

Les changements climatiques de la fin du Tertiaire en Afrique: leur conséquence sur l'apparition du Sahara et de sa végétation

End-Tertiary climatic changes in Africa: their effect on the origin of the Sahara and its vegetation

The present vegetation of the Sahara is not uniform: the northern part is inhabited mainly by taxa of holarctic origin and the southern part by taxa of tropical origin. Diverse data show that desert conditions appeared during lower Pliocene time. Earlier, during the first part of the Tertiary, equatorial conditions prevailed over the southern part of what is now the Sahara. An important climatic change occurred near the Eocene-Oligocene transition. From Oligocene time to the Miocene, the area of the Sahara was occupied by a tropical vegetation of Sudano-Guinean or Sudanian type. By contrast, southern Africa including Zaire was dominated before the Miocene by conditions that were dry and at times even totally arid. This difference between northern and southern Africa was only partly due, especially in the early Tertiary, to the more southern position of Africa, because since the Eocene the equator has been close to its modern position. It seems likely that the principal cause of the extension of tropical savanna over the Sahara lay in the general circulation of the atmosphere. From the Eocene, the appearance of the first glaciers in Antarctica introduced a global thermal disequilibrium which brought moisture to the Sahara, but not to southern Africa. The Intertropical Convergence Zone must have reached the northern Sahara regularly; the Tethys Sea was also a source of humidity.

The first northern hemisphere glaciations appeared during late Miocene time. This involved a decrease in the global disequilibrium

and at the same time aridification of the Sahara. The cooling of the northern hemisphere was accentuated during the early Pliocene, coincident with the appearance of desert conditions in the Sahara. On the other hand, during the Pliocene, various data indicate an increase in moisture to the south of the Sahara. One can believe that this cooling, by increasing the thermal gradient between equator and pole in the northern hemisphere, was the prime cause of the expansion of the subtropical anticyclones, which produce desert conditions, and at the same time of an important retreat of the ITCZ to the south of the Sahara with consequent increase of rainfall over what are now the Sudanian and Sudano-Guinean zones. This same phenomenon has re-occurred several times during the Holocene but on a much smaller scale.

Pollen analysis of Pliocene samples shows that the modern xerophytic vegetation was already in place in the Sahara. The heterogeneity of the modern vegetation of the Saharan mountains is the result of ancient influences, tropical or holarctic, which have affected the Saharan flora. In this regard, the tropical origin of *Olea laperrini* is evaluated. The xerophytic taxa of tropical origin may have come from the 'Rand Flora', which would have developed since the beginning of the Tertiary from the flora of the Cape or its precursors. The xerophytic taxa of holarctic origin (saharo-sind taxa) would have become differentiated during the course of the Tertiary in the dry regions of Asia.

ORSTOM Fonds Documentaire

63

N° 29 105 ex 1

Cote : B

4.1 INTRODUCTION

Les données paléobotaniques (pollens, bois, empreintes de feuilles) concernant le Plio-Quaternaire du Sahara sont relativement réduites. Elles concernent essentiellement le Pliocène et la fin du Quaternaire et ont déjà fait l'objet d'une synthèse (Rossignol & Maley 1968) qui a été reprise récemment par Schnell (1976 v. 4: 29-34). A partir des données sur le Pliocène et d'autres concernant des périodes plus anciennes, cet article essayera de rechercher quand et comment sont apparues les conditions désertiques au Sahara et comment s'est effectué son peuplement végétal.

La plupart des botanistes admettent que certains taxons vivant actuellement au Sahara et sur ses montagnes ont pu y parvenir dès le Tertiaire. Il sera donc nécessaire de prendre un certain recul et de voir quels étaient la végétation et le climat du Sahara au Tertiaire.

4.2 LE PEUPEMENT VEGETAL ACTUEL

L'étude du peuplement végétal actuel du Sahara montre que 'le Sahara est double: il n'y a pas le Sahara, mais deux Saharas, l'un (N) plutôt paléarctique, l'autre (S) plus ou moins paléotropical' (Monod 1957: 76). Cette dualité résulte des conditions climatiques. Les deux facteurs essentiels sont le rythme des pluies, quand il en tombe, et la température. Le Sahara septentrional a un rythme méditerranéen assez bien marqué, c'est-à-dire que les pluies peuvent se produire de l'automne au printemps. L'hiver les gelées ne sont pas rares. Le Sahara méridional a un rythme nettement tropical, c'est-à-dire que les pluies se produisent essentiellement en été, au moment où la température est la plus élevée: on peut ainsi parler du Sahara tropical. Sa limite septentrionale est difficile à situer (Barry et al. 1976); en plaine, l'isohyète 100 mm pourrait grossièrement servir de limite. Le Sahara central, suivant les années, est affecté tantôt par les conditions climatiques du Sahara septentrional avec ici des pluies liées essentiellement aux dépressions soudano-sahariennes, tantôt par celles du Sahara méridional, avec des pluies estivales liées à la remontée du Front Inter-tropical. Ainsi l'hétérogénéité de la végétation du Sahara central (Barry et al. 1972) pourrait résulter de l'alternance ou de l'interpénétration de ces deux influences climatiques. De plus les changements climatiques qui affectèrent le Sahara depuis la fin du Tertiaire et au cours du Quaternaire, firent varier ces deux influences, favorisant l'une au détriment de l'autre, en faisant déferler vers le Nord ou vers le Sud des vagues de taxons nouveaux. A chaque fois les montagnes du Sahara servirent de refuges à un certain nombre de taxons inadaptés aux conditions nouvelles, soit parce qu'ils y trouvèrent l'humidité nécessaire à leur survie, soit du fait des températures plus basses des sommets. Ainsi les montagnes du Sahara, oasis au milieu du désert, sont des lieux privilégiés pour l'étude de l'histoire des flores sahariennes, particulièrement par l'analyse pollinique de sédiments anciens.

4.2.1 *Origine des taxons vivant actuellement au Sahara* (d'après Quézel 1965: 41; Monod 1957: 76)

Origine holarctique: Les taxons eurasiatiques peuvent être subdivisés en trois groupes. Les taxons de type tempéré sont très peu nombreux et réfugiés sur les plus hautes montagnes. Les taxons méditerranéens (*s. stricto*) sont relativement bien représentés sur la bordure nord-occidentale et sur les montagnes. Les taxons saharo-sindiens constituent plus de 70% de la flore du Sahara septentrional et sont encore très abondants au Sahara central. Le rythme climatique tropical les élimine, c'est pourquoi ils sont presque complètement défaut au Sahara méridional. Ils proviendraient en majorité de la région 'mésogéenne' mais une origine australe est aussi possible pour certains (Zohary 1962).

Origine africaine: Les taxons proprement africains peuvent avoir soit une origine tropicale, soit une origine africaine-australe (Flore du Cap) où règne le climat austral du climat méditerranéen. Les taxons sahéliens, adaptés à des conditions arides, se rencontrent partout au Sahara méridional et central dans les paysages de savane désertique. Les taxons soudaniens et soudano-guinéens sont très rares au Sahara; on les rencontre seulement dans les oasis du Sud (Borkou) et surtout réfugiés sur le sommet de quelques montagnes (Aïr, Tibesti, Ennedi). Les taxons montagnards originaires des flores africaines de moyenne altitude (Djebel Marra, Ethiopie, Afrique orientale) se rencontrent presque uniquement au Tibesti et en Aïr. Les taxons oro-africains originaires des flores des hautes montagnes africaines (Djebel Marra, Ethiopie, Afrique orientale) existent essentiellement au Tibesti. Les taxons érémitiques très adaptés aux conditions sahariennes représentent les vestiges d'une flore xérophile archaïque répandue à travers toute l'Afrique et appelée 'Rand Flora' (Monod 1957: 14).

Cette Rand Flora apparaît très importante pour l'histoire des flores xérophiles africaines. Elle correspondrait à l'extension à travers l'Afrique, au moins dès le début du Tertiaire, de la Flore du Cap, ou de ses précurseurs (Wild 1963: 132; Schnell 1976 v. 3: 108), qui vit actuellement dans l'extrême sud de l'Afrique sous un climat à rythme méditerranéen. De nombreux taxons montagnards et oro-africains trouveraient ainsi leur origine dans la Rand Flora (Wild, *ibid.*). Cependant, dans leur expansion à travers l'Afrique, un certain nombre de taxons de la Rand Flora se seraient adaptés à des conditions plus chaudes et plus tropicales (Schnell, *ibid.*). Comme le fait remarquer Monod (1957: 16), il devient ainsi 'difficile, ou impossible, de distinguer les vraies africaines de la Rand Flora, des paléotropicales ordinaires, à distribution de type congo-indien voire congo-malais'. Ainsi les taxons hypothétiquement issus de la Rand Flora appartiendraient à deux lignées: l'une formée de taxons ayant conservé leur adaptation à un rythme méditerranéen, se marquant surtout par leur faculté de vivre sous des températures peu élevées, l'autre au contraire formée par ceux qui se sont adaptés à des températures plus chaudes et à un rythme tropical. Différentes listes de taxons pouvant appartenir à la Rand Flora ont été publiées (Monod 1957: 16). Parmi ceux-ci on peut citer *Podocarpus*, *Erica*, les Euphorbes cactiformes, des Crassulaceae.

4.3 LE SAHARA AVANT LE DESERT

Les travaux des géologues et des géochimistes ont montré que du Paléocène à l'Eocène des conditions équatoriales ont régné sur le Sahara méridional, en particulier au Mali et au Niger (Millet 1963: 315) où la sédimentation dans un golfe marin était purement chimique, dominée par l'attapulгите. Aucun apport terrigène ne venait des zones continentales. Ces données impliquent une altération intense sous couvert forestier dense. Vers la limite Eocène-Oligocène (Radier 1959; Busson & Grambast 1965) des changements de faciès sont intervenus, traduisant un important changement climatique. Un climat tropical avec une saison sèche de type soudanien à soudano-guinéen a fait son apparition. Sur tout le Sahara se dépose un vaste complexe détritique appelé 'Continental Terminal'. Faure (1966: 492) a montré qu'au Niger des dépôts importants d'oolithes ferrugineuses se formaient et que la kaolinite — minéral typique des conditions tropicales — était pratiquement la seule argile de ces dépôts. D'autre part, des dépôts lacustres largement silicifiés se rencontrent à travers tout le Sahara: Tanezrouft (Karpoff 1958: 228), Algérie (Conrad 1968: 438), Soudan (Whiteman 1971: 90). Durant la première partie du Tertiaire, particulièrement à l'Eocène inférieur, des mers épicontinentales se sont étendues sur le nord du Sahara et dans le secteur de la boucle du Niger (Furon 1960; Louvet et al. 1971). A partir de l'Oligocène, ces mers se retirent progressivement.

