005, 2007) suggère que ce taxon est local au marais *Lopé 2* et aurait proliféré à la suite de l'ouverture du milieu à ~1000 ans BP (cf. Fig. 20) et aurait aussi probablement profité de conditions édaphiques favorables à son développement autour du marais sans que les Bantous aient eu besoin de le maintenir. Ceci nous amène à la conclusion que dans la région, *E. guineensis* aurait une origine essentiellement naturelle et les Bantous ont probablement contribué à son maintien, voire sa dispersion. Cette hypothèse d'une dissémination secondaire d'*Elaeis guineensis* par l'Homme après 2500 ans BP a déjà été suggéré au lac Ossa, au Sud-Ouest Cameroun (Reynaud-Farrera et al., 1996).

4.3. Dynamique forestière et distribution des espèces d'usage anthropique à la Lopé

Les AC appliquées aux données polliniques des sites de *Lopé 2* et *Paurosa* ont permis de mettre en évidence la dynamique de la végétation à la Lopé depuis 2000 ans BP. Il ressort de ces analyses que les espèces évoluant dans le marais et sa périphérie se distinguent nettement de celles appartenant au milieu forestier et/ou savanicole. Ce résultat n'est pas aussi tranché lorsque les AC sont restreints à la période du hiatus. Ainsi, à *Vitex*, *Yao*, *Citron* et *Tortue-savane* à l'instar des sites de *Paurosa* et *Lopé 2* la végétation n'a montré aucune réponse franche pendant le hiatus d'occupation humaine, bien que la végétation riveraine est quelque peu variée dans les sites de milieux ouverts. L'affinité écologique des espèces semble être la principale contrainte de distribution des espèces végétales et non celle induite par l'Homme, comme l'ont montré les valeurs du signal isotopique ($\delta^{13}\text{C}$) des marais de la Lopé et la distribution des taxons floristiques qui reflétaient plus un gradient d'humidité du milieu, donc une affinité au

marais, plutôt qu'un gradient d'ouverture ou de fermeture du site à proprement parler (Henga-Botsikabobe et al. 2020 ; Bremond et al. (2021) ; cf. Chapitre 2).

Quelques exceptions à l'affinité écologique comme moteur de la distribution des espèces existent : c'est le cas (i) des espèces présentant une grande plasticité écologique, à l'exemple d'*Elaeis guineensis* et (ii) celles présentant une grande représentativité dans les assemblages polliniques du fait d'une forte association, *sensu* Davis (1984), entre le pollen et la plante source, c'est le cas de *Uapaca*. En effet, ce dernier taxon pollinique est fortement associé à la plante source dans les assemblages polliniques de surface à la Lopé (Henga-Botsikabobe *et al.*, 2020).

Dans le premier cas, *E. guineensis* est associé à la bordure du marais au site de *Lopé 2*, comme le montre les résultats des AC, ce qui pourrait justifier sa persistance dans les assemblages polliniques de ce site forestier jusqu'à nos jours alors qu'il a disparu dans la majorité des sites forestiers du Gabon depuis 800 ans BP. La raison du maintien de ce taxon au site de *Lopé 2* pourrait être des conditions édaphiques favorables en bordure de marais (comme susmentionné) et un positionnement favorable, propice à une production pollinique optimale dans le marais. Cette hypothèse d'un positionnement favorable de ce taxon se vérifie au site de *Paurosa*, où *Elaeis guineensis* appartient à la ripisylve et voit ses taux augmenter dans les spectres polliniques lorsque cette ripisylve envahit le marais (cf. Chapitre 2 ; cf. diagramme pollinique *Paurosa* au *hiatus* (Fig. 22)).

En ce qui concerne *Uapaca*, une étude sur la pluie pollinique actuelle à la Lopé (Henga-Botsikabobe *et al.*, 2020) a permis de mettre en évidence, à partir des indices de Davis, la forte association entre le taxon pollinique et la plante source à la Lopé, entraînant une surreprésentation de ce taxon dans les assemblages polliniques. Cette situation explique le signal très marqué d'*Uapaca* dans les AC à *Lopé 2* et *Paurosa*.

4.4. Évolution de la végétation pendant le *hiatus* archéologique : évolution régionale versus évolution à la Lopé

Les études paléoécologiques menées au sud du PNL, au lac *Kamalété*, en mosaïque de forêt-savane, ont permis de mettre en évidence les principaux changements de végétation dans ce site durant la période du *hiatus* (Ngomanda et al., 2005, 2007). Il était intéressant de suivre

l'évolution des abondances des taxons d'usage anthropique dans ce site afin de la comparer aux enregistrements polliniques obtenu dans la partie nord du Parc, dans le cadre de notre étude.

L'observation de la zone pollinique Ka2 (entre ~1300 et ~600 ans BP), du diagramme pollinique de la carotte de *Kamalété*, montre que : (i) les taxons pionniers tels qu'*Elaeis guineensis* et *Alchornea* se développent durant le hiatus; (ii) *Macaranga* enregistre ses plus hauts niveaux durant cette phase indiquant, comme à *Lopé 2*, une perturbation des forêts autour du site ; (iii) on a une baisse des taxons forestiers, en l'occurrence des taxons de forêt mature (Caesalpiniaceae, Mimosaceae) mais aussi des taxons d'usage anthropique tels que les Burseraceae, *Coula edulis* et *Irvingia gabunensis*. Cette baisse a été attribuée à un allongement de la durée de la saison sèche (Ngomanda et al., 2005, 2007).

Ainsi, l'évolution de la végétation décrite pour le site en mosaïque de forêt-savane de *Kamalété*, au sud du parc, présente des similitudes avec l'évolution des sites en mosaïque de forêt-savane au nord de celui-ci (à l'exemple du site de *Paurosa*) et quelque peu avec des sites forestiers (à l'exemple du site de *Lopé2*) Il en ressort que les sites de la Lopé ont présenté quelques réponses communes durant le *hiatus*, sous l'influence, à priori, de perturbations climatiques ponctuelles.

Par ailleurs, au lac *Nguène*, les niveaux de *Macaranga* restent bas durant le hiatus, tout comme au lac *Sinnda*, dans la vallée du Niari, au Congo voisin (Vincens et al., 1998), et chute progressivement pendant le hiatus au lac Ossa (Reynaud-Farrera et al., 1996). Nous voyons que dans tous ces sites forestiers régionaux la tendance est à de bas niveaux de *Macaranga* pendant le *hiatus* du fait d'une présence forestière importante, à l'exception du site de *Lopé 2*, où on enregistre un pic de ce taxon (9%) autour de 1000 ans BP.

5. Conclusion

Cette étude a tenté, à partir du suivi pollinique de l'évolution d'espèces d'usage anthropique, d'examiner le rôle de l'Homme sur la dynamique de la mosaïque de forêt-savane du Parc National de la Lopé depuis l'Holocène récent. Les résultats montrent que l'évolution de ces espèces d'usage anthropique suit un schéma d'évolution régional essentiellement influencé par les variations d'humidité. En effet, bien que l'empreinte anthropique soit bien documentée dans la région de la Lopé depuis 4000 ans BP, l'Homme ne semble pas avoir impacté, de façon significative, la dynamique forestière des sites au sein et/ou en périphérie desquels il s'est établi, comme l'attestent l'évolution des espèces d'usage anthropique qui ont été l'objet de prélèvements destructifs au sein du bloc forestier par les métallurgistes Bantous mais dont les niveaux n'ont pas significativement évolué en présence ou en l'absence (pendant le hiatus archéologique) de ces populations de l'âge du fer.

Globalement, le hiatus archéologique de présence humaine, entre 1400 et 800 ans BP, a été caractérisé par un épisode de changement du régime des précipitations qui a principalement affecté les sites en milieux ouverts et moins les sites forestiers, entraînant non pas une ouverture du milieu à proprement parler mais plutôt un changement du couvert végétal. Ce changement s'est caractérisé en milieux ouverts par le remplacement d'espèces de milieux fermés par des espèces pionnières (ou héliophiles) dans les forêts riveraines tandis que les sites forestiers ont peu évolué, comme l'indique la permanence du pollen de *Copaifera* (espèce inféodée au milieu forestier mature) dans les spectres polliniques aussi bien au hiatus qu'actuellement dans la majorité des sites forestiers de la région. L'impact sur ces derniers a essentiellement été mis en évidence par l'augmentation des niveaux polliniques d'espèces de milieux perturbés tels que *Macaranga*, *Elaeis guineensis* et *Uapaca* dans les assemblages polliniques des sites de la Lopé.

Chapitre 4

Manuscrit

Synthèse et Conclusions Générales

1. La pluie pollinique à la Lopé

Les assemblages polliniques de surface de 23 marais disséminés dans le nord du PNL nous ont permis d'une part (i) d'établir la pluie pollinique actuelle et d'autre part (ii) de calibrer les enregistrements polliniques dans les archives sédimentaires issues de marais au sein des systèmes en mosaïque de forêt-savane de la Lopé.

Il ressort de notre étude sur la pluie pollinique que les assemblages polliniques issus d'échantillonnages de sols précédemment réalisés dans le PNL (Lebamba et al., 2009) ne sont pas de bons analogues des assemblages polliniques fossiles issus des marais en mosaïque de forêt-savane. Ces marais, qui ont accumulé des milliers d'années d'histoire (Ngomanda, 2005), montrent un potentiel évident pour les reconstructions à long terme de la dynamique de la végétation (Bremond et al. 2021) et ceci d'autant plus que la grande diversité pollinique des taxons forestiers régionaux n'est pas affecté par les processus taphonomiques, ce qui rend possible la détermination des successions végétales (« Forêt mature », « Forêt secondaire », ou « Forêt pionnière ») qui ont eu lieu dans le bassin du Congo au cours des derniers millénaires.

2. Archives sédimentaires palustres et histoire de la végétation à la Lopé

Notre étude sur l'évolution à long terme des systèmes en mosaïques de forêt-savane de la Lopé corrobore les résultats des précédentes études sur l'évolution de la végétation en Afrique Centrale Atlantique tout en relevant quelques particularités inhérentes au caractère palustre de nos archives sédimentaires qui se distinguent nettement des enregistrements lacustres traditionnellement utilisés dans les études paléoenvironnementales en Afrique. La rareté de ces systèmes lacustres dans les écosystèmes forestiers d'Afrique centrale atlantique s'étendant de 4°S à 7°N (Vincens et al., 1999), imposait de trouver des alternatives crédibles qui permettent de retracer fidèlement l'histoire des forêts de la région.

Le Chapitre 1 de ce manuscrit a montré la capacité des marais de la Lopé à enregistrer les caractéristiques végétales actuelles des systèmes complexes en mosaïques de forêt-savane, ce qui nous a confortés dans l'hypothèse de leur aptitude à retranscrire l'évolution à long terme de ces systèmes forestiers. Ainsi, l'étude pollinique de deux carottes *Lopé 2* et *Paurosa*, respectivement en forêt et en mosaïque de forêt-savane, a permis de mettre en évidence la

conquête savanicole progressive depuis 9000 ans BP dans les sites forestiers de la Lopé d'une part et les mouvements de la ripisylve adjacente au marais depuis 2000 ans BP, dans les sites en mosaïque de forêt-savane, d'autre part.

Toutefois, bien que ces archives sédimentaires palustres ont pu reconstituer une histoire de la végétation crédible depuis les derniers millénaires, la variation de leur signal peut constituer une limite aux reconstructions voire aux interprétations paléoenvironnementales. En effet, depuis 3000 ans BP et l'installation permanente des Poaceae et Cyperaceae au sein de la végétation héliophytique des marais de la Lopé, les interprétations des spectres polliniques issus de ces marais sont à prendre avec beaucoup de précautions du fait du changement de signal qui passe de régional à local à partir de cette installation. Ainsi, bien que la diversité spécifique régionale soit préservée (cf. chapitre 1), il se pose le problème de l'origine de la plante source qui peut appartenir soit à la ripisylve adjacente au marais ou au bloc forestier plus général.

Cette question de l'origine de la plante source soulève une autre question qui est celle de savoir quel est réellement le système forestier que nous essayons de reconstituer avec nos spectres polliniques : la végétation riveraine ou le bloc forestier ? En l'absence de paramètres palynologiques importants tels que le *RSAP* (Relevant Source Area of Pollen) pour des taxons importants (*i. e.* des taxons marqueurs de groupes écologiques clés tel qu' *Alchornea cordifolia* pour les espèces pionnières) il est difficile de trancher sur cette question bien que nos résultats suggèrent que ce sont les mouvements de la ripisylve qui sont essentiellement enregistrés dans les archives palustres de milieux ouverts à la Lopé et ceci depuis la mise en place des marais tels que nous les connaissons aujourd'hui autour de 2000 ans BP (Bremond et al. 2021). Cette situation qui a été révélée et décrite dans nos chapitres 1 et 2 montre clairement que les archives sédimentaires palustres ne sont pas les plus aisées à exploiter à des fins de reconstitutions paléoenvironnementales.

3. Présence humaine et évolution de la mosaïque de forêt-savane du PNL

Les traces d'anciennes occupations humaines sont nombreuses au PNL (Clist et al., 1986; Oslisly, 1998; Oslisly et al. 1999;; Oslisly et al., 2007). Il nous a semblé probable que l'établissement humain au sein du bloc forestier aurait perturbé celui-ci. Cette hypothèse s'est appuyée sur la découverte, à la Lopé, de hauts fourneaux de réduction du minerais de fer renfermant des restes de charbons de différentes espèces végétales utilisées pour alimenter ces fourneaux par les métallurgistes Bantou (Broström et al., 2005). De plus, des études précédentes menées au Gabon et au Cameroun ont mis en évidence les relations étroites entre les populations humaines et les forêts avec une forte relation entre la distribution de certaines espèces végétales telles qu'*Elaeis guineensis* et les villages (Oslisly et White, 2000). Cette relation a été testée dans le cadre de la présente thèse par le suivi de l'évolution de certaines espèces d'usage anthropique.

Cette approche du suivi de l'évolution à long terme d'espèces d'intérêt humain par le pollen ne semble pas assez robuste pour conclure seule sur l'impact de l'Homme sur le milieu. En effet, cette méthode s'affranchit de certaines réalités telles que le *prélèvement non destructif*, c'est le cas par exemple pour des essences alimentaires telles que les *Dacryodes* dont le fruit est prélevé sans détruire la plante source d'émission pollinique. Donc si l'approche peut s'avérer efficace voire pertinente dans le cas de *prélèvement destructif* à l'exemple du bois de *Guibourtia* qui a peut-être été très utilisé pour alimenter les hauts-fourneaux à la Lopé (Oslisly et al., 1999), nous voyons, tout de même, qu'elle peut présenter quelques limites. En définitive, cette approche devrait être couplée à d'autres proxies tels que l'étude des macro-charbons pédologiques, qui pourraient en identifiant les espèces brûlées, nous orienter dans le choix des espèces d'affinité humaine à suivre dans les spectres polliniques.

4. Conclusions générales

La structure floristique actuelle des systèmes forestiers en mosaïques de forêt-savane du Parc National de la Lopé (Gabon central) ainsi que son évolution au cours des neuf derniers millénaires ont pu être mis en évidence à partir d'analyses polliniques d'échantillons issus de marais disséminés au sein du parc. Ces marais, qui sont des dépressions humides colonisées par des herbacées, en l'occurrence la grande Cyperaceae *Rhynchospora corymbosa* et des Poaceae, ont été peu utilisées dans les reconstructions paléoenvironnementales dans la région, et ont montré une robustesse à établir : (i) la pluie pollinique au sein de ces systèmes forestiers complexes ; (ii) l'évolution de la mosaïque de forêt-savane du parc et plus largement de l'Afrique centrale atlantique et (iii) le rôle de l'Homme dans cette évolution. Ces archives palustres constituent donc une alternative crédible à la rareté des formations lacustres en Afrique centrale Atlantique.

