

LES FOUGERES EN TANT QU'INDICATRICES DES REFUGES FORESTIERS DU QUATERNAIRE

G. CREMERS¹

Résumé

Grâce à la banque de données "AUBLET", il est apparu que les Ptéridophytes sont étroitement liées aux forêts primaires, qu'elles ont différentes aires de répartition, l'une circum-amazonienne est très bien représentée au sein de ces plantes. Ce type d'aire est discuté et comparé avec la théorie des refuges amazoniens.

Abstract

With the help of Data-Bank "AUBLET" it appears that the Pteridophytes are closely linked at the primary forests, that they have various distributions, one's circum-amazonian is very well meaning within these plants. This distribution is discussing and comparing with the amazonian refugial areas.

Mots clés : Ptéridophytes, Banque de Données "AUBLET", Distribution, Aires de refuges, Quaternaire, Amazonie, Guyanes, Amérique du Sud.

Key words : Pteridophytes Data-Bank AUBLET - Distribution - Refugial areas - Quaternary - Amazonia - Guianas - South America.

A. INTRODUCTION

Les fougères ou Ptéridophytes sont soit des plantes terrestres (herbacées, arbustives ou lianescentes), soit des épiphytes, c'est à dire croissant sur des troncs et des branches d'arbre support. Les besoins en eau ou en humidité ambiante de ces plantes sont considérables. A ma connaissance en Guyane, une seule espèce est reviviscente : *Polyodium polypodioides* (L.) Watt. var. *burchelii* (Baker) Weatherby, que l'on peut rencontrer sur les manguiers de Cayenne. Un milieu ombragé ou semi-ombragé est nécessaire à la quasi totalité des espèces ; seuls les *Acrostichum* sont inféodés aux marécages de la mangrove et quelques *Blechnum*, *Lindsaea* et *Lycopodiella* poussent dans les savanes de la bande

(1) ORSTOM, B.P. 165, F.97323 CAYENNE GUYANE FRANÇAISE

côtière, milieu très éclairé et ensoleillé, mais restent localisés dans les zones les plus humides.

B. LA BANQUE DE DONNEES "AUBLET"

Grâce à l'informatisation de nos données (HOFF & al. 1989. 1990 a & b) nous avons montré que les fougères pouvaient être considérées comme indicatrices des milieux primaires. En effet, la diminution du nombre d'espèces, particulièrement des épiphytes, est proportionnelle au degré de secondarisation de la forêt.

La Banque de Données a été créée à l'Herbier du Centre ORSTOM de Cayenne afin de regrouper et de gérer tous les renseignements sur la flore du Plateau guyanais. Des données morphologiques, écologiques, géographiques, altitudinales, taxonomiques, etc... sont actuellement enregistrées pour près de 25.000 spécimens de Ptéridophytes. Ceux-ci ont été récoltés en Amérique tropicale, mais ne concernent que des espèces se trouvant dans les Guyanes (Guyane française, Surinam et Guyana). Dans l'état actuel de nos connaissances, le nombre d'espèces s'élève à 315 en Guyane française, entre 450 et 500 pour les 3 Guyanes.

C. AIRES DE REPARTITION

L'ensemble des spécimens observés dans différents herbiers ou reçus en prêt, ainsi que ceux notés dans les flores et monographies récentes, fait l'objet d'une étude géographique. Des cartes de répartition sont établies pour toutes les espèces des Guyanes. Notons, cependant, que ces cartes sont amenées à évoluer en raison de l'introduction de nouveaux spécimens. :

Ces cartes ont permis de mettre en évidence différents types de distribution:

1) espèces "endémiques" de la Guyane, ou a aire limitée à la Guyane.

Ex. : *Cyclodium rheophilum* A.R. Smith (fig.1).

2) espèces dont l'aire se limite aux Guyanes, au Brésil (Para) et au Venezuela (Amazonas, Bolivar).