Les données paléobotaniques convergent avec les données précédentes. Des couches paléocènes du Niger, vers 17°N, ont livré des bois appartenant à des taxons forestiers (*Macaranga*, *Ricinodendron*, *Sapium*, *Guarea*, *Trichilia*) (Koeningeur 1971). A partir de l'Eocène, ce sont les espèces de savane qui dominent (Louvet et al 1971). Les principales familles suivantes ont été recensées au Sahara: Euphorbiaceae, Combretaceae, Caesalpiniaceae, Papilionaceae, Palmae, Sapindaceae, Rutaceae, Moraceae, Myrtaceae, Guttiferae, Annonaceae, etc. (d'après les travaux de Boureau et ses élèves, in Aubréville 1970). Des analyses polliniques ont été effectuées par Kedves (1971) sur des sédiments carottés provenant du nord de l'Egypte, dans la région du Caire (Eocène et Oligocène) et du Wadi Natrun (Miocène et Pliocène). Malgré la difficulté de rattacher un certain nombre de formes polliniques à des taxons botaniques, ces analyses apportent des informations sur la partie nord orientale du Sahara. Ainsi, un échantillon de la fin de l'Eocène, présentant une grande abondance de pollens de Gramineae et la première apparition d'un type pollinique de Compositae, pourrait être corrélé avec l'important changement climatique marquant le début du 'Continental Terminal'. Des types polliniques apparentés aux Sapotaceae et aux Bombacaceae étaient présents à l'Eocène et d'autres apparentés à *Ilex* à l'Oligocène. Il faut aussi noter la présence de pollens apparentés aux Cycadales, en quantité relativement importante, à travers presque tout le Tertiaire et qui disparaissent après le Pliocène inférieur. Les Cycadales sont des vestiges des anciennes flores mésozoïques et possèdent des structures xéromorphes particulières (Schnell 1976 v. 3: 63). Actuellement, en Afrique, on trouve les genres *Cycas* et *Encephalartos*. Ce dernier genre, endémique de l'Afrique, se rencontre dans les savanes boisées, particulièrement sur les plateaux gréseux et les sols rocaillieux (Schnell, *ibid.*); d'après Monod (1971) ce genre serait à rattacher à la Rand Flora. Bonnefille

(1975: 33) a trouvé aussi des pollens de Cycadales dans des couches pléistocènes d'Éthiopie. A partir du Pliocène, Kedves (ibid.) a trouvé pour la première fois des pollens d'*Alnus* et de Caryophyllaceae. Ces derniers résultats sont identiques aux analyses de Kourkour (Pliocène supérieur) discutées plus loin.

Pour l'Afrique au sud de l'équateur, les données paléocéologiques concernant le Tertiaire, particulièrement avant le Miocène, sont plus rares. Au Kenya et en Ouganda, c'est seulement à partir de la base du Miocène datée radiométriquement qu'on rencontre des biotopes forestiers et de savane, riches en espèces animales et végétales (Hamilton 1973: 190). Par contre, antérieurement sur l'Afrique australe jusqu'au Zaïre (De Ploey et al. 1968; Van Zinderen Bakker 1975; Gill 1961: 347) et même jusqu'en Centre-Afrique (RCA) (Gérard 1958: 31) les conditions étaient arides et à certaines périodes franchement désertiques (dépôt du 'Système du Kalahari'; cf. de Ploey et al. 1968; Furon 1960: 80).

Cette différence assez nette entre le nord et le sud de l'Afrique n'était due qu'en partie, surtout pour la première partie du Tertiaire, à la position plus méridionale de l'Afrique. Au début du Tertiaire, l'équateur devait se situer vers le nord du Nigéria (Robinson 1973: Figure 3). Mais dès l'Eocène il occupe une place très proche de sa position actuelle (Girdler 1968: Figure 4). Il semble bien que la cause principale de l'extension des savanes tropicales sur le Sahara soit due avant tout à la circulation atmosphérique générale. Au début du Tertiaire, le gradient thermique Pôle-Equateur (P-E) devait être nettement plus faible qu'actuellement sur les deux hémisphères (Frakes & Kemp 1973: 555). Une évaporation élevée sur les océans et une circulation atmosphérique plus méridionale devait faciliter les transports d'humidité jusque dans les zones polaires (ibid.). Mais l'apparition des premières glaciations sur l'Antarctique dès l'Eocène (Kennett 1972; Le Masurier 1972) a introduit un déséquilibre des échanges thermiques qui était favorable au Sahara mais défavorable à l'Afrique australe. En effet, ce refroidissement précoce a augmenté le gradient thermique P-E sur l'Hémisphère Sud et, par là-même, a provoqué l'extension et la descente en latitude des anticyclones subtropicaux qui sont toujours une cause d'aridité (De Planhol & Rognon 1970: 41).

Étant donné la relation directe existant entre le gradient thermique P-E et la position de la ZCIT (Flohn 1965; Pédelaborde 1970: 63; Newell 1973), il apparaît qu'un gradient thermique estival très réduit sur l'Hémisphère Nord et en même temps élevé sur l'Hémisphère Sud était favorable à l'envahissement du Sahara par la mousson. Le refroidissement de l'Hémisphère Sud se fit par à-coups, car des phases de réchauffement y ont été détectées au cours de l'Oligocène et du Miocène (Denton et al. 1969). Elles eurent pour effet de diminuer le déséquilibre thermique global favorable au Sahara. Ces différents phénomènes sur les deux Hémisphères eurent comme corollaire une augmentation de la saison sèche sur le Sahara et aussi une extension plus limitée de la mousson vers le Nord. Il faut remarquer à ce propos que les pluies de l'extrême nord de l'Afrique, sur le Maghreb en particulier, n'étaient pas forcément liées à la mousson. La Téthys devait être une source importante d'humidité pouvant être à l'origine de pluies sur le Nord de l'Afrique.

Différents indices (bois, Rongeurs) montrent qu'au cours du Miocène le climat tropical semi-humide était en déclin sur le Sahara et que des oscillations

plus ou moins arides y apparaissent. L'étude des faunes de Rongeurs (Jaeger 1975: 137) a montré que des phases arides se sont produites au Maghreb au cours du Miocène moyen et supérieur. Le net endémisme des Rongeurs du Maghreb à cette époque semblerait pouvoir s'expliquer par un Sahara déjà plus sec. Cet endémisme 'implique un isolement déterminé au Nord par la Téthys, mais qui au Sud ne peut être imputé qu'à une barrière climatique' (Jaeger 1975: 131). Cela rejoint en partie l'observation de Louvet et al. (1971: 182) selon laquelle des bois datés du Miocène supérieur du nord de la Libye présentent des zones poreuses nettes, indiquant un climat à saison sèche prononcée.

La fermeture de la Téthys vers l'Est s'est effectuée au début du Miocène (Dewey et al. 1973), permettant d'importants échanges fauniques entre l'Eurasie et l'Afrique du Nord, surtout au Miocène inférieur; quelques immigrants asiatiques sont aussi notés au Miocène moyen et supérieur (Jaeger, *ibid.*). On peut penser qu'en même temps des échanges floristiques se sont produits. Il faut noter que les représentants actuels des Rongeurs qui sont arrivés au Maghreb au cours du Miocène sont caractéristiques pour la plupart des zones arides et semi-arides.

4.4 L'APPARITION DU DESERT AU PLIOCENE

4.4.1 *Les faits*

Les données actuellement disponibles montrent que les conditions désertiques font leur apparition au Sahara central et méridional dès le début du Pliocène (étage situé classiquement entre 5 et 1,8 MA; Berggren et al. 1974). Les premiers dépôts éoliens sont signalés au Sahara par Butzer & Hansen (1968: 362) dans le Pliocène inférieur de Kourkour (oasis du sud de l'Egypte à environ 50 km à l'ouest du Nil). Cet âge a été obtenu par des données géomorphologiques en relation avec le Nil. D'autre part, vers le nord du Tchad, dans la région de Koro-Toro, le gisement de Kolinga 1 (altitude env. 280 m) a pu être situé entre 4 et 5 MA (Pliocène inférieur) grâce à sa faune, par référence aux faunes bien datées de l'Afrique orientale (Coppens 1972: 184). Ce gisement a aussi fourni des bois rapportés à *Tamarix* et à *Retama* cf. *raetam* (Coppens & Koeniguer 1976). C'est à cette latitude la première apparition de taxons d'origine holarctique probable (Zohary 1973: 385 et 393) et bien représentés actuellement au Sahara dans l'élément Saharo-sindien. Avec ces deux bois se trouvait aussi une liane (Caesalpinaceae ou Papilionaceae) suggérant un biotope de ripisylve (*ibid.*). Ces diverses données pourraient s'interpréter par des conditions désertiques sur le Sahara central, allant en s'atténuant sur le nord du Tchad.

Des dépôts rapportés au Pliocène ont été étudiés dans le bassin du Tchad par Servant (1973: 13). Ils proviennent d'affleurements situés dans la région de Koro-Toro et de plusieurs sondages profonds effectués dans la zone du lac Tchad. Près de Koro-Toro, des dépôts fluvio-lacustres épais de 70 m au minimum ont pu être datés grâce aux faunes de mammifères (Coppens, *ibid.*): vers

la base, du Pliocène inférieur (zone de Kolinga 1) et plus haut dans la série, du Pliocène supérieur (zone de l'Ouadi Derdemi, comparée à Omo 2, datée de 2 à 3 MA). Les couches lacustres contiennent des diatomées qui ont été étudiées par Servant-Vildary (1973). Un certain nombre de ces diatomées sont archaïques ou éteintes et connues du Pliocène d'Europe et d'Amérique du Nord. Certaines, particulièrement les *Centrales*, peuvent être utilisées comme marqueurs stratigraphiques (ibid.: 212). De cette manière, Servant-Vildary a prouvé que le Pliocène existait dans les sondages effectués près du lac Tchad. Ici les couches pliocènes sont épaisses de 200 à 250 m et correspondent essentiellement à des formations lacustres argileuses riches en diatomées (analyses polliniques en projet). Les couches sous-jacentes antépliocènes sont des sables fluviatiles mal classés (Servant 1973: 19). Les dépôts susjacents, épais en moyenne de 60 à 80 m, sont des sables éoliens avec des lentilles d'argile ou de calcaires lacustres (série des Soulias) correspondant approximativement au Pléistocène (Servant, ibid.). Dans la région de Koro-Toro, la fin du Pliocène ou le début du Pléistocène (Servant, ibid.: 15) se marque par l'apparition de calcaire et de sable éolien (Formation de Morouo) et en même temps par l'apparition de diatomées à cachet moderne (Servant-Vildary 1973: 213). Près du lac Tchad, de la même manière, des sables éoliens sont parfois interstratifiés vers le sommet des couches lacustres et, fait important, en même temps que les diatomées *Centrales* archaïques disparaissent au profit d'une flore diversifiée de *Pennales*, il y a apparition dans un niveau, d'espèces nord-alpines et tempérées (ibid.: 205). Il faut donc concevoir en plaine des conditions de température relativement basse. Cette brève période de refroidissement est intéressante car elle semble pouvoir se corrélérer au moins en partie avec des changements climatiques importants détectés vers l'équateur (cf. infra) et avec une période de refroidissement en Méditerranée, caractérisée par la biozone à *Globorotalia inflata* qui vit actuellement en hiver dans des eaux fraîches (de 13° à 15°C) (Cita 1975: 540). Le paléomagnétisme a permis de situer cette biozone entre 2,2 et 1,8 MA (Chamley 1975: Figure 8), c'est-à-dire à la fin du Pliocène.