L'étude sur la pluie pollinique a permis d'obtenir un analogue actuel fidèle aux enregistrements fossiles dans ce type d'environnements complexes avec toutefois de nombreuses particularités inhérentes à l'écologie même de ces marais et qui imposent à la prudence lors de l'interprétation des spectres polliniques. Par exemple, l'emploi traditionnel du ratio AP/NAP pour apprécier le degré d'ouverture du milieu n'est pas rigoureusement applicable dans les marais de la Lopé. En outre, les caractéristiques inhérentes au marais (taille, écologie) donnent lieu à des interprétations fossiles différentes de l'évolution de ces marais. Ainsi les marais en milieux ouverts, de plus petites dimensions, retracent les mouvements d'avancée et de recul de la végétation riveraine à proximité du marais tandis que la carotte issue du marais forestier a montré une stabilité du bloc forestier, qui a très peu varié depuis 2000 ans BP.

Cette étude n'a montré aucune évidence d'une action anthropique notable sur l'évolution de la mosaïque de forêt-savane de la Lopé à partir du suivi de l'évolution d'espèces d'usage anthropique mais tend plutôt à mettre en lumière des variations d'humidité du milieu qui semblent rythmer cette évolution. Cependant, en l'état actuel de nos travaux nous ne pouvons pas qualifier d'insignifiante l'action anthropique sur les formations forestières de la Lopé. En effet, le suivi de l'évolution d'espèces d'affinité humaine dans les spectres polliniques ne semble pas être une méthode suffisante pour conclure sur l'impact anthropique au PNL.

D'autres proxies, tel que l'analyse des charbons sédimentaires, et l'étude des phytolithes pourraient être couplés au pollen pour aider à l'appréciation de l'impact humain sur le milieu.

5. Perspectives

5.1. Estimation de la production pollinique (*PPE*) et du *relevant source area of pollen (RSAP)*

Les plantes émettent des quantités de pollen qui diffèrent d'une espèce à l'autre voire d'une famille à l'autre. L'estimation de la production pollinique d'un taxon est de ce fait une donnée cruciale pour comprendre sa représentativité dans les spectres polliniques. La production pollinique des taxons de la Lopé serait donc une information importante qui aiderait à des reconstructions paléoenvironnementales quantitatives qui contribueraient à la compréhension des spectres polliniques issus de ces milieux complexes en mosaïque de forêt-savane. Malheureusement il n'existe pas aujourd'hui d'informations disponibles, à notre connaissance, sur la production pollinique des taxons de la Lopé et plus largement des principaux taxons évoluant dans les systèmes en mosaïques de forêt-savane d'Afrique centrale atlantique. Il serait intéressant de se pencher sur cette question et travailler sur l'estimation de la production pollinique de taxons majeurs de ces écosystèmes et ceci d'autant plus que l'estimation de la production pollinique est un des paramètres clés des reconstructions quantitatives des paléoenvironnements végétaux (Broström et al., 2005).

Par ailleurs, nos données de relevés floristiques qui nous ont permis de déterminer la distance de chaque taxon floristique à la zone de captage du pollen (*i.e* le marais) sont des informations qui nous aideront à établir un autre paramètre important dans les reconstructions paléoenvironnementales, mais qui n'est pas non plus disponibles pour les principaux taxons de la Lopé: le '*relevant source area of pollen*' (RSAP). Le RSAP peut être défini comme la zone autour du point d'échantillonnage du pollen au-delà de laquelle la relation pollen-végétation ne s'améliore pas (Sugita, 1993). Estimer le RSAP des principaux taxa de la Lopé nous permettra entre autres de mieux appréhender l'échelle spatiale de la dispersion et du dépôt du pollen à la Lopé tel que réalisé par Broström (2005) dans le sud de la Suède. Ces reconstructions seront d'autant plus pertinentes que nous possédons aujourd'hui, grâce à la présente thèse, de bons analogues des écosystèmes fossiles de la Lopé.

5.2. Proposition de protocole préliminaire pour l'établissement du "relevant source area of pollen" à la Lopé

Notre protocole s'appuiera bien entendu sur les données disponibles et accessibles, en l'occurrence les données d'inventaires floristiques et les données de comptages polliniques. Aussi, nous possédons 23 sites qui sont de bons analogues de la végétation fossile de la Lopé (cf. chapitre 1), ce qui nous permettra d'appliquer les résultats obtenus sur la RSAP aux données fossiles et conclure sur les mouvements de la végétation au cours du temps. Nous disposons d'un jeu de 23 comptages polliniques correspondant aux 23 sites et pour ce qui est de la végétation nous avons des parcelles disposées le long de transect de 100 m de la bordure du marais vers la savane et 250 m de la bordure du marais vers la forêt (cf. chapitre 1), ces deux distances sont suffisantes pour apprécier le signal local, extra-local et régional du pollen (Sugita, 1994a). Les paramètres à notre disposition sont donc :

- (i) La distance de la plante source à la bordure du marais (d), qui est obtenu à partir du positionnement de la parcelle concernée, les parcelles étant distantes de 15 m en savane et 100 m en forêt.
- (ii) L'abondance de la plante source au sein de la parcelle (ab)
- (iii) Le pourcentage du taxon pollinique correspondant dans les assemblages (p).
- (iv) (e) le pool d'espèces sélectionnées sur la base de leur représentativité dans les assemblages polliniques à partir des indices de Davis (cf. chapitre 1)
- (v) (s) la superficie de chaque marais

A ce stade de la réflexion la liste des paramètres n'est pas définitive mais renvoie déjà à l'idée d'un modèle de prédiction sur la base des travaux qui ont déjà été effectués par de nombreux auteurs dans l'hémisphère nord (Broström et al., 2005; Prentice, 1985, 1988; Sugita, 1993, 1994). En fixant les données relatives au marais (car elles ne varient pas pour un même site), à l'exemple de la superficie du marais (s), la sortie de modèle devrait nous indiquer la distance (*i.e.* la parcelle) qui donne la meilleur représentativité de la plante source dans les assemblages polliniques.

Ces réflexions préliminaires devront être approfondies afin d'améliorer le présent protocole.

5.3. L'Homme et son impact sur l'évolution des écosystèmes forestiers d'Afrique centrale : l'intérêt des espèces d'usage anthropique

Au cours des travaux de recherche pour la rédaction du troisième chapitre de cette thèse, j'ai découvert que de nombreuses fosses dépotoirs avaient été mises à jour au Gabon et plus généralement en Afrique centrale (Oslisly et White, 2000). Ces fosses dépotoirs sont le lieu de nombreux restes végétaux tels que des graines d'*Elaeis guineensis* et de *Canarium Schweinfurthii*. Il est probable que ces fosses aient pu être des pièges à pollen à l'instar des zones marécageuses de la Lopé. Une idée serait d'étudier le contenu de ces fosses à la recherche de grains de pollen. Ces derniers seront indéniablement contemporains aux dépôts et de ce fait nous renseigneront probablement mieux sur le type de milieu au sein duquel évoluaient les populations à l'origine de ces dépôts. Une telle étude n'a pas encore été menée dans la région mais elle est envisageable au vu du matériel archéologique disponible. Probablement que l'environnement oxydant de ces milieux de dépôts n'ait pas permis une conservation parfaite et unique pour chaque taxons mais la présence de certains d'entre eux resterait une information qualitative de premier ordre.

Par ailleurs, nous pourrions aussi améliorer nos identifications polliniques jusqu'à l'espèce pour certains taxons jusqu'ici identifiés seulement au niveau de la famille voire au genre en Afrique centrale, à l'exemple des Burseraceae. En effet, cette dernière famille est celle du genre *Dacryodes* qui possède une espèce domestiquée (*Dacryodes edulis* ou *Atanga*) et une espèce sauvage (*Dacryodes buettneri* ou *Atanga sauvage*). *Dacryodes edulis* est très consommé au Gabon (Poligui et al., 2013) et plus largement en Afrique centrale. L'identification pollinique au niveau de l'espèce serait une aide considérable dans la connaissance des pratiques alimentaires voire culturelles des populations de la région mais aussi une occasion d'apprécier la domestication progressive au cours du temps de ces espèces alimentaires. Cet objectif est valable pour de nombreuses autres espèces d'affinité humaine. En définitive, cette amélioration des identifications polliniques à l'espèce permettra de grandement contribuer à l'étude des interactions entre l'Homme et la végétation depuis l'Holocène récent.

BIBLIOGRAPHIE GENERALE

- Achard, F., Beuchle, R., Mayaux, P., Stibig, H.-J., Bodart, C., Brink, A., Carboni, S., Desclée, B., Donnay, F., Eva, H.D., Lupi, A., Raši, R., Seliger, R., Simonetti, D., 2014. Determination of tropical deforestation rates and related carbon losses from 1990 to 2010. *Global Change Biology*. 20, 2540–2554.
- Amami, B., Muller, S.D., Rhazi, L., Grillas, P., Rhazi, M., Bouahim, S., 2010. Modern pollen–vegetation relationships within a small Mediterranean temporary pool (western Morocco). *Review of Palaeobotany and Palynology* 162, 213–225.
- APG, 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of Linnean Society*. 161, 105–121.
- Ashcroft, M.B., 2010. Identifying refugia from climate change. *Journal of Biogeography*. 37, 1407–1413.
- Aubreville, A., 1961. Flore du Gabon. Flore Gabon. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Barberi, M., Salgado-Labouriau, M.L., Suguio, K., 2000. Paleovegetation and paleoclimate of “Vereda de Águas Emendadas”, central Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*. 13, 241–254.
- Bayon, G., Dennielou, B., Etoubleau, J., Ponzevera, E., Toucanne, S., Bermell, S., 2012. Intensifying Weathering and Land Use in Iron Age Central Africa. *Science* 335, 1219–1222.
- Bayon, G., Schefuß, E., Dupont, L., Borges, A.V., Dennielou, B., Lambert, T., Mollenhauer, G., Monin, L., Ponzevera, E., Skonieczny, C., André, L., 2019. The roles of climate and human land-use in the late Holocene rainforest crisis of Central Africa. *Earth and Planetary Science Letters* 505, 30–41.
- Clist, B., 1997. Le site d’Okala, Province de l’Estuaire, Gabon, et son importance pour la compréhension du passage vers la sédentarisation en Afrique centrale. *Comptes Rendus Académie des Sciences. - Serie. IIA - Earth and Planetary Science Letters*. 325, 151–156.
- Bertaux, J., Schwartz, D., Vincens, A., Sifeddine, A., Elenga, H., Mansour, M., Mariotti, A., Fournier, M., Martin, L., Wirmann, D., Servant, M., 2000. Enregistrement de la phase sèche d’Afrique Centrale vers 3000 ans BP par la spectrométrie IR dans les lacs Sinnda et Kitina (sud-Congo), in: *Dynamique à Long Terme des Ecosystèmes Forestiers Intertropicaux : Symposium International, Paris (FRA), 1996/03/20-22*. Presented at the *Dynamique à Long Terme des Ecosystèmes Forestiers Intertropicaux : Symposium International, Paris (FRA), 1996/03/20-22*
- Betbeder, J., De, S., L., Rapinel, S., Corgne, S., Hubert-moy, L., 2014. Multitemporal classification of TerraSAR-X data for wetland vegetation mapping. *Journal of Applied Remote Sensing*.
- Blaauw, M., Christen, J.A., 2011. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis*. 6, 457–474.
- Bonnefille, R., 2011. Rainforest responses to past climatic changes in tropical Africa. *Earth and Environmental Science*. 125–84.
- Bonnefille, R., 1971. Atlas des pollens d’Éthiopie principales espèces des forêts de montagne. *Pollen and Spores* 13 (1), 15–72.

- Bonnefille, R., Riollet, G., 1980. Pollens des savanes d'Afrique orientale. Éditions du Centre national de la recherche scientifique, Paris.
- Born, C., 2007. Diversité génétique et dynamique des forêts d'Afrique centrale : Une étude multi-échelle de la structure de la diversité génétique d'un arbre pionnier, *Aucoumea klaineana* (These de doctorat). Montpellier 2.
- Bostoen, K., 2007. Pots, Words and the Bantu Problem: On Lexical Reconstruction and Early African History. *The Journal of African History*. 48, 173–199.
- Bostoen, K., Clist, B., Doumenge, C., Grollemund, R., Hombert, J.-M., Muluwa, J.K., Maley, J., 2015. Middle to Late Holocene Paleoclimatic Change and the Early Bantu Expansion in the Rain Forests of Western Central Africa. *Current Anthropology*. 56, 354–384.
- Bostoen, K., Grollemund, R., Rebecca, Koni Muluwa, J., 2013. Climate-induced vegetation dynamics and the Bantu Expansion: Evidence from Bantu names for pioneer trees (*Elaeis guineensis*, *Canarium schweinfurthii*, and *Musanga cecropioides*). *Comptes Rendus Geoscience*. 345, 336–349.
- Braconnot, P., Joussaume, S., 2000. Mid-Holocene and Last Glacial Maximum African monsoon changes as simulated within the Paleoclimate Modelling Intercomparison Project. *Global and Planetary Change* 26, 51–66.
- Braun-Blanquet, J., 1932. Plant sociology. The study of plant communities. Plant sociology. The study of plant communities. First ed. (1932). 439 pp.
- Bremond, L., Bodin, S., Bentaleb, I., Favier, C., Canal, S., 2017. Past tree cover of the Congo Basin recovered by phytoliths and $\delta^{13}\text{C}$ along soil profiles. *Quaternary International*. 434, 91–101.
- Bremond, L., Favier, C., Ficotola, G.F., 2017. Five thousand years of tropical lake sediment DNA records from Benin. *Quaternary Science Reviews*. 203–11.
- Bremond, L., Oslisly, R., Sebag, D., Bentaleb, I., Favier, C., Henga-Botsikabobe, K., Makaya Mvoubou, Ngomanda, A., de Saulieu, G., 2021. Establishment and functioning of the savanna marshes of the Lopé National Park in Gabon since the termination of the African Humid Period and the arrival of Human 2500 years ago. *The Holocene*.
- Brcic, T.M., Willis, K.J., 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, 79–89.
- Brcic, T.M., Willis, K.J., Harris, D.J., 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, 229–242.
- Broström, A., Sugita, S., Gaillard, M.-J., Pilesjö, P., 2005. Estimating the spatial scale of pollen dispersal in the cultural landscape of southern Sweden. *The Holocene* 15, 252–262.
- Bush, M.B., 2002. On the interpretation of fossil Poaceae pollen in the lowland humid neotropics. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 177, 5–17.
- Camberlin, P., Janicot, S., Pocard, I., 2001. Seasonality and atmospheric dynamics of the teleconnection between African rainfall and tropical sea-surface temperature: Atlantic vs. ENSO. *International Journal of Climatology*. 21, 973–1005.
- Chase, M.W., Christenhusz, M.J.M., Fay, M.F., Byng, J.W., Judd, W.S., Soltis, D.E., Mabberley, D.J., Sennikov, A.N., Soltis, P.S., Stevens, P.F., 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of Linnean Society*. 181, 1–20.

