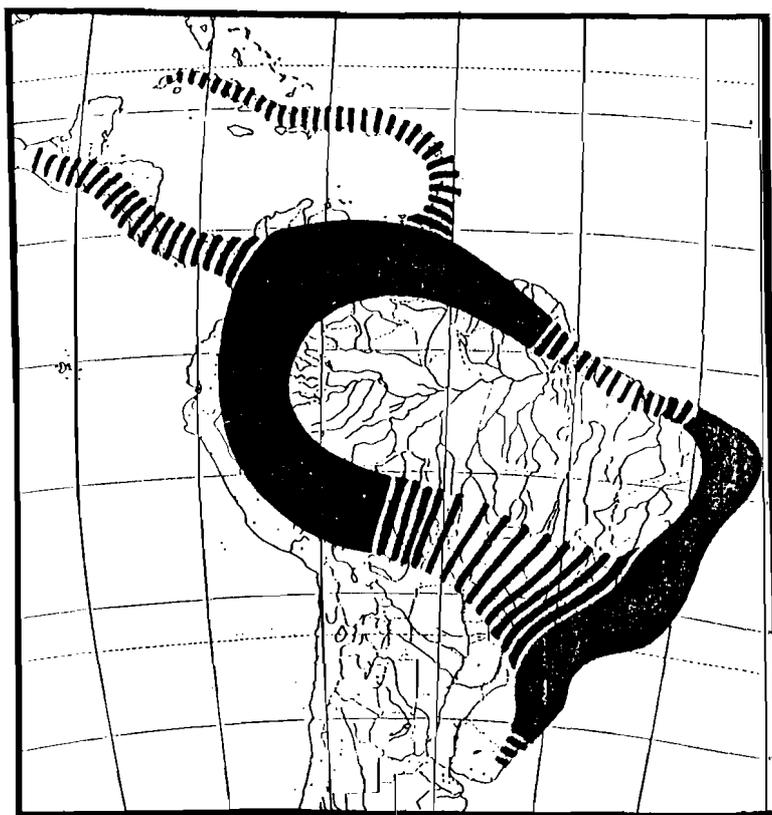


Un cas de distribution particulier:
les espèces forestières péri-amazoniennes.

J.-J. de Granville, ORSTOM, B.P. 165, 97323, Cayenne, cedex.



WORKSHOP PHYTOGEOGRAPHIE DES GUYANES

26 et 27 septembre 1990

U.N.E.S.C.O., PARIS

UN CAS DE DISTRIBUTION PARTICULIER : LES ESPECES
FORESTIERES PERI-AMAZONIENNES

ABSTRACT :

Four peri-amazonian distribution patterns are analyzed and many examples are provided for each one among rain forest Angiosperms and Pteridophytes.

Several hypothesis are given and discussed to explain such particular distribution types : ecological constraints (elevation, temperature, rainfall), deficiency of collections from **the** Amazon Basin compared to neighbouring areas, historical factors (climate changes and theory of forest refugia, interglacial sea transgression, hypothesis of a Pleistocene/Holocene fresh water lake...).

RESUME :

Quatre types de distribution péri-amazonienne sont analysés avec de nombreux exemples parmi les Angiospermes et les Ptéridophytes de la forêt dense humide. Différentes hypothèses sont proposées et discutées afin d'expliquer ces distributions particulières : contraintes écologiques (altitude, température, pluviosité), insuffisance des collections dans le Bassin amazonien en comparaison des régions voisines, facteurs historiques (changements climatiques et théorie des refuges forestiers, transgression marine inter-glaciaire, hypothèse d'un lac d'eau douce au Pléistocène et à l'Holocène ...).

KEY WORDS :

Amazon Basin, Amazonia, climate changes, Neotropical flora, phytogeography, plant species distribution, Pleistocene/holocene Amazonian lake, Quaternary forest refugia.

MOTS CLEFS :

Amazonie, Bassin amazonien, changements climatiques, distribution des espèces, lac amazonien Pléistocène/Holocène, phytogéographie, refuges forestiers du Quaternaire.

UN CAS DE DISTRIBUTION PARTICULIER :
LES ESPECES FORESTIERES PERI-AMAZONIENNES

Jean-Jacques de GRANVILLE

Dans notre étude sur la phytogéographie des forêts guyanaises (GRANVILLE 1988), nous avons analysé les distributions de 251 espèces forestières appartenant à 8 groupes : 2 familles d'arbres (Meliaceae, Caryocaraceae), une sous-famille principalement représentée par des arbustes et des arbrisseaux du sous-bois (Apocynaceae - Tabernaemontanoideae -), les palmiers, deux familles de plantes herbacées (Musaceae, Zingiberaceae), Une famille de lianes (Passifloraceae) et, chez les fougères terrestres, le genre Lindsaea. Parmi les 11 types de distribution ainsi mis en évidence, celui des "espèces péri-amazoniennes", représentant 6 % des plantes guyanaises, semble particulièrement remarquable. Nous l'avons également cité dans notre analyse de la distribution des palmiers (GRANVILLE 1989).

Plusieurs auteurs ont aussi mentionné ce type de distribution particulier, entre autres, ALLORGE (1985) dans ses recherches sur les Tabernaemontanoideae néotropicales, CREMERS (1990) qui étudie les aires de répartition des Ptéridophytes des Guyanes, GENTRY (1979, 1983) pour la famille des Bignoniaceae, MORI & al. (1981) et MORI (1989) au cours de leurs travaux sur la phytogéographie des forêts de la côte atlantique du Brésil, PLOWMAN (1979) dans son étude du genre Brunfelsia, PRANCE (1973, 1982 a et b) dont les recherches sur les aires de distribution des Angiospermes sont à la base de sa "théorie des refuges" etc...

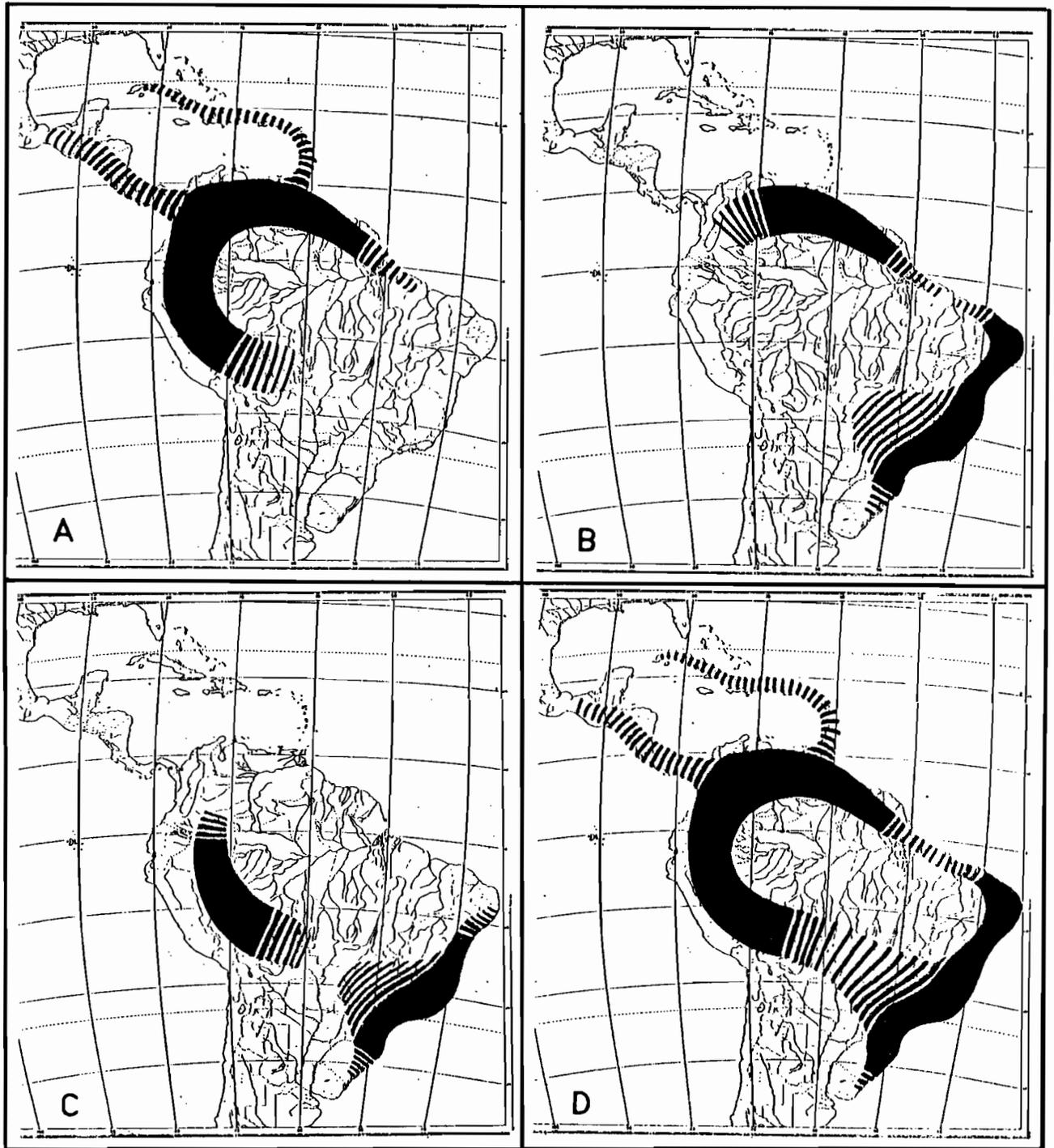


Fig. 1 - Différents types de distribution péri-amazonienne :

- A. Type I : Amazonie occidentale + Amazonie septentrionale
- B. Type II : Côte atlantique brésilienne + Amazonie septentrionale.
- C. Type III : Amazonie occidentale + côte atlantique brésilienne.
- D. Type IV : Amazonie occidentale + Amazonie septentrionale + côte atlantique brésilienne (+ Amazonie méridionale).

CHAPITRE I :

DIFFERENTS TYPES DE DISTRIBUTION PERI-AMAZONIENNE

De nombreuses espèces forestières ne poussent qu'à la périphérie du bassin amazonien et sont absentes ou très sporadiquement rencontrées dans la partie centrale. Leurs aires de répartition peuvent être plus ou moins continues et encercler presque entièrement la cuvette amazonienne (espèces péri-amazoniennes sensu stricto) ou, le plus fréquemment, présenter des disjonctions. Dans ce dernier cas, 4 modèles de distribution peuvent être mis en évidence : espèces de l'Amazonie occidentale (contreforts andins) et de l'Amazonie septentrionale (région des Guyanes), espèces de la côte atlantique brésilienne et de la région des Guyanes, espèces de l'Amazonie occidentale et de la côte atlantique brésilienne (Fig. 1 A,B,C,D). Dans ce qui suit, des exemples de chacun de ces types de répartition seront cités. Nous avons éliminé la plupart des espèces manifestement montagnardes comme Dicotyostega orobanchoides (Hooker) Miers subsp. orobanchoides (MAAS & al. 1986, Fig. 14 A) qui ne pousse qu'aux altitudes supérieures à 1500 m, ainsi que celles inféodées à des biotopes non forestiers humides comme Trichilia hirta L. qui est un arbre des forêts sèches décidues et présente une distribution péri-amazonienne imposée par ses exigences écologiques (PENNINGTON 1981, Fig. 17 A). Ces exemples seront traités au chapitre suivant. Nous n'avons pas tenu compte, non plus, des espèces limitées à l'une de ces 3 régions et qui seraient alors considérées comme endémiques de celle-ci.

I - a . TYPE I : ESPECES DE L'AMAZONIE OCCIDENTALE ET DE L'AMAZONIE SEPTENTRI-
 =====
 ONALE (REGION GUYANES-VENEZUELA) : Fig. 1 a
 =====

Ce groupe est, de loin, le mieux représenté et les exemples abondent.

D'après ALLORGE (1985), Bonafousia sananho (Ruiz & Pavon) Markgraf (Apocynaceae) est un arbuste du sous-bois des forêts de basse altitude commun dans la région des 3 Guyanes, au Vénézuéla, en Colombie, en Equateur et au Pérou. On ne le trouve que sporadiquement en Amazonie brésilienne mais jamais dans la partie centrale (Fig. 2 A). "Les genres Anartia et Woytkowskia (Apocynaceae) sont plutôt péri-amazoniens" (ALLORGE 1985) : A. meyeri Miers, petit arbre du sous-bois des forêts de plaine, pousse en Guyane, au Surinam, en Amazonie colombienne. Il a également été récolté une fois à l'embouchure de l'Amazone (Fig. 2 B).

Selon MAAS (1985), Heliconia densiflora Verlot subsp. densiflora (Musaceae), grande herbe du sous-bois, se trouve dans les forêts de basse altitude du Bouclier guyanais, jusqu'au Vénézuéla et en Colombie, ainsi qu'au Sud-Ouest du Bassin amazonien. Heliconia lourteigiae Mello & Santos, dont l'écologie est comparable, n'est connu que de quelques collections de Colombie, du Pérou, du Nord du Brésil et des Guyanes.

D'après WESSELS BOER (1968), Geonoma euspatha Burret et G. triglochin Burret (Arecaceae) qui sont tous deux de petits palmiers du sous-bois des forêts d'altitude moyenne (300 à 1400 m), ont une distribution Nord et Ouest amazonienne qui pourrait être due, cependant, à leur seule exigence altitudinale (cf. chap. II a 1). Le premier pousse dans les Guyanes, au Vénézuéla et en Colombie; le second en Amapa (embouchure de l'Amazone), dans les Guyanes, au Vénézuéla, en Colombie et au Pérou (Fig. 14 D et E).

Couroupita guianensis Aubl. (Lecythidaceae) a été récolté à l'état spontané dans tout le Nord et l'Ouest du Bassin amazonien : Pará, Amapa, Guyanes, Vénézuéla, Colombie, Equateur, Pérou (MORI & PRANCE 1990, Fig. 2 C).

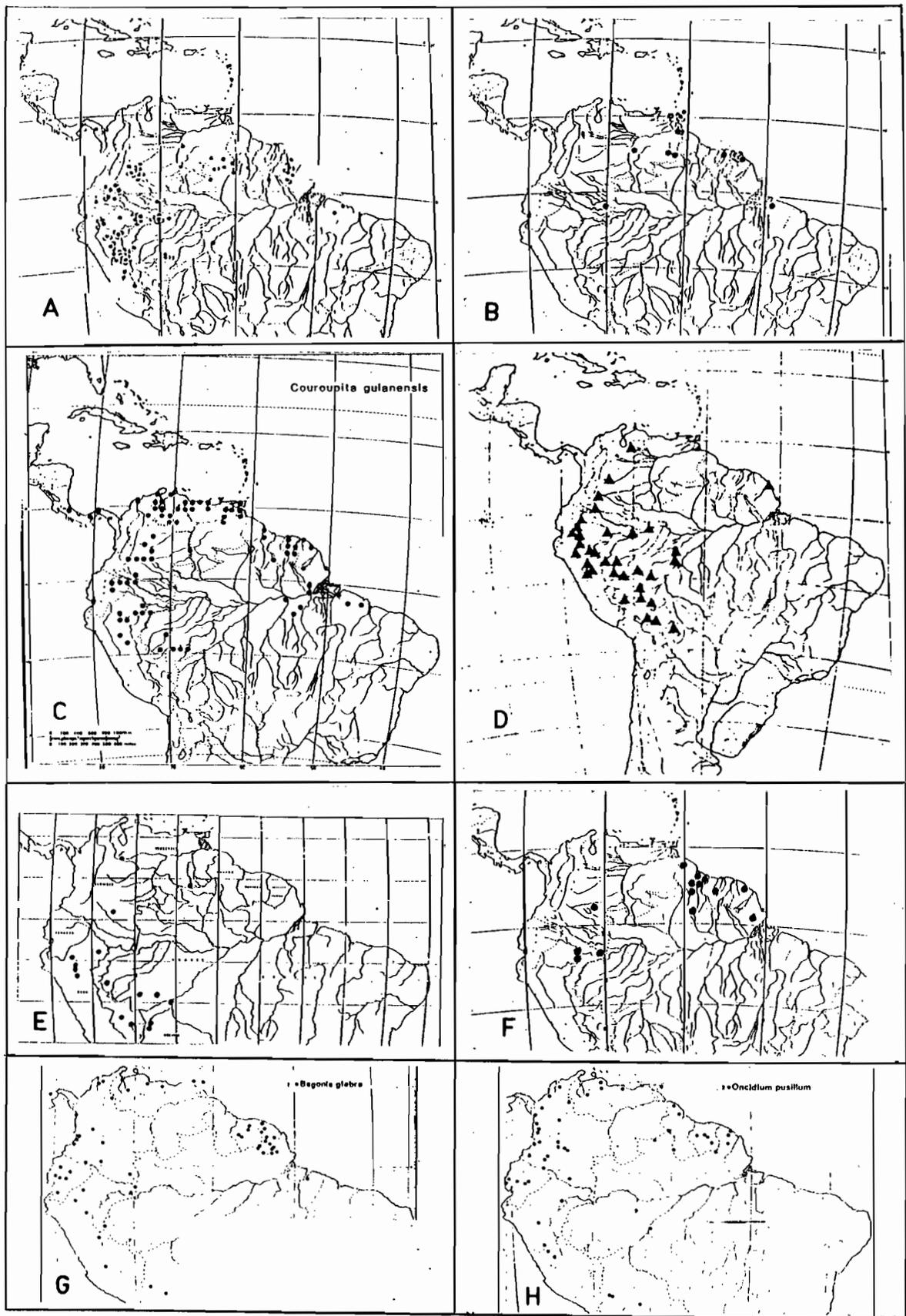


Fig. 2 - Type I : exemples de distribution péri-amazonienne Nord et Ouest chez les Angiospermes des forêts humides de basse altitude:

A. Bonafousia sananho (d'après ALLORGE 1985); B. Anartia meyeri (id); C. Couroupita guianensis (d'après MORI & PRANCE 1990); D. Brunfelsia grandiflora subsp. schultesii (d'après PLOWMAN 1979); E. Miconia lourteigiana (d'après STEYERMARK 1982); F. Couepia parillo (d'après PRANCE 1972); G. Begonia glabra (d'après SASTRE & de GRANVILLE 1975); H. Oncidium pusillum (id).