L'accumulation de l'épaisse série lacustre pliocène semble avoir été favorisée par la subsidence de la partie orientale tchadienne du bassin à cette époque (Servant 1973: 22), mais elle semble due surtout à un climat tropical nettement plus humide qu'antérieurement sur les régions méridionales du bassin. Cette interprétation est confirmée par des données provenant du Nigéria et du Sénégal. Dans la partie méridionale du bassin du Tchad, sur le Plateau de Jos, une cuirasse ferrugineuse épaisse de 5 à 10 m s'est développée sur une série fluvio-volcanique d'âge fini-Tertiaire (Boulangé et al. 1971). La cuirasse a été ensuite recouverte par des basaltes dont les âges K-Ar sont compris entre 0,5 en 2 MA (Burke et al. 1970: 75). Cette cuirasse se situe donc assez bien au Pliocène. D'autre part au Sénégal, une importante phase d'altération fini-Tertiaire a été aussi responsable de la formation d'une cuirasse ferrugineuse très épaisse (Tessier 1965; Nahon et al. 1970; Tessier et al. 1975) qui repose par endroits sur des couches volcaniques miocènes datées par le K-Ar (six dates situées entre $13,2 \pm 0,4$ et $6,9 \pm 0,2$ MA; Cantagrel et al. 1976). Toutes ces données concourent à situer au Pliocène une importante période humide sur ces régions.

4.4.2 Essai d'explication

A l'échelle des datations disponibles, l'apparition du désert sur le Sahara et le renforcement de la pluviosité plus au Sud semblent synchrones. Ces deux phénomènes qui paraissent ainsi liés pourraient résulter de l'accentuation du refroidissement de l'hémisphère Nord à partir du début du Pliocène.

Le refroidissement de l'hémisphère Nord vers la fin du Tertiaire s'est d'abord manifesté par l'apparition de glaciers de montagne aux hautes latitudes en particulier dans les montagnes de l'Alaska où des tillites interstratifiées avec des coulées volcaniques ont été datées par le K-Ar de 9 à 10 MA (Miocène supérieur) (Denton et al. 1969). La présence de glaces permanentes jusqu'au niveau de la mer a nécessité un refroidissement plus accentué. Ainsi les premiers icebergs ne sont apparus dans la Mer du Labrador que vers 3 MA (Pliocène moyen) (Berggren 1972 in Mercer 1976: Figure 6). Une forte augmentation passagère des icebergs se situe ensuite vers 2,5 MA (ibid.) puis une autre vers 1,9 MA (Pliocène supérieur) (Kent et al. 1971 Figure 8; Berggren et al. 1974: 151). Ce dernier refroidissement peut se paralléliser en partie avec celui observé au Pliocène supérieur en Méditerranée (cf. supra). Auparavant, vers la base du Pliocène, entre 5,5 et 4,5 MA, un abaissement de la température des eaux de la Méditerranée nord-occidentale (région de Nice) a été aussi décelé par l'étude des isotopes de l'Oxygène (De Lumley 1976: 312). Ces baisses de température jusqu'en Méditerranée sont une preuve de l'accentuation du refroidissement de l'hémisphère Nord dès le début du Pliocène.

Ce refroidissement, en augmentant le gradient thermique P-E, aurait été la cause première de l'extension des anticyclones subtropicaux et d'un important recul de la ZCIT au sud du Sahara. Chaque année la ZCIT demeurerait plus longtemps sur ce qui est approximativement les zones soudanienne et soudano-guinéenne actuelles et, par voie de conséquence, il y avait augmentation des pluies. Au cours de l'Holocène, à plus petite échelle, le même phénomène s'est reproduit plusieurs fois pour la zone soudano-guinéenne du sud du bassin du Tchad (Maley 1977). Plus au nord, l'apparition des conditions désertiques au début du Pliocène a résidé dans l'extension concomitante des anticyclones subtropicaux. Si les diverses datations données ci-dessus se confirment, il apparaît que les conséquences du refroidissement de l'hémisphère Nord se sont rapidement manifestées aux basses latitudes. En effet, les changements climatiques aux basses latitudes sont dus avant tout à des changements dans la circulation atmosphérique générale, provoqués eux-mêmes par des variations de la température (Lamb 1966: 210).

En Afrique, les conséquences du refroidissement de la fin du Pliocène se sont faites sentir jusque vers l'équateur. Dans le Nigéria méridional, des données polliniques (Germeraad et al. 1968) indiquent la persistance de taxons forestiers depuis le début du Tertiaire jusqu'au Pléistocène. Cependant, des changements importants semblent être apparus au Pliocène sur la chaîne de l'Adamaoua et son prolongement vers la mer. En effet, des analyses polliniques effectuées sur des sondages provenant du delta du Niger ont montré la brutale apparition vers la fin du Pliocène de grandes quantités du pollen très typique de *Podocarpus milanjanus*, gymnosperme montagnard (Knapp 1971). Une datation assez

précise a pu être obtenue car dans un des sondages, ce phénomène intervient juste au-dessus d'un niveau contenant *Globigerinoides obliqua* et *Globorotalia miocenica*. D'après Berggren et al. (1974: Figure 4), la présence simultanée de ces deux foraminifères marins se situerait entre 2,2 et 2,3 MA et plus approximativement au cours du Pliocène supérieur.

Podocarpus milanjanus est un arbre qui se rencontre actuellement sur plusieurs sommets de l'Adamaoua. Il appartient à l'étage forestier montagnard de moyenne altitude, situé approximativement entre 1 600-1 800 m et 2 200-2 500 m (Letouzey 1968: 333). La cause de l'expansion brutale de *Podocarpus* pourrait résider dans l'apparition en altitude d'une saison sèche relativement longue. Richards (1952: 152) a montré que sur les montagnes tropicales, la limite supérieure de la forêt dense dépendait de la longueur de la saison sèche. On peut donc imaginer que cette expansion aurait été causée par la diminution de l'épaisseur du flux de mousson, permettant à l'harmattan d'exercer son influence desséchante et détruisant ainsi la végétation qui ne supporte pas de saison sèche, au profit de taxons déjà adaptés à une certaine sécheresse. Ces taxons, dont *Podocarpus*, devaient végéter dans quelques stations isolées. Le refroidissement bien marqué sur l'hémisphère Nord à la fin du Pliocène permet probablement d'établir une relation de cause à effet entre le renforcement de l'anticyclone subtropical saharien et le renforcement de l'alizé boréal sur les basses latitudes. A ce propos, il est aussi intéressant de remarquer qu'en Afrique orientale, dans le bassin de l'Omo, entre 2,3 et 2 MA s'est produit un important changement de végétation correspondant à une sécheresse plus marquée en plaine et en altitude (Bonnefille 1976).

4.5 LA MISE EN PLACE DE LA VEGETATION XEROPHILE AU SAHARA

Les analyses polliniques sont un instrument important pour les reconstitutions paléobotaniques car elles donnent une image de l'environnement végétal, non seulement local mais aussi à plus grande distance comme l'ont montré des études effectuées sur la pluie pollinique actuelle au Sahara ou sur ses bordures (Maley 1972; Van Campo 1973; Cour & Duzer 1976). Ainsi, en reprenant quelques analyses polliniques d'échantillons pliocènes du Sahara, il est possible de savoir si dès cette époque les grandes unités floristiques énumérées dans l'introduction se trouvaient déjà au Sahara.

4.5.1 *Le Hoggar*

Deux échantillons des sommets du Hoggar (Rognon 1967) ont déjà fait l'objet d'analyses polliniques; l'un venant de l'Illamane vers 2 100 m d'altitude (Van Campo et al. 1964), l'autre de Tahag vers 1 800 m (Van Campo et al. 1965). L'étude des restes de mammifères contenus dans ces deux gisements (Arambourg in Rognon 1967: 461 et 474) avait fait conclure à un âge villafranchien inférieur ou mio-pliocène. Les données géomorphologiques montrent que le gisement de Tahag appartient à un cycle sédimentaire un peu plus ancien que celui de

l'Illamane (Rognon, *ibid.*). L'échantillon de l'Illamane est une diatomite dont l'étude de diatomées a été effectuée par Manguin (in Rognon 1967: 461). Comme l'ont montré les recherches de S. Servant-Vildary (1973), certaines diatomées fossiles peuvent servir de marqueur stratigraphique. Dans la diatomite de l'Illamane, l'abondance de *Stephanodiscus carconensis* et d'autres diatomées archaïques permet de ranger cet échantillon dans la partie supérieure du Pliocène. Le second échantillon est un coprolithe de crocodile provenant des formations lacustres de Tahag, voisines et sédimentologiquement comparables à celles de l'oued Temorte (Rognon 1967: 473). Les diatomées y ont été aussi étudiées par Manguin (*ibid.*: 470) et la présence de diatomées archaïques comme à l'Illamane, en particulier de *Stephanodiscus carconensis* conduit à ranger aussi cet échantillon dans la partie supérieure du Pliocène. Les deux échantillons étant ainsi placés dans le Pliocène supérieur, leurs spectres polliniques ont été regroupés afin d'obtenir un spectre moyen pour cette époque.

La comparaison de spectres polliniques fossiles et actuels a déjà permis au Sahara des interprétations intéressantes (Van Campo 1973; Maley 1972, 1973, 1977; Cour & Duzer 1976). Pour les sommets du Hoggar, plusieurs spectres actuels ont déjà été obtenus par l'analyse pollinique de poussière (méthode Cour 1974; prélèvements et analyses inédites de Cour & Duzer, communication personnelle). Le spectre actuel présenté ici (Table 4.1) provient du Plateau d'Irafizène (2 050 m d'altitude); il est bien représentatif car il est très comparable à d'autres analyses effectuées pour des localités voisines. Actuellement, les sommets du Hoggar abritent entre 1 800 et 2 500 m une végétation à caractère méditerranéen assez marqué. Entre 1 300 et 1 800 m l'élément saharosindien est prédominant. Au pied du massif, entre 900 et 1 300 m, les espèces tropicales sahéliennes sont relativement abondantes (Quézel 1954).