- Clist, B., 1990. Des derniers chasseurs aux premiers métallurgistes: sédentarisation et débuts de la métallurgie du fer (Cameroun, Gabon, Guinée équatoriale), in: *Paysages Quaternaires de l’Afrique Centrale Atlantique*, Actiques. pp. 458–78.
- Clist, B., Oslisly, R., Peyrot, B., 1986. *Métallurgie ancienne du fer au Gabon: Premiers éléments de synthèse*. Muntu.
- Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J.-L., Fichefet, T., Friedlingstein, P., Gao, X., Gutowski, W.J., Johns, T., Krinner, G., Shongwe, M., Tebaldi, C., Weaver, A.J., Wehner, M.F., Allen, M.R., Andrews, T., Beyerle, U., Bitz, C.M., Bony, S., Booth, B.B.B., 2013. Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility. *Climate Change 2013 - The Physical Science Basis: Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*.
- Dargie, G.C., Lewis, S.L., Lawson, I.T., Mitchard, E.T.A., Page, S.E., Bocko, Y.E., Ifo, S.A., 2017. Age, extent and carbon storage of the central Congo Basin peatland complex. *Nature* 542, 86–90.
- Davis, O.K., 1984. Pollen frequencies reflect vegetation patterns in a great basin (U.S.A.) mountain range. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 40, 295–315.
- de Bayle des Hermens, R., Clist, B.-O., Oslisly, R., Peyrot, B., 1987. Premières séries de pierres taillées du Paléolithique Inférieur découvertes au Gabon, Afrique Centrale. *L'anthropologie*. Paris 91, 693–698.
- Delègue, M.-A., Fuhr, M., Schwartz, D., Mariotti, A., Nasi, R., 2001. Recent origin of a large part of the forest cover in the Gabon coastal area based on stable carbon isotope data. *Oecologia* 129, 106–113.
- Duminil, J., Mona, S., Mardulyn, P., Doumenge, C., Walmacq, F., Doucet, J.-L., Hardy, O.J., 2015. Late Pleistocene molecular dating of past population fragmentation and demographic changes in African rain forest tree species supports the forest refuge hypothesis. *Journal of Biogeography*. 42, 1443–1454.
- Dupont, L.M., Jahns, S., Marret, F., Ning, S., 2000. Vegetation change in equatorial West Africa: time-slices for the last 150 ka. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 155, 95–122.
- El Ghazali, G.E.B., Moore, P.D., 1998. Modern lowland pollen spectra and contemporary vegetation in the eastern Sahel Vegetation Zone, Sudan. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 99, 235–246.
- Elenga, H., Maley, J., Vincens, A., Farrera, I., 2004. Palaeoenvironments, palaeoclimates and landscape development in Atlantic Equatorial Africa: a review of key sites covering the last 25 kyrs. *Past climate variability through Europe and Africa*. 181–198.
- Elenga, H., Namur, C. de, Roux, M., 2000. Etude des relations pollen-végétation dans les formations forestières du Sud-Congo (massif du Mayombe et forêts littorales) : apports de la statistique. Servant Michel (ed.), Servant Vildary Simone (ed.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. Paris.
- Elenga, H., Schwartz, D., Vincens, A., 1994. Pollen evidence of late Quaternary vegetation and inferred climate changes in Congo. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 109, 345–356.
- Elenga, H., Schwartz, D., Vincens, A., 1992. Changements climatiques et action anthropique sur le littoral congolais au cours de l’Holocene. *Bulletin de la Société Géologique de France*. 163, 83–90.

- Elenga, H., Schwartz, D., Vincens, A., Bertaux, J., De Namur, C., Martin, L., Wirmann, D., Servant, M., 1996. Diagramme pollinique holocène du lac Kitina (Congo) : mise en évidence de changements paléobotaniques et paléoclimatiques dans le massif forestier du Mayombe. *Comptes Rendus Academie des Sciences. - Serie. IIA* - 323, 403–410.
- Essomba, J.-M., 1998. L'Archeologie de l'Age du fer au Cameroun Meridional, in: *Paléo-Anthropologie En Afrique Centrale, Etudes Africaines*. pp. 234–47.
- Faegri, K., Iversen, J., 1989. Textbook of pollen analysis. Faegri K., Kaland P.E., Krzywinski K. J. (eds) Wiley & Sons, Chichester.
- FAO, 2016. La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture 2016: changement climatique, agriculture et sécurité alimentaire. FAO, Rome (I).
- Favre, E., Escarguel, G., Suc, J.-P., Vidal, G., 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.
- Fouilloy, R., Hallé, N., 1973. Sapindaceae - Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Flore du Gbaon. Museum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Garcin, Y., Deschamps, P., Ménot, G., Saulieu, G. de, Schefuß, E., Sebag, D., Dupont, L.M., Oslisly, R., Brademann, B., Mbusnum, K.G., Onana, J.-M., Ako, A.A., Epp, L.S., Tjallingii, R., Strecker, M.R., Brauer, A., Sachse, D., 2018. Early anthropogenic impact on Western Central African rainforests 2,600 y ago. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 115 (13), 3261–66.
- Gasse, F., 2000. Hydrological changes in the African tropics since the last glacial maximum. *Quaternary Science Reviews*. 19, 189–211.
- Giresse, P., M'voubou, M., Maley, J., Ngomanda, A., 2009. Late-Holocene equatorial environments inferred from deposition processes, carbon isotopes of organic matter, and pollen in three shallow lakes of Gabon, west-central Africa. *Journal of Paleolimnology*. 41, 369–392.
- Giresse, P., Makaya-Mvoubou, 2010. Sediment and particulate organic carbon fluxes in various lacustrine basins of tropical Africa and in the Gulf of Guinea. *Glob. Planet. Change, Quaternary and Global Change: Review and Issues Special issue in memory of Hugues FAURE* 72, 341–355.
- Giresse, P., Maley, J., Brenac, P., 1994. Late Quaternary palaeoenvironments in the Lake Barombi Mbo (West Cameroon) deduced from pollen and carbon isotopes of organic matter. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. 65–78.
- Giresse, P., Maley, J., Chepstow-Lusty, A., 2020. Understanding the 2500 yr BP rainforest crisis in West and Central Africa in the framework of the Late Holocene: Pluridisciplinary analysis and multi-archive reconstruction. *Global and Planetary Change* 192, 103257.
- Giresse, P., Maley, J., Doumenge, C., Philippon, N., Mahé, G., Chepstow-Lusty, A., Aleman, J., Lokonda, M., Elenga, H., 2018. Paleoclimatic changes are the most probable causes of the rainforest crises 2,600 y ago in Central Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 115, E6672–E6673.
- Giresse, P., Maley, J., Kelts, K., 1991. Sedimentation and palaeoenvironment in crater lake Barombi Mbo, Cameroon, during the last 25,000 years. *Sedimentary Geology*. 71, 151–175.
- Giresse, P., Maley, J., Kossoni, A., 2005. Sedimentary environmental changes and millennial climatic variability in a tropical shallow lake (Lake Ossa, Cameroon) during the Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 218, 257–285.

- Gosling, W.D., Mayle, F.E., Killeen, T.J., Siles, M., Sanchez, L., Boreham, S., 2003. A simple and effective methodology for sampling modern pollen rain in tropical environments. *The Holocene* 13, 613–618.
- Gosling, W.D., Miller, C.S., Livingstone, D.A., 2013. Atlas of the tropical West African pollen flora. *Review of Palaeobotany and Palynology, Palynology of tropical Africa* 199, 1–135.
- Guillet, B., Achoundong, G., Happi, J.Y., Beyala, V.K.K., Bonvallet, J., Riera, B., Mariotti, A., Schwartz, D., 2001. Agreement between floristic and soil organic carbon isotope (C-13/C-12, C-14) indicators of forest invasion of savannas during the last century in Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*. 17, 809–832.
- Hély, C., Lézine, A.M., 2013. Holocene changes in African vegetation: tradeoff between climate and water availability. *Climate of the Past Discussions*. 9.
- Henga-Botsikabobe, K., Ngomanda, A., Oslisly, R., Favier, C., Muller, S.D., Bremond, L., 2020. Modern pollen–vegetation relationships within tropical marshes of Lopé National Park (Central Gabon). *Review of Palaeobotany and Palynology* 275, 104168.
- Hoelzmann, P., Keding, B., Berke, H., 2001. Environmental change and archaeology: lake evolution and human occupation in the Eastern Sahara during the Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 169, 193–217.
- Hubau, W., Van den Bulcke, J., Kitin, P., Mees, F., Baert, G., Verschuren, D., Nsenga, L., Van Acker, J., Beeckman, H., 2013. Ancient charcoal as a natural archive for paleofire regime and vegetation change in the Mayumbe, Democratic Republic of the Congo. *Quaternary Research*. 80, 326–340.
- Hubau, W., Van den Bulcke, J., Van Acker, J., Beeckman, H., 2015. Charcoal-inferred Holocene fire and vegetation history linked to drought periods in the Democratic Republic of Congo. *Global Change Biology*. 21, 2296–2308.
- Jacobson, G.L., Bradshaw, R.H., 1981. The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary Research*. 16, 80–96.
- Janssen, C.R., 1970. Problems in the recognition of plant communities in pollen diagrams. *Vegetatio* 20, 187–198.
- Janssen, C.R., 1967. Stevens Pond: A Postglacial Pollen Diagram from a Small Typha Swamp in Northwestern Minnesota, Interpreted from Pollen Indicators and Surface Samples. *Ecological Monographs* 37, 145–172.
- Jeffery, K.J., Korte, L., Palla, F., Walters, G.M., White, L., Abernethy, K., 2014. Fire management in a changing landscape: a case study from Lopé National Park, Gabon. *Parks* 20, 35–48.
- Jolly, D., Bonnefille, R., Burcq, S., Roux, M., 1996. Représentation pollinique de la forêt dense humide du Gabon, tests statistiques. *Représentation Pollinique For. Dense Humide Gabon Tests Stat. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, série 2a* 322, 63–70.
- Juggins, S., 2014. C2 Version 1.7. 7. Softw. Ecol. Palaeoecol. Data Anal. Vis. Univ Newctle. Newctle. Tyne.
- Juggins, S., 2012. Rioja: analysis of quaternary science data version, R package version 0.7–3.
- Julier, A.C.M., Jardine, P.E., Adu-Bredu, S., Coe, A.L., Duah-Gyamfi, A., Fraser, W.T., Lomax, B.H., Malhi, Y., Moore, S., Owusu-Afriyie, K., Gosling, W.D., 2018. The modern pollen–vegetation relationships of a tropical forest–savannah mosaic landscape, Ghana, West Africa. *Palynology* 42, 324–338.

- Khon, V.C., Wang, Y.V., Krebs-Kanzow, U., Kaplan, J.O., Schneider, R.R., Schneider, B., 2014. Climate and CO₂ effects on the vegetation of southern tropical Africa over the last 37,000 years. *Earth and Planetary Science Letters*. 403, 407–417.
- Kom, F., Nguetsop, F., Bremond, L., Fonkou, T., Noumsi, B., Sebag, D., Oslisly, R., Tsalefac, M., 2018. Evolution paléohydrologique du marais Paurosa au centre du Gabon au cours des deux derniers millénaires : Contribution des diatomées. *Cameroon Journal of Experimental Biology*. 65–78.
- Lavachery, P., 2001. The Holocene Archaeological Sequence of Shum Laka Rock Shelter (Grassfields, Western Cameroon). *African Archaeological Review*. 18, 213–247.
- Lê, S., Josse, J., Husson, F., 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*. 25, 1–18.
- Leal, M.E., 2001. Microrefugia, Small Scale Ice Age Forest Remnants. *Systematics and Geography of Plants* 71, 1073.
- Lebamba, J., Ngomanda, A., Vincens, A., Jolly, D., Favier, C., Elenga, H., Bentaleb, I., 2009a. Central African biomes and forest succession stages derived from modern pollen data and plant functional types. *Climate of the Past* 5, 403–429.
- Lebamba, J., Vincens, A., Jolly, D., Ngomanda, A., Schevin, P., Maley, J., Bentaleb, I., 2009b. Modern pollen rain in savanna and forest ecosystems of Gabon and Cameroon, Central Atlantic Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology* 153, 34–45.
- Lebamba, J., Vincens, A., Lézine, A.-M., Marchant, R., Buchet, G., 2016. Forest-savannah dynamics on the Adamawa plateau (Central Cameroon) during the “African humid period” termination: A new high-resolution pollen record from Lake Tizong. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 235, 129–39.
- Lebamba, J., Vincens, A., Maley, J., 2010. Pollen, biomes, forest successions and climate at Lake Barombi Mbo (Cameroon) during the last ca. 33 000 cal yr BP, A numerical approach. *Climate of the Past Discussions*. 6, 2703–2740.
- Ledru, M.-P., 2002. Ledru, M. P. (2002). Late Quaternary history and evolution of the cerrados as revealed by palynological records, in: *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York, pp. 33–50.
- Letouzey, R., 1982. Manuel de botanique forestière. Afrique tropicale. Tome 1 : botanique générale. Tome 2A : familles (1ère partie). Tome 2B : familles (2è partie). GERDAT-CTFT.
- Lézine, A.-M., 2008. Le pollen Outil d'étude de l'environnement et du climat au Quaternaire. Société écologique de France, Paris.
- Lézine, A.-M., Eдорh, T.M., 1991. Modern pollen deposition in West African Sudanian environments. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 67, 41–58.
- Lézine, A.-M., Hély, C., Grenier, C., Braconnot, P., Krinner, G., 2011. Sahara and Sahel vulnerability to climate changes, lessons from Holocene hydrological data. *Quaternary Science Reviews*. 30, 3001–3012.
- Lézine, A.-M., Holl, A.F.-C., Lebamba, J., Vincens, A., Assi-Khaudjis, C., Février, L., Sultan, É., 2013. Temporal relationship between Holocene human occupation and vegetation change along the northwestern margin of the Central African rainforest. *Comptes Rendus Geoscience* 345, 327–335.
- Losada, T., Rodríguez-Fonseca, B., Janicot, S., et al. 2010. A multi-model approach to the Atlantic Equatorial mode: impact on the West African monsoon. , (2010). *Climate Dynamics* 35, 29–43.