Brunfelsia grandiflora D. Don subsp. schultesii Plowman (Solanaceae) pousse en Amapa à proximité de la frontière guyanaise ainsi que dans les piémonts andins du Vénézuéla à la Bolivie (PLOWMAN 1979, Fig. 2 D).

Miconia lourteigiana Wurdack (Melastomataceae) est un arbuste des forêts du Vénézuéla, de Colombie, du Pérou, de Bolivie et de l'Ouest du Brésil (STEYERMARK 1982, Fig. 2 E).

Couepia parillo A.P. de Candolle (Chrysobalanaceae) est distribué en Amapa, dans les 3 Guyanes ainsi qu'en Amazonie colombienne et péruvienne (PRANCE 1972, Fig. 2 F).

SASTRE & de GRANVILLE (1975) font remarquer que "certaines espèces à grande dispersion géographique possèdent une aire péri-amazonienne Nord et Ouest". Ils citent Begonia glabra Aubl. (Begoniaceae), Scaphyglottis cuneata Schlechter et Oncidium pusillum (L.) Reichenb. (Orchidaceae) qui sont toutes trois des espèces épiphytes de la forêt humide largement distribuées au Nord et à l'Ouest de l'Amazonie centrale (Fig. 2 G et H).

Rinorea pubiflora (Benth.) Sprague & Sandwith var. grandiflora (Eichler in Mart.) Hekking (Violaceae) à une aire s'étendant du Pará, à l'Est, jusqu'au Pérou, à l'Ouest du Bassin amazonien, en passant par l'Amapa, les Guyanes, le Vénézuéla, la Colombie et le Brésil occidental (HEKKING 1988, Fig. 3 A).

Banisteriopsis cinerascens (Benth.) B. Gates (Malpighiaceae) forme 2 populations isolées par l'Amazonie centrale, l'une au Nord du Brésil (Territoire du Roraima), l'autre en Bolivie (Fig. 3 B), tandis que Banisteriopsis lucida (L.C. Rich.) Small pousse au Pará, en Amapa, dans les Guyanes, au Vénézuéla, au Nord du Brésil, en Colombie, au Pérou et en Bolivie (Fig. 3 C), selon GATES (1982).

Dans la famille des Meliaceae (PENNINGTON 1981), trois espèces ont des distributions assez comparables : Swietenia macrophylla King (Pará, Guyanes, Vénézuéla, Colombie et Amérique

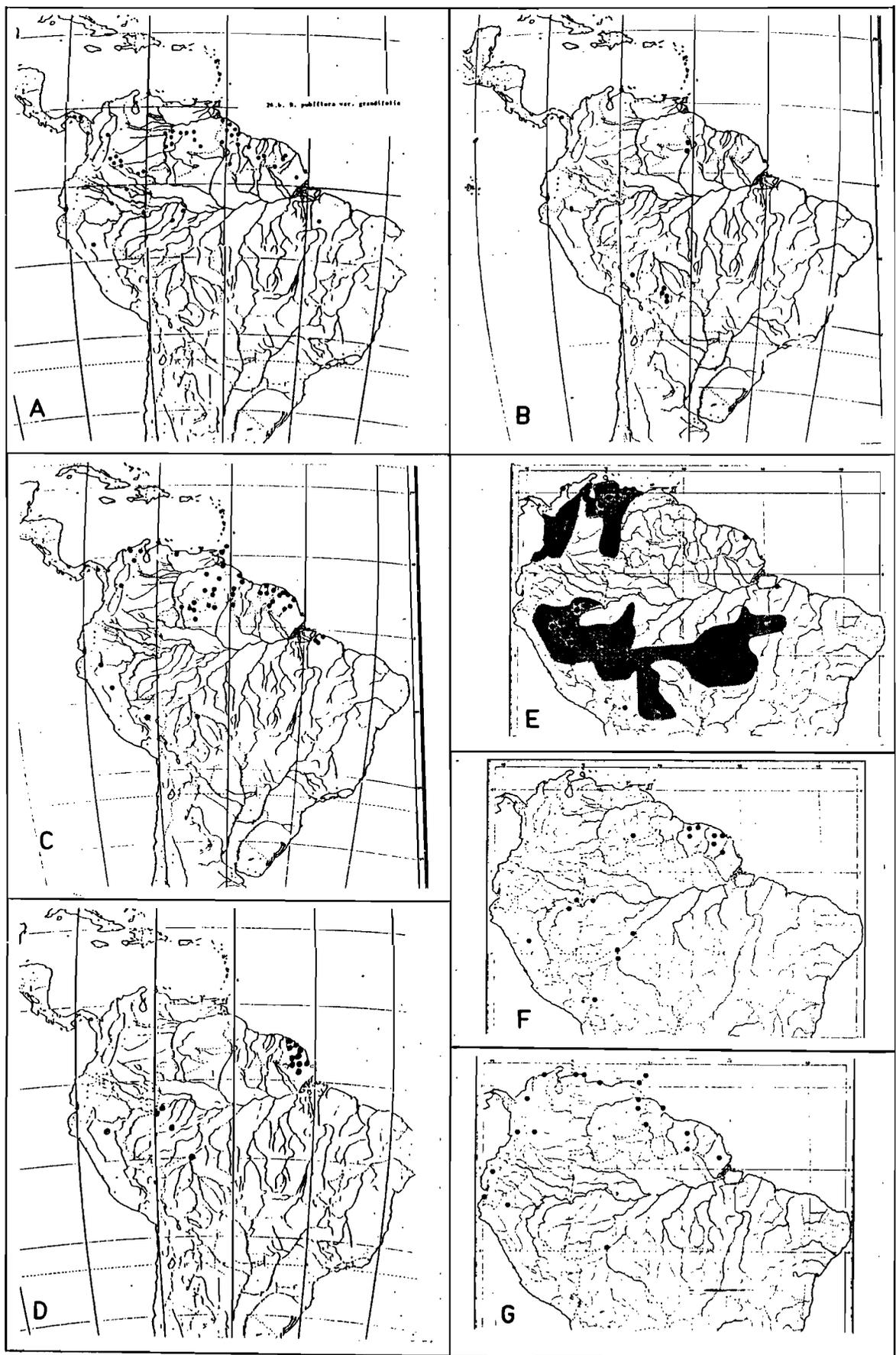


Fig. 3 - Type I : exemples de distribution péri-amazonienne Nord et Ouest chez les Angiospermes des forêts humides de basse altitude (suite):

- A. Rinorea pubiflora var. grandiflora (d'après HEKKING 1988);
 B. Banisteriopsis cinerascens (d'après GATES 1982);
 C. Banisteriopsis lucida (id.); D. Mouriri oligantha (d'après MORLEY 1975); E. Swietenia macrophylla (d'après PENNINGTON 1981); F. Guarea gomma (id); G. Guarea glabra (id.).

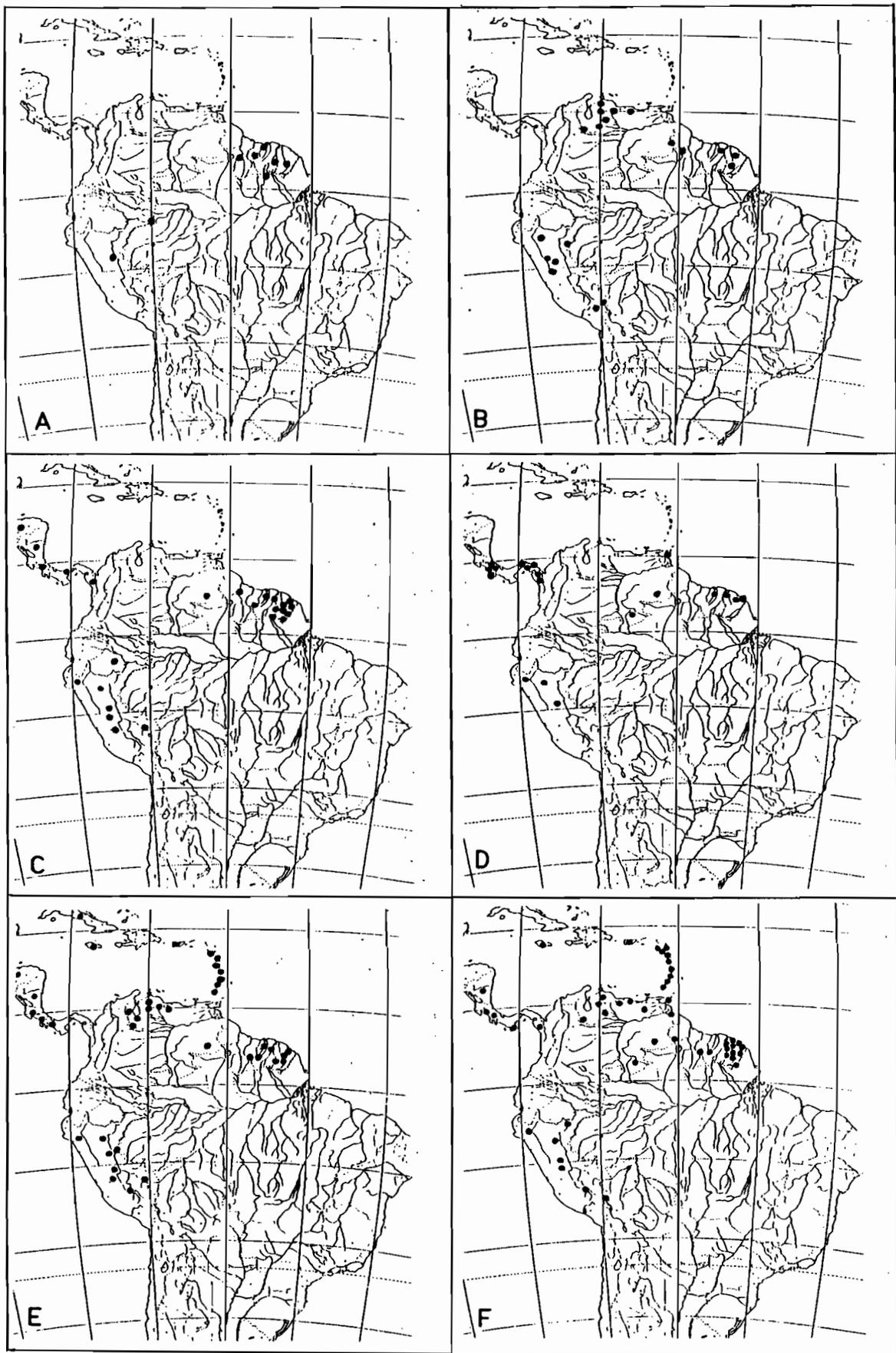


Fig. 4 - Type I : exemples de distribution péri-amazonienne Nord et Ouest : 1) chez les Angiospermes des forêts humides de basse altitude (fin) :

A. Tassadia guianensis (d'après PEREIRA 1977).

2) chez les Ptéridophytes (d'après CREMERS 1990) :

B. Hypolepis hostilis; C. Trichomanes diversifrons;

D. Gleichenia remota; E. Trichomanes rigidum; F. Hymenophyllum hirsutum.

centrale jusqu'au Sud du Mexique, Pérou, Bolivie, Sud-Ouest de l'Amazonie brésilienne; fig. 3 E), Guarea gomma Pulle (Guyanes, Vénézuéla, Pérou, Bolivie, Sud-Ouest de l'Amazonie brésilienne; fig. 3 F) et Guarea glabra Vahl (Amapa, Guyanes, Vénézuéla, Colombie, Equateur, Pérou, Bolivie; fig. 3 G).

Un nombre relativement important d'espèces appartenant à des taxons très différents mais toutes inféodées au sous-bois des forêts de basse altitude se trouvent à la fois dans les Guyanes et en Amazonie occidentale, avec une importante disjonction entre ces deux populations. On peut citer, entre autres, Mouriri oligantha Pilg. (Melastomataceae) présent en Amapa et en Guyane d'une part, à l'Ouest du Brésil, au Pérou et en Bolivie d'autre part (MORLEY 1975, fig. 3 D), Dichorisandra sp. nov. (Commelinaceae) poussant dans les éboulis rocheux, en sous-bois des forêts péruviennes et boliviennes et que nous avons récemment trouvé à Saül, en Guyane (FADEN, comm. pers.), Passiflora riparia Masters (Passifloraceae; FEUILLET 1986), Anomospermum chloranthum Diels subsp. confusum Krukoff & Barneby (Menispermaceae; KRUKOFF, comm. pers.), Hyptis pachycephala Epling (Lamiaceae; HARLING, comm. pers.), Tassadia guianensis Dcne (Asclepiadaceae; PEREIRA 1977; fig. 4 A), Costus erythrothyrus Loes (Zingiberaceae; MAAS 1985), toutes connues des Guyanes et de l'Amazonie péruvienne.

G. CREMERS (1990), dans son étude sur la distribution des Ptéridophytes des Guyanes en relation avec les refuges forestiers du Quaternaire, relève un nombre considérable d'espèces forestières poussant à la fois au Nord et à l'Ouest du Bassin amazonien. Nous n'en citerons que quelques unes : Hypolepis hostilis (Kunze) C. Presl (Dennstaedtiaceae) se trouve dans les Guyanes, au Vénézuéla et au Pérou (Fig. 4 B), Trichomanes diversifrons (Bory) Mettenius (Hymenophyllaceae; fig. 4 C), Gleichenia remota (Kaulfuss) Sprengel (Gleicheniaceae; fig. 4 D) s'étendent, en outre, jusqu'en Amérique centrale. Trichomanes rigidum Swartz, Hymenophyllum hirsutum (L.) Swartz (Hymenophyllaceae; fig. 4 E et F), Pteris altissima Poiret (Pteridaceae; fig. 5 A), Lygodium volubile Swartz et Lygodium venustum Swartz (Schizaeaceae; fig. 5 B et C), Hemionitis palmata L.

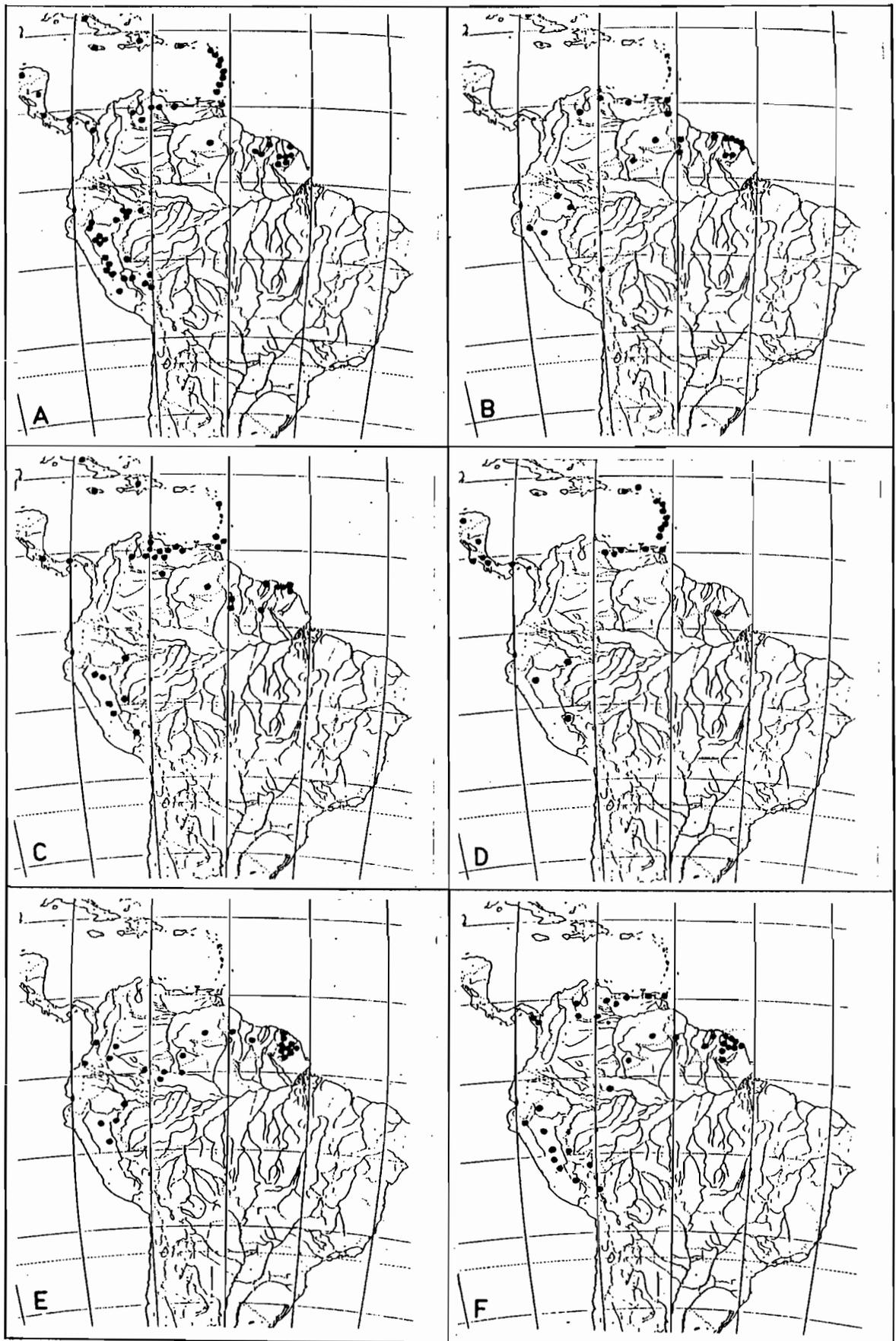


Fig. 5 - Type I : exemples de distribution péri-amazonienne Nord et Ouest chez les Ptéridophytes des forêts humides de basse altitude (d'après CREMERS 1990, suite) :

A. Pteris altissima ; B. Lygodium volubile ; C. Lygodium venustum ; D. Hemionitis palmata ; E. Selaginella revoluta ; F. Trichomanes elegans.