Sur le tableau donnant la liste des pollens, classés d'après la répartition actuelle des taxons dont ils proviennent, on observe tout d'abord un premier groupe de pollens appartenant à des taxons tempérés et méditerranéens (taxons holarctiques). Dans ce groupe, pour l'actuel, les taxons absents du massif représentent 0,8%. Deux taxons marqués par (H), *Artemisia* et Cupressaceae, actuellement bien représentés en zone méditerranéenne, mais présents aussi au Hoggar ou au Tassili, représentent 5,46% dont 5,3% pour *Artemisia*. Au Pliocène supérieur, pour ce premier groupe, on constate que les taxons actuellement absents du massif représentaient 21% et pour ceux actuellement présents 2,7%. Pour l'ensemble de ce groupe, les taxons les mieux représentés sont *Pinus*, 3,5%, *Platanus*, 2,7%, *Artemisia*, 2,5%, et *Quercus*, 2,1%. Sur la base de leurs seuls pourcentages il est actuellement assez difficile de savoir si ces taxons étaient présents ou non au Hoggar. Cependant, la présence d'*Artemisia* est écologiquement très probable et de plus les analyses polliniques effectuées par Beucher (1971) sur des sédiments néogènes de la vallée de la Saoura au sud de Beni-Abbès, ont montré que ce taxon y était déjà très bien représenté. On peut sans doute éliminer *Pinus* car son pollen est bien connu pour voyager facilement loin de sa zone d'émission. Pour les deux autres taxons, la présence de *Quercus* serait plus probable que celle de *Platanus* car certains *Quercus* à feuilles persistantes, tel *Q. coccifera*, supportent une certaine aridité. Par contre *Platanus*, taxon à feuilles caduques, a des besoins hydriques beaucoup plus importants.

Tableau 4.1 Pourcentages relatifs des pollens

	Actuel Hoggar (Irafizène) %	Pliocène sup. Hoggar %	Pliocène sup. Kourkour U8 %	Pliocène sup. Kourkour U4 %
GROUPE I.				
TAXONS HOLARCTIQUES				
(tempérés et méditerranéens)				
a. Arbres:				
<i>Cedrus</i>	0.07			
<i>Pinus</i>	0.25	3.5	8.3	1.4
<i>Picea cf. orientalis</i>		0.4		
Cupressaceae (H)	0.14	0.2		1.0
<i>Taxus baccata</i>		0.4		
<i>Callitris</i>			0.8	
<i>Platanus</i>		2.7	0.4	
<i>Quercus</i>	0.28	2.1	cf. 0.4	cf. 0.5
<i>Alnus</i>		1.5	3.7	0.3
<i>Ulmus</i>		0.6		
<i>Pterocarya</i>		0.4		
Betulaceae	0.04	0.6	1.2	
<i>Corylus</i>		1.9	3.3	
<i>Carpinus</i>			1.2	
<i>Tilia</i>		0.4	0.8	
<i>Ostrya</i>		0.7	1.2	
<i>Juglans</i>		0.4		
<i>Salix</i>				0.2
<i>Castanea</i>		0.2		
<i>Aesculus</i>		0.7	0.4	
Ericaceae		1.1		
<i>Pistacia</i>			1.2	
Rhamnaceae (non <i>Ziziphus</i>)		0.6	1.2	0.1
<i>Syringa</i>		0.2		
<i>Carya</i>			0.8	0.1
<i>Celtis cf. australis</i>			2.0	0.1
<i>Argania</i>	0.11			
<i>Phyllirea</i>		0.7		
<i>Fraxinus</i>		0.2		
Total (nombre de grains)	(25) 0.90	(102) 19.5	(66) 26.9	(33) 3.7
b. Herbes:				
<i>Artemisia</i> (H)	5.32	2.5	2.5	3.3
<i>Aethusa</i>		0.2		
<i>Paeonia</i>		0.2		
<i>Mercurialis</i>	0.04			
Ranunculaceae		0.8		0.3
Rosaceae (non <i>Neurada</i>)		0.4	0.4	0.1
Valerianaceae		0.2		
Total (nombre de grains)	(150) 5.36	(22) 4.3	(7) 2.9	(33) 3.7
Total a + b	(175) 6.26	(124) 23.8	(73) 29.8	(66) 7.4

(H) taxons présents actuellement au Hoggar ou au Tassili -

Tableau 4.1 (suite)

	Actuel Hoggar %	Pliocène sup. Hoggar %	Pliocène sup. Kourkour U8 %	Pliocène sup. Kourkour U4 %
GROUPE II.				
TAXONS SAHARO-SINDIENS				
Chenopodiaceae-Caryophyllaceae	26.04	34.4	7.1	14.8
Cruciferae	12.21	2.2	0.8	0.7
Zygophyllaceae	0.11			11.7
<i>Plantago</i>	0.75	2.2		0.1
<i>Ephedra</i>	0.96	0.2		0.4
Umbelliferae	1.61		0.8	1.0
Resedaceae	0.04		0.4	1.3
<i>Phoenix</i>	0.04		3.7	9.0
<i>Echium</i>	0.21	0.4		
<i>Tamarix</i>	0.28			0.8
<i>Fagonia</i>	0.14			0.1
<i>Trichodesma</i>	0.44			0.1
<i>Cleome arabica</i>	0.43			
<i>Hyoscyamus</i>	0.04			
<i>Asphodelus</i>	0.04			
<i>Rhus</i>	0.11	0.2		
<i>Rumex</i>	0.04	0.6	0.8	0.1
<i>Helianthemum</i>		0.2	cf. 0.4	cf. 0.1
<i>Moltkia ciliata</i>	0.21			
Plumbaginaceae		0.2		
Total (nombre de grains)	(1 212) 43.30	(208) 40.6	(34) 14.0	(355) 40.2
GROUPE III.				
TAXONS TROPICAUX				
1. Sahariens (pro parte):				
<i>Acacia</i> sp.	0.32			
<i>Acacia tortilis</i> ssp. <i>raddiana</i>				6.8
<i>Acacia etbaica</i>				3.1
<i>Maerua crassifolia</i>	0.14			
Capparidaceae	0.04		0.4	0.9
<i>Cassia</i>	0.07			
<i>Chrozophora</i>	0.04			
<i>Blepharis</i>	0.14			
<i>Tribulus</i>	0.50			
<i>Ficus</i>			0.4	
Celastrales (cf. <i>Gymnosporia</i>)				1.6
Balanites aegyptiaca	0.14			
<i>Olea</i> ¹	1.07	0.4	cf. 0.4	0.35
Oleaceae		1.0		1.25

Tableau 4.1 (suite)

	Actuel Hoggar %	Pliocène sup. Hoggar %	Pliocène sup. Kourkour U8 %	Pliocène sup. Kourkour U4 %
2. Non Sahariens:				
Combretaceae	0.85			0.2
<i>Tapinanthus</i>			cf. 0.4	
<i>Antidesma</i>		0.6		
Sapotaceae (non <i>Argania</i>)		0.2		0.2
Myrtaceae (non <i>Myrtus</i>)		0.4		
<i>Myrica</i>		0.2		
Ericaceae (non Médit.)			0.9	0.1
<i>Ilex</i>				0.1
Sapindaceae		0.2	0.4	
<i>Hymenocardia</i>				0.3
<i>Podocarpus</i>			0.4	
<i>Lannea</i>	0.04	0.4		
<i>Phyllanthus</i>			0.9	
<i>Securinega virosa</i>	0.07			
<i>Hyphaene</i>	0.07		cf. 0.4	5.1
<i>Gynandropsis</i>	0.07			
<i>Boscia</i>	0.04			
<i>Mitracarpus scaber</i>	0.11			
<i>Monechma</i>	0.08			
Total (nombre de grains)	(106) 3.80	(17) 3,4	(11) 4.6	(117) 20.0
(1) Les pollens actuels d'Olea peuvent être en partie d'origine méditerranéenne.				
GROUPE IV. UBIQUISTES				
Cramineae	22.97	17.3	34.3	15.1
Cyperaceae	15.71	5.0	0.4	0.7
Urticaceae	0.64	1.4	2.5	0.4
Compositae (non <i>Artemisia</i>)	6.14	2.7	9.9	5.3
<i>Euphorbia</i>	0.92	0.6		0.1
Papilionaceae	0.07	0.6		
Liliaceae		0.4		
Legumineae			0.8	1.0
Campanulaceae				0.1
Rubiaceae				0.1
<i>Eucalyptus</i>	0.04			
Total (nombre de grains)	(1302) 46.51	(144) 28.0	(116) 47.9	(202) 22.8
Indéterminés	(4) 0.14	(21) 4.1	(9) 3.7	(84) 9.5
Somme de base	2 799	514	242	884
GROUP V. HYGROPHILES				
<i>Typha</i>	11	1	4	5
<i>Potamogeton</i>		2		
Filicales		8	2	7
Total (nombre de grains)	11	11	6	12
Total des pollens comptes	2 810	525	248	896

Cependant les pourcentages plus élevés que ceux de l'échantillon actuel pourraient aussi s'interpréter comme résultant d'apports lointains d'origine septentrionale en provenance de régions recouvertes de végétation beaucoup plus dense qu'actuellement, n'ayant pas subi de dégradations anthropiques.

Le groupe II rassemble des taxons appartenant à l'élément saharo-sindien. Dans le Sahara actuel ces taxons sont très abondants ou typiques de cet élément bien qu'un certain nombre existe aussi, au niveau de la famille ou du genre, dans les régions méditerranéenne ou tempérée. Le pourcentage total assez élevé de ce groupe, 40%, très proche du pourcentage actuel, 43%, montre qu'au Pliocène cet élément était déjà très bien représenté au Sahara. Bien que le spectre pliocène présente une variété moins grande de taxons, les masses principales se retrouvent telles les *Chenopodiaceae-Caryophyllaceae* (pollens de type périporé), les *Cruciferae* et *Plantago*. Ces données permettent de penser que sur le Hoggar l'élément saharo-sindien devait occuper une place assez voisine de celle qu'il occupe actuellement. De plus, au Néogène, cet élément était déjà très fortement représenté sur le Sahara septentrional (Beucher 1971). Ce fait, lié au pourcentage très faible de l'élément tropical, conduit à placer les sédiments néogènes de Beucher dans le Pliocène.