Ex : *Cyclodium inerme* (Fée) A.R. Smith (fig.1)

3) espèces dont l'aire est plutôt circumcaraibéenne

Ex. : *Antrophyum lanceolatum* (L.) Kaulf. (fig.2)

4) espèces ayant une aire très vaste

Ex : *Lindsaea lancea* (L.) Bedd. var. *lancea* (fig.3)

5) espèces dont l'aire est circum-amazonienne d'une manière plus ou moins prononcée. Leur nombre est d'environ 50, soit 10 à 12% des espèces guyanaises

Ex. : *Hymenophyllum polyanthos* (Sw.) Sw. : épiphyte (fig. 4)

Cyathea delgadii Stemb. : terrestre (fig.5)

Notons aussi que la majorité de ces plantes sont terrestres, plus de 80% d'entre elles sont donc liées aux conditions édaphiques.

Parmi ces types de distribution, celui présentant une aire circum-amazonienne ou "péri-amazonienne" a déjà été mentionné par de nombreux auteurs (MORLAY 1975, PLOWMAN 1979, GENTRY 1979 et 1983, MORI et al. 1981, ALLORGE 1985, MORI 1989 etc...) PRANCE (1973, 1982a et b) par ses recherches sur les aires des Angiospermes a été à la base de la "Théorie des Refuges". De GRANVILLE (1990) dans son étude des espèces forestières guyanaises montre que 6% des plantes ont ce type d'aire.

D. THEORIE DES REFUGES FORESTIERS EN AMAZONIE

Les espèces présentant une aire circum-amazonienne sont trop nombreuses pour penser que cette distribution est due au hasard. On notera aussi que parmi celles-ci :

- certaines d'entre elles ont des aires disjointes, comme *Danaea moritziana* C. Presl (fig.6), qui pousse dans les Andes, ainsi que dans le centre sud de la Guyane.

- d'autres semblent être des espèces amazoniennes, ou montrer une tendance vers la conquête ou la reconquête de la plaine amazonienne.

On ne peut imputer l'absence ou la rareté de ces espèces en Amazonie aux seules conditions écologiques de ce milieu, ou à des défauts de collecte, des facteurs historiques ont joué un rôle important. L'Amérique du Sud et principalement la région amazonienne a subi des fluctuations climatiques importantes depuis environ 20.000 ans, principalement une longue période sèche et moins chaude s'étendant de 13.000 à 20.000 ans BP. Depuis plus de 20 ans de nombreux

chercheurs étudient cette période. Notons par exemple : HAFFER (1969) dans son étude de la spéciation et de la répartition des oiseaux propose 9 refuges isolés par de vastes savanes. VAN DER HAMMEN (1974) qui, dans son étude palynologique ne peut expliquer la distribution spécifique actuelle en forêt amazonienne que par un isolement temporaire d'îlots forestiers. PRANCE (1973) étudie la distribution de 4 familles de plantes dans le bassin amazonien et propose 16 refuges. En 1982, après une étude plus fine et étendue à toute l'Amérique tropicale, cet auteur en propose 26 (fig.7). Il note aussi l'importance des galeries forestières au cours du Pleistocène.

Ainsi a été élaboré la théorie des refuges, elle est basée sur la fluctuation de la couverture végétale au cours du Pleistocène et de l'Holocène, et sur la distribution des espèces végétales et animales.

E. LES REFUGES ET LES PTERIDOPHYTES

Comme nous l'avons signalé, les Ptéridophytes sont inféodées presque uniquement au milieu forestier. Nous étudierons 3 cas :

1) *Polybotrya sessilisora* Moran (fig.8) est une espèce rare du nord de l'Amazone. Trois récoltes ont été effectuées dans la zone péri-amazonienne. Les deux autres se trouvent dans la zone refuge de Manaus.

2) *Adiantum pulverulentum* L. (fig.9) est une espèce à large répartition. Un certain nombre de récoltes ont été faites dans la plaine amazonienne ; elles sont situées dans les zones refuges ou à proximité. Il est de même de la récolte excentrée du sud-est brésilien, qui est localisée dans le refuge de Bahia.