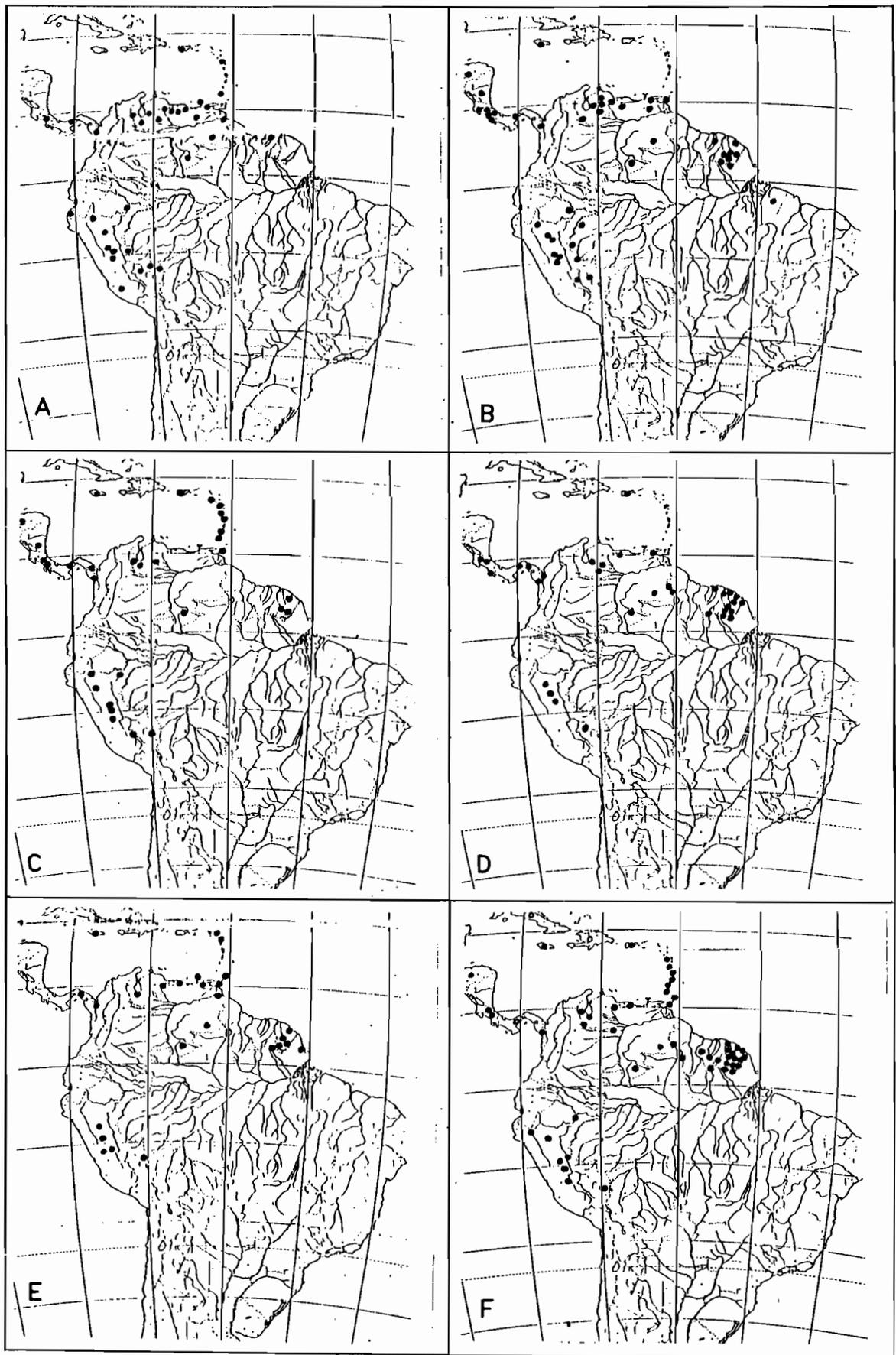


Fig. 6 - Type I : exemples de distribution péri-amazonienne Nord et Ouest chez les Pteridophytes des forêts humides de basse altitude (d'après CREMERS 1990, suite) :

A. Adiantum tetraphyllum ; B. Antrophyum cajenense ;
 C. Danaea nodosa ; D. Vittaria costata ; E. Adiantum lucidum ; F. Trichomanes pinnatum.

(Pteridaceae; fig. 5 D) ont la même distribution mais atteignent aussi le Sud du Mexique et les Antilles. Selaginella revoluta Baker (Selaginellaceae; fig. 5 E), Trichomanes elegans L.C. Rich (Hymenophyllaceae; fig. 5 F) poussent dans les Guyanes, au Vénézuéla, en Colombie, au Pérou, avec souvent une extension en Amérique centrale comme Adiantum tetraphyllum H.B. Willd. (Pteridaceae; fig. 6 A), Antrophyum cajenense (Desv.) Sprengel (Vittariaceae; fig. 6 B), Danaea nodosa (L.) J.E. Smith (Marattiaceae; fig. 6 C), Vittaria costata Kunze (Vittariaceae; fig. 6 D), Adiantum lucidum Sw. (Pteridaceae; fig. 6 E) et Trichomanes pinnatum Hedwig (Hymenophyllaceae; fig. 6 F). Ces deux dernières vivent aussi dans les Caraïbes. On note également Campyloneurum fuscopunctatum Lellinger (Polypodiaceae): Guyanes, Colombie, Equateur, Pérou, Bolivie, mais aussi Vénézuéla, Antilles et Floride selon VARESCHI (1968) - fig. 7 A -, Trichomanes trollii Bergdolt (Hymenophyllaceae): Guyanes, Vénézuéla, Pérou, Bolivie (fig. 7 B), Cyathea andina (Karsten) Domin : Guyanes, Vénézuéla, Colombie, Equateur, Pérou, Bolivie, Antilles (fig. 7 C), Cyathea cuspidata Kunze (Cyatheaceae): Guyanes, Colombie, Equateur, Pérou, Bolivie, Paraguay et Amérique centrale (fig. 7 D).

I - b . TYPE II : ESPECES DE LA COTE ATLANTIQUE BRESILIENNE ET DE L'AMAZONIE
 =====
 SEPTENTRIONALE (REGION DES GUYANES ET DU VENEZUELA) : Fig. 1 B
 =====

Ce modèle de répartition, qui présente une importante disjonction de 2000 à 3000 km entre le Nord et le Sud du Bassin amazonien, est beaucoup moins fréquent que le précédent.

Swartzia dipetala Willdenow (Caesalpiniaceae) est un arbre connu du Vénézuéla, du Guyana et du Nord du Brésil (Territoire du Roraima) d'une part et de la région de Salvador d'autre part (COWAN 1968; fig. 8 A).

D'après PENNINGTON (1981), Trichilia lepidota Mart. (Meliaceae) est représenté dans les Guyanes, y compris la Guyane vénézuélienne, par la sous-espèce leucastera (Sandw.) Pennington et,

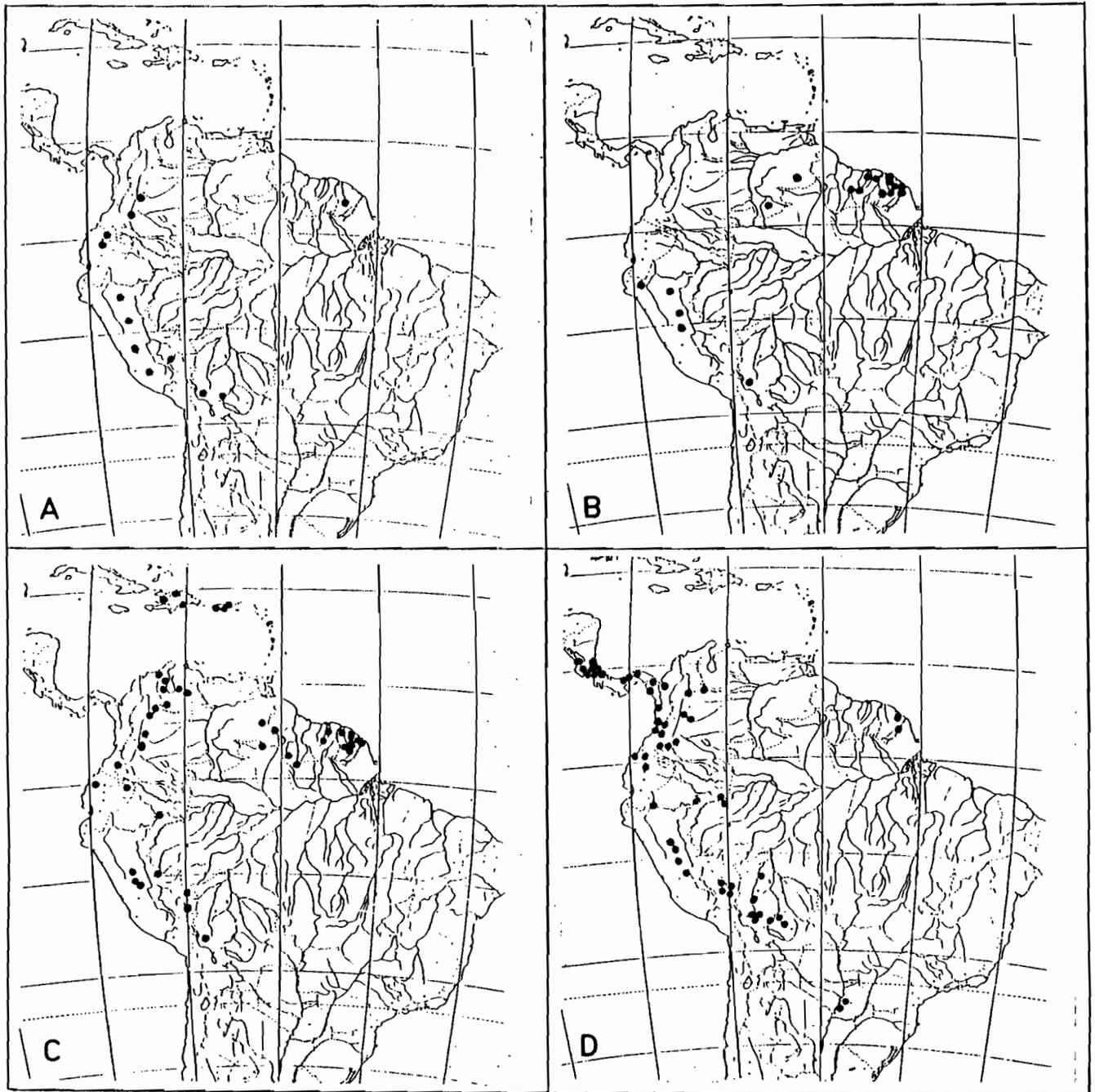


Fig. 7 - Type I : exemples de distribution péri-amazonienne Nord et Ouest chez les Ptéridophytes des forêts humides de basse altitude (d'après CREMERS 1990, fin) :

- A. Campyloneurum fuscopunctatum ; B. Trichomanes trollii ;
 C. Cyathea andina ; D. Cyathea cuspidata.

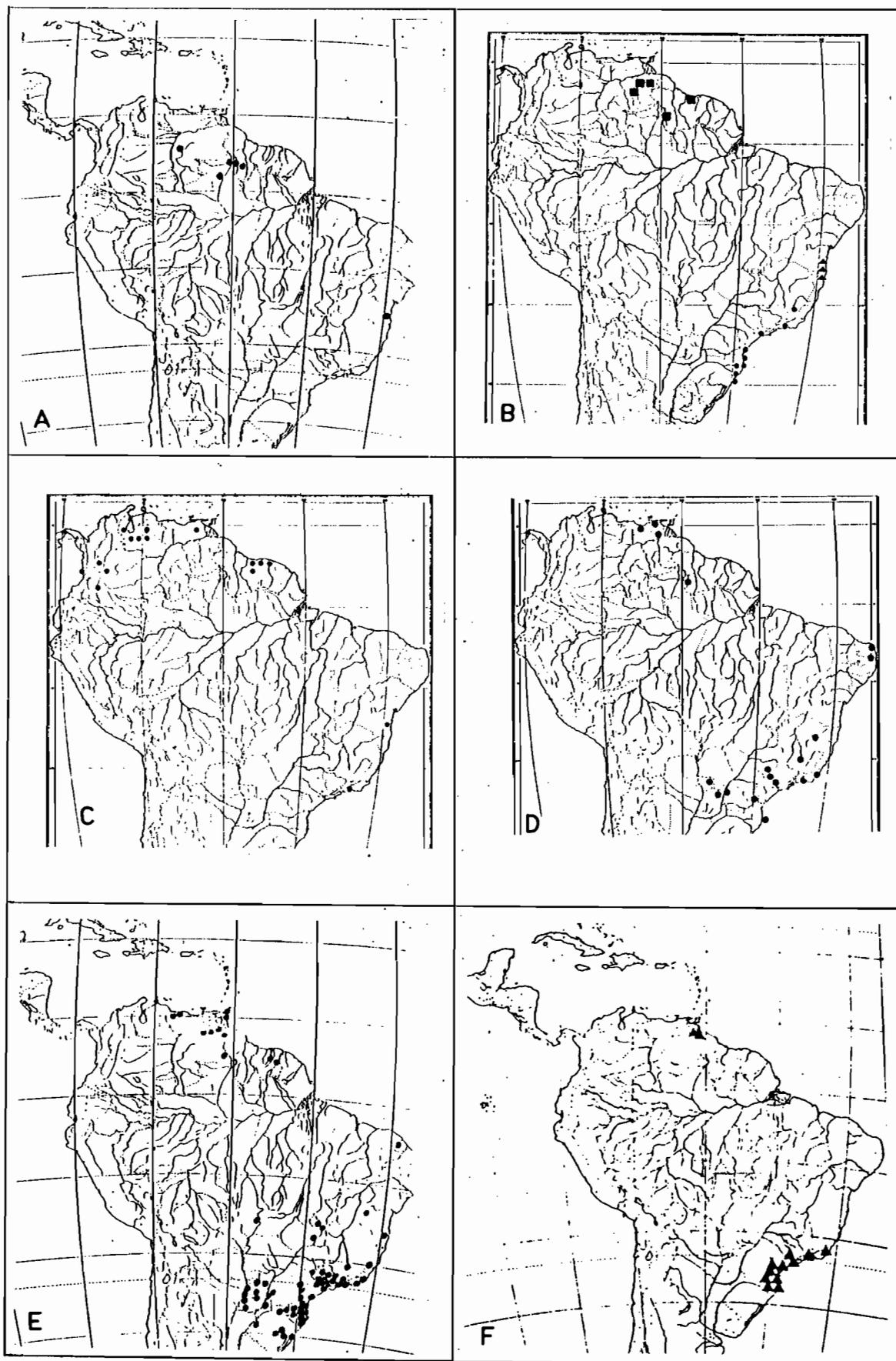


Fig. 8 - Type II : exemples de distribution péri-amazonienne Nord et Sud-Est (côte atlantique brésilienne) chez les Angiospermes des forêts humides de basse altitude :

A. Swartzia dipetala (d'après COWAN 1968) ; B. Trichilia lepidota (triangles : subsp. lepidota ; carrés : subsp. leucastera ; cercles : subsp. schumanniana ; d'après PENNINGTON 1981) ; C. Trichilia martiana (id) ; D. Trigononia nivea var. nivea (d'après LLERAS 1978) ; E. Esenbeckia grandiflora subsp. grandiflora (d'après KAASTRA 1982) ; F. Brunfelsia pauciflora (d'après PLOWMAN 1979).

sur la côte atlantique brésilienne, par les sous-espèces lepidota dans l'Etat de Bahia et schumanniana (Harms) Pennington plus au Sud jusqu'à Porto Alegre (fig. 8 B). Trichilia martiana C. DC. se trouve en Colombie, au Nord du Vénézuéla et au Surinam ainsi que sur le littoral du Brésil à Salvador et à Rio (fig. 8 C). Cette espèce, à forte tolérance écologique, peut vivre aussi bien dans les forêts humides sempervirentes que dans les forêts décidues plus sèches.

Trigonia nivea Cambessèdes var. nivea (Trigoniaceae), d'après LLERAS (1978) et Esenbeckia grandiflora Mart. subsp. grandiflora (Rutaceae) d'après KAASTRA (1982) ont des distributions comparables : les Guyanes et l'embouchure de l'Orénoque au Nord, la côte atlantique brésilienne, du Rio Grande do Norte au Rio Grande do Sul et le Paraguay au Sud (fig. 8 D et E).

Brunfelsia pauciflora (Cham & Schlecht.) Benth. (Solanaceae) pousse dans la région du delta de l'Orénoque et sur le littoral du Sud du Brésil entre Rio et Curitiba, deux régions distantes de 4200 km ! (PLOWMAN 1979; fig. 8 F).

Schoepfia brasiliensis A. de Candolle (Olacaceae) est un arbrisseau pouvant vivre dans des milieux très variés (lisières, forêts sèches, forêts humides à nuages, forêts à Araucaria ...). Il a une aire de répartition encerclant le Bassin amazonien vers l'Est depuis le Nord du Vénézuéla jusqu'à l'Argentine, avec une courte disjonction au niveau des Guyanes et de l'Amapa (SLEUMER 1984, fig. 9 A).

Burmannia flava Mart. (Burmanniaceae) est une herbe saprophyte des savanes humides et du sous-bois des forêts-galeries poussant à la périphérie du Bassin de l'Amazone au Nord et au Sud (MAAS & al. 1986; fig. 9 B).

Enfin, selon FEUILLET (1986), Mitostemma glaziovii Mast. (Passifloraceae) pousse dans les Guyanes et sur la côte atlantique du Brésil.