L'*Olea* du Hoggar (*O. laperrini*) est considéré dans cet article comme d'origine tropicale (cf. 4.9, fin du chapitre). Cependant il est très probable qu'une partie des pollens d'*Olea* de l'échantillon actuel provient de la zone méditerranéenne où *O. europaea* est cultivé. Ceci tend à diminuer légèrement le pourcentage de l'élément tropical du spectre actuel. L'élément tropical a été rassemblé dans un troisième groupe dont le pourcentage actuel est de 3,8% et pour le Pliocène de 3,4%. Bien que ces pourcentages soient assez proches, on constate que la plupart des taxons n'ont pas la même origine. Pour ceux-ci, les taxons actuels sont soit d'origine sahélienne, 1,35% et présents au pied du Hoggar, soit présents au Sud du Sahara en zone sahélienne ou soudanienne, 1,25%, dont 0,85% de *Combretaceae*. Par contre, au Pliocène, les taxons sahéliens sont totalement absents du spectre au profit de taxons tropicaux plus humides. Seul le genre *Lannea* 0,4% est assez typiquement soudanien, les autres sont plutôt soudano-guinéen ou de type montagnard (*Myrica* et *Myrtaceae* non *Myrtus*: 0,6%). Il semble bien que, comme pour le spectre actuel et vu la faiblesse de leur pourcentage, ces pollens soient d'origine plus ou moins lointaine. Des sédiments pliocènes ont été analysés pour le Tibesti (Maley et al. 1970) mais le grand nombre de pollens indéterminés, plus de 15%, rend l'interprétation difficile.

4.5.2 L'oasis de Kourkour (Egypte)

Dans cette oasis située dans le sud du désert occidental de l'Egypte, une formation de travertins calcaires, appelée 'tufs des Plateaux', a été datée du Pliocène (cf. *supra*) (Butzer & Hansen 1968: 363). Cette formation, située entre 370 et 340 m, a été subdivisée en une unité inférieure et une unité supérieure, séparées par une phase érosive. Deux échantillons (U4 et U8) de deux localités différentes et rangés dans l'unité supérieure, qu'on peut raisonnablement placer dans le Pliocène supérieur, ont fourni des pollens (Van Campo et al. 1968). Butzer & Hansen (*ibid.*: 515) considèrent que U8 est plus ancien que U4.

Il n'y a pas de données disponibles concernant la pluie pollinique actuelle dans le sud de l'Égypte. En ce qui concerne les taxons d'origine tempérée ou méditerranéenne (groupe I), une comparaison peut être faite avec le Hoggar car ces deux régions sont à des distances comparables des zones méditerranéenne et tempérée. Cependant, on doit noter que Kourkour n'est pas très éloigné des collines de la Mer Rouge qui possèdent une végétation particulière avec des taxons d'origine méditerranéenne (cf. infra).

Pour l'échantillon le plus ancien, U8, le pourcentage total du premier groupe, environ 30%, est supérieure de 6% à celui du Hoggar au Pliocène. Cependant, les 8% de *Pinus*, pollen connu pour son aptitude à voyager loin de sa zone d'émission, doivent être considérés comme des apports lointains. Les autres taxons dominants sont différents de ceux du Hoggar: *Alnus* 3,7%, *Corylus* 3,3%, *Celtis australis* 2%, *Artemisia* 2,5%. Ces pourcentages d'*Alnus*, de *Corylus* et *Celtis australis* peuvent s'interpréter soit comme correspondant à une végétation autochtone, soit comme des apports lointains en provenance d'une zone méditerranéenne à la végétation plus dense et plus étendue qu'actuellement sur le littoral et en Palestine. On peut signaler ici que *Pinus* et *Alnus* vivent actuellement en Cyrénaïque et au Maghreb (Maire 1952: 141; 1961: 83), *Celtis australis* au Maghreb et que des empreintes foliaires de *Carpinus* (taxon tempéré) ont été trouvées dans des dépôts lacustres du Pléistocène moyen de la région d'Alger (Arambourg et al. 1943: 28). L'hypothèse de l'autochtonie semble assez difficile à soutenir, car vu la basse altitude du site de Kourkour et des collines environnantes (350 à 450 m), il n'est pas possible de concilier la cohabitation de ces trois taxons avec un élément saharo-sindien de 14% dont 7% de *Chenopodiaceae-Caryophyllaceae* et surtout 3,7% de *Phoenix*. Un tel pourcentage du pollen de *Phoenix* implique obligatoirement que ce taxon vivait sur le site. En effet, les données sur la pluie pollinique actuelle au Sahara montrent que les pollens de *Phoenix* voyagent très mal dans l'atmosphère. A environ 7 km de la palmeraie de Béni-Abbès, le contenu pollinique de l'atmosphère présente un pourcentage moyen annuel de 0,35% (Cour et al. 1971). Près du lac Tchad, dans une zone où *Phoenix* est relativement abondant, un pourcentage de 0,8% a été obtenu dans la mare de Latir (Maley 1972). De plus un pourcentage de 34% de *Gramineae* implique un paysage relativement ouvert. Toutes ces données font considérer les pollens du premier groupe comme probablement allochtones, *Artemisia* sans doute mis à part.

Le second échantillon pliocène supérieur de Kourkour, U4, n'a pas été regroupé avec U8 car son spectre est très nettement différent. En effet, tout d'abord, le groupe I (taxons tempérés et méditerranéens) présente un pourcentage relativement faible, par rapport aux autres échantillons, de 7,4%. Les taxons dominants y sont *Artemisia* 3,3%, *Pinus* 1,4%, *Cupressaceae* 1%. Ensuite le groupe II (taxons saharo-sindiens) présente un fort pourcentage, 40%, avec en particulier 9% de *Phoenix*. Ce dernier pourcentage rapproche U4 de U8, car il implique aussi une grande abondance de ce taxon sur le site même. Enfin l'aspect le plus original du spectre apparaît dans le groupe III (taxons tropicaux) avec, par rapport aux autres spectres, un pourcentage relativement important de 20%. Les taxons dominants sont *Acacia tortilis* spp. *raddiana* et spp. *spirocarpa* 6,8% (ces deux espèces ont des pollens très proches), *Acacia etbaica* 3,1%, *Hyphaene*

5,1%, Celastrales (proche de *Gymnosporia*) 1,6%, *Olea* et Oleaceae 1,6% et Capparidaceae 0,9%. Il est classique au Sahara de ranger le genre *Olea* dans le groupe holarctique car l'espèce connue au Hoggar, Aïr et Darfur, *O. laperrini*, est considérée par la plupart des botanistes comme d'origine méditerranéenne. Cependant Bruneau de Miré & Quézel (1961: 119) ont estimé qu'une origine tropicale est aussi possible pour cette espèce qui 'paraît être bien voisine sinon identique à la description donnée d'*O. somalensis*' qui, d'après Turrill (1952: 9), est synonyme d'*O. chrysophylla*. Or cette dernière espèce est actuellement présente non loin de Kourkour sur la portion méridionale des collines bordant la Mer Rouge, en particulier au Djebel Elba (angle SE de l'Égypte), au Djebel Erkwit (Soudan) et en Érythrée. Son aire s'étend aussi en Éthiopie, à l'Afrique orientale, jusqu'en Afrique australe et plus à l'Est, en Arabie, aux Indes et en Chine occidentale. Du fait de son aire si étendue, cette espèce présente des variations considérables (Turrill, *ibid.*). (Voir le paragraphe 4.9 concernant l'origine tropicale d'*Olea laperrini*). Ces considérations et celles exposées en 4.9 permettent de penser que les pollens déterminés pour Kourkour comme *Olea* ainsi qu'une partie de ceux déterminés comme Oleaceae pourraient appartenir au complexe formé par *O. chrysophylla* (Chevalier 1948).

Parmi les taxons du groupe I, *Pinus* et Cupressaceae sont probablement d'origine lointaine. Pour *Artemisia*, comme pour les autres échantillons, son autochtonie est assez probable.

L'image fournie par ce spectre, en particulier par les taxons dominants du groupe tropical et par la forte représentation des taxons saharo-sindiens, a de nombreux points communs avec la végétation très spéciale des collines de la Mer Rouge entre l'Érythrée et le Djebel Elba, en particulier avec celle connue au Djebel Erkwit (18°50' N) (Kassas 1956) ou au Djebel Elba (22°N) (Drar 1936). Cette chaîne côtière bénéficie de pluies assez bien réparties tout au long de l'année, compensant la faiblesse relative du total (200 à 300 mm/an). De plus, au cours de l'hiver, ces sommets sont très souvent entourés de brouillard venant de la Mer Rouge. Cet ensemble de conditions favorables font que ces collines, entre 800 et 1 500 m d'altitude, servent actuellement de refuge à une flore particulière, caractérisée par la cohabitation de taxons tropicaux, saharo-sindiens, méditerranéens et même tempérés dans les zones les plus humides. La quasi totalité des arbres et arbustes sont d'origine tropicale et un grand nombre appartient à l'élément montagnard africain avec des aires s'étendant souvent jusqu'en Afrique australe. De nombreux taxons, tels les Euphorbes cactiformes, des Crassulaceae, etc., présentent des structures xéromorphes remarquables qui sont une des caractéristiques principales des flores d'Afrique australe. Ces particularités des taxons tropicaux permettent de penser qu'un certain nombre sont issus de la Rand Flora.

La végétation du Djebel Erkwit est actuellement la mieux connue. Kassas (1956) y distingue cinq zones en allant de la plus humide sur les sommets orientaux vers 1 500 m, qui font face à la Mer Rouge et au brouillard, à la plus sèche vers l'ouest qui fait la transition avec le désert. La plupart des arbres se rencontrent en plus ou moins grande abondance dans les différentes zones. Les plus caractéristiques sont: *Maytenus senegalensis*, plusieurs Euphorbes cactiformes,

Euclea schimperi, *Dodonaea viscosa*, *Diospyros mespiliformis*, *Rhus*, *Phoenix*, *Acacia etbaica*, *Olea chrysophylla*, etc. Les zones les plus sèches se caractérisent en plus par *Dracaena ombet* et des taxons fréquents en zone sahélienne ou sur le Sahara tropical: *Acacia tortilis*, *Balanites*, *Ziziphus*, *Maerua*, *Boscia*. Les arbrisseaux et les herbes de la zone la plus humide sont d'origine très variée: tempérée, méditerranéenne, montagnarde africaine, africaine australe, saharo-sindienne, sahélienne. Des fougères et des hépatiques y sont aussi présentes, telles *Cheilanthes farinosa* et *Actiniopteris radiata*, qui peuvent appartenir à la Rand Flora, en particulier la seconde d'après Jaeger (1964).