- Maley, J., 2010. Climate and palaeoenvironment evolution in north tropical Africa from the end of the Tertiary to the Upper Quaternary. *Paleoecology of Africa*, pp. 2-27.
- Maley, J., 2004. Les variations de la végétation et des paléoenvironnements du domaine forestier africain au cours du quaternaire récent, in: *Guide de la Préhistoire Mondiale, Paléoenvironnements*. Paris, pp. 143–78.
- Maley, J., 2002. A catastrophic destruction of African forests about 2,500 years ago still exerts a major influence on present vegetation formations. *IDS bulletin*. 33, 13–30.
- Maley, J., 2001. 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* 777–796.
- Maley, J., 1999. L'expansion du palmier à huile (*Elaeis guineensis*) en Afrique Centrale au cours des trois derniers millénaires : nouvelles données et interprétations. *ecologie-humaine.eu*.
- Maley, J., 1996. The African rain forest – main characteristics of changes in vegetation and climate from the Upper Cretaceous to the Quaternary. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences* 104, 31–73.
- Maley, J., 1991. The African rain forest vegetation and palaeoenvironments during late quaternary. *Climatic Change* 19, 79–98.
- Maley, J., 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, 157–87.
- Maley, J., Brenac, P., 1998. Les variations de la végétation et des paléoenvironnements du Sud Cameroun au cours des derniers millénaires. *Etude de l'expansion du Palmier à huile*.
- Maley, J., Doumenge, C., 2012. The transgressive behaviour of the African rain forests during the two last millenia. *Colloque Académie Sciences, Paris, 1-2 Mars 2012*.
- Maley, J., Doumenge, C., Giresse, P., Mahé, G., Philippon, N., Hubau, W., Lokonda, M.O., Tshibamba, J.M., Chepstow-Lusty, A., 2018. Late Holocene forest contraction and fragmentation in central Africa. *Quaternary Research*. 89, 43–59.
- Maley, J., Vernet, R., 2015. Populations and Climatic Evolution in North Tropical Africa from the End of the Neolithic to the Dawn of the Modern Era. *African Archaeological Review*. 32, 179–232.
- Maley, J., Willis, K., 2010. Did a savanna corridor open up across the Central African forests 2500 years ago? *CoForChange Eur Prog Lett*. 5.
- Mariotti, A., 1991. Le carbone 13 en abondance naturelle, traceur de la dynamique de la matière organique des sols et de l'évolution des paléoenvironnements continentaux. *Cahiers Orstom* 15.
- Mayaux, P., Richards, T., Janodet, E., 1999. A vegetation map of Central Africa derived from satellite imagery. *Journal of Biogeography*. 26, 353–366.
- McIntosh, S.K., 2005. Archaeology and the reconstruction of the African past. In: Phillips, J.E. (ed.), *Writing African History*. University of Rochester Press, Rochester, pp. 51-85.
- Meddour, R., 2011. *La méthodologie phytosociologique Braun-blanqueto-tüxenienne*. Université Mouloud Mammeri de Tizi Ouzou, Faculté des Sciences Biologiques et Agronomiques. Département des Sciences Agronomiques, Alger.
- Montade, V., Ledru, M.-P., Giesecke, T., Flantua, S.G., Behling, H., Peyron, O., 2019. A new modern pollen dataset describing the Brazilian Atlantic Forest. *The Holocene* 29 (8), 1253-1262os.

- Morin-Rivat, J., Biwolé, A., Gorel, A.-P., Vleminckx, J., Gillet, J.-F., Bourland, N., Hardy, O.J., Smith, A.L., Dainou, K., Dedry, L., Beeckman, H., Doucet, J.-L., 2016. High spatial resolution of late-Holocene human activities in the moist forests of central Africa using soil charcoal and charred botanical remains. *The Holocene* 26, 1954–1967.
- Morin-Rivat, J., Fayolle, A., Gillet, J.-F., Bourland, N., Gourlet-Fleury, S., Oslisly, R., Bremond, L., Bentaleb, I., Beeckman, H., Doucet, J.-L., 2014. New Evidence of Human Activities During the Holocene in the Lowland Forests of the Northern Congo Basin. *Radiocarbon* 56, 209–220.
- Mulitza, S., Heslop, D., Pittauerova, D., et al., 2010. Increase in African dust flux at the onset of commercial agriculture in the Sahel region. *Nature* 226–228.
- M'Voubou Makaya, 2005. Les paléoenvironnements sédimentaires fini-holocènes des trois lacs du Gabon (Kamalété, Nguène et Maridor) : études sédimentologique et biogéochimique (These de doctorat). Perpignan.
- Nash, D.J., De Cort, G., Chase, B.M., Verschuren, D., Nicholson, S.E., Shanahan, T.M., Asrat, A., Lézine, A.-M., Grab, S.W., 2016. African hydroclimatic variability during the last 2000 years. *Quaternary Science Review*. 1–22.
- Neumann, K., Bostoen, K., Höhn, A., Kahlheber, S., Ngomanda, A., Tchiengué, B., 2012. First farmers in the Central African rainforest: A view from southern Cameroon. *Quaternary International*. 249, 53–62.
- Ngomanda, A., 2005. Dynamique des écosystèmes forestiers du gabon au cours des cinq derniers millénaires (These de doctorat). Montpellier 2.
- Ngomanda, A., Chepstow-Lusty, A., Makaya, M., Favier, C., Schevin, P., Maley, J., Fontugne, M., Oslisly, R., Jolly, D., 2009. Western equatorial African forest-savanna mosaics: a legacy of late Holocene climatic change? *Climate of the Past* 5, 647–659.
- Ngomanda, A., Chepstow-Lusty, A., Makaya, M., Schevin, P., Maley, J., Fontugne, M., Oslisly, R., Rabenkogo, N., Jolly, D., 2005. Vegetation changes during the past 1300 years in western equatorial Africa: a high-resolution pollen record from Lake Kamaléte, Lope Reserve, Central Gabon. *The Holocene* 15, 1021–1031.
- Ngomanda, A., Jolly, D., Bentaleb, I., Chepstow-Lusty, A., Maley, J., Fontugne, M., Oslisly, R., Rabenkogo, N., 2007. Lowland rainforest response to hydrological changes during the last 1500 years in Gabon, Western Equatorial Africa. *Quaternary Research*. 67, 411–425.
- Ngomanda, A., Neumann, K., Schweizer, A., Maley, J., 2009. Seasonality change and the third millennium BP rainforest crisis in southern Cameroon (Central Africa). *Quaternary Research*. 71, 307–318.
- Nguetsop, F., Servant-Vildary, S., 2004. Late Holocene climatic changes in west Africa, a high resolution diatom record from equatorial Cameroon. *Quaternary Science Reviews*. 23, 591–609.
- Nguetsop, V., Bentaleb, I., Favier, C., Bietrix, S., Martin, C., Servant-Vildary, S., Servant, M., 2013. A late Holocene palaeoenvironmental record from Lake Tizong, northern Cameroon using diatom and carbon stable isotope analyses. *Quaternary Science Reviews*. 72.
- Nguetsop, V., Bentaleb, I., Favier, C., Martin, S., Bietrix, P., 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. *Clim Past* 7, 1371–1393.

- Nguetsop, V., Servant-Vildary, S., Servant, M., Roux, M., 2010. Long and short-time scale climatic variability in the last 5500 years in Africa according to modern and fossil diatoms from Lake Ossa (Western Cameroon). *Global and Planetary Change* 72, 356–367.
- Nicholson, S.E., 2009. A revised picture of the structure of the “monsoon” and land ITCZ over West Africa. *Climate Dynamics*. 32, 1155–1171.
- Nicolas, P., 1977. Contribution à l’étude phytogéographique de la forêt du Gabon. Thèse (Dr de 3e cycle), Paris (FRA), 315 p.
- Poligui, R., Mouaragadja, I., Haubruge, É., Francis, F., 2013. La culture du safoutier (*Dacryodes edulis*: enjeux et perspectives de valorisation au Gabon (synthèse bibliographique). Base, 17.
- Obame, V.N., M’Voubou, M.M., Sebag, D., Oslisly, R., Bremond, L., MOUNGUENGUI, M.M., Giresse, P., 2017b. Le rôle de l’évolution des paysages holocènes dans le comblement des bas-fonds du Parc national de la Lopé, moyenne vallée de l’Ogooué au Gabon. *Bois et Forêts des Tropiques*. 333, 67–77.
- O’Riordan, T., Stoll-Kleemann, S., 2002. *Biodiversity, Sustainability and Human Communities: Protecting Beyond the Protected*. Cambridge University Press.
- Oslisly, R., 2001. The history of human settlement in the middle Ogooué valley (Gabon) Implications for the environment, in: *African Rain Forest Ecology and Conservation*. Yale University Press, New Haven and London, pp. 101–118.
- Oslisly, R., 1998. Hommes et milieux à l’Holocène dans la moyenne vallée de l’Ogooué (Gabon). *Bulletin Société Préhistorique Fr.* 95, 93–105.
- Oslisly, R., Bentaleb, I., Favier, C., Fontugne, M., Gillet, J.F., Morin-Rivat, J., 2013. West Central African people: survey of radiocarbon dates over the past 5000 years. *Radiocarbon*, 55.
- Oslisly, R., Doutrelepont, H., Fontugne, M., Forestier, H., Giresse, P., Hatte, C., White, L., 2006. Premiers résultats pluridisciplinaires d’une stratigraphie vieille de plus de 40000 ans du site de Maboué 5 dans la réserve de la Lopé au Gabon, in: Cornelissen, E. (Ed.), *Acts of the 14th UISPP congress*. Archaeopress, Oxford, pp. 189–198.
- Oslisly, R., Fontune, M., Hatte, C., 1999. L’âge du fer dans la moyenne vallée de l’Ogooué (Gabon): Chronologie par le radiocarbone. *Age Fer Dans Moy. Val. Ogooué Gabon. Radiocarbone* 26, pp. 345–347.
- Oslisly, R., Fontune, M., 1993. La fin du stade néolithique et le début de l’âge du fer dans la moyenne vallée de l’Ogooué au Gabon. *Problèmes chronologiques et changements culturels. Fin Stade Néolithique Début Lâge Fer Dans Moy. Val. Ogooué Au Gabon Problèmes Chronol. Chang. Cult. Comptes rendus de l’académie des sciences* 316, pp. 997–1003.
- Oslisly, R., Peyrot, B., 1992. L’arrivée des premiers métallurgistes sur l’Ogooué, Gabon. *African Archaeological Review* 129–38.
- Oslisly, R., Peyrot, B., Abdessadok, S., White, L., 1996. Le site de Lopé 2: un indicateur de transition écosystémique ca 10 000 BP dans la moyenne vallée de l’Ogooué (Gabon). *Comptes Rendus Académie Sciences. Série. 2*, 323, 933–939.
- Oslisly, R., White, L., 2000. La relation homme/milieu dans la réserve de la Lopé (Gabon) au cours de l’Holocène; les implications sur l’environnement, in: *Diversité actuelle de la forêt tropicale et changements passés du climat: le programme Ecosystèmes et paléoécosystèmes des forêts intertropicales (ECOFIT): bilan et perspectives*. IRD, Paris, pp. 241–250.

- Oslisly, R., White, L., Denham, T., Iriarte, J., Vrydaghs, L., 2007. Human impact and environmental exploitation in Gabon during the Holocene. *Rethinking Agriculture*, 2016, 345–358.
- Peyrot, B., Oslisly, R., Abdessadok, S., Fontugne, M., Hatte, C., White, L., 2003. Les paléoenvironnements de la fin du Pléistocène et de l'Holocène dans la réserve de la Lopé (Gabon): approche par les indicateurs géomorphologiques, sédimentologiques, phytologiques, géochimiques et anthropogènes des milieux enregistreurs de la dépression de la Lopé. *L'Anthropologie* 107, 291–307.
- Pons, A., 1970. *Le Pollen, Que sais-je*. Presse Universitaire de France Edition refondue, Paris.
- Prentice, I.C., 1988. Records of vegetation in time and space: the principles of pollen analysis, in: *Vegetation History*. Springer, pp. 17–42.
- Prentice, I.C., 1985. Pollen representation, source area, and basin size: toward a unified theory of pollen analysis. *Quaternary Research*. 23, 76–86.
- Puig, H., 2001. *La forêt tropicale humide*. Belin, Toulouse.
- QGIS Development Team, 2015. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. URL [Httpqgis Osgeo Org](http://qgis.osgeo.org).
- Räsänen, S., Hicks, S., Odgaard, B.V., 2004. Pollen deposition in mosses and in a modified 'Tauber trap' from Hailuoto, Finland: what exactly do the mosses record? *Review of Palaeobotany and Palynology*. 129, 103–116.
- Reille, M., 1990. *Leçons de palynologie et d'analyse pollinique*. Editions du Centre national de la recherche scientifique, Paris.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Ramsey, C.B., Buck, C.E., Cheng, H., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Haflidason, H., Hajdas, I., Hatté, C., Heaton, T.J., Hoffmann, D.L., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., Manning, S.W., Niu, M., Reimer, R.W., Richards, D.A., Scott, E.M., Southon, J.R., Staff, R.A., Turney, C.S.M., Plicht, J. van der, 2013. IntCal13 and Marine13 Radiocarbon Age Calibration Curves 0–50,000 Years cal BP. *Radiocarbon* 55, 1869–1887.
- Renssen, H.V., Brovkin, T., Fichefet, H., Goosse, H., 2006. Simulation of the Holocene climate evolution in Northern Africa: The termination of the African Humid Period. *Quaternary International*, 150, 95–102.
- Reynaud-Farrera, I., 1995. *Histoire des paléoenvironnements forestiers du sud-Cameroun à partir d'analyses palynologiques et statistiques de dépôts holocènes et actuels (These de doctorat)*. Montpellier 2.
- Reynaud-Farrera, I., Maley, J., Wirmann, D., 1996. *Vegetation et climat dans les forêts du Sud-Ouest Cameroun depuis 4770 ans BP: analyse pollinique des sédiments du Lac Ossa*. *Compte rendus académie des sciences, Paris*.
- Riera, B., Alexandre, D.Y., 1988. Surface des chablis et temps de renouvellement en forêt dense tropicale. *Surf. Chablis Temps Renouvellement En For.* *Acta oecologica. Oecologia generalis*. 9, 211–220.
- Salgado-Labouriau, M.L., Casseti, V., Ferraz-Vicentini, K.R., Martin, L., Soubiès, F., Suguio, K., Turcq, B., 1997. Late Quaternary vegetational and climatic changes in cerrado and palm swamp from Central Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 128, 215–226.
- Salzmann, U., Hoelzmann, P., 2005. The Dahomey Gap: an abrupt climatically induced rain forest fragmentation in West Africa during the late Holocene. *The Holocene* 15, 190–199.

- Schefuß, E., Schouten, S., Schneider, R.R., 2005. Climatic controls on central African hydrology during the past 20,000 years. *Nature* 437, 1003–1006.
- Schwartz, D., 1992. Assèchement climatique vers 3 000 B.P. et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique; quelques réflexions. *Bull. Société Géologique France*. 163, 353–361.
- Schwartz, D., Elenga, h., Vincens, A., Bertaux, J., Mariotti, A., Achoundong, G., Alexandre, A., Belingard, C., Reynaud-Farrera, I., Youta Happi, J., 2000. Origine et évolution des savanes des marges forestières en Afrique Centrale Atlantique (Cameroun, Gabon, Congo): approche aux échelles millénaires et séculaires, in: Servant-Vildary, S., Servant, M. (Eds.), *Dynamiques à Long Terme Des Écosystèmes Forestiers Intertropicaux*. UNESCO, Paris.
- Sebag, D., Brémond, L., Jeffery, K.J., M’Voubou, M., Nguetsop, F., Oslisly, R., Oszwald, J., de Saulieu, G., 2016. Le rôle des bas-fonds dans l’évolution des paysages du Parc National de la Lopé. *Compte rendus de l’Académie des Sciences*.
- Seidensticker, D., Hubau, W., Verschuren, D., 2021. Population collapse in Congo rainforest from 400 CE urges reassessment of the Bantu Expansion. *Science Advances*, 7, 7.
- Shanahan, T.M., Beck, J.W., Overpeck, J.T., McKay, N.P., Pigati, J.S., Peck, J.A., Scholz, C.A., Heil, C.W., King, J., 2012. Late Quaternary sedimentological and climate changes at Lake Bosumtwi Ghana: New constraints from laminae analysis and radiocarbon age modeling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 361–362, 49–60.
- Shanahan, T.M., McKay, N.P., Hughen, K.A., Overpeck, J.T., Otto-Bliesner, B., Heil, C.W., King, J., Scholz, C.A., Peck, J., 2015. The time-transgressive termination of the African Humid Period. *Nature Geoscience* volume 8, pages140–144.
- Shanahan, T.M., Overpeck, J.T., Anchukaitis, K.J., Beck, J.W., Cole, J.E., Dettman, D.L., Peck, J.A., Scholz, C.A., King, J.W., 2009. Atlantic Forcing of Persistent Drought in West Africa. *Science* 324, 377–380.
- Shanahan, T.M., Overpeck, J.T., Wheeler, C.W., Beck, J.W., Pigati, J.S., Talbot, M.R., Scholz, C.A., Peck, J., King, J.W., 2006. Paleoclimatic variations in West Africa from a record of late Pleistocene and Holocene lake level stands of Lake Bosumtwi, Ghana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 242, 287–302.
- Sowunmi, M. Adebisi, 1995. Pollen of Nigerian Plants: II Woody Species. *Grana* 34, 120–141.
- Stockmarr, J., 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen Spores* 13, 615–621.
- Stuiver, m, Reimer, P., 2005. CALIB 14C Calibration Program
- Sugita, S., 1994. Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. *Journal of ecology*. 82, 881–897.
- Sugita, S., 1993. A model of pollen source area for an entire lake surface. *Quaternary Research*. 39, 239–244.
- Tchatchou, B., Sonwa, D.J., Ifo, S., Tiani, A.M., 2015. Déforestation et dégradation des forêts dans le Bassin du Congo: État des lieux, causes actuelles et perspectives. CIFOR.
- Thiéblemont, D., 2013. Evidence for an aeolian origin of the Holocene lateritic surface cover of Gabon (Central Africa). *Quaternary International*., Closing the gap - North Carpathian loess traverse in the Eurasian loess belt 6th Loess Seminar, Wrocław, Poland Dedicated to Prof. Henryk Maruszczak 296, 176–197.
- Thorncroft, C.D., Nguyen, H., Zhang, C., Peyrillé, P., 2011. Annual cycle of the West African monsoon: regional circulations and associated water vapour transport. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 137, 129 – 147.