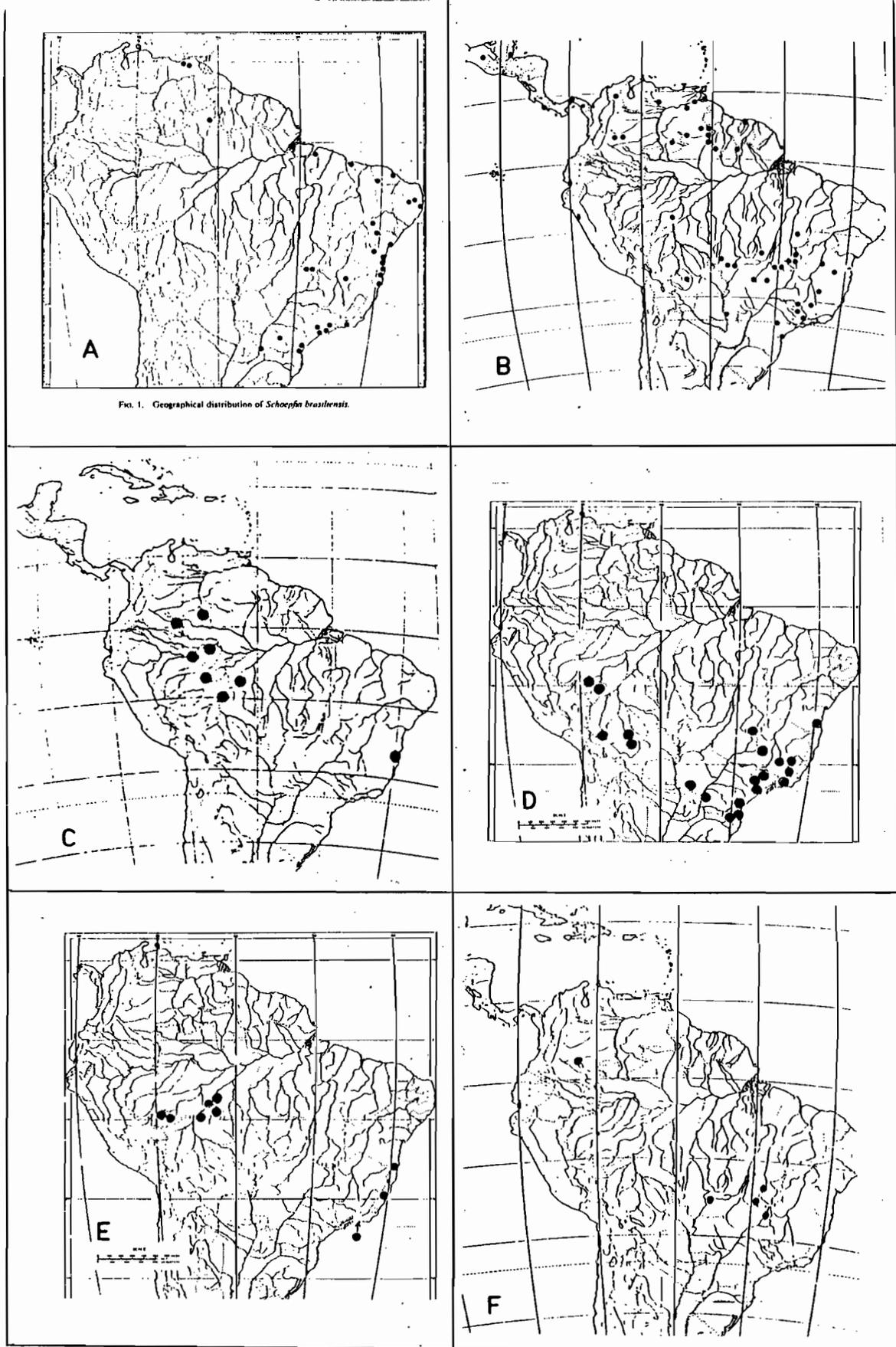


Fig. 9 - Type II : exemples de distribution péri-amazonienne Nord et Sud-Est (côte atlantique brésilienne) chez les Angiospermes des forêts humides de basse altitude (suite et fin) :

- A. *Schoepfia brasiliensis* (d'après SLEUMER 1984) ;
- B. *Burmannia flava* (d'après MAAS & al. 1986).

Type III : exemples de distribution péri-amazonienne Ouest et Sud-Est (côte atlantique brésilienne) chez les Angiospermes des forêts humides de basse altitude :

- C. *Anthodiscus amazonicus*, D. *Cariniana estrellensis*,
- E. *Couratari macrosperma* (d'après PRANCE 1973) ;
- F. *Burmannia grandiflora* (d'après MAAS & al. 1986).

I - c . TYPE III : ESPECES DE L'AMAZONIE OCCIDENTALE ET DE LA COTE ATLANTIQUE

=====

BRESILIENNE : Fig. 1 C

=====

Nous n'avons relevé, dans cette catégorie, que 4 espèces, dont 3 citées par PRANCE (1973) : Anthodiscus amazonicus Gleason & A.C. Smith (Caryocaraceae) poussant dans la région de Bahia à l'Est et le long du cours supérieur des fleuves Rio Negro, Solimões, Juruá et Rio Madeira à l'Ouest. Les deux autres espèces appartiennent à la famille des Lecythidaceae : Cariniana estrellensis (Raddi) Kuntze (fig. 9 C) dont l'aire de répartition entoure le Bassin amazonien vers le Sud, depuis le haut Madeira jusqu'à la côte atlantique, de Salvador à Curitiba, en passant par la Bolivie et le Paraguay (fig. 9 D) et Couratari macrosperma A.C. Smith connu du haut Madeira d'une part, du littoral atlantique entre Salvador et Rio d'autre part (fig. 9 E).

Burmannia grandiflora Malme (Burmanniaceae), dont l'écologie est semblable à celle de B. flava, est connue du Sud du Bassin amazonien et de la Colombie (MAAS & al. 1986; fig. 9 F).

I - d . TYPE IV : ESPECES DE L'AMAZONIE OCCIDENTALE, DE L'AMAZONIE SEPTENTRIONALE

=====

(REGION GUYANES-VENEZUELA) ET DE LA COTE ATLANTIQUE BRESILIENNE : Fig.1 D

=====

C'est le cas de figure le plus remarquable, celui des espèces intégralement péri-amazoniennes ou presque.

ALLORGE (1985) cite, parmi les Apocynaceae, Anartia olivacea (Müll. Arg.) Markgraf, arbuste du sous-bois de la forêt humide, qui pousse à l'embouchure de l'Amazone, dans les Guyanes, au Vénézuéla, au Pérou et sur la côte atlantique au Sud de Salvador (fig. 10 A).

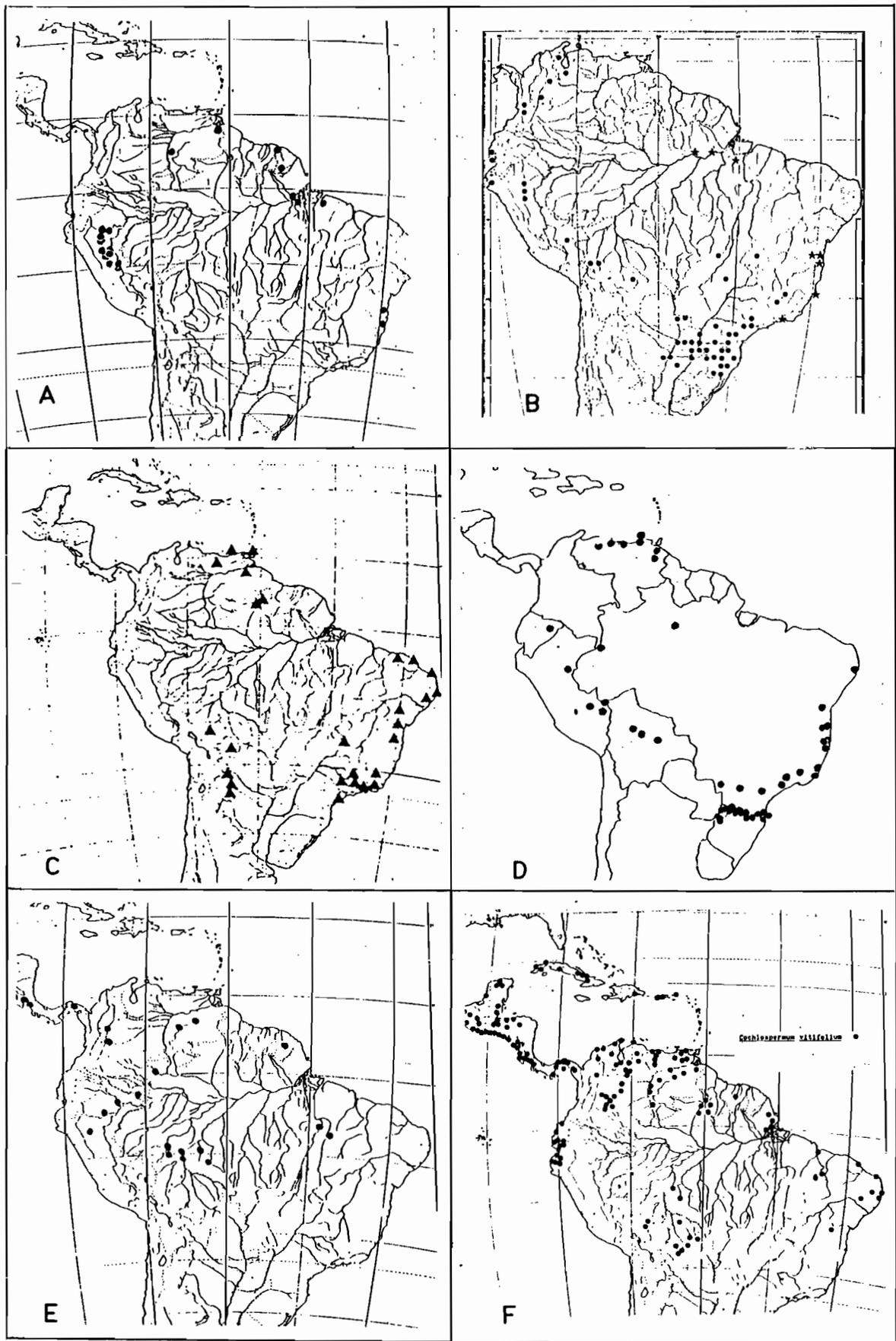


Fig. 10 - Type IV : exemples de distribution péri-amazonienne Nord, Ouest et Sud-Est (côte atlantique brésilienne) chez les Angiospermes des forêts humides de basse altitude :

A. Anartia olivacea (d'après ALLORGE 1985) ; B. Trichilia elegans (cercles : subsp. elegans ; étoiles : subsp. richardiana ; d'après PENNINGTON 1981) ; C. Brunfelsia uniflora (d'après PLOWMAN 1979) ; D. Clytostoma sciuripabulum (d'après GENTRY 1973) ; E. Banisteriopsis wurdackii (d'après GATES 1982) ; F. Cochlospermum vitifolium (d'après POPPENDIECK 1981).

Trichilia elegans A.Juss. subsp. elegans (Meliaceae) vit dans des milieux forestiers très variés et jusqu'à des altitudes de 1000 m au Vénézuéla, en Colombie, en Equateur, au Pérou (y compris sur la côte pacifique !), en Bolivie et au Sud du Brésil, tandis que la sous-espèce richardiana occupe l'estuaire de l'Amazone et le Nord de la côte atlantique brésilienne (PENNINGTON 1981; fig. 10 B).

Brunfelsia uniflora D.Don (Solanaceae) pousse au Guyana, au Vénézuéla, en Bolivie, au Nord de l'Argentine et sur la côte atlantique du Brésil de Fortaleza à Rio (PLOWMAN 1979; fig. 10 C).

Glytostoma sciuripabulum Bur. & K. Schum (Bignoniaceae) vit au Vénézuéla, en Amazonie colombienne et péruvienne, en Bolivie, au Sud du Brésil et sur la côte Est, de Recife jusqu'au Rio Grande do Sul, mais n'a été récolté qu'une seule fois le long de l'Amazone (GENTRY 1973; fig. 10 D).

Une autre liane forestière de basse altitude, Banisteriopsis wurdackii B. Gates, a une aire encerclant presque complètement l'Amazonie centrale, depuis la Guyane jusqu'au Parà, en passant par le Vénézuéla, la Colombie, le Pérou et la région du haut Madeira à la frontière bolivienne (GATES 1982; fig. 10 E).

Cochlospermum vitifolium (Willdenow) Sprengel (Cochlospermaceae), petit arbre de la végétation secondaire, a une distribution étendue à tout le Nord de l'Amérique du Sud (sauf le Pérou amazonien) jusqu'au Mexique et aux Caraïbes au Nord du Bassin amazonien d'une part, et de la Bolivie à la côte atlantique (Recife - Fortaleza) au Sud d'autre part (POPPENDIECK 1981; fig 10 F).

Tapura amazonica Poeppig & Endlicher (Dichapetalaceae) est représentée sur tout le pourtour du Bassin amazonien, au Brésil et dans les Guyanes, par la sous-espèce amazonica tandis que la sous-espèce manausensis Prance occupe le centre du Bassin (PRANCE 1973; fig. 11 A).

Miersiella umbellata (Miers) Urban (Burmanniaceae) est une herbe saprophyte des forêts humides de basse altitude du Guyana

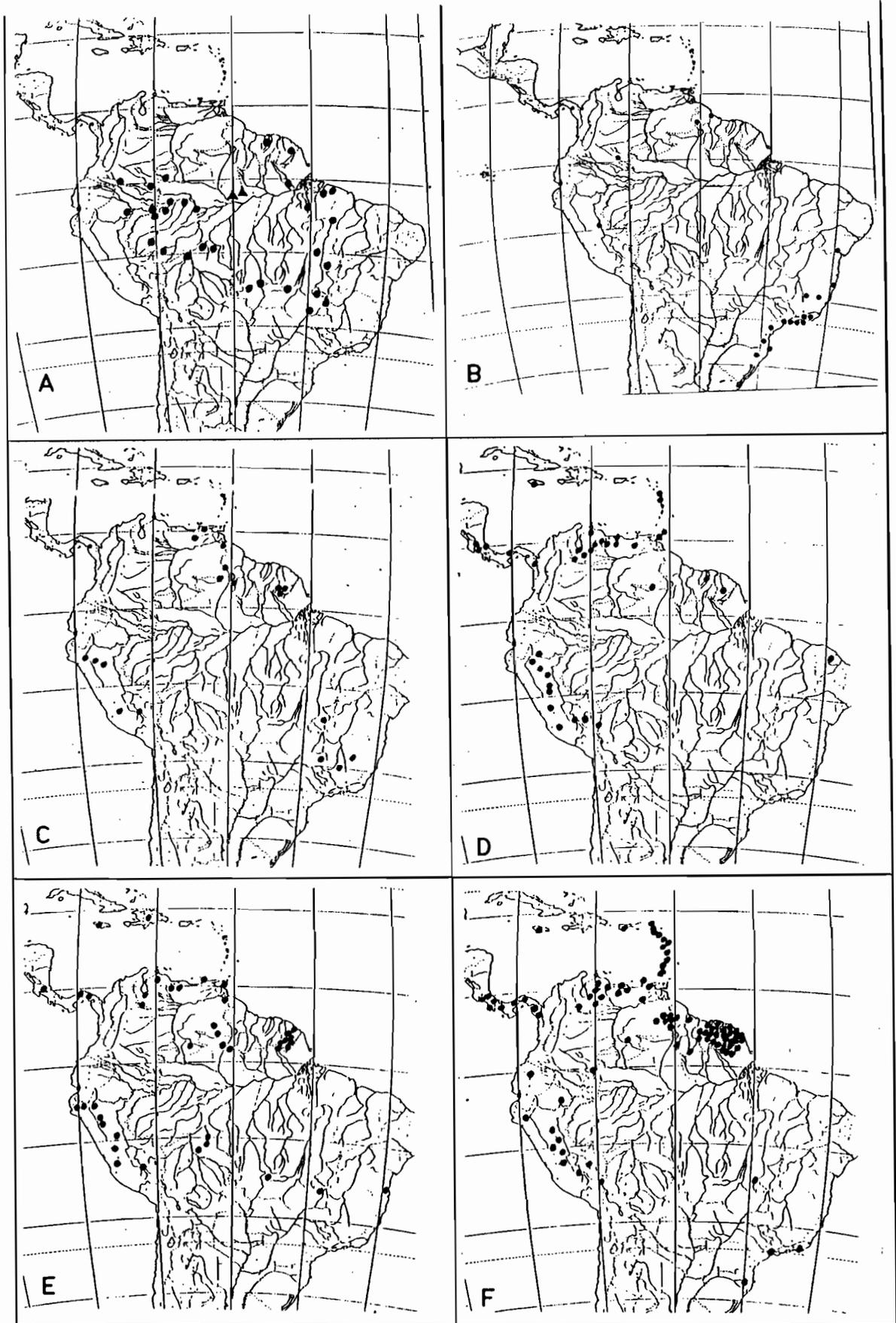


Fig. 11 - Type IV : exemples de distribution péri-amazonienne Nord, Ouest et Sud-Est (côte atlantique brésilienne) :

1) chez les Angiospermes des forêts humides de basse altitude (fin) :

A. Tapura amazonica (cercles : subsp. amazonica ; triangles : subsp. manausensis ; d'après PRANCE 1973) ; B. Miersiella umbellata (d'après MAAS & al. 1986).

2) chez les Ptéridophytes des forêts humides de basse altitude (d'après CREMERS 1990) :

C. Anemia villosa ; D. Adiantum macrophyllum ; E. Adiantopsis radiata ; F. Hymenophyllum polyanthos.

au Nord, d'Amazonie colombienne et péruvienne à l'Ouest et du littoral atlantique entre Salvador et Porto Alegre au Sud-Est (MAAS & al. 1986; fig. 11 B).

Chlorophora tinctoria Gaudich (Moraceae), Psychotria carthagenensis Jacq. (Rubiaceae) auraient, d'après SMITH (1962), une distribution péri-amazonienne. De même Passiflora costata Mast. (Passifloraceae) dont FEUILLET (1986) signale la présence dans les Guyanes, au Pérou oriental et sur le littoral atlantique du Brésil.

Enfin, parmi les fougères citées par CREMERS (1990), on note, entre autres, Anemia villosa H.B. Willd. (Schizaeaceae; fig. 11 C), Adiantum macrophyllum Sw. (Pteridaceae; fig. 11 D), Adiantopsis radiata (L.) Fée (Pteridaceae; fig. 11 E), Hymenophyllum polyanthos (Sw.) Sw. (Hymenophyllaceae; fig. 11 F), Didymochlaena truncatula (Swartz) J.E. Smith (Dryopteridaceae; fig. 12 A), Lindsaea stricta (Swartz) Dryander var. parvula (Fée) Kramer (Dennstaedtiaceae; fig. 12 B), Olfersia cervina (L.) Kunze (Dryopteridaceae; fig. 12 C), Cyathea delgadii Sternb. (Cyatheaceae; fig. 12 D). Toutes poussent dans les forêts humides des Guyanes, du Venezuela, du Pérou et du Sud-Est du Brésil, généralement le long du littoral. La plupart sont également signalées de la Colombie. Certaines poussent aussi en Equateur et en Bolivie et beaucoup s'étendent vers le Nord en Amérique centrale, voire au Mexique et dans les Antilles.