4.6 HYPOTHESES SUR LES LIGNEES AFRICAINES

Ainsi, il est vraisemblable qu'une partie de la végétation résiduelle des collines de la Mer Rouge s'étendait au Pliocène supérieur sur le Sahara oriental, au moins jusqu'à Kourkour. On peut penser qu'au Pliocène ou même avant (?), elle était présente sur le rebord oriental du bassin du Tchad car actuellement de nombreux taxons typiques de cette flore subsistent encore sur les montagnes du Nord du Darfur, à la limite méridionale du Sahara, en particulier sur les flancs du Djebel Gourgeil (Quézel 1969: 89) (*Euphorbes* cactiformes, *Aloe*, *Andrachne aspera*, *Gymnosporia senegalensis*, *Actiniopteris radiata*, etc.). La présence de peuplements parfaitement développés d'*Olea laperrini* un peu plus haut sur le massif du Gourgeil (Quézel, *ibid.*: 90), peuplements séparés de la zone méditerranéenne par la largeur du Sahara, semble être une donnée supplémentaire à l'origine africaine de cet olivier.

La présence actuelle d'autres taxons africains (éléments montagnard et orofricain; cf. Bruneau de Miré & Quézel 1961) d'origine orientale ou australe sur les massifs de l'arc montagneux qui limite le nord du bassin du Tchad, serait peut-être une preuve de l'extension ancienne des lignées de la Rand Flora sur le Sahara. Parmi les taxons remarquables, on peut noter *Olea laperrini* en Air et au Hoggar (Bruneau de Miré & Quézel 1961), *Gymnosporia senegalensis* assez fréquent sur le Sahara central (Tibesti, Hoggar, Tassili) et septentrional ainsi que dans le sud marocain (Ozenda 1958: 337). Le genre *Erica*, considéré comme d'origine australe (Schnell 1976, 3:122) est représenté par *E. arborea* sur le plus haut sommet du Tibesti (Quézel 1965) ce qui permet de penser que cette espèce peut être une relique de la Rand Flora, d'autant plus que son pollen y a été trouvé dans un sédiment pliocène (Cohen in Maley et al. 1970: 148). Cependant, le fait que certains des spectres pliocènes présentés ici (Hoggar, Kourkour U8) soient très pauvres en taxons pouvant appartenir aux lignées de la Rand Flora, semble montrer que les conditions climatiques nouvelles apparues au début du Pliocène les ont éliminés presque totalement du Sahara, sauf quelques reliques isolées. Ainsi leur présence au Sahara serait plus ancienne que le Pliocène. Dans cette optique, le spectre U4 de Kourkour, plus récent que U8, correspondrait à une pulsation moins aride ayant favorisé un retour jusqu'à Kourkour de la végétation des collines de la Mer Rouge, riche en taxons issus de la Rand Flora.

Bien que les bois fossiles connus pour le Sahara au Tertiaire n'appartiennent pas à des genres considérés comme typiques de la Rand Flora, les facteurs favorables à sa pénétration sur le Sahara ont existé puisque des péjorations climatiques s'y sont produites avant le Pliocène (cf. supra). De plus, l'étude de la végétation actuelle des Iles Canaries apporte quelques arguments en faveur d'une extension anté-pliocène de la Rand Flora sur le nord de l'Afrique. En effet, la formation puis la séparation du continent africain des Iles Canaries sont intervenues entre le Miocène inférieur et moyen (cf. Axelrod 1975); c'est pourquoi une grande partie de la flore actuelle est considérée comme issue directement de la flore miocène nord-africaine (Axelrod, *ibid.*). Or une grande partie des taxons relictés des Canaries, tels ceux de la Laurisylve, a des affinités, souvent très étroites avec des taxons africains d'origine orientale ou australe (Axelrod, *ibid.*): elle peut donc être issue de la Rand Flora.

La vaste répartition actuelle à travers l'Afrique tropicale humide de flores sèches est un fait notable (Aubréville 1949). Les montagnes situées dans la zone tropicale sèche juste au sud du Sahara, abritent souvent des Euphorbes cactiformes, parfois des *Olea* et de nombreux autres taxons d'origine orientale ou australe (Monts Mandara, Cameroun: Letouzey 1968; Plateau de Jos, Nigéria: Monod 1952; etc.). Ainsi, si on admet qu'au Tertiaire le Sahara était colonisé par une végétation de type soudanien ou soudano-guinéen, on peut envisager l'hypothèse que ses montagnes abritaient aussi une végétation comparable à celle des Monts Mandara ou du Plateau de Jos.

4.7 HYPOTHESES SUR LES LIGNEES SEPTENTRIONALES MESOGEENNES

L'importance prise par les taxons saharo-sindiens dans les différents spectres polliniques du Pliocène supérieur montre que l'installation au Sahara de cet élément est très précoce. L'origine principale de ces taxons xérophiles est septentrionale, 'mésogéenne' (Quézel 1965: 32). Comme on l'a vu, les premières traces de cet élément (*Retama* cf. *raetam* et *Tamarix*) apparaissent sur le nord du Tchad dès le Pliocène inférieur, en même temps, semble-t-il, que les premières manifestations véritables du désert (sables éoliens à Kourkour). Or au cours du Miocène des phases arides se sont produites au Maghreb et sur le nord de la Libye (cf. supra), en même temps qu'y pénétraient des faunes asiatiques adaptées pour certaines à des conditions arides (Jaeger 1975). Des flores sèches se sont probablement introduites à la même époque sur la bordure nord du Sahara. Puis, lorsque le désert s'installa au début du Pliocène, elles se répandirent sur le Sahara, car ces taxons d'origine septentrionale semblent avoir été mieux adaptés aux conditions désertiques nouvelles. Il apparaît que seuls les taxons les plus xérophiles de la Rand Flora, essentiellement des herbacées, purent se maintenir sur le Sahara et se répandre au moins en partie, dans ce qui est actuellement la région Saharo-sindienne. En effet, Zohary (1962) indique que certains taxons saharo-sindiens de la Palestine ont des affinités avec l'Afrique australe. Au Sahara, ces taxons d'origine australe sont plutôt classés à part dans un groupe érémitique (Quézel 1965; cf. supra). Parmi ces taxons, on peut citer:

Neurada, *Caylusea*, *Ifloga*, *Aristida*, des Zygothylaceae, Aizoaceae, Cucurbitaceae, etc. De la même manière, des taxons saharo-sindiens d'origine septentrionale purent s'étendre vers le sud par le couloir de l'Afrique orientale et gagner les déserts de l'Afrique australe (Monod 1971).

4.8 CONCLUSION

Une grande partie de la végétation du Sahara semble avoir une origine très ancienne, aussi bien en ce qui concerne les lignées africaines que les lignées septentrionales. Lorsque ces taxons sont arrivés au Sahara, sans doute au début du Pliocène pour les lignées septentrionales, et peut-être au cours de la seconde partie du Tertiaire pour un certain nombre de taxons de la Rand Flora, il semble qu'ils étaient déjà adaptés aux conditions qu'ils y trouvèrent. Dès le Pliocène, les conditions désertiques très rudes semblent avoir éliminé du Sahara un certain nombre de taxons de la Rand Flora non adaptés à ces conditions extrêmes, ceux, par exemple, qu'on trouve sur les collines de la Mer Rouge ou sur le Djebel Gourgeil. L'évolution de tous ces taxons d'origine septentrionale et africaine semble s'être faite au cours du Tertiaire, d'une part dans des régions arides septentrionales (cf. Zohary 1973: 325) et d'autre part dans les régions arides de l'Afrique australe (Wild 1963-64: 132; Gill 1961: 347). Après leur installation ou leur maintien au Sahara, on peut penser que ces taxons se diversifièrent pour donner les espèces actuelles. Parallèlement aux lignées septentrionales, l'étude des Mammifères miocènes de l'Afrique du Nord a abouti aussi à la conclusion qu'un grand nombre étaient de nouveaux immigrants qui se différencièrent antérieurement 'en Asie au Nord de l'Himalaya' (Jaeger 1975: 131). L'aridité des régions nord-asiatiques au cours d'une partie du Tertiaire a pu être due à leur continentalité, mais on peut aussi penser qu'elle était due à la persistance d'un régime anticyclonique de type subtropical, liée au décalage vers le nord des zones climatiques, comme Flohn (1965) en a montré la possibilité.

Toutes les conclusions sur les flores sont encore assez conjecturales et de nombreuses données supplémentaires sur le Pliocène et le Quaternaire seront nécessaires pour les confirmer ou les modifier. Il apparaît aussi que des données paléobotaniques antérieures au Pliocène devraient être recherchées concernant les montagnes du Sahara.

4.9 NOTE CONCERNANT L'ORIGINE TROPICALE D'*OLEA* *LAPERRINI*

Le pollen d'*Olea laperrini* est beaucoup plus variable dans son ornementation (diamètre du reticulum et diamètre des columelles) et dans une moindre mesure dans sa taille, qu'on l'a décrit (Bénichou 1962: 49). Des données inédites, confirmées par Ferguson (in Wickens 1976, table 7) montrent en particulier qu'il n'est pas possible de séparer le pollen d'*O. europaea* de celui de certains échantillons d'*O. laperrini* qui présentent, d'une manière assez homogène, des pollens

avec un reticulum relativement large et des columelles épaisses (échantillon Leredde, ss. no., Tassili, Tamrit, d'après Maley inédit, in collection Montpellier; échantillon Wickens, no. 1461, Djebel Marra in Wickens, *ibid.*). Cette variabilité oblige à réviser la détermination des pollens fossiles (deux grains observés) attribués à *O. europaea* qui proviennent du Borkou (Kaortchi), dans le nord du Tchad, d'une diatomite paraissant 'extrêmement récente' (Quézel & Martinez 1958). Or des études récentes ont montré que cette diatomite est anté-holocène: soit de l'extrême fin du Pléistocène supérieur (M. et S. Servant, communication personnelle), soit d'après des critères palynologiques (Maley 1976), elle pourrait être plus ancienne et se situer avant 20 000 B.P. du fait de la présence de nombreux pollens de Cupressaceae, car ces pollens sont absents des sédiments du Tchad et du Tibesti postérieurs à 20 000 B.P. environ. De plus, dans d'autres sédiments du nord du Tchad (région de Beurkia), situés entre environ 20 000 et 22 000 B.P. (Servant 1973), l'auteur a trouvé des pollens d'*Olea* (inédit) comparables aux pollens d'*O. laperrini* actuels. Parmi les pollens fossiles observés (sept grains), certains ont une exine avec un reticulum relativement large, jusqu'à 2 microns, pour un diamètre équatorial du grain de 21 microns. Ces différentes données et l'ancienneté très probable de la diatomite de Kaortchi conduisent à attribuer les pollens à *O. laperrini*.