3) *Lindsaea stricta* (Sw.) Dryand. var. *parvula* (Fée) Kramer (fig. /10) est une espèce nettement nord amazonienne. Les récoltes effectuées le long de l'Amazone sont proches des refuges de Belem et de Trombetas. Celles du sud-est brésilien constituent une aire disjointe, cependant elles correspondent toutes aux refuges de Pernambuco, de Bahia et de Rio Espirito Santo.

En définitive, et malgré quelques réserves sur les cartes de répartition qui sont données en raison, de la localisation peu précise sur une carte à cette échelle, de la situation géographique incertaine des spécimens anciens, mais aussi des

refuges dont les limites demandent des études plus poussées pour chacune des zones proposées, nous pouvons retenir:

- que l'importance de l'aire générale circum-amazonienne a été montrée, malgré :

- = le milieu forestier difficilement pénétrable ou sont inféodées ces espèces ;
- = le peu de travaux d'ensemble, de monographies, réalisées en Amérique tropicale.

- que la superposition entre les récoltes et les zones refuges proposées a été constatée dans de nombreux cas.

F. DISCUSSION

Ces refuges, bien que théoriques, apparaissent comme des réalités chez les fougères. Cependant ils sont critiqués par plusieurs chercheurs, notamment COLINVAUX (1989).

Ces espèces péri-amazoniennes se trouvent donc dans les zones refuges de ces régions, pourquoi ne se trouvent-elles pas aussi dans les refuges amazoniens. Quelques explications ou plutôt des hypothèses peuvent être avancées :

1) Echantillonnage insuffisant

Les récoltes faites en Amazonie sont relativement peu importantes au vu de la superficie à inventorier et très inégalement réparties. Des zones sont quasiment inconnues botaniquement alors que les régions de Belem, de Santarem et surtout de Manaus sont très bien représentées dans les herbiers, d'où l'impression d'une inexactitude des cartes de répartition.

Cependant BERG et AVILA (1984 a et b) dans leur étude des *Ficus* (Moraceae) montre que le centre de dispersion de ce genre arborescent est manifestement l'Amazonie. Il n'y a cependant pas eu de récoltes spéciales faites pour ce groupe de plantes.

Par ailleurs B. NELSON de l'Amazon Forest Research Institute (INPA) de Manaus à réexaminé avec les spécimens de leur herbier la possibilité d'un endémisme localisé par le genre *Inga* (Mimosaceae) et les *Chrysobalanaceae*. Il

est arrivé à la conclusion que les zones à forte intensité de récolte correspondent aux aires refuges proposées (COLINVAUX 1989).

2) Exigences thermiques de certaines espèces

Il est généralement considéré qu'au cours du Pleistocène la température était de 6 à 9° inférieure à la moyenne actuelle.

Par ailleurs dans le bassin amazonien, il n'y a pas de reliefs supérieurs à 100-200 m, à l'exception du Morro Grande (630 m) au nord de Santarem.

Au moment du réchauffement, elles pourraient avoir quitter les plaines pour essayer plus ou moins bien vers les montagnes, Celles-ci entourent en effet tout le bassin amazonien, on trouve ainsi des formations gréseuses tabulaires au nord (Guyana, Venezuela) atteignant 3000 m (Roraima et Pico de la Neblina) ; les Andes dépassent les 6500 m à l'Ouest ; le Planalto central (Matto Grosso) au sud est à 900 m d'altitude; au sud est les montagnes de la Côte Atlantique, de Rio de Janeiro jusqu'au Rio Grande do Norte, entre 1000 et 3000 m.

Ces regroupements dans les zones plus fraîches d'altitude expliqueraient en partie les disjonctions dans les aires de répartition. On note aussi que les tranches altitudinales; ou se localisent les habitats des différentes espèces sont toujours plus élevées vers les Andes. Ainsi par exemple, *Danaea moritziana* (fig.6) pousse à des altitudes entre 800 et 2300 m au Venezuela, en Colombie et au Pérou. En Guyane, le plus haut sommet culmine à 830 m, cette espèce se retrouve entre 600 et 700 m sur les talus argileux bordant les torrents.