La disjonction créée par le Bassin amazonien entraîne parfois un début de spéciation par isolement des deux populations : l'exemple de Trichilia lepidota a été mentionné plus haut. De même, Saccoloma elegans Kaulf. (Dennstaedtiaceae) est représentée au Nord et à l'Ouest de l'Amazonie par la sous-espèce chartaceum Nair ex Cremers & Kramer et au Sud-Est, sur la côte atlantique, par la sous-espèce elegans (CREMERS & KRAMER 1989; fig. 12 E).

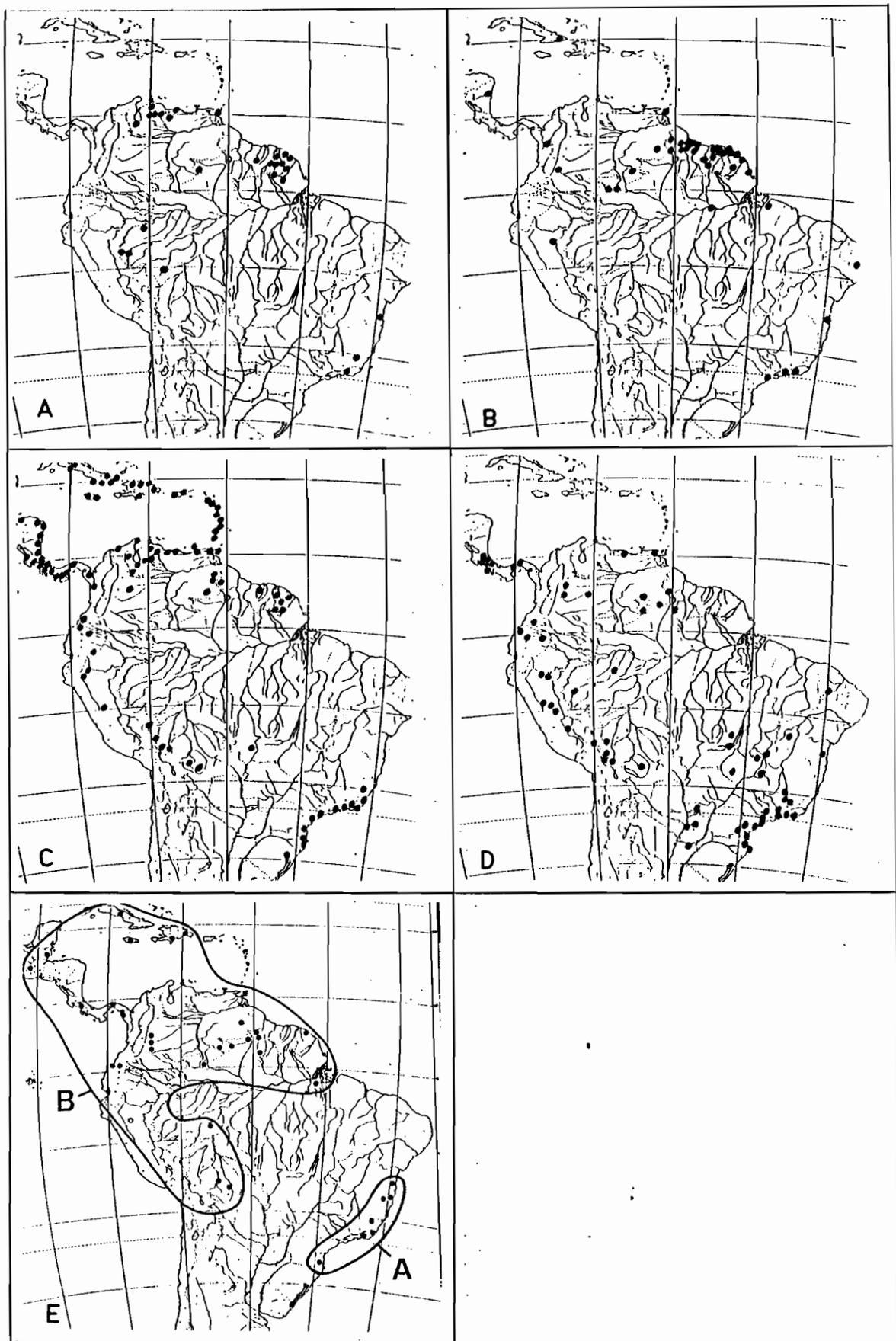


Fig. 12 - Type IV : exemples de distribution péri-amazonienne Nord, Ouest et Sud-Est (côte atlantique brésilienne) chez les Ptéridophytes des forêts humides de basse altitude (d'après CREMERS 1990, fin) :

A. Didymochlaena truncatula ; B. Lindsaea stricta var. parvula ; C. Olfersia cervina ; D. Cyathea delgadii ; E. Saccoloma elegans (A : subsp. elegans ; B : subsp. chartaceum).

CHAPITRE II :

LES CAUSES DE LA DISTRIBUTION PERI-AMAZONIENNE

II - a . LES CONTRAINTES ECOLOGIQUES.

=====

II - a - 1 . L'ALTITUDE (fig. 13)

Les distributions péri-amazoniennes par contraintes altitudinales sont évidentes : la figure 13 montre qu'il n'y a pas, au centre du Bassin amazonien, de reliefs dépassant 100 à 200 m, à l'exception du Morro Grande (630 m), isolé à 120 km au Nord de Santarem, tandis que les formations gréseuses tabulaires des Guayana Highland au Nord (Guyana et Vénézuéla) atteignent 3000 m (Roraima, Pico da Neblina), les Andes, à l'Ouest, dépassent 6500 m, le Planalto central brésilien, au Sud, (Matto Grosso) culmine à plus de 900 m, les montagnes de la côte atlantique brésilienne, au Sud-Est, s'élèvent à 1000 m dans le Rio Grande do Norte et le Pernambuco, 1800 m dans l'Etat de Bahia et jusqu'à près de 3000 m dans la région de Rio de Janeiro (Serra da Mantiqueira, Pico da Bandeira). Elles atteignent encore plus de 1500 m au Sud de Rio (Serra do Mar).

Les espèces qui ne supportent pas les températures trop élevées de la plaine sont donc nécessairement exclues de l'Amazonie centrale : nous avons déjà cité, à titre d'exemple, Dictyostega orobanchoides subsp. orobanchoides (fig. 14 A) qui ne pousse qu'au dessus de 1500 m alors que la sous-espèce parviflora (Benth.) Snelders & Maas qui vit à des altitudes

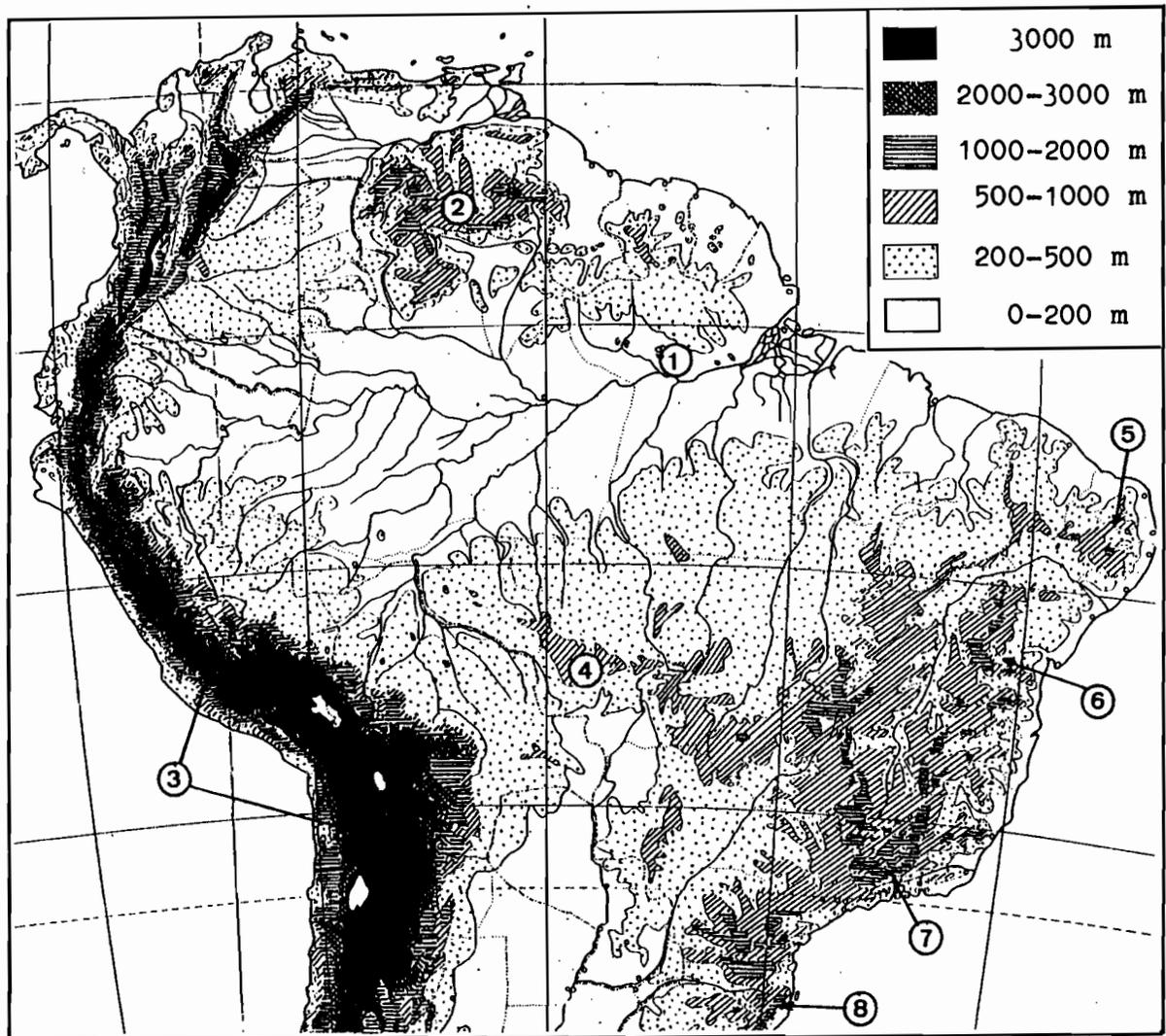


Fig. 13 - Relief de l'Amérique du Sud tropicale :

1. Morro Grande (630 m)
2. Guayana Highland (jusqu'à 3 000 m)
3. Cordillère des Andes (jusqu'à 6 770 m)
4. Planalto Central (jusqu'à 900 m)
5. Rio Grande do Norte et Pernambuco (jusqu'à 1 000 m)
6. Bahia (jusqu'à 1 800 m)
7. Serra da Mantiqueira, Pico da Bandeira (3 000 m)
8. Serra do Mar (jusqu'à 1 500m)

inférieures (0 à 1700 m) occupe, entre autres, la vallée de l'Amazone (MAAS & al. 1986; fig. 14 B). C'est également le cas de Rhamnus sphaerosperma Swartz (Rhamnaceae) dont MORI & al. (1981) font remarquer la vaste aire de répartition, du Mexique jusqu'en Uruguay, mais l'absence du Bassin amazonien car il pousse à des altitudes comprises entre 400 et 2900 m (fig. 14 C).

D'autres plantes peuvent vivre dans les forêts humides de basse altitude mais présentent cependant des affinités submontagnardes, comme Geonoma euspatha et G. triglochis cités plus haut, et ne se trouvent pas en Amazonie centrale (fig. 14 D et E). Elles atteignent dans les Guyanes, à 300 ou 400 m, rarement en dessous, leur limite altitudinale inférieure.

Parmi les fougères, on note Histiopteris incisa (Thunberg) J. Smith (Dennstaedtiaceae) présente dans les Guyanes, au Vénézuéla et au Pérou (CREMERS 1990; fig. 14 F) à des altitudes variant de 1100 à 3200 m selon SMITH (1985), de 1500 à 3000 m d'après TRYON (1982); Hymenophyllum trichophyllum H.B.K. (Hymenophyllaceae) dont l'aire de répartition est analogue mais s'étend jusqu'en Amérique centrale (CREMERS 1990; fig. 15 A) entre 1700 et 2800 m (SMITH 1985), Hymenophyllum trichomanoides Van den Bosch, au Vénézuéla, en Equateur et au Pérou (CREMERS 1990; fig. 15 B), entre 600 et 1800 m (SMITH 1985), Hymenophyllum valvatum Hooker & Grev. , dans les Guyanes, au Vénézuéla, en Equateur et au Pérou (CREMERS 1990; fig. 15 C) entre 1600 et 2600 m (SMITH 1985). Cyathea divergens Kunze (Cyatheaceae), Vittaria graminifolia Kaulfuss (Vittariaceae) et Danaea moritziana C. Presl (Marattiaceae) poussent dans les Guyanes, au Vénézuéla, en Colombie et au Pérou (CREMERS 1990; fig. 15 D,E,F), respectivement entre 1300 et 2300 m, 800 et 2000 m, 1000 et 2000 m (SMITH 1985). Cette dernière espèce descend, en Guyane, jusqu'à 600-700 m le long des talus argileux bordant les torrents de montagne.

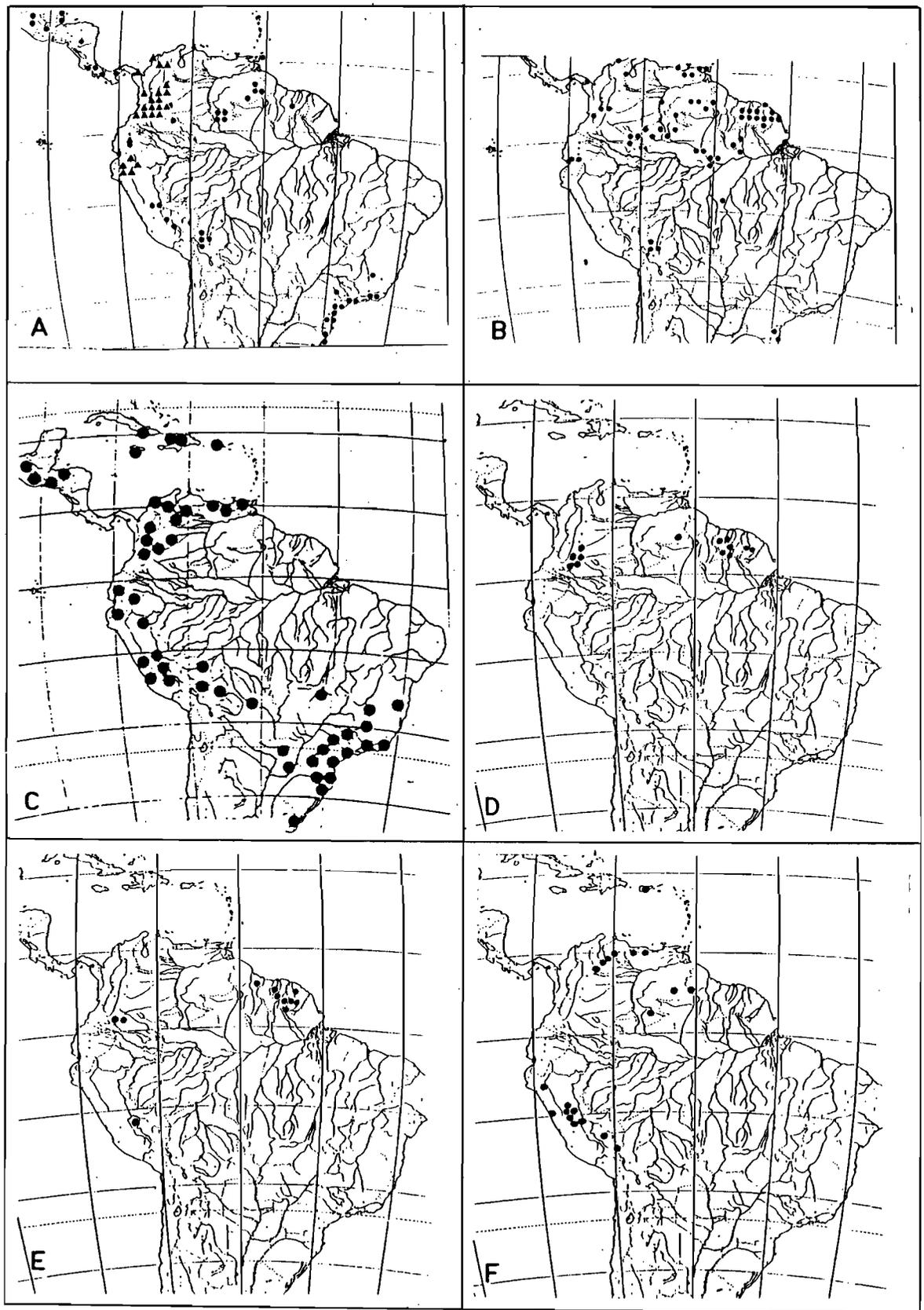


Fig. 14 - Exemples de distribution péri-amazonienne par contrainte écologique altitudinale (espèces montagnardes) :

1) Type IV, chez les Angiospermes :

A. Dictyostegia orobanchoides subsp. orobanchoides (1 500 à 2 600 m), B. subsp. parviflora (0 à 1 700 m), d'après MAAS & al. 1986 ; C. Rhamnus sphaerosperma (400 à 2 900 m), d'après MORI & al., 1989.