Il est aussi possible d'établir des comparaisons entre le pollen actuel d'*O. laperrini* et celui de certains échantillons d'*O. chrysophylla*. L'étude des pollens de différents échantillons nord-africains et arabiques de cette dernière espèce (collection de Montpellier) montre que son pollen est aussi très variable, en particulier lorsqu'on considère le reticulum. Sur six échantillons, les pollens de trois (Dj. Elba, Erythrée, Yémen) ressemblent à ceux d'*O. laperrini* ayant un reticulum étroit, deux venant d'Éthiopie (Shoa et ss. loc., in Bonnefille 1971: pl 3) se distinguent de ces derniers par un reticulum plus large, et un d'Arabie (Abha, près de la Mer Rouge, environ 17°30' N) a des grains très polymorphes (hybride?) rendant la comparaison impossible. Cette étude pollinique préliminaire devra être approfondie.

Le rapprochement d'*O. laperrini* et d'*O. chrysophylla* avait déjà été proposé par Chevalier (1948: 4). Cette opinion est renforcée par la découverte au Djebel Marra d'un bois carbonisé, daté de $3\,520 \pm 100$ B.P. 'whose structure agrees very well with that of *O. indica* Kleindorf ex Burm. (syn. *O. africana* Miller, *O. chrysophylla* Lam., *O. ferruginea* Royle)' (Wickens 1975: 113). De plus, l'étude anatomique comparée de bois et de feuilles d'*O. europaea* d'Algérie et d'*O. laperrini* provenant du Hoggar, de l'Air et du Djebel Marra, a montré que ces deux oliviers sont deux entités taxonomiques distinctes (Bénichou 1962: 53). A ce propos, il serait nécessaire de revoir un échantillon du sud marocain attribué à *O. laperrini* (Jahandiez & Maire 1934: 575) et cité parfois comme tel (Chevalier 1948: 4; Wickens 1975: 118). En effet, Jahandiez & Maire écrivent (*ibid.*), à propos du polymorphisme des formes cultivées et spontanées d'*O. europaea*, 'qu'une forme spontanée trouvée dans les Callitraies du versant Sud du Grand Atlas, dans la vallée des Mentaga, a les feuilles semblables à celles d'*O. laperrini* Batt. et Trab. du Hoggar; nous n'avons pu malheureusement en voir les fruits'. Cet échantillon n'a donc pas été formellement déterminé et ne peut donc pas être cité comme *O. laperrini*.

Toutes ces données montrent qu'*O. laperrini* devrait être rattaché au complexe formé par *O. chrysophylla* et appartenir ainsi sans doute à la Rand Flora.

4.10 REMERCIEMENTS

L'auteur remercie M. Van Campo, L. Dorize, J. J. Jaeger, Ph. Guinet, D. Livingstone, Th. Monod, P. Quézel, P. Rognon pour leurs remarques et P. Cour et D. Duzer qui ont fourni des données inédites. Cet article a été rédigé au Laboratoire de Palynologie du CNRS (ER 25), à Montpellier.

4.11 REFERENCES

- Aubréville, A. 1949, *Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale*. Soc. Edit. Marit. & Col, Paris, 99 p.
- Aubréville, A. 1970, La flore tropicale tertiaire du Sahara. *Adansonia* 10(1):9-14.
- Arambourg, C., J.Arenes & G.Depape 1953, Contribution à l'étude des flores fossiles quaternaires de l'Afrique du Nord. *Arch. Mus. Nat. Hist. Nat. sér.* 7(2).
- Axelrod, D.I. 1975, Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 280-334.
- Barry, J.P. & J.C.Celles 1972, Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara algérien. *Natur. Monspelienis sér. Bota.* 23-24:5-48.
- Barry, J.P., J.C.Celles & R.Manière 1976, Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara algérien. 2, Le Sahara central et le Sahara méridional. *Natur. Monspelienis sér. Bota.* 26:211-42.
- Bénichou, A. 1962, Recherches critiques sur l'Olivier de Laperrine. *Mém. Inst. Rech. Sah. Univ. Alger* 6:1-55.
- Berggren, W.A. & J.A.van Couvering 1974, The late Neogene; biostratigraphy, geochronology and paleoclimatology of the last 15 million years in marine and continental sequences. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 16(1-2):1-216.
- Beucher, F. 1971, *Etude palynologique de formations néogènes et quaternaires au Sahara Nord-occidental*. Paris, C.N.R.S., sér Géologie 20, 285 p. (paru 1975).
- Bonnefille, R. 1971, Atlas des pollens d'Ethiopie, principales espèces des forêts de montagne. *Pollen et Spores* 13(1):15-72.
- Bonnefille, R. 1975, Présence de pollens fossiles d'*Acacia albidia* Delile et de Cycadales dans des échantillons pléistocènes de Melka Konturé (Ethiopie). *Boissiera* 24:33-42.
- Bonnefille, R. 1976, Palynological evidence for an important change in the vegetation of the Omo basin between 2.5 and 2 million years ago. In Y.Coppens, F.Howell, G.L.Isaac & R.E.F.Leakey (eds.), *Earliest man and environments in the lake Rudolf basin. Stratigraphy, palaeoecology and evolution* p. 421-31. Chicago, University of Chicago Press.
- Boulangé, B. & V.Eschenbrenner 1971, Note sur la présence de cuirasses témoins des niveaux bauxitiques et intermédiaires, Plateau de Jos (Nigéria). *Bull. Ass. Sénégal et Quatern.* 31:83-92.
- Bruneau de Miré, P. & P.Quézel 1961, Remarques taxonomiques et biogéographiques sur la flore des montagnes de la lisière méridionale du Sahara et plus spécialement du Tibesti et du Djebel Marra. *J. Agric. Trop. Bot. Appl.* 8(4-5):110-33.
- Burke, K. & B.Durotoye 1970, The Quaternary in Nigeria: a review. *Bull. Ass. Sénégal et Quatern.* 27-28:70-96.
- Busson, G. & L.Grambast 1965, Sur la découverte de Charophytes oligocènes à la base du Continental Terminal de la région d'El-Biod, Sahara algérien. *C.R. Acad. Sc. sér. D.* 261:5554-7.
- Butzer, K.W. & C.L.Hansen 1968, *Desert and river in Nubia*. University of Wisconsin Press.
- Cantagrel, J.M., J.R.Lappartient & F.Tessier 1976, Nouvelles données géochronologiques sur le volcanisme ouest-africain. *4ème Réunion. Ann. Sc. Terre.* Résumé p. 93.
- Chamley, H. 1975, Sédimentation argileuse en mer Ionienne au Plio-Pléistocène d'après

- l'étude des forages 125 DSDP. *Bull. Soc. Géol. Fr.* 17(6):1131-43.
- Chevalier, A. 1948, L'origine de l'olivier cultivé et ses variations. *Rev. Intern. Bot. Appl. Agric. Trop.* 28:1-25.
- Cita, M.B. 1975, Studi sul Pliocene e sugli strati di passaggio dal Miocene al Pliocene. VIII. Planktonic foraminiferal biozonation of the mediterranean Pliocene deep sea record. A revision. *Riv. Ital. Paleont.* 81(4): 527-4.
- Conrad, G. 1969, *L'évolution continentale post-hercynienne du Sahara algérien*. Paris, C.N.R.S., sér. Géologie 10, 527 p.
- Coppens, Y. 1972, Tentative de zonation du Pliocène et du Pléistocène d'Afrique par les grands mammifères. *C.R. Acad. Sc. sér. D* 274:181-4.
- Coppens, Y. & J.C.Koeniguer 1976, Signification climatique des paléoflores ligneuses du Tertiaire et du Quaternaire du Tchad. *Bull. Soc. Géol. Fr.* 18(4):1009-15.
- Cour, P. 1974, Nouvelles techniques de détection des flux et des retombées polliniques: étude de la sédimentation des pollens et des spores à la surface du sol. *Pollen et Spores* 16(1):103-41.
- Cour, P., P.Guinet, J.Cohen & D.Duzer 1971, Reconnaissance des flux polliniques et de la sédimentation actuelle au Sahara nord-occidental. In *Palynology in Medicine, Proc. 3rd Int. Palynological Conf.* p. 41-58. Moscou (1973), Nauka.
- Cour, P. & D.Duzer 1976, Persistance d'un climat hyperaride au Sahara central et méridional au cours de l'Holocène. *Rev. Géogr. phys. Géol. dyn.* 18(2-3):175-98.
- De Lumley, H. 1976, Les lignes de rivage quaternaires de Provence et de la région de Nice. In H.De Lumley (ed.), *La préhistoire française* 1, p. 311-25. Paris, CNRS.
- Denton, G.H. & R.L.Armstrong 1969, Miocene-Pliocene glaciations in southern Alaska. *Amer. J. Sc.* 267: 1121-42.
- De Planhol, X. & P.Rognon 1970, *Les zones tropicales arides et subtropicales*. Paris, Coll. U, A.Colin, 487 p.
- De Ploey, J., J.Lepersonne & G.Stoops 1968, *Sédimentologie et origine des sables de la série des Sables ocres et de la série des Grès polymorphes (Système du Kalahari) au Congo occidental*. Ann. Musée Roy. Afr. Cent. Tervuren, sér. Sc., Geol. 61.
- Dewey, J.F., W.C.Pitman, W.B.F.Ryan & J.Bonnin 1973, Plate tectonics and the evolution of the Alpine system. *Geol. Soc. Am. Bull.* 84:3137-80.
- Drar, M. 1936, *Enumeration of the plants collected at Gebel Elba during two expeditions*. Fouad Agric. Museum, Bull. 149, 123 p., 29 pl.
- Faure, H. 1962, *Reconnaissance géologique des formations sédimentaires post-paléozoïques du Niger oriental*. Mém. Bur. Rech. Géol. Min. (1966) 47, 630 p.
- Flohn, H. 1965, Grundfragen der Paläoklimatologie im Lichte einer theoretischen Klimatologie. *Geolog. Rdschau* 54:504-15.
- Frakes, L.A. & E.M.Kemp 1973, Palaeogene continental positions and evolution of climate. In D.H.Tarling & S.K.Runcorn (eds.), *Implications of continental drift to the Earth sciences* p. 539-59. Academic Press.
- Furon, R. 1960, *Géologie de l'Afrique*. Payot, 400 p.
- Gérard, G. 1958, Carte géologique de l'Afrique Equatoriale Française au 1/2.000.000 ème. Notice explicative. Gouv. gén. AEF, Dir. Mines Géologie, 198 p.
- Germeraad, J.H., C.A.Hopping & J.Muller 1968, Palynology of Tertiary sediments from tropical areas. *Rev. Palaeobot. Palyn.* 6:189-348.
- Gill, E.D. 1961, The climates of Gondwanaland in Kainozoic times. V. South Africa. In A.E.Nairn (ed.), *Descriptive palaeoclimatology* p. 347-9. Intersc. Publ.
- Girdler, R.W. 1968, Drifting and rifting of Africa. *Nature* 217:1102-6.
- Hamilton, A. 1973, The history of the vegetation. In E.M.Lind & E.S.Morrison (eds.), *The vegetation of East Africa* p. 188-209. London, Longman.
- Jaeger, P. 1964, Sur la présence dans les plateaux gréseux soudanais de l'Actinopteris radiata (Sw.) Link., Fougère xérophile, *Bull. Inst., Fr. Afr. Noire, A* 26(1):73-82.
- Jaeger, J.J. 1973, Les faunes de rongeurs du Néogène et du Pléistocène du Maghreb et leur contribution à l'histoire de la Méditerranée occidentale. *Ière Réunion. Ann. Sc. Terre*, Résumé, p. 228.
- Jaeger, J.J. 1975, Les rongeurs du Miocène moyen et supérieur de Maghreb. Montpellier, Thèse Sc. fasc. 1, 164 p.
- Jahandiez, E. & R.Maire 1934, *Catalogue des plantes du Maroc; Spermatophytes et Ptéridophytes*. Vol. 3, Alger.
- Karpoff, R. 1958, *La géologie de l'Adrar des Iforas (Sahara central)*. Publ. Serv. Géol.