- Tosso, F., Daïnou, K., Hardy, O.J., Sinsin, B., Doucet, J.-L., 2015. Le genre *Guibourtia* Benn., un taxon à haute valeur commerciale et sociétale (synthèse bibliographique). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*. 19.
- Tovar, C., 2019. Tropical monodominant forest resilience to climate change in Central Africa: A *Gilbertiodendron dewevrei* forest pollen record over the past 2,700 years. *Journal of Vegetation Science*, pp. 1–12.
- Tovar, C., Breman, E., Brncic, T., Harris, D.J., Bailey, R., Willis, K.J., 2014. Influence of 1100 years of burning on the central African rainforest. *Ecography* 37, 1139–1148.
- Turland, N.J., Wiersema, J.H., Barrie, F.R., Greuter, W., Hawksworth, D., Herendeen, P.S., Knapp, S., Kusber, W.-H., Li, D.-Z., Marhold, K., 2018. International code of nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017.
- Tutin, C.E.G., White, L.J.T. (Centre I. de R.M. de F. (Gabon)), 1998. Primates, phenology and frugivory: present, past and future patterns in the Lope Reserve, Gabon. *Dynamics of tropical communities: the 37th symposium of the British Ecological Society*, Cambridge University, 1996.
- Umer, M., Lamb, H., Bonnefille, R., Lézine, A.-M., et al., 2007. Late Pleistocene and Holocene vegetation history of the Bale Mountains, Ethiopia. *Quaternary Science Review*. 26, 2229–2246.
- van der Meer, P.J., 1997. Vegetation development in canopy gaps in a tropical rain forest in french Guiana. *Selbyana* 18, 38–50.
- Vincens, A., Buchet, G., Servant, M., 2010. Vegetation response to the “African Humid Period” termination in Central Cameroon (7°N) – new pollen insight from Lake Mbalang. *Clim. Past* 6, 281–94.
- Vincens, A., Dubois, M., Guillet, B., Achoundong, G., Buchet, G., Kamgang Kabeyene Beyala, V., de Namur, C., 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., Elenga, H., Schwartz, D., Namur, C. de, Bertaux, J., Fournier, M., Dechamps, R., 2000. Histoire des écosystèmes forestiers du sud-Congo depuis 6000 ans. *Dynamique à Long Terme des Ecosystèmes Forestiers Intertropicaux : Symposium International*, Paris.
- Vincens, A., Garcin, Y., Buchet, G., 2007. 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.-M., Buchet, G., Lewden, D., Le Thomas, A., 2007. 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., de Namur, C., 1998. Late Holocene Climatic Changes in Western Equatorial Africa Inferred from Pollen from Lake Sinnda, Southern Congo. *Quaternary Research*. 50, 34–45.
- Vincens, A., Schwartz, D., Elenga, H., Reynaud-Farrera, I., Alexandre, A., Bertaux, J., Mariotti, A., Martin, L., Meunier, J.D., Nguetsop, F., Servant, M., Servant-Vildary, S., Wirmann, D., 1999. Forests 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., Ssemmanda, I., Roux, M., Jolly, D., 1997. Study of the modern pollen rain in Western Uganda with a numerical approach. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 96, 145–168.
- Vuorela, I., 1973. Relative pollen rain around cultivated fields. *Acta Botanica Fennica*, 102. pp 3–26.
- White, F., 1983. The vegetation of Africa. National Resources Research. UNESCO 20, 356.
- White, L., Abernethy, K., 1997. A Guide to the Vegetation of the Lopé Reserve. Wildlife Conservation Society, New York . 224p
- White, L., Rogers, M.E., Tutin, C.E., Williamson, E.A., Fernandez, M., 1995. Herbaceous vegetation in different forest types in the Lopé Reserve, Gabon: implications for keystone food availability. *African Journal of Ecology*. 33, 124–141.
- Wilks, C., Issembe, Y., 2000. Les arbres de la Guinée Equatoriale, Région Continentale: guide pratique d'identification. Agris-FAO.
- Willis, K.J., Gilson, L., Brncic, T.M., 2004. How “Virgin” Is Virgin Rainforest? *Science* 304, 402–03.
- Wirrmann, D., Bertaux, J., Kossoni, A., 2001. Late Holocene Paleoclimatic Changes in Western Central Africa Inferred from Mineral Abundance in Dated Sediments from Lake Ossa (Southwest Cameroon). *Quaternary Research*. 56, 275–287.
- Wright, H.E., 1967. The use of surface samples in quaternary pollen analysis. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2, 321–330.
- Ybert, J.-P., 1979. Atlas de pollens de Côte d'Ivoire. IRD Editions, Paris.
- Ybert, J.-P., 1975. Emissions polliniques actuelles dans la zone du contact forêt-savane en Côte d'Ivoire. *Bulletin de la Société Botanique de France*. 122, 251–268.
- Zhang, R., Delworth, T., 2006. Impact of Atlantic multidecadal oscillations on India/Sahelrainfall and Atlantic hurricanes. *Geophysical research letters*. 33.

ANNEXES

Annexe 1 : Diagramme pollinique détaillé de la pluie pollinique à la Lopé

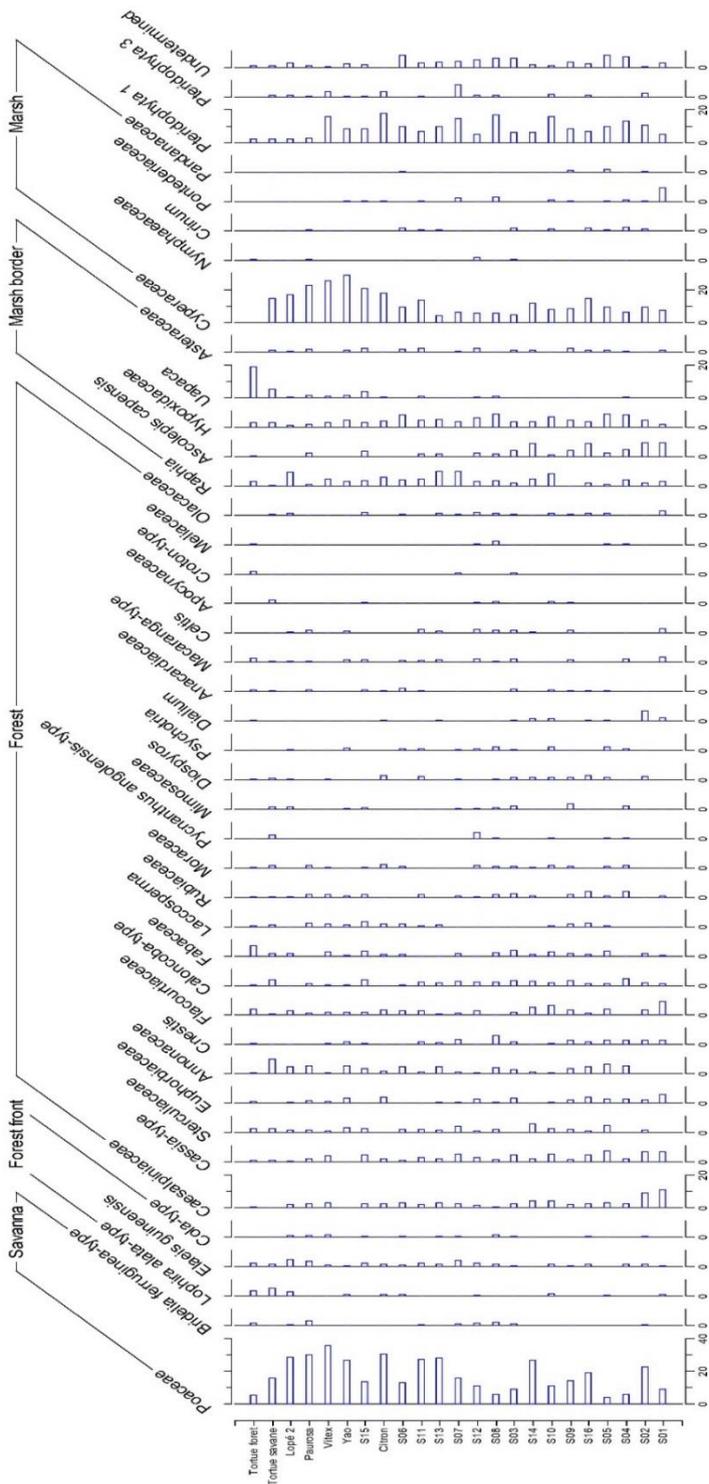


Fig. 1 An. 1: Diagramme pollinique détaillé de la pluie pollinique à la Lopé. Seuls les taxons >2% des assemblages polliniques sont représentés.

Annexe 2: Mise en place des parcelles ; identifications et inventaires floristiques ; transformation des coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet en valeurs quantitatives



Fig. 2 An. 2: Mise en place d'un plot de 5*5 mètres en savane (Photo: Henga Karl, 2016).

Des plots de 5*5 mètres ont été mis en place en savane le long de trois transects en partant de la bordure du marais (Cf. Chapitre 1). La Fig. 2 An. 2 montre la détermination des coefficients abondance-dominance de Braun-Blanquet au sein d'un plot.



Fig. 3 An. 2: Identification et inventaire floristique avec l'aide d'un technicien botaniste (Photo: Henga Karl, 2016).

La Fig. 3 An. 2 montre l'inventaire et l'identification des espèces végétales au sein d'un plot de 50*10 mètres en forêt. Toutes les espèces de *dbh* > 10 cm ont été identifiées et comptées. Le sous-bois clairsemé a facilité les identifications et les comptages.

L'échelle de Braun-Blanquet (Cf. Chapitre 1) a servi de base à plusieurs auteurs pour une transformation des coefficients d'abondance-dominance (AD) en valeurs quantitatives qui constituent le recouvrement moyen (R%) et la médiane des classes en générale (Tab. 1 An. 2). Dans notre cas, j'ai choisi la transformation des coefficients d'abondance-dominance selon Dufrene, (1998, 2003) car les recouvrements moyens correspondants semblaient mieux retranscrire l'occupation des différentes espèces végétales au sein des parcelles.

Tab. 1 An. 2: Comparaison et correspondances entre les coefficients d'abondance-dominance (AD) et les valeurs de recouvrements moyens (R%) selon divers auteurs (Meddour, 2011)

Braun- Blanquet (1969)	Gounot (1969)	Baudière et Serve (1975)	De Foucault (1980)	Dufrene (1998,2003)	Gillet (2000)	
AD	Classe de R%	R % mo (= médiane des classes en générale)				
5	75-100	87.5	87.5	87.5	87.5	90
4	50-75	62.5	62.5	62.5	62.5	57
3	25-50	37.5	37.5	37.5	37.5	32
2	5-25	17.5	15	15	15	14
1	1-5	5	2.5	3	2.5	3
+	< 1	0.1	0.5	0.5	0.2	0.3
R				0.1		0.03

Annexe 3: Classification écologique des espèces de la Lopé

Tab. 2 An. 3: Taxons polliniques et écologiques de la plante source

Taxons pollinique	Ecologie de la plante source
Cnestis	Ecotone-perturbation
Tetrorchidium	Ecotone-perturbation
Macaranga.type	Ecotone-perturbation
Alchornea.type	Forest Front
Anthocleista	Forest Front
Aucoumea klaineana	Forest Front
Cola.type	Forest Front
Elaeis guineensis	Forest Front
Eriocoelum	Forest Front
Harungana	Forest Front
Lophira alata.type	Forest Front
Musanga.type	Forest Front
Oxyanthus	Forest Front
Vitex.type	Forest Front
Uapaca	Marsh
Crinum	Marsh
Cyperaceae	Marsh
Hydrocharitaceae	Marsh
Nymphaeaceae	Marsh
Pandanaceae	Marsh
Ascolepis capensis	Marsh_border
Asteraceae	Marsh_border
Hippocratea.type	Marsh_border
Hypoxidaceae	Marsh_border
Raphia	Marsh_border
Stachytarpheta	Marsh_border
Tiliaceae	Marsh_border
Antrocaryon.type	Mature_forest
Caesalpiniaceae	Mature_forest
Celastraceae	Mature_forest
Coelocaryon preus	Mature_forest
Copaifera.type	Mature_forest
Cylicodiscus.type g	Mature_forest
Dialium	Mature_forest
Diospyros	Mature_forest
Euphorbiaceae	Mature_forest
Fabaceae	Mature_forest
Ficus	Mature_forest
Flacourtiaceae	Mature_forest
Ganophyllum.type	Mature_forest
Garcinia	Mature_forest
Guibourtia	Mature_forest
Icacina.type	Mature_forest
Irvingiaceae	Mature_forest
Lecythidaceae	Mature_forest
Mammea africana.t	Mature_forest
Meliaceae	Mature_forest
Mimosaceae	Mature_forest
Moraceae	Mature_forest

Olacaceae	Mature_forest
Petersianthus.type	Mature_forest
Piptadeniastrum.ty	Mature_forest
Pycnanthus angole	Mature_forest
Rubiaceae	Mature_forest
Sapindaceae	Mature_forest
Sapotaceae	Mature_forest
Sterculiaceae	Mature_forest
Pteridophyta 1	Pteridophyta 1
Pteridophyta 3	Pteridophyta 3
Acanthaceae	Savanna
Bridelia ferruginea	Savanna
Convolvulaceae	Savanna
Crossopteryx febrif	Savanna
Erythrina	Savanna
Gentianaceae	Savanna
Indigofera	Savanna
Labiatae	Savanna
Malvaceae	Savanna
Nauclea.type	Savanna
Poaceae	Savanna
Polygalaceae	Savanna
Trema.type orienta	Savanna
Acridocarpus	Secondary_forest
Albizia.type	Secondary_forest
Allophylus	Secondary_forest
Amaranthaceae	Secondary_forest
Anacardiaceae	Secondary_forest
Annonaceae	Secondary_forest
Antidesma.type	Secondary_forest
Apocynaceae	Secondary_forest
Araceae	Secondary_forest
Ataenidia	Secondary_forest
Baikiaea	Secondary_forest
Baphia.type	Secondary_forest
Barteria	Secondary_forest
Berlinia.type	Secondary_forest
Bertiera	Secondary_forest
Bignoniaceae	Secondary_forest
Blighia	Secondary_forest
Burseraceae	Secondary_forest
Caloncoba.type	Secondary_forest
Campylospermum.	Secondary_forest
Canarium.type	Secondary_forest
Canthium	Secondary_forest
Casearia	Secondary_forest
Cassia.type	Secondary_forest
Ceiba pentandra	Secondary_forest
Celtis	Secondary_forest
Chrysobalanaceae	Secondary_forest