2) Type I, chez les Angiospermes :

D. Geonoma euspatha ; E. Geonoma triglochis (300 à 1 400 m), d'après WESSELS BOER, 1986.

3) Type I, chez les Ptéridophytes (d'après CREMERS 1990) :

F. Histiopteris incisa (1 100 à 3 200 m).

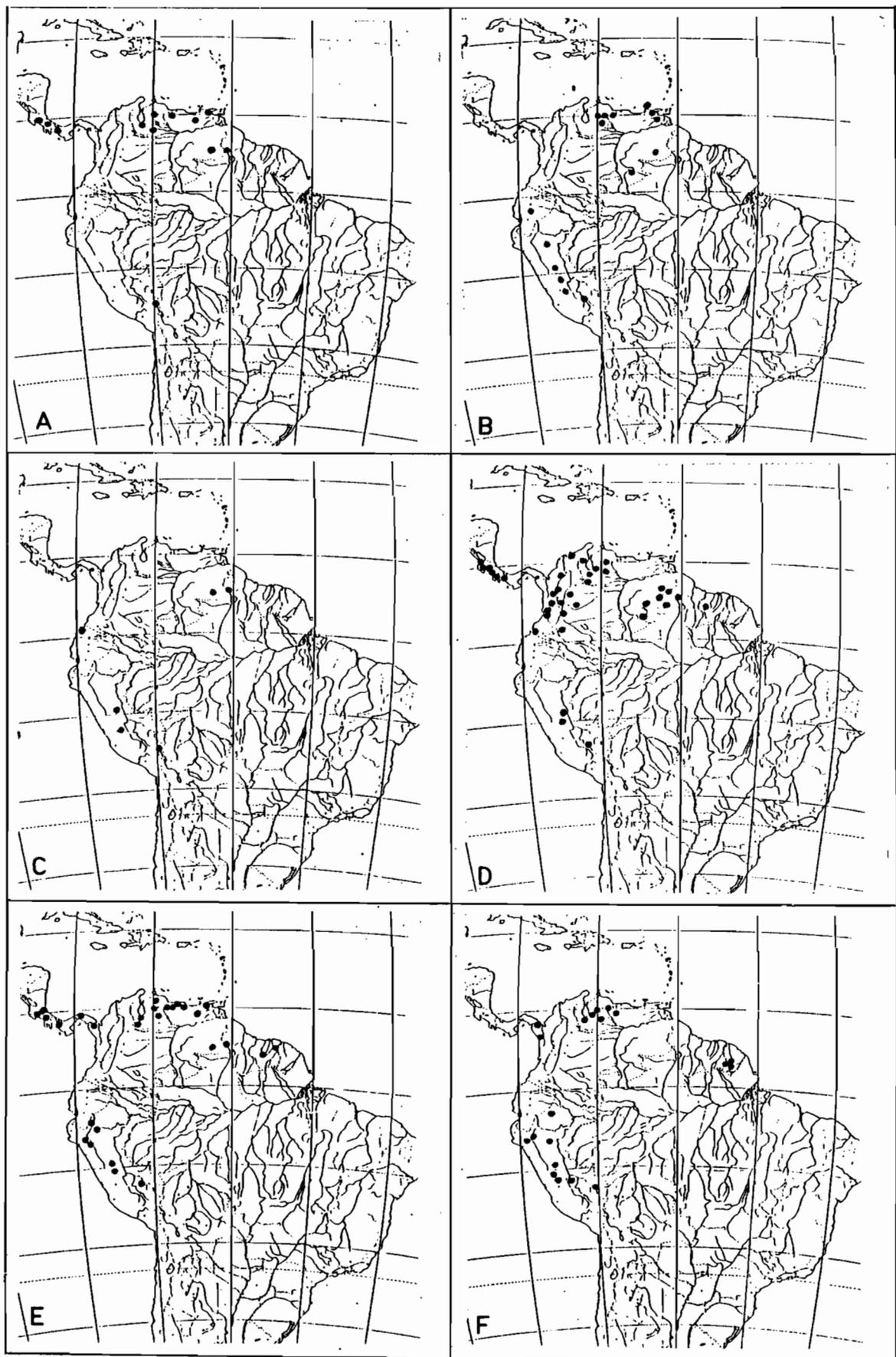


Fig. 15 - Exemples de distribution péri-amazonienne de type I par contrainte écologique altitudinale chez les Ptéridophytes, d'après CREMERS, 1990 (suite et fin) :

- A. Hymenophyllum trichophyllum (1 700 à 2 800 m) ;
 B. Hymenophyllum trichomanoides (600 à 1 800 m) ;
 C. Hymenophyllum valvatum (1 600 à 2 700 m) ; D. Cyathea divergens (1 300 à 2 300 m) ; E. Vittaria graminifolia (800 à 2 000 m) ; F. Danaea moritziana (600 à 2 000 m).

II - a - 2 . LA SECHERESSE ET LES FORMATIONS NON FORESTIERES.

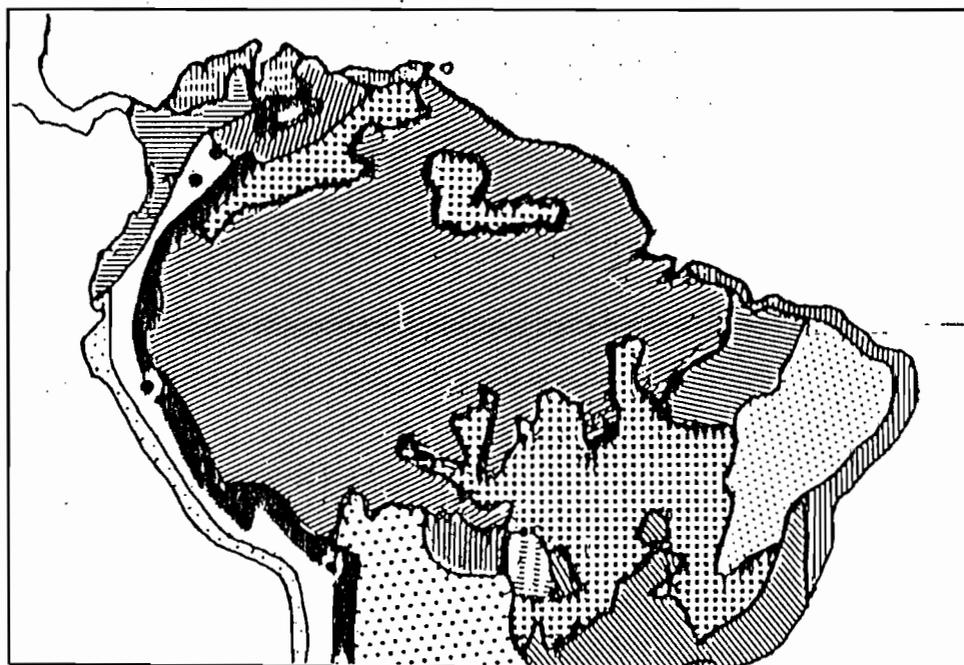
Nous avons vu plus haut que certaines espèces ont une grande souplesse d'adaptation à des milieux très différents et peuvent vivre aussi bien dans des forêts décidues assez sèches, des forêts d'Araucaria ou des forêts humides sempervirentes (exemple: Trichilia martiana). D'autres, la plupart, ne peuvent s'adapter à des habitats aussi différents et sont naturellement exclues de la forêt amazonienne car elles exigent des milieux plus secs, généralement découverts : savanes, llanos, cerrados, caatingas, forêts basses sèches etc... Certaines d'entre elles, cependant, pénètrent timidement le massif forestier amazonien où elles trouvent alors refuge, de part en part, dans des sites ponctuels tels que formations secondaires, lisières, berges des fleuves et îlots rocheux, inselbergs granitiques... (cf. carte simplifiée de la végétation, fig. 16).

Cette étude traitant essentiellement des espèces forestières, nous nous limiterons à 6 exemples, tous à répartition péri-amazonienne de type IV :

Dans la famille des Meliaceae (PENNINGTON 1981), Trichilia hirta L., qui pousse au Nord du Vénézuéla, en Colombie, en Equateur, au Paraguay et à l'Est du Brésil (fig. 17 A), est une espèce de la forêt sèche décidue.

Peschiera laeta Miers (Apocynaceae), récolté au Nord du Brésil (Territoire du Roraima), sur le haut Purus vers les frontières bolivienne et péruvienne, ainsi que sur la côte atlantique, de Fortaleza à Rio (fig. 17 B), occupe des zones assez sèches souvent déboisées et devrait être exclue du Bassin amazonien uniquement en raison de ses exigences écologiques (ALLORGE 1985).

Sauvagesia pulchella Planchon (Ochnaceae) pousse dans les Guyanes, au Vénézuéla, en Colombie (jusqu'en Amérique centrale), en Equateur, sur la frontière péruviano-brésilienne et sur le Planalto brésilien dans l'Etat de Goyaz (fig. 17 D). Elle ne se



-  Forêt dense guyano-amazonienne
-  Forêts denses de la façade atlantique du Brésil.
-  Forêts d'alisio du Venezuela.
-  Forêts denses pacifiques et caribéennes.
-  Région des forêts denses du Brésil oriental et méridional.
-  Forêts denses sèches du Venezuela et de la Colombie.
-  Région à Orbignya martiana.
-  Formations herbeuses et arborées ("cerrados", "llanos").
-  Caatingas du Nord-Est brésilien.
-  Région du Chaco et de ses abords.
-  Forêts de la région montagnarde basse de Velasco.
-  Forêts denses du versant oriental des Andes.
-  Dépression humide du Pantanal.
-  Régions hautes des Andes.
-  Vallées andines sèches.
-  Déserts littoraux de la côte pacifique

Fig. 16 - Carte simplifié de la végétation de l'Amérique du Sud tropicale,
d'après SCHNELL, 1987 (adaptée et simplifiée d'après HUECK, 1966).

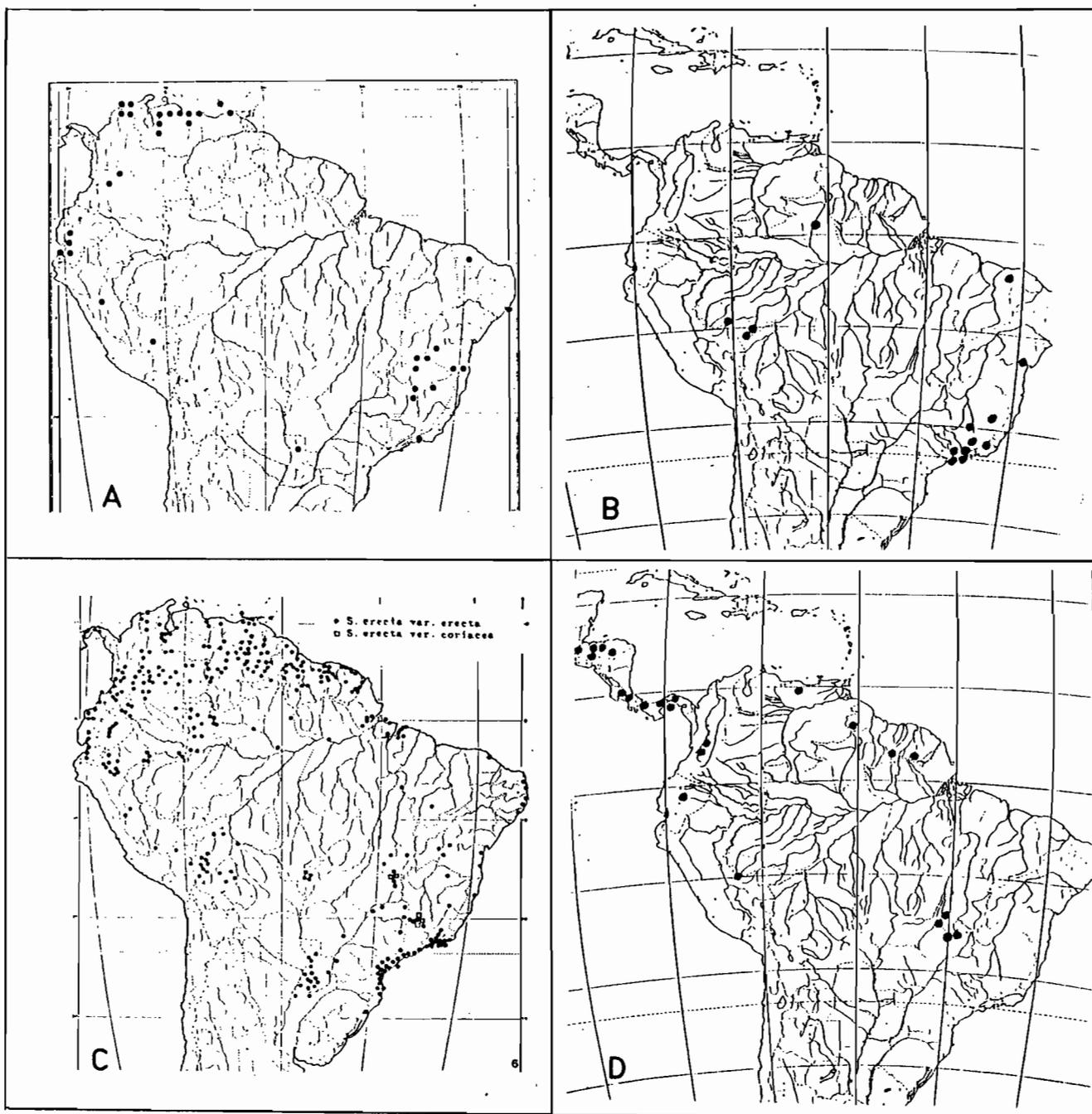


Fig. 17 - Exemples de distribution péri-amazonienne de type IV par contrainte écologique hydrique chez les Angiospermes : plantes des milieux non forestiers humides.

- A. *Trichilia hirta* (d'après PENNINGTON 1981) ;
- B. *Peschiera laete* (d'après ALLORGE 1985) ;
- C. *Sauvagesia erecta* (d'après SASTRE 1971) ;
- D. *Sauvagesia pulchella* (d'après SASTRE & de GRANVILLE 1975).

trouve pas en Amazonie centrale car, non seulement c'est une herbe des milieux découverts, mais elle vit également dans les montagnes entre 500 et 1000 m (SASTRE 1971).

Cyrtopodium andersonii R. Br. (Orchidaceae), orchidée héliophile épipétrique des Guyanes, du Vénézuéla, de la Colombie et de la côte atlantique brésilienne, se réfugie de préférence sur les inselbergs granitiques où elle est commune en Guyane (SASTRE & de GRANVILLE 1975).

Sauvagesia erecta L. (Ochnaceae) est très fréquente sur toute la périphérie du Bassin amazonien, des Guyanes jusqu'à la côte atlantique au Sud de Rio de Janeiro, en passant par le Vénézuéla, la Colombie, l'Amérique centrale, l'Equateur, le Pérou, la Bolivie, le Paraguay mais on la rencontre aussi, par endroits, dans la zone centrale (SASTRE 1971; fig. 17 C). Lasiacis ligulata Hitch & Chase (Poaceae), grande herbe formant des fourrés inextricables, a une répartition semblable (SASTRE & de GRANVILLE 1975).

II - b . L'INSUFFISANCE DES INVENTAIRES EN AMAZONIE CENTRALE.

=====

On ne peut nier que certaines parties du Bassin amazonien sont encore peu et mal prospectées, faute de voies de pénétration conventionnelles et d'infrastructures de séjour et de travail. On pourrait alors penser que les défauts de collectes qui en résultent font apparaître un "vide" qui ne correspond pas nécessairement à la réalité, sur les cartes de distribution.

Cependant, il ne semble pas que cela suffise à induire de nombreuses "fausses" distributions péri-amazoniennes car, d'une part, d'autres espèces ont au contraire une distribution manifestement centre-amazoniennes et, d'autre part, certains secteurs de la vallée de l'Amazone sont et ont été l'objet d'inventaires anciens importants et de collectes récentes fréquentes et abondantes,

notamment par les botanistes brésiliens et Nord-américains : régions de Belém, de Santarém et surtout de Manaus.

II - c . LES CAUSES HISTORIQUES

=====

Les espèces péri-amazoniennes, généralement inféodées aux forêts sempervirentes humides de basse altitude, que nous avons passées en revue au chapitre I sont trop nombreuses pour attribuer leur distribution au seul fait du hasard. Si l'on ne peut imputer leur absence ou leur rareté dans la plaine d'Amazonie centrale aux seules conditions écologiques de ce milieu ou à des défauts de collecte, il y a lieu de penser que des facteurs historiques y ont joué un rôle important.

II - c 1 . LA THEORIE DES REFUGES (Fig. 18)

En premier lieu, il parait intéressant de rapprocher ces distributions de la théorie des refuges forestiers du Pléistocène et de l'Holocène : pendant les périodes plus froides et plus sèches du Quaternaire tardif (les derniers épisodes glaciaires), on a les preuves, grâce à un ensemble de données géomorphologiques (JOURNAUX 1975), sédimentologiques et palynologiques (Van der HAMMEN 1972, 1974), que la forêt tropicale humide n'a pas toujours eu la même extension qu'à l'époque actuelle et qu'elle a probablement considérablement régressé et été morcelée, en partie remplacée par une végétation plus basse et plus sèche (forêts semi-décidues, broussailles, savanes avec des forêts-galeries le long des cours d'eau). La forêt tropicale humide n'aurait alors subsisté que dans les sites les plus favorables, généralement le long des fleuves et dans les régions où les précipitations restent abondantes tout au cours de l'année; en particulier les zones montagneuses. Les pulsations climatiques

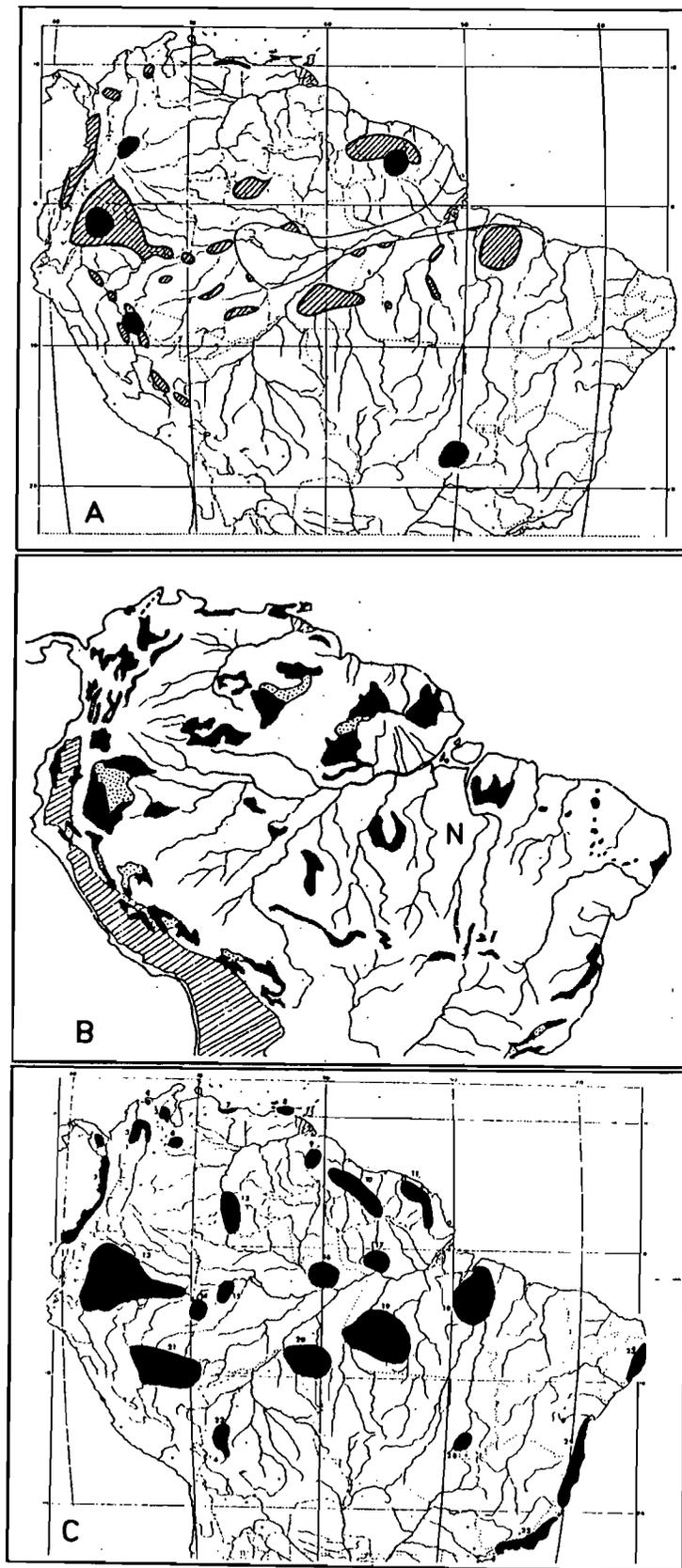


Fig. 18 - Cartes des refuges forestiers du Pléistocène proposés par différents auteurs :

- A. VANZOLINI, 1970 (en noir), HAFFER, 1969 (hachuré).
- B. BROWN, 1977, 1979.
- C. PRANCE, 1982 a.

au cours du Quaternaire provoquant une succession de phases plus sèches et plus froides et de phases plus chaudes et plus humides d'importance variable, auraient donc eu pour conséquence des phénomènes alternatifs d'isolement de refuges forestiers humides favorisant la spéciation à l'intérieur de chacun d'eux, puis de recolonisation de la forêt provoquant des hybridations entre les espèces antérieurement isolées. La période sèche la plus marquée et la plus longue à l'origine des refuges se situerait entre 21 000 et 13 000 ans B.P., au Würm IV (Van der HAMMEN, 1974).