- Prosp. Min. AOF., Bull. 30, 237 p.
- Kassas, M. 1956, The mist oasis of Erkwit, Sudan. *J. Ecology* 44(1):180-94.
- Kedves, M. 1971, Présence de types sporomorphes importants dans les sédiments préquaternaires égyptiens. *Acta Bota. Acad. Sc. Hungar.* 17(3-4):371-8.
- Kennett, J.P. 1972, The climatic and glacial record in Cenozoic sediments of the southern ocean. In E.M. Van Zinderen Bakker (ed.), *Palaeoecology of Africa and of the surrounding islands and Antarctica* 6:59-78. Cape Town, A.A. Balkema.
- Kent, D., N.D. Opdyke & M. Ewing 1971, Climate change in the North Pacific using ice-rafted detritus as a climatic indicator. *Geol. Soc. Am. Bull.* 82:2741-54.
- Knapp, W.A. 1971, A montane pollen species from the upper Tertiary of the Niger delta, *J. Mining Geol.* 6:23-9.
- Koeniguer, J.C. 1971, Sur les bois fossiles du Paléocène de Sessao (Niger). *Rev. Palaeobot. Palyn.* 12:303-23.
- Lemasurier, W. 1972, Volcanic record of Antarctic glacial history: implications with regard to Cenozoic sea levels. *Inst. British Geogr., Sp. Publ.* 4:59-74.
- Letouzey, R. 1968, *Etude phytogéographique du Cameroun*. Paris, P. Lechevalier, 511 p.
- Louvet, P. & P. Magnier 1971, Confirmation de la dérive du continent africain au Tertiaire par la paléobotanique. *96ème Cong. Nat. Soc. Sav., Toulouse, Sc.* 5:177-89.
- Maire, R. 1952, 1961, *Flore de l'Afrique du Nord*. I (1952), VII (1961), publié par P. Quézel. Paris, P. Lechevalier.
- Maley, J. 1972, La sédimentation pollinique actuelle dans la zone du lac Tchad (Afrique centrale). *Pollen et Spores* 14(3):263-307.
- Maley, J. 1973, Mécanisme des changements climatiques aux basses latitudes. *Palaeogeog. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 14(3):193-227.
- Maley, J. 1976, Essai sur le rôle de la zone tropicale dans les changements climatiques; l'exemple africain. *C.R. Acad. Sc. sér. D* 283:
- Maley, J. 1977, Analyses polliniques et paléoclimatologie des douze derniers millénaires du bassin du Tchad (Afrique centrale). Recherches françaises sur le Quaternaire hors de France, Comité Nat. Fr. Xème Cong. INQUA, Birmingham. *Suppl. Bull. Ass. Fr. Et. Quat.* 1(50):187-97.
- Maley, J., J. Cohen, H. Faure, P. Rognon & P.M. Vincent 1970, Quelques formations lacustres et fluviatiles associées à différentes phases du volcanisme au Tibesti (nord du Tchad). *Cah. Off. Rech. Sc. Techn. O-Mer, Sér. Géol.* 2(1):127-52.
- Mercer, J.H. 1976, Glacial history of southernmost South America. *Quat. Res.* 6:125-66.
- Millot, G. 1964, *Géologie des argiles*. Masson.
- Monod, T. 1952, Notes sur la flore du Plateau Bautchi (Nigéria). *Mélanges botaniques. Mém. Inst. Fr. Afr. Noire* 18:9-37.
- Monod, T. 1957, *Les grandes divisions chronologiques de l'Afrique*. Conseil Sc. Afr. au Sud du Sahara, Publ. 24, 147 p.
- Monod, T. 1971, Remarques sur les symétries floristiques des zones sèches nord et sud en Afrique. *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 10:375-423.
- Nahon, D. & D. Démoulin 1970, Essai de stratigraphie relative des formations cuirassées du Sénégal occidental. *C.R. Acad. Sc. sér. D* 270:2764-7.
- Newell, R.E. 1973, Climate and the Galapagos Islands. *Nature*, 245:91-2.
- Ozenda, P. 1958, *Flore du Sahara septentrional et central*. CNRS, 487 p.
- Pédelaborde, P. 1970, *Les moussons*. Paris, Série U2, A. Colin, 221 p.
- Quézel, P. 1954, *Contribution à l'étude de la flore et de la végétation du Hoggar*. Inst. Rech. Sah. Univ. Alger, Monogr. Rég. 2, 164 p.
- Quézel, P. 1965, *La végétation du Sahara, du Tchad à la Mauritanie*. G. Fischer.
- Quézel, P. 1969, *Flore et végétation des plateaux du Darfur nord-occidental et du jebel Gourgeil*. Dossiers de la Rech. Coop. Progr. 45, 146 p. miméo.
- Quézel, P. & C. Martinez 1958, Etude palynologique de deux diatomites du Borkou (Territoire du Tchad, AEF). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* 49:230-44.
- Radier, H. 1959, Contribution à l'étude géologique du Soudan oriental (AOF). *Bull. Serv. Géol. Prosp. Min., Dakar* 26(2):321-556.
- Richards, P.W. 1952, *The tropical rain forest. An ecological study*. Cambridge University Press, 450 p.
- Robinson, P.L. 1973, Palaeoclimatology and continental drift. In D.H. Tarling & S.K. Runcorn (eds.), *Implications of continental drift to the Earth sciences*. p. 451-76. Academic Press.
- Rognon, P. 1967, *Le massif de l'Atakor et ses bordures (Sahara Central)*. CNRS, Paris, sér. Géologie 9, 559 p.

- Roussignol, M. & J. Maley 1969, L'activité hors de France des palynologues et paléobotanistes français du Quaternaire. *Suppl. Bull. Ass. Fr. Et. Quat.*: 265-74.
- Schnell, R. 1973, *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale*. vol. 3, 510 p., vol. 4, 378 p. Gauthier-Villars.
- Servant, M. 1973, Séquences continentales et variations climatiques: Evolution du bassin du Tchad au Cénozoïque supérieur. Paris, Thèse Sc., 348 p.
- Servant-Vildary, S. 1973, Le Plio-Quaternaire ancien du Tchad: Evolution des associations de diatomées, stratigraphie, paléoécologie. *Cah. Off. Rech. Sc. Techn. O-Mer, sér. Géologie* 5(2):169-216.
- Tessier, F. 1965, Les niveaux latéritiques du Sénégal. *Ann. Fac. Sc. Marseille* 27:221-37.
- Tessier, F., R. Flicoteaux, J.R. Lappartient, D. Nahon & J.M. Triat 1975, Réforme du concept de 'Continental Terminal' dans les bassins sédimentaires côtiers de l'ouest africain. *Actes IXème Cong. Int. Sédiment., Nice* 1:207-11.
- Turrill, W.B. 1952, Oleaceae. In W.B. Turrill & M.A. Milne-Redhead (eds.), *Flora of Tropical East Africa*. London, Crown Ag.f.Colon, 31 p.
- Van Campo, M. 1973, Pollen analyses in the Sahara. In F. Wendorf & A.E. Marks (eds.), *Problems in prehistory: North Africa and the Levant*. p. 45-64. Dallas, Southern Methodist University Press.
- Van Campo, M., G. Aymonin, J. Cohen, P. Dutil, P. Guinet & P. Rognon 1964, Contributions à l'étude du peuplement végétal quaternaire des montagnes sahariennes: l'Atakor. *Pollen et Spores* 6(1):169-94.
- Van Campo, M., J. Cohen, P. Guinet & P. Rognon 1965, Contribution à l'étude du peuplement végétal quaternaire des montagnes sahariennes. II. Flore contemporaine d'un gisement de mammifères tropicaux dans l'Atakor. *Pollen et Spores*. 7(2):361-71.
- Van Campo, M., P. Guinet & J. Cohen 1968, Fossil pollen from late Tertiary and middle Pleistocene deposits of the Kurkur oasis. In K.W. Butzer & C.L. Hansen (eds.), *Desert and river in Nubia* p. 515-520. University of Wisconsin Press.
- Van Zinderen Bakker, E.M. 1975, The origin and palaeoenvironment of the Namib desert biome. *J. Biogeography* 2:65-73.
- Whiteman, A.J. 1971, *The geology of the Sudan Republic*. Oxford, Clarendon Press.
- Wickens, G.E. 1975, Quaternary plant fossils from the Jebel Marra volcanic complex and their palaeoclimatic interpretation, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 17:109-22.
- Wickens, G.E. 1976, Speculations on long distance dispersal and the flora of Jebel Marra, Sudan Republic. *Kew Bull.* 31(1): 105-50.
- Wild, H. 1963-64, The endemic species of the Chimanimani mountains and their significance. *Kirkia* 4:125-58.
- Zohary, M. 1962, *Plant life of Palestine: Israel and Jordan*. New York, Ronald Press, 262 p.
- Zohary, M. 1973, *Geobotanical foundations of the Middle East*. vol. 1, 340 p. Stuttgart, Fisher.

?

HALEY
CR

THE SAHARA AND THE NILE

*Quaternary environments and prehistoric
occupation in northern Africa*

Edited by

MARTIN A.J. WILLIAMS

Macquarie University, Australia

HUGUES FAURE

Centre Universitaire Luminy, France

OFFPRINT



A.A. BALKEMA / ROTTERDAM / 1980

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 29/105 ex 1

Cote : B