Combretaceae/Me	Secondary_forest
Coula edulis	Secondary_forest
Croton.type	Secondary_forest
Cucurbitaceae	Secondary_forest
Dacryodes.type	Secondary_forest
Dalbergia	Secondary_forest
Daniellia klainei.ty	Secondary_forest
Detarium	Secondary_forest
Dichapetalaceae	Secondary_forest
Dioclea reflexa	Secondary_forest
Dracaena	Secondary_forest
Duparquetia orchid	Secondary_forest
Erythroxylum	Secondary_forest
Euphorbia.type	Secondary_forest
Funtumia.type	Secondary_forest
Hugonia	Secondary_forest
Hymenostegia.type	Secondary_forest
Jasminum	Secondary_forest
Julbernardia.type	Secondary_forest
Laccosperma	Secondary_forest
Landolphia.type	Secondary_forest
Lannea.type	Secondary_forest
Lasianthus.type	Secondary_forest
Maprounea	Secondary_forest
Mareya.type	Secondary_forest
Margaritaria discoi	Secondary_forest
Martretia quadricol	Secondary_forest
Massularia acumin	Secondary_forest
Mitragyna.type ine	Secondary_forest
Morinda	Secondary_forest
Mussaenda	Secondary_forest
Myrianthus.type ar	Secondary_forest
Nesogordonia	Secondary_forest
Oleaceae	Secondary_forest
Pandaceae	Secondary_forest
Parkia	Secondary_forest
Passifloraceae	Secondary_forest
Pauridiantha	Secondary_forest
Pedaliaceae	Secondary_forest
Pentaclethra	Secondary_forest
Pentadesma	Secondary_forest
Phyllanthus.type	Secondary_forest
Pouchetia	Secondary_forest
Pseudoprosopis.ty	Secondary_forest
Psorospermum	Secondary_forest
Psychotria	Secondary_forest
Pterocarpus.type	Secondary_forest
Rhizophoraceae	Secondary_forest
Rinorea	Secondary_forest
Rutaceae	Secondary_forest
Sacoglottis gabone	Secondary_forest
Syzygium.type	Secondary_forest
Zanthoxylum.type	Secondary_forest
Zygophyllaceae	Secondary_forest
Loranthaceae	Undetermined
Monocolpate	Undetermined
Undetermined	Undetermined

Annexe 4. 1: Diagramme pollinique détaillé de la séquence de *Lopé 2*

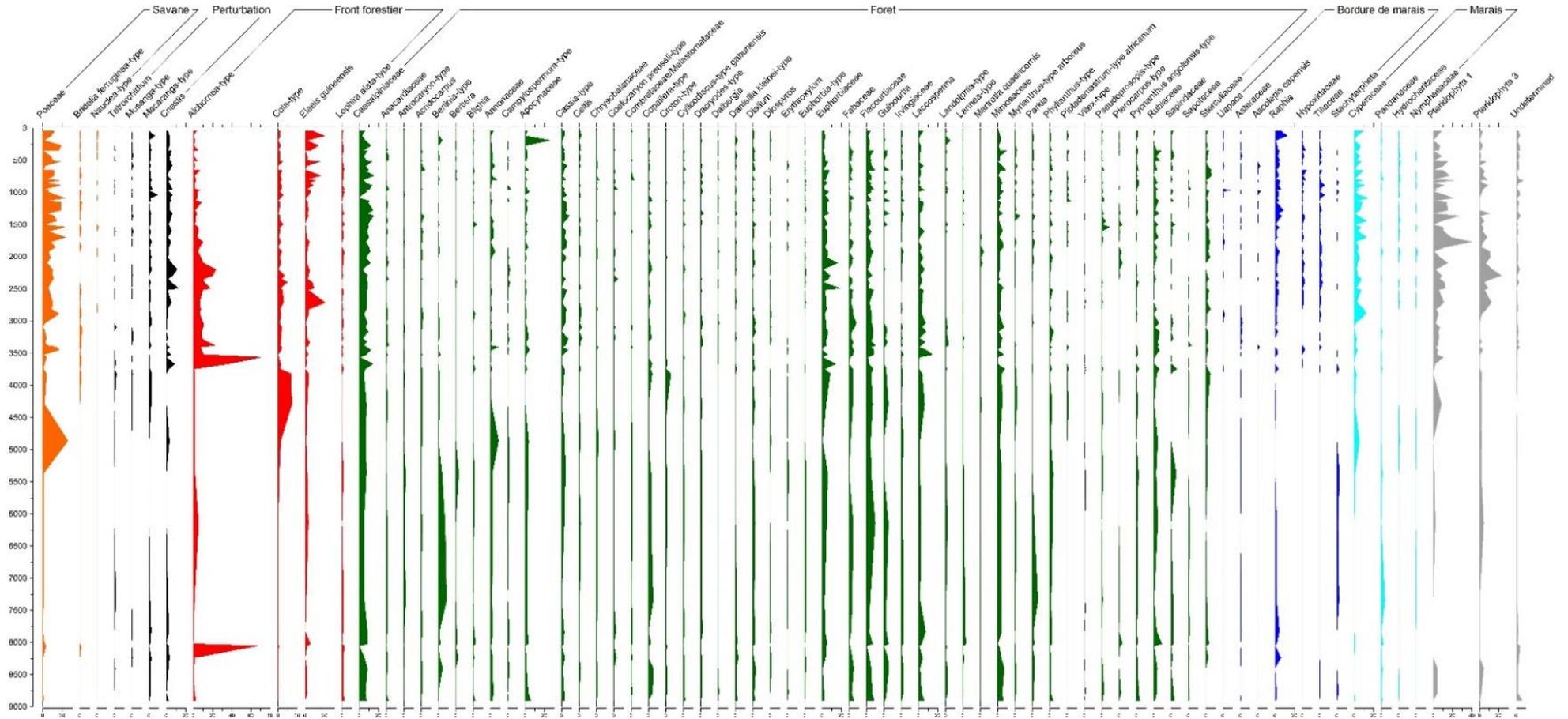


Fig. 4 An. 4.1: Diagramme pollinique détaillé de la séquence de *Lopé 2*. Seuls sont représentés les taxons >2% des assemblages polliniques

Annexe 5: Proportion (valeurs moyennes) des espèces d'affinité humaine dans les assemblages polliniques de la Lopé à peu près 200 ans avant, pendant et 200 ans après le hiatus.

Tab. 3 An. 5: Resultats test de Tukey au site de *Lopé 2*

core	taxon	term	contrast	null.value	estimate	std.error	statistic	adj.p.value	letters
Lopé 2	Elaeis.guinee	Group_simp	hiatus - ante_	0	2.03038458	2.22965948	0.91062541	0.63620868	a
Lopé 2	Elaeis.guinee	Group_simp	post_hiatus -	0	4.62471013	2.61450749	1.76886475	0.19978151	a
Lopé 2	Elaeis.guinee	Group_simp	post_hiatus -	0	2.59432555	2.08565546	1.2438898	0.43687414	a
Lopé 2	Antrocaryon	Group_simp	hiatus - ante_	0	-0.2156995	0.15461122	-1.3951088	0.35665929	a
Lopé 2	Antrocaryon	Group_simp	post_hiatus -	0	-0.3128863	0.18129772	-1.7258146	0.2147517	a
Lopé 2	Antrocaryon	Group_simp	post_hiatus -	0	-0.0971868	0.14462555	-0.6719891	0.7797257	a
Lopé 2	Copaifera	Group_simp	hiatus - ante_	0	-0.2817625	0.63924554	-0.4407735	0.89780947	a
Lopé 2	Copaifera	Group_simp	post_hiatus -	0	-0.4898125	0.74958184	-0.6534476	0.79024005	a
Lopé 2	Copaifera	Group_simp	post_hiatus -	0	-0.20805	0.59795945	-0.3479332	0.93491785	a
Lopé 2	Guibourtia	Group_simp	hiatus - ante_	0	0.58195213	1.09356252	0.53216173	0.85492371	a
Lopé 2	Guibourtia	Group_simp	post_hiatus -	0	0.15375917	1.28231572	0.11990742	0.99201559	a
Lopé 2	Guibourtia	Group_simp	post_hiatus -	0	-0.428193	1.02293407	-0.4185929	0.90730791	a
Lopé 2	Canarium	Group_simp	hiatus - ante_	0	0.1907363	0.26211715	0.72767578	0.74742712	a
Lopé 2	Canarium	Group_simp	post_hiatus -	0	0.19961722	0.3073596	0.64945824	0.79250204	a
Lopé 2	Canarium	Group_simp	post_hiatus -	0	0.00888092	0.24518814	0.03622086	0.99926813	a
Lopé 2	Dacryodes	Group_simp	hiatus - ante_	0	0.4664694	0.45206137	1.03187185	0.5615668	a
Lopé 2	Dacryodes	Group_simp	post_hiatus -	0	0.28029308	0.53008894	0.52876614	0.85665261	a
Lopé 2	Dacryodes	Group_simp	post_hiatus -	0	-0.1861763	0.42286469	-0.440274	0.89802653	a
Lopé 2	Pterocarpus	Group_simp	hiatus - ante_	0	-0.8235533	0.36870251	-2.2336525	0.08520907	a
Lopé 2	Pterocarpus	Group_simp	post_hiatus -	0	-0.9775541	0.43234202	-2.2610666	0.08086579	a
Lopé 2	Pterocarpus	Group_simp	post_hiatus -	0	-0.1540008	0.34488962	-0.446522	0.89529769	a
Lopé 2	Macaranga	Group_simp	hiatus - ante_	0	0.5846699	0.8848136	0.66078313	0.78614921	a
Lopé 2	Macaranga	Group_simp	post_hiatus -	0	-0.3040789	1.03753591	-0.2930779	0.95332484	a
Lopé 2	Macaranga	Group_simp	post_hiatus -	0	-0.8887488	0.82766733	-1.0737995	0.53612981	a

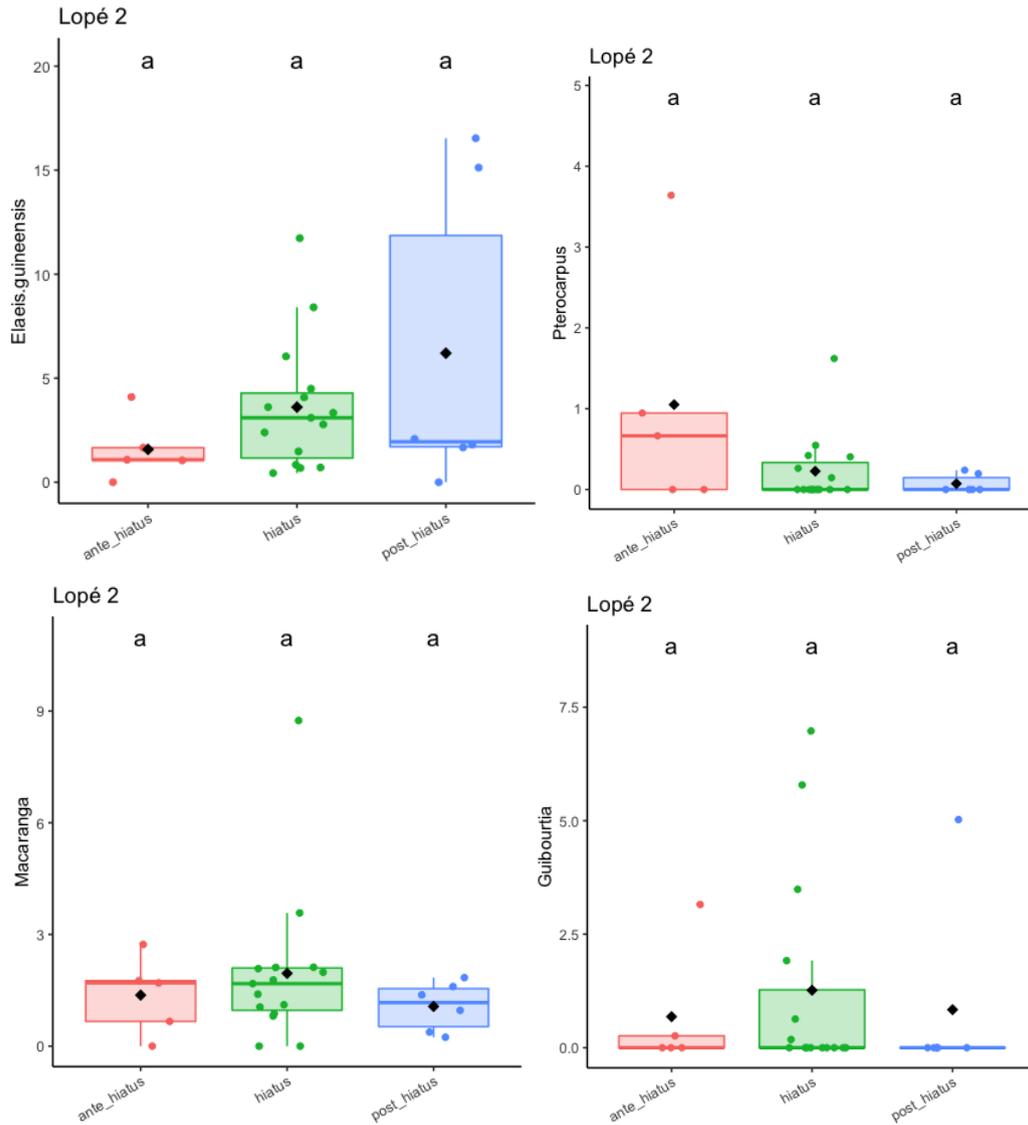


Fig. 6 An. 5: Distribution des pourcentages des espèces d'affinités humaines dans les comptages de *Lopé 2*, avant, pendant et après le hiatus à l'aide de boxplot (premier quartile au troisième quartile, coupé par la moyenne). Les lettres (a) indiquent la non significativité des différences entre chaque moyenne d'après le test de Tukey.

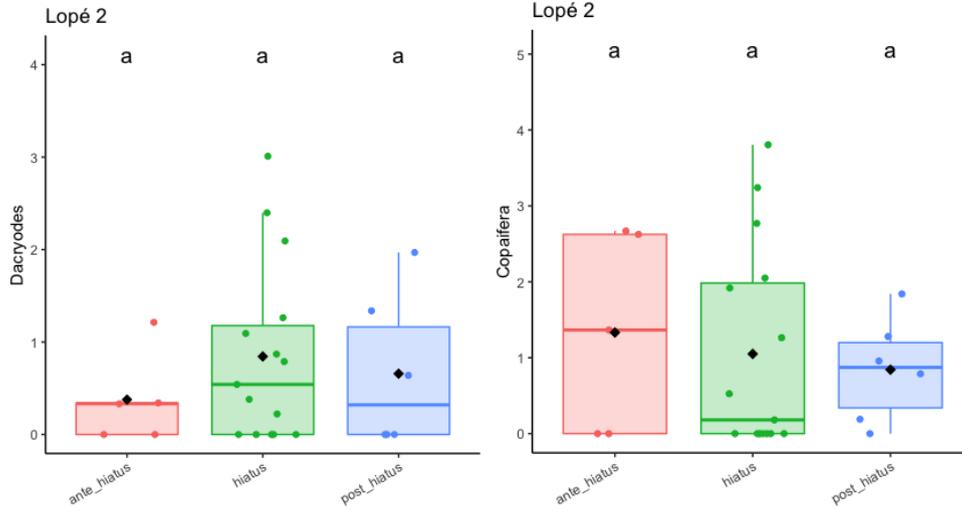


Fig. 6 An. 5 (suite): Distribution des pourcentages des espèces d'affinités humaines dans les comptages de *Lopé 2*, avant, pendant et après le hiatus à l'aide de boxplot (premier quartile au troisième quartile, coupé par la moyenne). Les lettres (a) indiquent la non significativité des différences entre chaque moyenne d'après le test de Tukey.