Les recherches de HAFER (1969, 1974) sur les oiseaux, de VANZOLINI (1970), VANZOLINI & WILLIAMS (1970) sur les lézards, de MÜLLER (1972, 1973) sur les vertébrés, de VUILLEUMIER (1971), de BROWN (1979), BROWN & Ab'SABER (1979) sur les lépidoptères, de PRANCE (1973, 1978, 1982 a et b) sur les Angiospermes sont à la base de l'élaboration de la théorie des refuges. Bien que le nombre des refuges proposés par ces différents auteurs ainsi que leur superficie varient sensiblement, leurs emplacement concordent toutefois assez bien dans leurs grandes lignes : ils sont, en majorité, situés à la périphérie du Bassin amazonien (fig. 18). Il convient cependant de rester prudent sur la délimitation des refuges présumés, les données initiales pouvant être plus ou moins faussées par l'hétérogénéité des récoltes en Amazonie : par exemple, un chercheur de l'I.N.P.A., B. NELSON (in COLINVAUX 1989), étudiant les collections d'Inga (Mimosaceae) et de Chrysobalanaceae de l'herbier de Manaus, fait remarquer que les refuges proposés par PRANCE coïncident avec les régions où les collectes d'herbiers sont les plus importantes et les plus fréquentes.

La plupart des zones où poussent les espèces péri-amazoniennes sont également situées aux mêmes emplacements que les refuges, ainsi que le fait remarquer

CREMERS (1990) pour les Ptéridophytes. Si l'on fait abstraction de l'artéfact possible dû à l'hétérogénéité des récoltes évoqué plus haut, on peut alors penser que les espèces pourvues de moyens de dissémination moins efficaces que les autres n'ont pas eu le temps d'essaimer suffisamment vite lors de la recoallescence des îlots forestiers et ont été prises de vitesse par les espèces plus compétitives dans la recolonisation du territoire par la forêt tropicale humide.

II - c - 2 . VARIATIONS THERMIQUES ET AFFINITES SUBMONTAGNARDES DES ESPECES PERI-AMAZONIENNES.

La théorie des refuges, même dans les hypothèses les plus favorables, ne suffit pas à elle seule à expliquer les distributions péri-amazoniennes. En effet, comment imaginer que les mêmes espèces aient pu survivre dans les refuges forestiers péri-amazoniens mais non dans ceux situés au centre du bassin (refuge de Manaus, par exemple) qui ont certainement existé et ont même probablement été beaucoup plus étendus que ceux proposés par les premiers auteurs de la théorie : "it seems increasingly unlikely that the Amazon lowlands could have been sufficiently arid to destroy the rain forest" (COLINVAUX, 1989). Nous verrons plus loin que ces espèces ont fort bien pu être éliminées par des inondations successives dans les zones les plus basses mais il est également possible et même probable qu'une proportion relativement importante des espèces péri-amazoniennes soient des plantes ayant des affinités submontagnardes. Elles étaient alors capables de prospérer dans les îlots forestiers de basse altitude (les refuges du centre du bassin) pendant la longue période sèche s'étendant de 21 000 à 13 000 ans B.P. au cours de laquelle les températures moyennes annuelles du bassin amazonien étaient sensiblement inférieures à celles observées de nos jours : 3° à 5° dans la plaine, 6° à 8° dans les Andes selon Van der HAMMEN (1972, 1974), 4° à 6°

au niveau de la mer d'après COLINVAUX (1989). Ainsi que le fait remarquer ce dernier, une telle variation de la température moyenne est importante pour les espèces d'un écosystème et il est probable que la composition floristique des refuges forestiers était alors sensiblement différente de celle observée actuellement dans les forêts des mêmes sites.

Lors du réchauffement qui suivit ce dernier épisode glaciaire important, nombre d'espèces forestières ont progressivement été repoussées sur les reliefs de la périphérie où régnaient alors des températures plus propices à leur survie. Ces plantes peuvent être des orophiles strictes sous les conditions climatiques actuelles (exemple: Rhamnus sphaerosperma, fig. 14 c) mais aussi et surtout des espèces à affinités submontagnardes défavorisées aux plus basses altitudes par la concurrence de celles mieux adaptées à la chaleur. Il est fréquent, par exemple, de trouver des plantes de montagne ayant essaimé et survivant dans la plaine mais elles restent toujours localisées au pied des massifs d'où elles proviennent.

II - c - 3 . L'HYPOTHESE D'UN BRAS DE MER AMAZONIEN A L'INTERGLACIAIRE (Fig. 19).

La période de réchauffement climatique succédant à la dernière glaciation aurait atteint son optimum il y a 6 000 à 5 000 ans, époque à laquelle les températures moyennes étaient légèrement supérieures à celles observées actuellement (1° à 2° selon LORIUS & DUPLESSY, 1977; 2° à 3° d'après Van der HAMMEN in VUILLEUMIER, 1971). Les calottes glaciaires étaient moins développées et, en conséquence, le niveau de la mer plus élevé d'une dizaine de mètres au moins (transgression flandrienne) : 10 à 50 m selon CHARLESWORTH & EMILIANI in VUILLEUMIER (1971), 5 à 12 m selon Ab'SABER in BROWN (1977). Sachant que près de 2 millions de km² du Bassin amazonien sont à une altitude

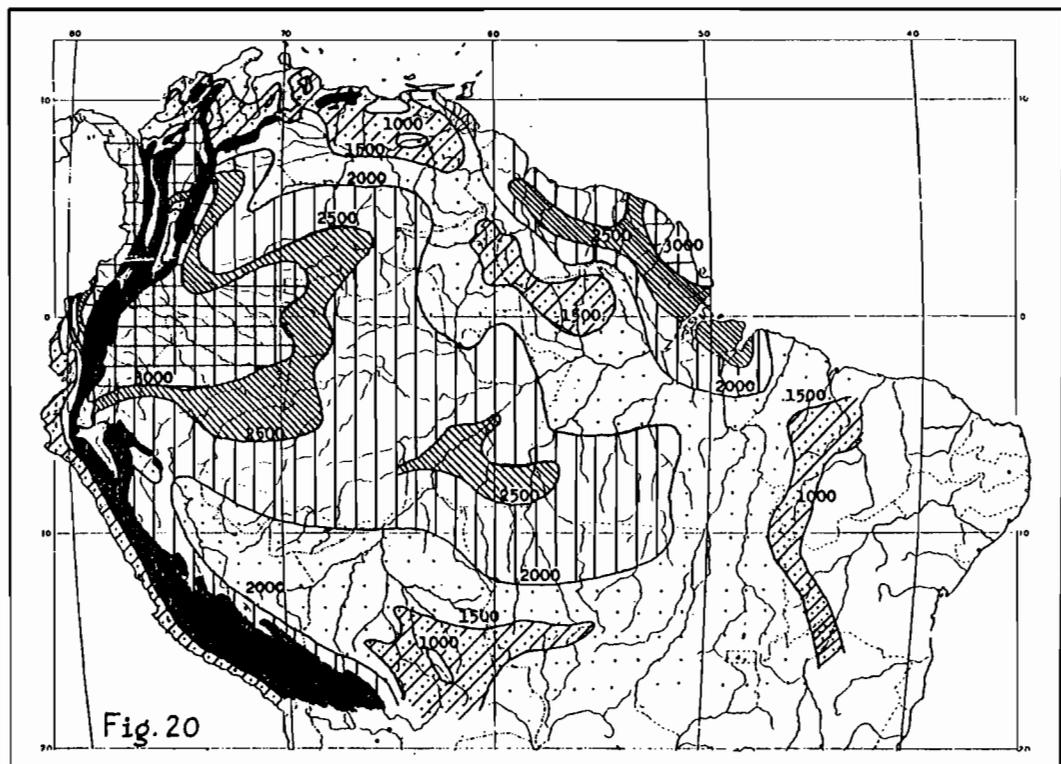
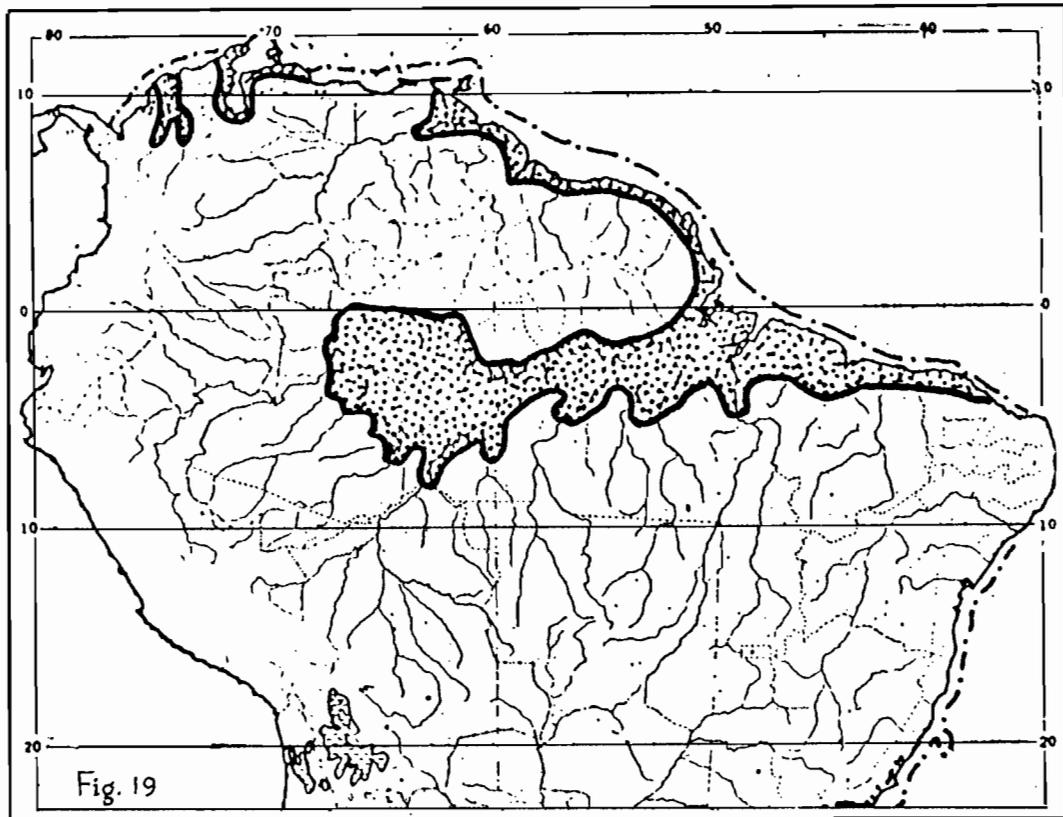


Fig. 19 - Transgression marine interglaciaire, d'après VUILLEUMIER (1971).

Fig. 20 - Isohyètes annuelles (en mm), d'après PRANCE, 1973 (adapté d'après RIENKE, 1962).

inférieure à 100 m (Manaus est à 26 m, Iquitos à 106 m), il est aisé de comprendre qu'une partie de l'Amazonie centrale a dû être inondée par un bras de mer détruisant les écosystèmes terrestres et créant une barrière que beaucoup d'espèces végétales et animales de terre ferme ont contourné par l'Ouest (fig. 19). Il semble cependant, d'après des données plus récentes (M.T. PROST, comm. pers.) que l'importance de cette transgression marine ait été très surestimée par les premiers auteurs et que le niveau de la mer n'était que de quelques mètres supérieur au niveau actuel.

II - c - 4 . RESSION POSSIBLE RECENTE DE LA FORET HUMIDE EN AMAZONIE CENTRALE ET DEPLACEMENT DES ZONES CLIMATIQUES.

D'autres facteurs climatiques plus récents ont pu contribuer à repousser les espèces de la forêt dense humide (ou du moins certaines d'entre elles) à la périphérie du bassin amazonien : de nouvelles mais brèves périodes sèches ont rapidement succédé au réchauffement évoqué ci-dessus et ont probablement affecté l'Amérique du Sud au post-Pléistocène. Ainsi que nous l'avons précédemment mentionné (GRANVILLE 1978, 1982), MÜLLER (1973) situe la période sèche la plus récente entre 5 000 et 2 400 ans B.P., VANZOLINI & Ab'SABER (1968) vers 2 600 ans B.P., MEGGERS (1975) entre 3 500 et 2 000 ans B.P. SOUBIES (1979-1980), met en évidence des dépôts de charbons dans le Sud-Ouest du Pará (Brésil) datant de 6 000 à 3 000 ans et probablement liés à l'incendie d'une ancienne couverture végétale lors d'un épisode climatique plus sec, ce qui confirmerait le rôle important de ces dernières périodes sèches sur le milieu naturel amazonien. La région étudiée par SOUBIES correspond déjà, à l'heure actuelle, à une zone de pluviosités relativement faibles mise en évidence par les cartes du Projeto RADAM et par SIMPSON & HAFFER (1978; fig. 20) : les précipitations moyennes annuelles y sont inférieures à 1 500 mm, limite au dessous de laquelle la forêt tropicale humide se maintient difficilement. "Il ne fait guère de doute qu'un simple déca-

lage vers le Nord et renforcement de l'anticyclone kalaharien auraient pour conséquences un élargissement de ce couloir sec et une accentuation de la sécheresse dans les régions qu'il traverse" (SOUBIES, 1979-1980). C'est ce qui, précisément, semble s'être produit.

A l'ensemble des pulsations climatiques dans le temps, il faut donc aussi ajouter les phénomènes de déplacement des zones climatiques dans l'espace (TRICART 1974, ZONNEVELD 1975, Van der HAMMEN 1974, BROWN 1977, GRANVILLE 1978), ce qui complique sérieusement le problème.

II - c - 5 . L'HYPOTHESE DU "LAGO AMAZONAS" AU PLEISTOCENE TARDIF ET A L'HOLOCENE (Fig. 21).

Nous ne saurions être complets sans mentionner l'hypothèse récente de l'existence d'un vaste lac d'eau douce pendant le dernier épisode glaciaire, au centre du Bassin amazonien, avec un diverticule dans le Bassin de l'Orénoque au Nord (CAMPBELL & FRAILEY 1984; FRAILEY & al. 1988 - fig. 21 -). Cette hypothèse est basée sur des études stratigraphiques ayant permis de mettre en évidence des sédiments deltaïques dans la région du Rio Branco, à une altitude actuelle de 160 m. Les auteurs y apportent, en outre, des arguments géologiques et biogéographiques.

L'affaissement de l'Amazonie occidentale lié à la tectonique des Andes d'une part, la présence d'un verrou sédimentaire à l'emplacement de l'estuaire actuel du fleuve d'autre part seraient à l'origine du lac dont l'existence aurait débuté vers 35 000 ans B.P. (avec, pendant cette période, un drainage vers le Nord) et n'aurait peut-être pris fin que relativement récemment, il y a 2 500 ans, lors de l'effondrement du verrou sédimentaire oriental rétablissant le drainage vers l'Est.

Ce lac, supposé avoir atteint la courbe de niveau actuelle de 150 m, aurait eu une extension bien plus considérable que celle du bras de mer de la transgression interglaciaire (10 à 50 m) cité au paragraphe II - c - 3 et les conséquences biogéographiques en seraient extrêmement importantes aussi bien sur les espèces aquatiques que sur les espèces terrestres. Par exemple, certains poissons d'eau douce ont également une aire de répartition péri-amazonienne : "several species of small Amazonian fish are confined to the upper extents of tributary streams on the periphery of the basin and are not found in the Amazon river itself" (GERY, in FRAILEY & al. 1988). Ces populations disjointes isolées dans les hautes rivières au Nord et au Sud du Bassin seraient, d'après les auteurs, des reliques de populations initialement continues lorsque l'Amazonie était inondée. Par ailleurs, la faune et la flore terrestres ont été nécessairement repoussées pendant une longue période sur le pourtour du lac et les auteurs font remarquer que leur théorie et celle des refuges sont compatibles, ces derniers étant, pour la plupart, localisés le long des rives : "Disjunct distributions of terrestrial species may have originated in pockets of tropical forest that were isolated along the margins of a great lake and not as remnants of forest amid plains" (FRAILEY & al. 1988). Le repeuplement du Bassin amazonien qui suivit l'époque lacustre pourrait être relativement récent comme en témoigne la migration centripète des primates et de la flore des reliefs de la périphérie vers le centre qui a été discutée par CAMP (1952) et HERSHKOVITZ (1972). Il est certain que l'hypothèse du "Lago Amazonas" est particulièrement séduisante pour expliquer les distributions d'espèces forestières péri-amazoniennes.