3) Présence d'un vaste lac d'eau douce (fig./11 A)

GERY (1964) dans son étude des poissons characoides émet l'hypothèse de la présence d'un lac d'eau douce ayant une profondeur de 100 m.

CAMPBELL et FRAILEY (1984) ont effectué des études stratigraphiques en Amazonie occidentale et ont découvert des sédiments deltaïques témoignant de cette présence. En 1988, FRAILEY et al. (1988) estiment que ce lac devait avoir une profondeur de 150 m, le bassin amazonien aurait alors rejoint celui de l'Orénoque.

La présence d'un tel lac au cours d'une période située entre 10 000 et 35 000 ans BP expliquerait la disparition de toute végétation à l'exclusion de certains îlots.

4) Présence d'un bras de mer (fig.11B)

Il y a 6 à 7000 ans un bras de mer se serait formé au moment de la période la plus chaude de l'interglaciaire. GERY (1964) et WUILLEUMIER (1971) ont étudié cette hypothèse. Il y aurait alors eu à nouveau destruction de la flore à basse altitude.

G. CONCLUSION

Les Ptéridophytes sont des plantes ayant de grands besoins hydriques. La richesse et la pauvreté spécifique sont liées au degré de secondarisation de la forêt. Ainsi les fougères peuvent servir d'indicatrices des milieux primaires.

Les cartes de répartition des Ptéridophytes guyanais ont montré, malgré leur imperfection par manque de récoltes dans bien des cas, que 10 à 12% d'entre elles ont une aire circum-amazonienne. Parmi celles-ci 80% sont terrestres.

Nous avons pu constater par les nombreux travaux effectués récemment, combien les différentes théories élaborées, pour expliquer ce type d'aire, sont controversées.

La théorie des refuges forestiers, défendue par PRANCE, repoussée par COLINVAUX, a été examinée par rapport aux Ptéridophytes. Il a été constaté une certaine superposition entre les récoltes et les zones proposées.

Actuellement, il est encore bien difficile de comprendre les principes de ces aires de répartition, il nous a paru cependant intéressant d'évoquer les Ptéridophytes comme un exemple. Des inventaires plus importants sont encore à faire, des études biogéographiques seront nécessaires pour conformer ces prédispositions.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLORGE, L.** 1985 - Distribution, relations et intérêt biogéographique des *Tabernaemontanoideae* (Apocynaceae) dans la région neotropicale. C.R. Soc. Biogeogr. 61 (4) : 137 - 155.
- AVILA, M. Vasquez, BERG, C.C. et KOOY, F.** 1984 - New taxa of South American *Ficus* (Moraceae). Acta Amazonica 14 (1/2) : 195 - 213.
- BERG, C.C., AVILA, M. Vasquez et KOOY, F.** 1984 - *Ficus* species of Brazilian Amazonia and Guianas. Acta Amazonica 14 (1/2): 159 -194.
- CAMPBELL, K.E.Jr. & FRAILEY, C.D.** 1984 - Holocène flooding and species diversity in Southwestern Amazonia Quaternary Research 21 : 369 - 375.
- COLINVAUX, P.A.** 1989 - Ice-age Amazon revisited. Nature, vol. 340, 6230 : 188 - 189.
- FRAILEY, C.D. LAVINA, E.L., RANCY, A. & OEREIRA, J. de Souza Filho** 1988. - A proposed Pleistocene/Holocene lake in the amazonian basin and its significance to amazonian geology and biogeography. Acta Amazonica 18 (3-4) : 119-143.
- GENTRY, A.H.** 1979 - Distribution patterns of Neotropical Bignoniaceae : some phytogeographic implications. Pp 339 - 354 in K. Larsen et L.B. Holm-Nielsen Ed., Tropical Botany, Academic Press London.
- GERY, J.** 1964 - Poissons characoides nouveaux ou non signalés de l'Ilha do Bananal, Bresil. Extrait du Volume Jubilaire dédié à Georges Petit. Supplément, Vie et Milieu : 447 - 471.
- GRANVILLE, J.-J. de** 1990 - Un cas de distribution particulier : les espèces forestières péri-amazoniennes. Workshop "Phytogéographie des Guyanes", Sept. 1990; UNESCO, PARIS.
- HAFFER, J.** 1969 - Speciation in Amazonian forest birds. Science 165 : 131 - 137.
- HAMMEN, J. van der** 1974 - The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. J. Biogeogr. 1 : 3-26.