Tab. 4 An. 5: Résultats du test de Tukey au site de *Paurosa*

core	taxon	term	contrast	null.value	estimate	std.error	statistic	adj.p.value	letters
Paurosa	Elaeis.guineensis	Group_simp	hiatus - ante_hiatus	0	2.629365447	1.632687532	1.610452334	0.251988611	a
Paurosa	Elaeis.guineensis	Group_simp	post_hiatus - ante_hiatus	0	1.803252336	1.947224628	0.926062823	0.624447014	a
Paurosa	Elaeis.guineensis	Group_simp	post_hiatus - hiatus	0	-0.826113111	1.553347888	-0.531827492	0.854624646	a
Paurosa	Elaeis.guineensis	Group_simp	hiatus - ante_hiatus	0	2.629365447	1.632687532	1.610452334	0.251990307	a
Paurosa	Elaeis.guineensis	Group_simp	post_hiatus - ante_hiatus	0	1.803252336	1.947224628	0.926062823	0.624445395	a
Paurosa	Elaeis.guineensis	Group_simp	post_hiatus - hiatus	0	-0.826113111	1.553347888	-0.531827492	0.854656026	a
Paurosa	Elaeis.guineensis	Group_simp	hiatus - ante_hiatus	0	2.629365447	1.632687532	1.610452334	0.251958455	a
Paurosa	Elaeis.guineensis	Group_simp	post_hiatus - ante_hiatus	0	1.803252336	1.947224628	0.926062823	0.624451664	a
Paurosa	Elaeis.guineensis	Group_simp	post_hiatus - hiatus	0	-0.826113111	1.553347888	-0.531827492	0.854642093	a
Paurosa	Antrocaryon	Group_simp	hiatus - ante_hiatus	0	0.049652433	0.079873698	0.621636837	0.807231701	a
Paurosa	Antrocaryon	Group_simp	post_hiatus - ante_hiatus	0	0.015169903	0.095261358	0.159245083	0.985943465	a
Paurosa	Antrocaryon	Group_simp	post_hiatus - hiatus	0	-0.03448253	0.075992275	-0.453763623	0.891794291	a
Paurosa	Copaifera	Group_simp	hiatus - ante_hiatus	0	0.040669584	0.038340274	1.060753605	0.54085648	a
Paurosa	Copaifera	Group_simp	post_hiatus - ante_hiatus	0	4.55E-18	0.045726524	9.94E-17		1 a
Paurosa	Copaifera	Group_simp	post_hiatus - hiatus	0	-0.040669584	0.036477148	-1.114933235	0.507892558	a
Paurosa	Guibourtia	Group_simp	hiatus - ante_hiatus	0	0.026027207	0.095250288	0.27325069	0.959215458	a
Paurosa	Guibourtia	Group_simp	post_hiatus - ante_hiatus	0	-0.062773201	0.113600246	-0.552579793	0.844061748	a
Paurosa	Guibourtia	Group_simp	post_hiatus - hiatus	0	-0.088800408	0.090621647	-0.979902821	0.590862657	a
Paurosa	Canarium	Group_simp	hiatus - ante_hiatus	0	0.199958344	0.180459389	1.108051764	0.512057787	a
Paurosa	Canarium	Group_simp	post_hiatus - ante_hiatus	0	-0.050261675	0.215224873	-0.233530976	0.970033964	a
Paurosa	Canarium	Group_simp	post_hiatus - hiatus	0	-0.250220019	0.171690054	-1.457393793	0.320280346	a
Paurosa	Dacryodes	Group_simp	hiatus - ante_hiatus	0	0.145845748	0.104002566	1.402328366	0.347435842	a
Paurosa	Dacryodes	Group_simp	post_hiatus - ante_hiatus	0	0.015169903	0.12403865	0.122299806	0.991682293	a
Paurosa	Dacryodes	Group_simp	post_hiatus - hiatus	0	-0.130675845	0.098948612	-1.320643534	0.390079523	a
Paurosa	Pterocarpus	Group_simp	hiatus - ante_hiatus	0	0.167474299	0.20059603	0.834883419	0.681180724	a
Paurosa	Pterocarpus	Group_simp	post_hiatus - ante_hiatus	0	0.008476636	0.239240836	0.035431393	0.999298998	a
Paurosa	Pterocarpus	Group_simp	post_hiatus - hiatus	0	-0.158997663	0.190848165	-0.833110778	0.682301922	a
Paurosa	Macaranga	Group_simp	hiatus - ante_hiatus	0	-0.116001349	0.439514587	-0.263930601	0.96189919	a
Paurosa	Macaranga	Group_simp	post_hiatus - ante_hiatus	0	-0.242191528	0.52418703	-0.462032661	0.888054113	a
Paurosa	Macaranga	Group_simp	post_hiatus - hiatus	0	-0.126190179	0.418156593	-0.301777328	0.950494752	a

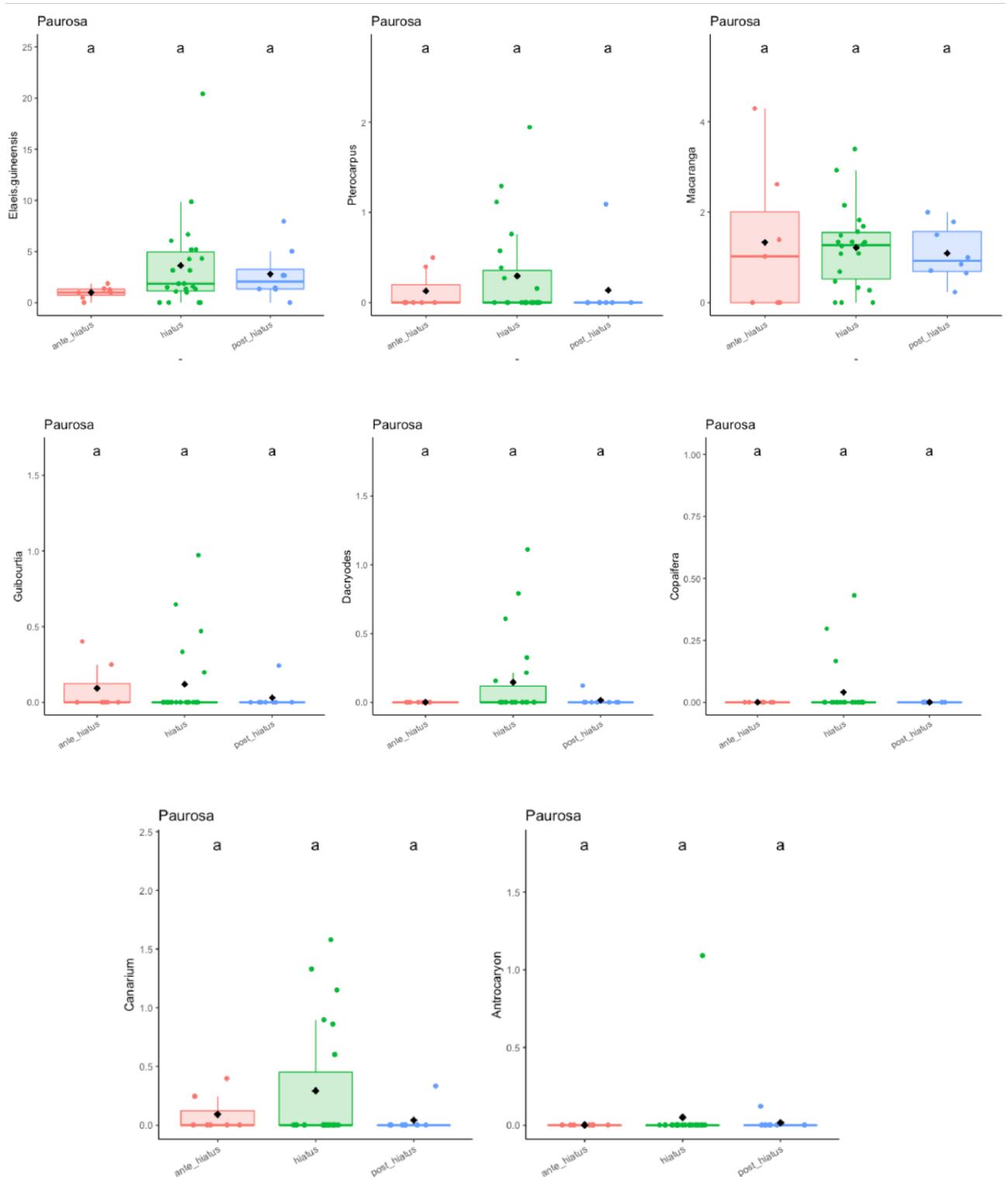


Fig. 7 An. 5: Distribution des pourcentages des espèces d'affinités humaines dans les comptages de *Paurosa*, avant, pendant et après le hiatus à l'aide de boxplot (premier quartile au troisième quartile, coupé par la moyenne). Les lettres (a) indiquent la non significativité des différences entre chaque moyenne d'après le test de Tukey.

Annexe 6: Quelques photos de lames de comptages polliniques.

Note

J'ai estimé utile, comme signalé en introduction de cette thèse, de photographier les lames de comptages polliniques à l'aide d'un microscope optique Leica couplé à un appareil photo, afin de confronter mes identifications, lors des comptages, aux photos de références que j'ai faite pour alimenter la base de données en ligne (<https://data.oreme.org/>). J'ai regroupé les photos en fonction de l'écologie des taxons polliniques et suivant la succession écologique publiée dans l'article suivant: **Modern pollen–vegetation relationships within tropical marshes of Lopé National Park (Central Gabon). Review of Paleobotany and Palynology, 27, 5 (2020). Karl Henga-Botsikabobe, Alfred Ngomanda, Richard Oslisly, Charly Favier, Serge D. Muller, Laurent Bremond (2020).**

Pour chaque taxon pollinique, la photo de gauche représente la lame de comptage et la photo à droite de l'observateur représente la lame de référence lorsqu'elle est disponible dans la base de photos en ligne.

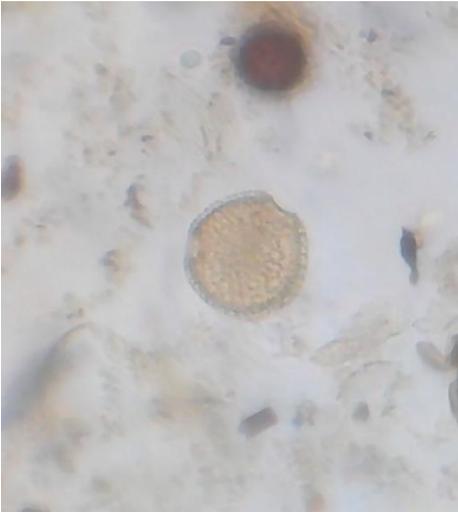
Savane



Poaceae



Pennisetum hordeoides (Poaceae)



Bridelia

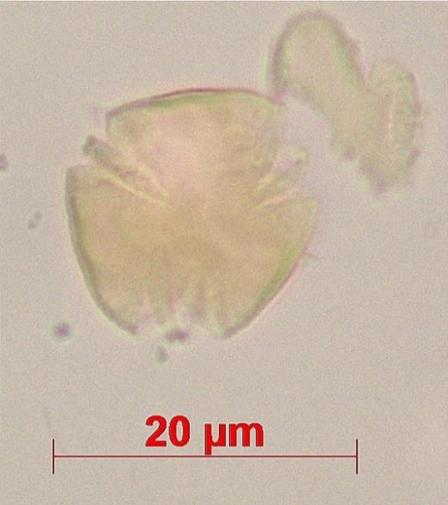


Bridelia ferruginea (Euphorbiaceae)

Front forestier



Alchornea



Alchornea cordifolia (Euphorbiaceae)



Elaeis guineensis (Arecaceae)



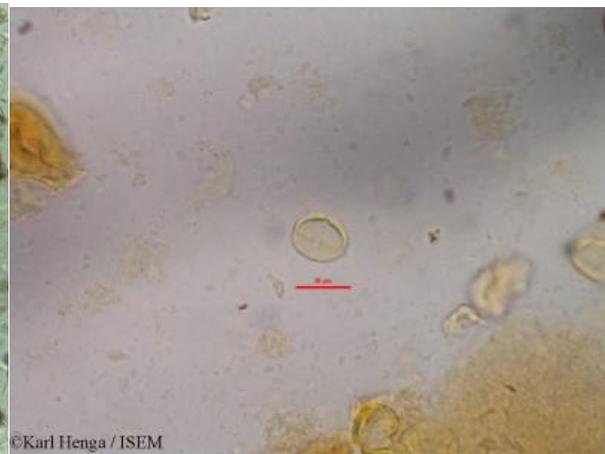
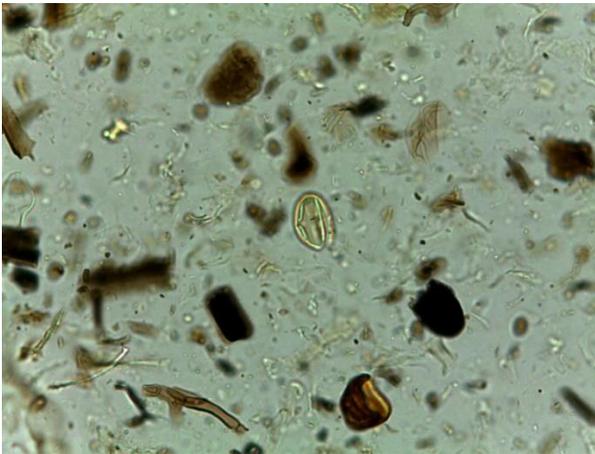
Front forestier (suite)



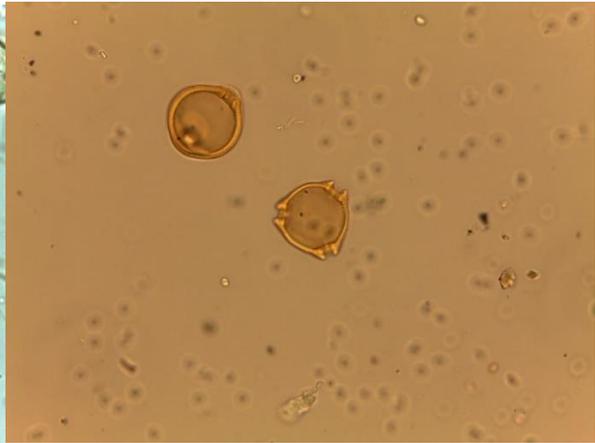
Cola-type



Cola hypochrysea (Sterculiaceae)