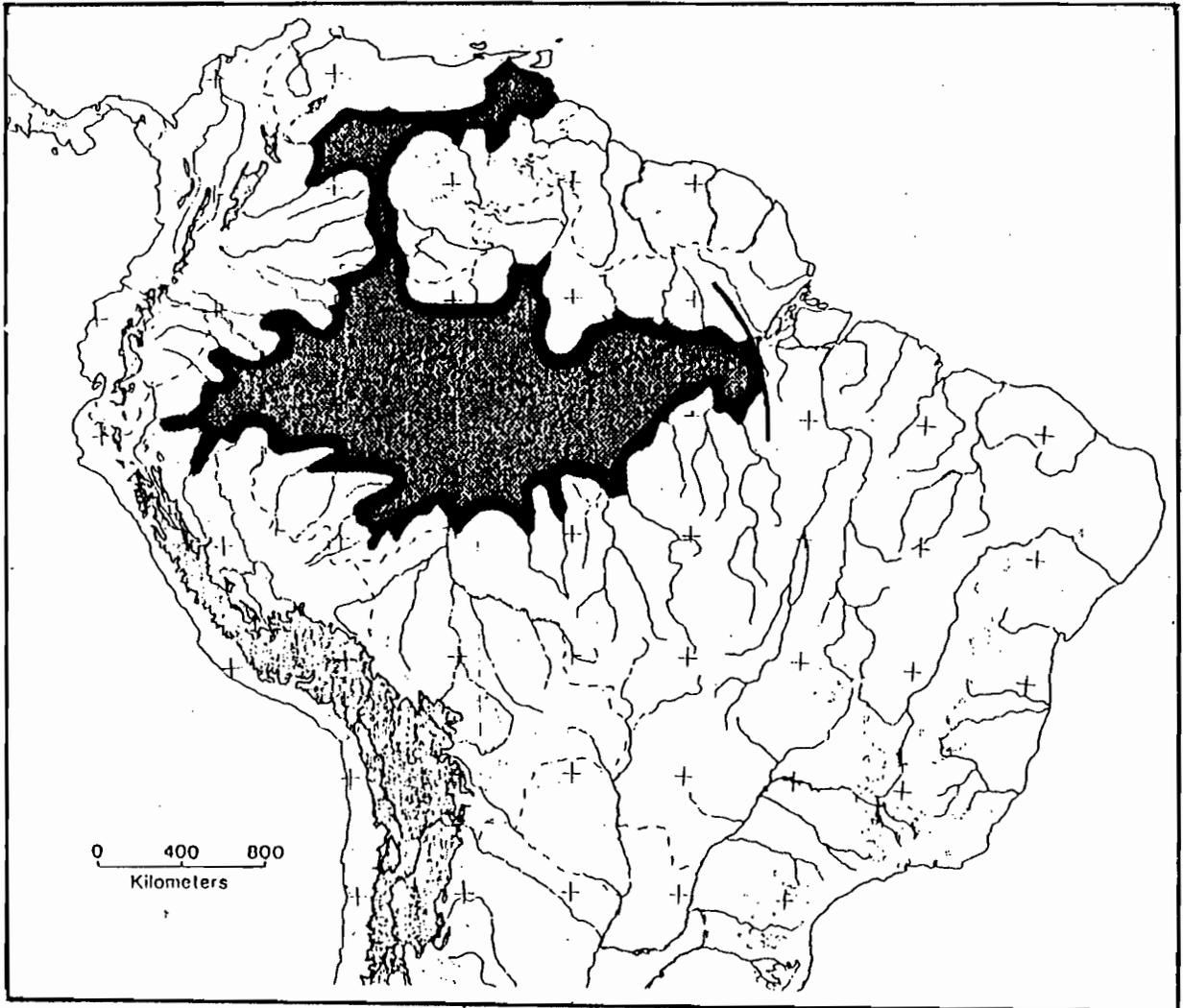


Fig. 21 - Hypothèse du "Lago Amazonas, d'après FRAILEY & al. (1988).

CONCLUSIONS

Plusieurs hypothèses peuvent donc aider à expliquer les distributions péri-amazoniennes qui concernent un grand nombre d'espèces forestières (une centaine dans cette étude) : affinités submontagnardes permettant difficilement leur survie aux très basses altitudes pendant les épisodes climatiques plus chauds, régression des forêts humides en Amazonie centrale aux périodes plus sèches et plus froides (refuges péri-amazoniens), inondation totale ou partielle du bassin par une transgression marine interglaciaire et peut-être par un immense lac d'eau douce au Pléistocène tardif... Les éléments sont nombreux mais insuffisants pour affirmer que l'une de ces hypothèses doit prévaloir ou pour estimer quelle fut l'importance relative de chacun de ces facteurs. Cependant, il est très probable que l'ensemble des vicissitudes climatiques passées a joué un rôle primordial dans l'origine de ces distributions particulières.

Ces hypothèses ne doivent pas être uniquement envisagées indépendamment les unes des autres et s'excluant mutuellement mais plutôt sous l'aspect d'interactions de différents facteurs dans le temps et dans l'espace ayant concouru à modifier la flore forestière dans certaines régions, à l'éliminer temporairement dans d'autres. La plupart des zones du centre du Bassin amazonien apparaissent donc comme des sites recolonisés plus récemment par la forêt humide que ceux de la périphérie qui sont restés à l'abri des inondations d'une part, et partiellement des périodes de sécheresse excessive d'autre part, grâce à leurs reliefs et à leurs microclimats variés.

Le complément indispensable des études paléoclimatiques serait une analyse comparative des espèces péri-amazoniennes et de celles qui sont distribuées sur l'ensemble du bassin dans les domaines suivants : plasticité adaptative, tolérance aux amplitudes thermiques, vitesse et efficacité des moyens de dissémination et de recolonisation du milieu, compétitivité....

Le but de cette étude n'était pas d'apporter une réponse unique et définitive mais de mettre en évidence le "cas péri-amazonien", de suggérer des explications possibles et de susciter des discussions et de nouvelles recherches dans ce domaine.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLORGE, L. (1985) - Distribution, relations et intérêt biogéographique des Tabernaemontanoideae (Apocynaceae) dans la région Néotropicale. C.R. Soc. Biogéogr. 61 (4) : 137 - 155.
- BROWN, K.S. Jr. (1977) - Centros de evolução, refugios Quaternários e conservação de patrimônios genéticos na região neotropical : Padroes de diferenciação em Ithomiinae (Lepidoptera : Nymphalidae). Acta Amazonica 7 (1) : 75 - 137.
- BROWN, K.S. (1979) - Ecologia geográfica e evolução nas florestas Neotropicais. Thèse Univ. Estadual de Campinas, Sao Paulo, 265 p.
- BROWN, K.S. & A.N. Ab'SABER (1979) - Ice-age forest refuges and evolution in the Neotropics : correlation of paleoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. Universidade de Sao-Paulo, Instituto de Geografia, 5, Paleoclimas.
- CAMP, W.H. (1952) - Phytophyletic pattern on lands bordering the South Atlantic basin. Bulletin of the American Museum of Natural History 99 (3) : 205 - 212.
- CAMPBELL, K.E. & D. FRAILEY (1984) - Holocene flooding and species diversity in Southwestern Amazonia. Quaternary Research 21 : 369 - 375.
- COLINVAUX, P.A. (1989) - Ice-age Amazon revisited. Nature 340 (6230) : 188 - 189.
- COWAN, R.S. (1968) - Swartzia (Leguminosae, Caesalpinioideae). Flora Neotropica. Monograph 1. Hafner Publishing Company, New York, London.

- CREMERS, G. (1990) - Les fougères en tant qu'indicatrices des refuges forestiers du Quaternaire. Symposium International PICG 274/ORSTOM : Evolution des littoraux des Guyanes et de la zone Caraïbe méridionale pendant le Quaternaire. Cayenne, novembre 1990.
- CREMERS, G. & K.U. KRAMER (1989) - A new subspecies of Saccoloma elegans. Studies on the Flora of the Guianas 39. Botanica Helvetica 99 (1) : 45 - 48.
- FEUILLET, C. (1986) - Passifloraceae : Distribucion y afinidad de las especies de las Guyanas. 4e Congreso Latinoamericano de Botânica, Medellin, Colombia, 1986.
- FRAILEY, C.D., E.L. LAVINA, A. RANCY & J.P. de SOUZA Filho (1988) A proposed Pleistocene/Holocene lake in the Amazon Basin and its significance to Amazonian Geology and Biogeography. Acta Amazonica 18 (3-4) : 119 - 143.
- GATES, B. (1982) : Banisteriopsis, Diplopterys (Malpighiaceae). Flora Neotropica. Monograph 30. The New York Botanical Garden, New York.
- GENTRY, A.H. (1979) - Distribution patterns of neotropical Bignoniaceae : some phytogeographical implications. In : K. LARSEN & L. HOLM-NIELSEN Ed., Tropical Botany. Academic Press, London : 339 - 354.
- GENTRY, A.H. (1983) - Dispersal and Distribution in Bignoniaceae. Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg 7 : 187 - 199.
- GRANVILLE, J.-J. de (1978) - Contribution à l'étude de la flore et de la végétation des inselbergs des Tumuc-Humac (Guyane française). In : J.-J. de GRANVILLE, Recherches sur la Flore et la Végétation Guyanaïses. Thèse Doct. Etat Univ. Montpellier : 24 - 168.

- GRANVILLE, J.-J. de (1982) - Rain Forest and Xeric Flora Refuges in French Guiana. In : G.T. PRANCE Ed., Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press, New York : 159 - 181.
- GRANVILLE, J.-J. de (1988) - Phytogeographical characteristics of the Guianan forests. Taxon 37 (3) : 578 - 594.
- GRANVILLE, J.-J. de (1989) - La distribucion de las Palmas en Guyana Francesa. Acta Amazonica 19 : 115 - 138.
- HAFFER, J. (1969) : Speciation in Amazonian forest birds. Science 165 : 131 - 137.
- HAFFER, J. (1974) - Avian speciation in tropical South America. Publications of the Nuttall Ornithological Club, Cambridge, 14 : 1 - 390.
- HEKKING, W.H.A. (1988) - Violaceae, Part I. Rinorea and Rinoreocarpus. Flora Neotropica. Monograph 46. The New York Botanical Garden, New York.
- HERSHKOVITZ, P. (1972) - The recent mammals of the Neotropical region : A zoogeographic and ecological review, In : A. KEAST, F.C. ERK & B. GLASS Ed. Evolution, Mammals and Southern Continents. State University of New York Press, Albany : 311 - 431.
- JOURNAUX, A. (1975) - Recherches géomorphologiques en Amazonie brésilienne. C.N.R.S. Centre de Géomorphologie de Caen, Bull. n° 20, 68 p.
- KAASTRA, R.C. (1982) - Pilocarpinae (Rutaceae). Flora Neotropica. Monograph 33. The New York Botanical Garden, New York.
- LLERAS, E. (1978) - Trigoniaceae. Flora Neotropica. Monograph 19. The New York Botanical Garden, New York.
- LORIUS, C. & J.-C. DUPLESSY (1977) - Les grands changements climatiques. La Recherche 83 (8) : 947 - 955.

- MAAS, P.J.M. (1985) : 192. Musaceae & 193. Zingiberaceae. In :
A.R.A. GORTS-van RIJN, Flora of the Guianas, Koeltz
Scientific Books, Königstein, R.F.A.
- MAAS, P.J.M. & Coll. (1986) - Saprophytes, Pro Parte. Flora
Neotropica. Monographs 40, 41, 42. The New York Botanical
Garden, New York.
- MEGGERS, B.T. (1975) - Application of the biological model
of diversification to cultural distribution in tropical
lowland South America. Biotropica 7 (3) : 141 - 161.
- MORI, S.A. (1989) - Eastern, Extra-Amazonian Brazil. In :
D.G. CAMPBELL & H.D. HAMMOND Ed. : Floristic inventory
of tropical countries. The New York Botanical Garden,
New York : 427 - 454.
- MORI, S.A., B.M. BOOM & G.T. PRANCE (1981) - Distribution
patterns and Conservation of Eastern Brazilian Coastal
forest tree species. Brittonia 33 (2) : 233 - 245.
- MORI, S.A. & G.T. PRANCE (1990) - Lecythidaceae Part II. The
Zygomorphic-flowered New World Genera. Flora Neotropica.
Monograph 21 (II). The New York Botanical Garden, New
York.
- MORLEY, T. (1975) - The South American distribution of the
Memecyleae (Melastomataceae) in relation to the Guiana
area and to the question of forest refuges in Amazonia.
Phytologia 31 : 279 - 296.
- MÜLLER, P. (1972) - Centres of dispersal and evolution in
Neotropical region. Studies on the Neotropical Fauna 7 :
173 - 185.
- MÜLLER, P. (1973) - The dispersal centres of terrestrial
vertebrates in the Neotropical realm. W. Junk B.V., La
Hague.

- PENNINGTON, T.D. (1981) - Meliaceae. Flora Neotropica. Monograph 28. The New York Botanical Garden, New York.
- PEREIRA, J.F. (1977) - Revisao taxonômica do género Tassadia Decaisne (Asclepiadaceae). Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro 21 : 235 - 392.
- PLOWMAN, T. (1979) - The genus Brunfelsia : a conspectus of the taxonomy and biogeography. In : J.G. HAWKES, R.N. LESTER & A.D. SKELDING Ed. The Biology and Taxonomy of Solanaceae. Linnean Society Symposium Series : 474 - 491.
- POPPENDIECK, H.H. (1981) - Cochlospermaceae. Flora Neotropica. Monograph 27. The New York Botanical Garden, New York.
- PRANCE, G.T. (1972) - Chrysobalanaceae. Flora Neotropica. Monograph 9. Hafner Publishing Company, New York.
- 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, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. Acta Amazonica 3 (3) : 5 - 28.
- PRANCE, G.T. (1978) - The origin and evolution of the Amazon flora. Intersciencia 3 : 207 - 222.
- PRANCE, G.T. (1982 a) - A review of the Phytogeographic evidences for Pleistocene Climate Changes in the Neotropics. Ann. Missouri Botanical Garden 69 : 594 - 624.
- PRANCE, G.T. (1982 b) - Forest refuges : Evidence from Woody Angiosperms. In : G.T. PRANCE Ed. Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press, New York : 137 - 158.
- SASTRE, C. (1971) - Distribution géographique des espèces de Sauvagesia L. C.R. Soc. Biogéogr. 421 : 47 - 59.

- SASTRE, C. & J.-J. de GRANVILLE (1975) - Observations phytogéographiques sur les inselbergs du Bassin Supérieur du Maroni. C.R. Soc. Biogéogr. 444 : 7 - 15.
- SCHNELL, R. (1987) - La Flore et la Végétation de l'Amérique Tropicale, 1. Masson, Paris, 480 p.
- SIMPSON, B.B. & J. HAFFER (1978) - Speciation patterns in the Amazonian forest biota. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9 : 497 - 518.
- SLEUMER, H.O. (1984) - Olacaceae. Flora Neotropica. Monograph 38. The New York Botanical Garden, New York.
- SMITH, A.R. (1985) - Pteridophytes of Venezuela, An Annotated List. Department of Botany & Herbarium. University of California, Berkeley. Multigr. 254 p.
- SMITH, L.B. (1962) - Origins of the flora of Southern Brazil. Contr. U.S. Natl. Herb. 35 (3) : 215 - 249.
- SOUBIES, F. (1979-1980) - Existence d'une phase sèche en Amazonie Brésilienne datée par la présence de charbons dans les sols (6000 - 3000 ans B.P.). Cah. ORSTOM sér. Géol. XI (1) : 133 - 148.
- STEYERMARK, J.A. (1982) - Relationships of some Venezuelan Forest Refuges with Lowland Tropical Floras. In : G.T. PRANCE Ed. Biological Diversification in the Tropics, Columbia University Press, New York : 182 - 220.
- TRICART, J. (1974) - Existence de périodes sèches au Quaternaire en Amazonie et dans les régions voisines. Rev. Géomorph. dynamique, XXIIIe année, 4 : 145 - 158.
- TRYON, R.M. & A.F. TRYON (1982) - Ferns and Allied Plants. Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, 857 p.
- Van derHAMMEN, T. (1972) - Changes in vegetation and climate in the Amazon Basin and surrounding areas during the Pleistocene. Geologie en Mijnbouw 51 (6) : 641 - 643.

- Van der HAMMEN, T. (1974) - The Pleistocene changes of vegetation and climate in Tropical South America. J. Biogeogr. 1 : 3 - 26.
- VANZOLINI, P.E. (1970) - Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies. Instituto de Geografia. Universidad de Sao-Paulo, Serie Teses e Monografias 3, Sao-Paulo.
- VANZOLINI, P.E. & A.N. Ab'SABER (1968) - Divergence rates in South American lizards of the genus Liolaemus (Sauria, Iguanidae). Papeis Avulsos Zool. Sao Paulo 21 : 205 - 208.
- VANZOLINI, P.E. & E.E. WILLIAMS (1970) - South American anoles : geographic differentiation and evolution of the Anolis chrysolepis species group (Sauria, Iguanidae). Arq. Zool. Sao-Paulo 19 : 1 - 298.
- VARESCHI, V. (1968) - Helechos. Flora de Venezuela vol. I (I,II). Instituto Botânico. Ministerio de Agricultura y Cria, Caracas.
- VUILLEMIER, B.S. (1971) - Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. Science 1973 : 771 - 779.
- WESSELS BOER, J.G. (1968) - The Geonomoid Palms. N.V. Noord-Hollandsche Uitgevers Maatschappij, Amsterdam.
- ZONNEVELD, J.I.S. (1975) - Some problems of tropical geomorphology. Zeitschrift für Geomorphologie N.F. 19 (4) : 377 - 392.
-