- HOFF, M., CREMERS, G., FEUILLET, C. et GRANVILLE, J.-J. de 1989. - La Banque de Données "AUBLET" de l'Herbier du Centre ORSTOM de Cayenne (CAY). Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 59 : 171 - 178.
- HOFF, M. & CREMERS, G. 1990 - Diversité, biogéographie et écologie des Ptéridophytes de Guyane française. In : Gestion de l'Ecosystème Forestier et Aménagement de l'Espace Régional. 2ème Coll. régional de l'Environnement, SEPANGUY, Cayenne.
- HOFF, M., CREMERS, G., GRANVILLE, J.-J. de 1990 - Carte de la richesse en plantes de la Guyane française à partir d'un observatoire du Patrimoine Naturel. La Banque de Données "AUBLET" de l'Herbier du Centre ORSTOM de Cayenne. Nature Guyanaise 4 : 12 - 22.
- MORI, S.A., BOOM, B.M. & PRANCE, G.T. 1981. - Distribution patterns and conservation of eastern brazilian coastal forest tree species. Brittonia 33 : 233 - 245.
- MORI, S.A. 1989. - Eastern Extra Amazonian Brazil In : D.G. Campbell et H.D. Hammond Ed. Floristic Inventaires of Tropical countries. The New York Botanical Garden 427 - 454.
- MORLEY, T. 1975 - The South American distribution of the Memecylae (Melastomataceae) in relation to the Guiana area and to the question of forest refuges in Amazonia. Phytologia 31 : 279 - 296.
- PLOWMAN, T. 1979 - The genus Brunfelsia : a conspectus of the taxonomy and biogeography implications. Pp. of Solanaceae, Linnean Soc. Symposium Series.
- PRANCE, G.T. 1973 - Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. Acta Amazonica 3 : 5-28.
- PRANCE, G.T. 1982 - A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. Ann. Missouri Bot. Gard. 69 : 594 - 624.
- WUILLEUMIER, B.S. 1971 - Pleistocene changes in the Fauna and Flora of South America. Science 173 (3899) : 771 - 780

LEGENDES DES FIGURES

Figure 1 - Aire de répartition de *Cyclodium inerme* (Fée) A.R. Smith ; *C. rheophilum* A.R. Smith

Figure 2 - Aire de répartition de *Antrophyum lanceolatum* (L.) Kaulf.

Figure 3 - Aire de répartition de *Lindsaea lancea* (L.) Bedd. var. *lancea*

Figure 4 - Aire de répartition de *Hymenophyllum polyanthos* (Sw.) Sw.

Figure 5 - Aire de répartition de *Cyathea delgadii* Steimb

Figure 6 - Aire de répartition de *Danaea moritziana* C. Presl

Figure 7 - Les refuges forestiers proposés par PRANCE (1982) :

1, Panama-Darien ; 2, Choco ; 3, Rio Magdalena ; 4, Santa Marta ; 5 Catatumbo ; 6, Apure ; 7, Rancho Grande ; 8, Paria ; 9, Imataca ; 10, West Guiana ; 11, East Guiana ; 12, Imeri ; 13, Napo ; 14, Olivença 15, Tefe ; 16, Manaus ; 17, Trombetas ; 18, Belem ; 19, Tapajoz-Xingu ; 20, Airpuana ; 21, E. Peru-Acre ; 22, Beni ; 23, Pernambuco ; 24, Bahia ; 25, Rio-Espirito Santo ; 26, Araguaia.

Figure 8 - Aire de répartition de *Polybotrya sessilisora* Moran

Figure 9 - Aire de répartition de *Adiantum pulverulentum* L.