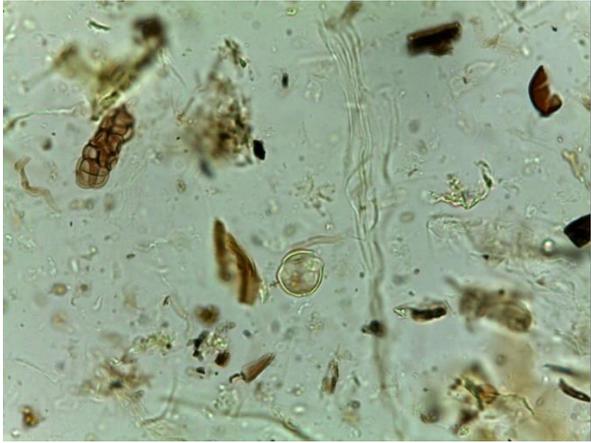


Lophira alata (Ochnaceae)

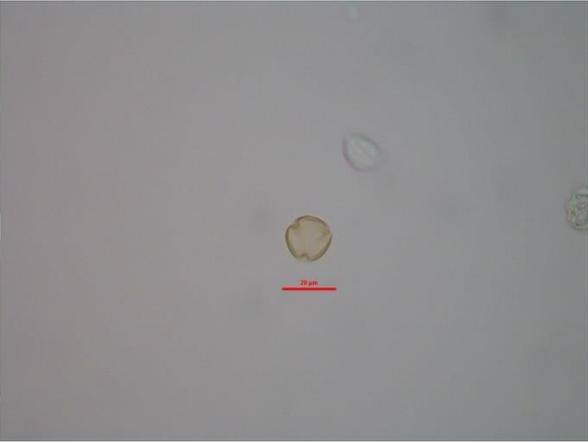


Aucoumea klaineana pierre (Bursaceae)

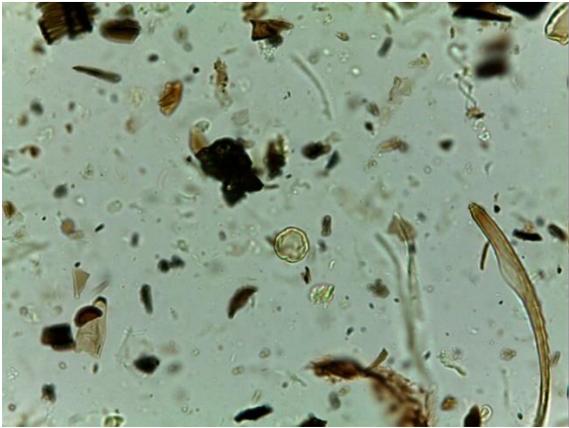
Foret



Dialium



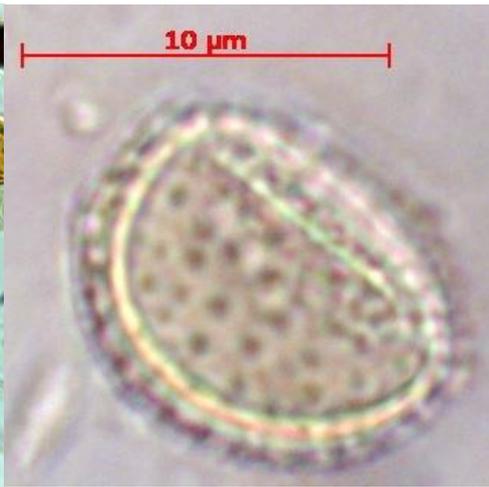
Dialium bipindense (Fabaceae)



Macaranga

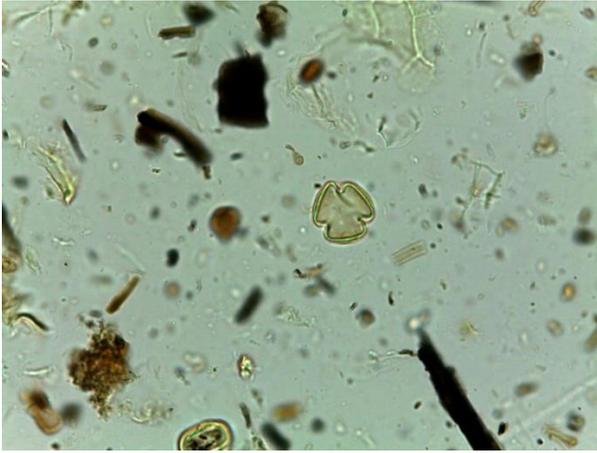


Macaranga monandra (Euphorbiaceae)

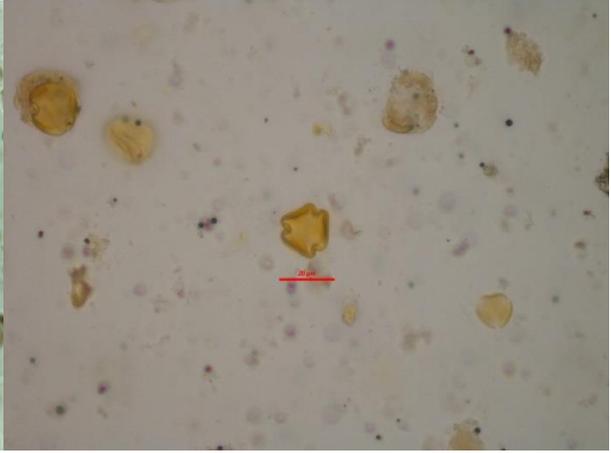


Pycnanthus angolensis (Myristicaceae)

Foret (suite)

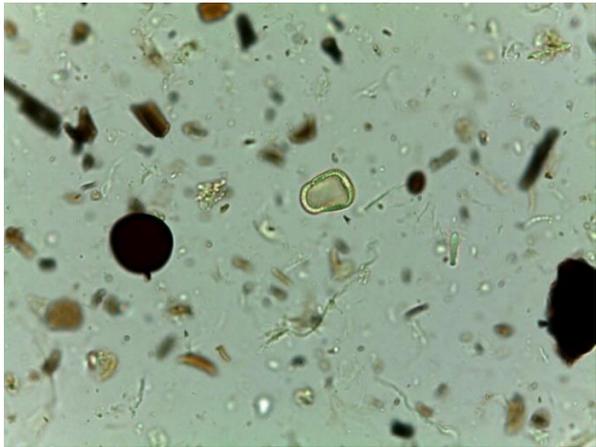


Sapindaceae

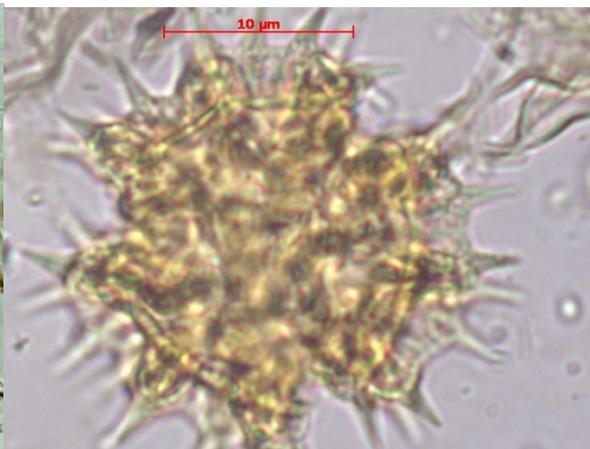


Eriocoelum macrocarpum (Sapindaceae)

Bordure de marais



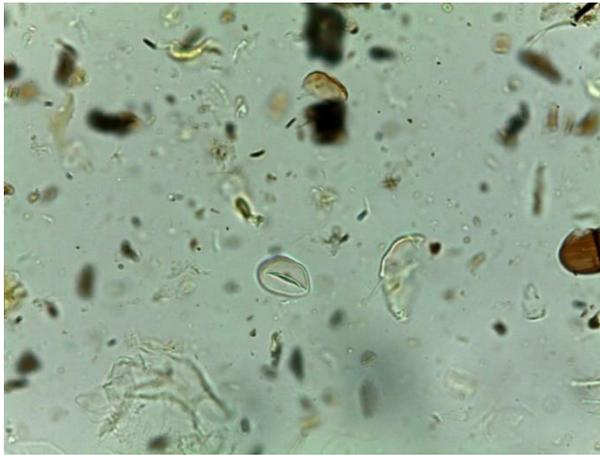
Ascolepis capensis (Cyperaceae)



Compositae

Vernonia amygdalina (Compositae)

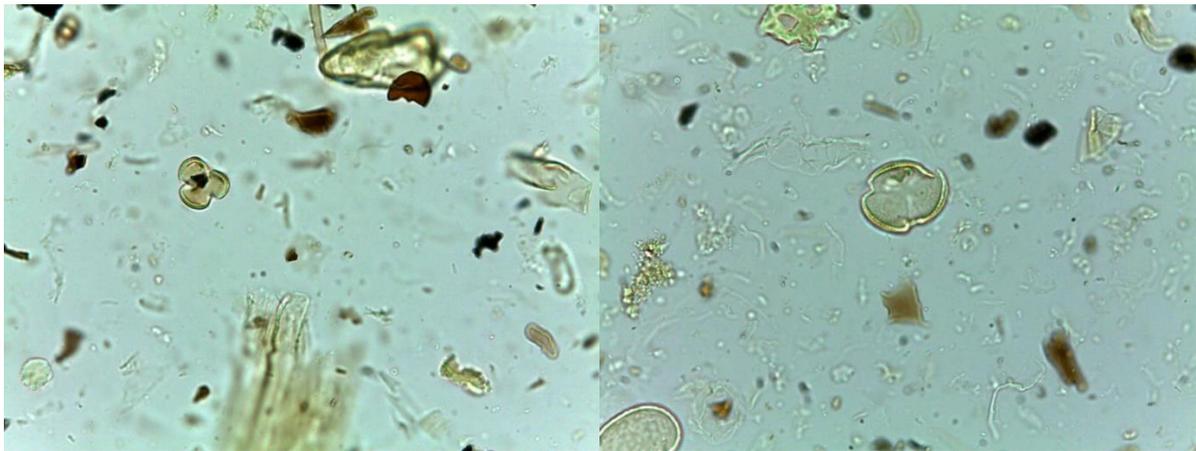
Bordure de marais (suite)



Raphia

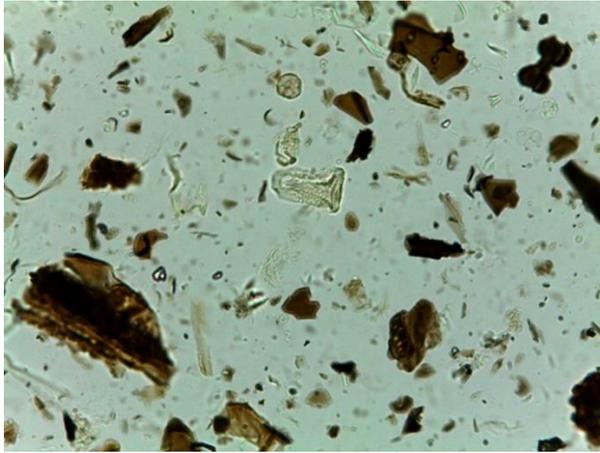


Raphia sp. (Arecaceae)



Verbenaceae (cf. *Stachytarfeta*) (NB : lames de comptage uniquement à gauche et à droite, car absente en ligne)

Marais



Cyperaceae

Costularia melleri (*Cyperaceae*)

RÉSUMÉ

Cette thèse étudie l'évolution de la mosaïque de forêt-savane du Parc National de la Lopé (PNL), au centre du Gabon, à l'aide de l'analyse pollinique d'échantillons de surfaces et fossiles obtenus au sein de marais tropicaux. L'analyse de la composition de la pluie pollinique actuelle a montré (i) la robustesse de ces dépôts palustres à enregistrer les principales formations végétales du parc ; et (ii) mis en évidence la sous-représentation de la végétation extra-locale, i.e. la savane qui entoure les marais, avec par exemple les Poaceae qui n'excèdent jamais 25% des assemblages. Les enregistrements fossiles révèlent néanmoins que cette végétation extra-locale est présente depuis au moins 9000 ans BP ce qui implique que les savanes incluses de la Lopé sont beaucoup plus anciennes que la mise en place documentée des enclaves savanicoles en Afrique centrale. Le bloc forestier au PNL connaît un recul autour de 3800 ans BP caractérisé par une baisse des taxons de forêt mature et une augmentation des taxons pionniers, tel qu'*Alchomea cordifolia*, typique d'une ouverture du milieu. Une deuxième phase d'ouverture a lieu autour de 2500 ans BP et a vu l'incursion des Poaceae dans le bloc forestier avec l'installation permanente des Poaceae et Cyperaceae au sein des marais leur conférant ainsi un signal local qui se distingue nettement du signal plus régional fourni par les dépôts lacustres. Cette ouverture du milieu a été contemporaine à l'arrivée documentée des métallurgistes Bantous dans la région et a vu la prolifération d'*Elaeis guineensis*, un taxon pionnier très souvent associé à la présence humaine. Cependant, nos données ne permettent pas de conclure sur un impact anthropique significatif sur l'évolution de la mosaïque de forêt-savane. Toutes fois, il semble que l'absence ou la baisse documentée des populations Bantous entre 1400 et 800 ans BP ait été concomitante à une variation du régime des précipitations qui serait à l'origine du changement de la couverture arborée enregistrée par le pollen dans la majorité des sites avec le développement de taxons pionniers qui ont envahi le domaine savanicole. Ce résultat suggère que la présence des populations Bantous à la Lopé a contribué au maintien des enclaves savanicoles. Il ressort de cette étude que les marais tropicaux d'Afrique central sont une alternative crédible aux dépôts lacustres, peu nombreux dans le Bassin du Congo, pour la reconstitution des paléoenvironnements.

MOTS CLÉS

Gabon, mosaïque de forêt-savane, analyses pollinique, variation du régime des précipitations, Bantou

ABSTRACT

This thesis investigates the evolution of the forest-savanna mosaic of the Lopé National Park (LNP), in central Gabon, using pollen analysis of surface and fossil samples obtained from tropical swamps. Analysis of the modern pollen rain showed (i) the robustness of these marsh deposits in recording the main plant associations of the park; and (ii) highlighted the under-representation of extra-local vegetation, i.e. the savannah surrounding the marshes, with, for example, the Poaceae that never exceeds 25% of the pollen assemblages. The fossil record nevertheless reveals that this extra-local vegetation has been present for at least 9000 years BP, implying that the enclosed savannas of LNP are much older than the documented establishment of this type of savanna in Central Africa. The forest block at the LNP underwent a retreat around 3800 years BP characterized by a decrease in mature forest taxa and an increase in pioneer taxa, such as *Alchomea cordifolia*, typical of an opening of the environment. A second opening of the forest block occurred around 2500 years BP and has been characterized by an invasion of Poaceae into the forest block with the permanent installation of Poaceae and Cyperaceae within the marshes, thus giving them a local signal that is clearly distinct from the more regional signal provided by the lake deposits. This opening up of the environment was contemporaneous with the documented arrival of Bantu metallurgists in the region and which led to the proliferation of *Elaeis guineensis*, a pioneer taxon very often associated with human presence. However, our data do not allow us to conclude on a significant anthropic impact on the evolution of the forest-savanna mosaic. However, it seems that the absence or the decline of Bantu populations documented between 1400 and 800 years BP was concomitant with a change in rainfall regime that would have caused a change of tree cover well marked in pollen assemblages within the majority of sites, with the development of pioneer taxa that evolved into the savanna domain. This result suggests that the presence of Bantu populations in Lopé contributes to the maintenance of savannah enclaves. This study shows that the tropical swamps of Central Africa are a credible alternative to lacustrine deposits for the reconstruction of paleoenvironments.

KEYWORDS

Gabon, forest-savanna mosaic, pollen analysis, variation in rainfall patterns, Bantou