Figure 10 - Aire de répartition de *Lindsaea stricta* (Sw.) Dryand. var. *parvula* (Fée) Kramer.

Figure 11 - A, Lac d'eau douce pendant le Pleistocène et l'Holocène proposé par FRAILEY et al. (1988) ; B, Bras de mer pendant le Pleistocène proposé par WUILLEUMIER (1971).



FIGURE 1



FIGURE 2



FIGURE 3



FIGURE 4



FIGURE 5

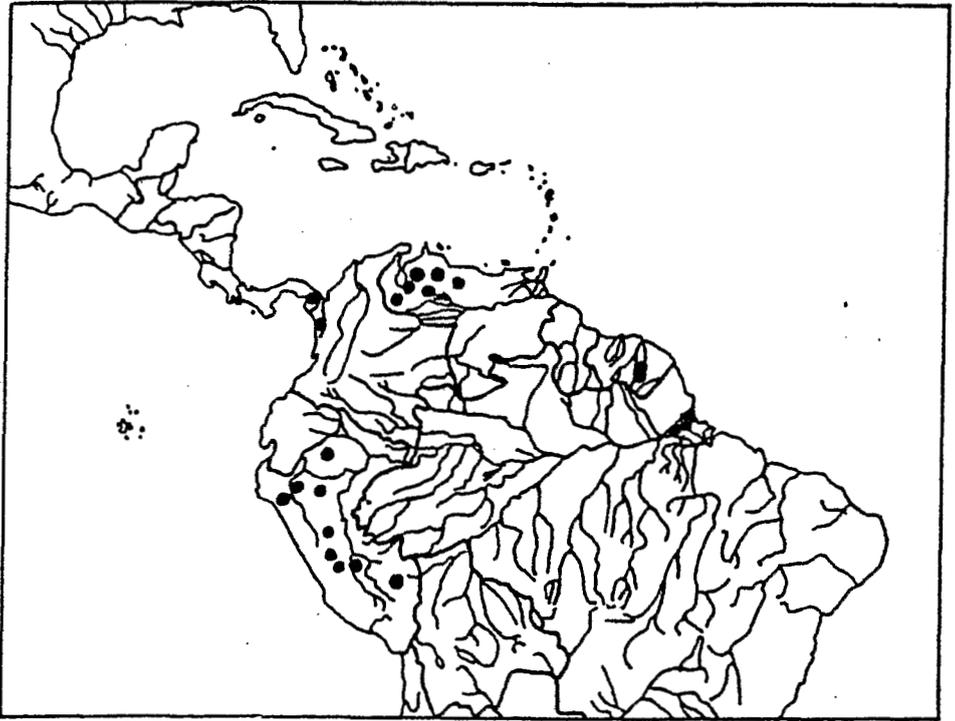


FIGURE 6



FIGURE 7

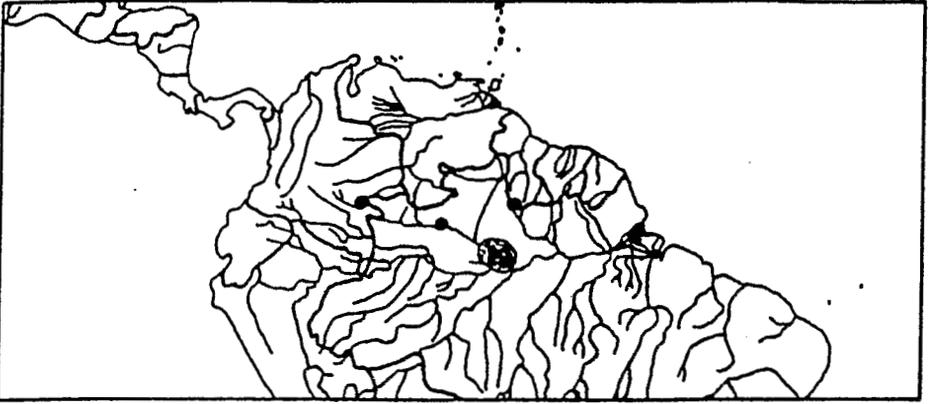


FIGURE 8



FIGURE 9



FIGURE 10

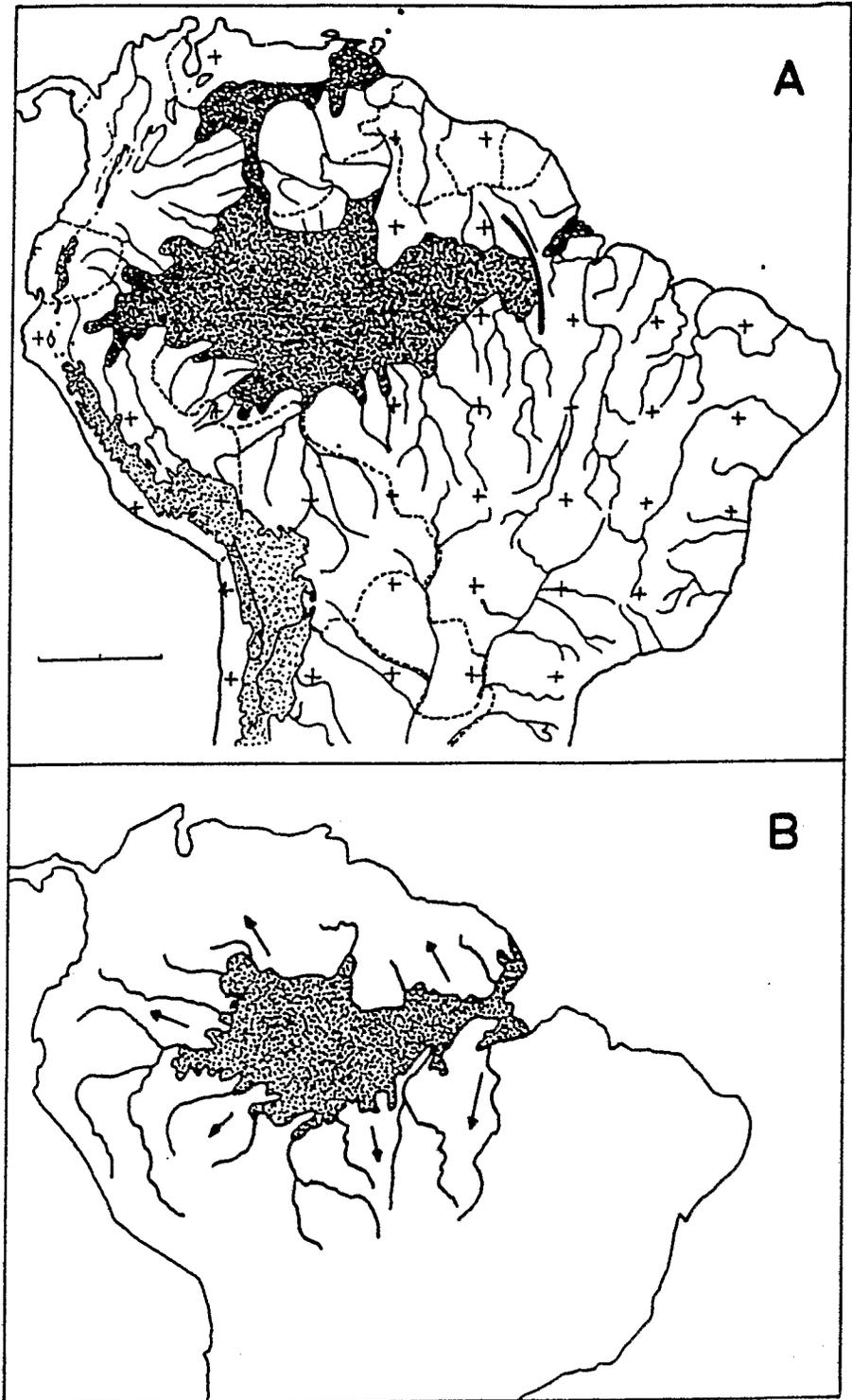


FIGURE 11