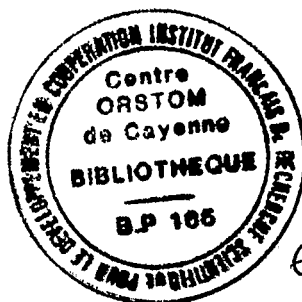


DIVERSITÉ, BIOGÉOGRAPHIE ET ÉCOLOGIE DES PTÉRIDOPHYTES DE GUYANE FRANÇAISE

ARCHIVES B231

Sortie interdite



par Michel HOFF et Georges CREMERS
Herbier du Centre ORSTOM de Cayenne
BP 165, 97323 Cayenne
Guyane française

RESUME

Les auteurs étudient la répartition et la biogéographie des fougères du plateau des Guyanes à partir de 20 000 spécimens d'herbier néotropicaux. Ils montrent que la Guyane française peut être subdivisée en fonction de la richesse et de la diversité spécifique. L'hétérogénéité floristique est attribuée à l'écologie. Les principales formations végétales sont caractérisées par leur richesse en fougères : les forêts non inondables et les forêts submontagnardes sont les groupements les plus riches. La répartition des espèces de fougères épiphytes par milieu montre que l'anthropisation se traduit par une réduction importante de leur nombre. Les flores des quatre zones à plus forte diversité (Kaw, Paul-Isnard, Saül et le sud) sont comparées et mises en relation avec celles des pays voisins. Les affinités de la flore guyanaise avec celle des pays voisins suggère que, du point de vue ptéridologique, la Guyane pourrait appartenir à un sous-ensemble guyano-surinamien d'une région formée par le Vénézuéla et le plateau des Guyanes.

Mots-clés : Guyane, Guianas, néotropiques, biogéographie, ptéridophytes, banque de données, herbiers.

INTRODUCTION

Les informations taxonomiques et géographiques concernant les ptéridophytes sont rassemblées à partir de l'examen critique des échantillons d'herbier et des listes bibliographiques de *specimena visa*. Les renseignements sont enregistrés dans une base de données informatisées. Les listes d'espèces par unités géographiques de taille variable (localité, région naturelle, pays) sont comparées. Les cartes chorologiques et la répartition des espèces par formation végétale et par type biologique sont également utilisées. Cinq aspects sont abordés :

- la répartition des espèces en Guyane française ;
- la répartition des espèces par formation végétale ;
- la répartition des espèces par type biologique ;
- les affinités des zones intra-guyanaises à forte diversité entre elles et avec les pays voisins ;
- les affinités de la flore ptéridologique guyanaise avec les pays voisins.

La position géobotanique de la Guyane est discutée, ainsi que son peuplement en fougères.

I - MATERIEL ET METHODE D'ETUDE

Du fait de leur faible taille, de leur présence en sous-bois, de la facilité d'en vérifier l'état phénologique, le groupe des fougères est généralement bien collecté. Certaines d'entre-elles sont, de plus, aisément déterminables sur du matériel stérile.

L'étude est réalisée principalement à partir des renseignements inscrits sur les étiquettes d'herbier. Plus précisément, ces informations sont, soit saisies directement à partir des étiquettes, soit extraites des révisions, des monographies et des flores citant des *specimena visa*. La liste complète des travaux utilisés est citée dans Cremers et Hoff : Inventaire Taxonomique de la Guyane française. I. Les Ptéridophytes (1990). Les principales publications sont celles de Alston et coll. (1981), Holttum (1986), Kramer (1957 & 1978), Lellinger (1988), Mickel (1985 & 1988), Moran (1986 & 1987), Ollgaard (1987), Proctor (1977 & 1985), Smith (1983 & 1985), Stolze (1976, 1983 & 1986) et Tryon (1976, 1982 & 1989).

Pour la Guyane française, une grande partie des spécimens récoltés est enregistrée. La banque de données "AUBLET" (Hoff et coll., 1989) rassemble environ 80 p.100 du nombre total de spécimens guyanais récoltés depuis la fin du XVIII^{ème} siècle. Les fougères regroupent environ 6 p.100 des plantes vasculaires



guyanaises (295 sur 4.600) et leur récolte représente environ 6,2 p.100 des spécimens de l'Herbier de Cayenne (CAY) : 3.200 sur 52.000. Une banque de données informatisées comprenant la totalité des renseignements relatifs aux spécimens d'herbier de ptéridophytes néotropicaux est envisagée.

A - INFORMATISATION DES DONNÉES

Les informations concernant les spécimens des trois Guyanes (Guyane française, Guyana et Surinam) ont été enregistrées selon la méthode mise au point lors de la réalisation de la banque de données "AUBLET" (Hoff et coll., 1988). Les spécimens des espèces existant dans l'une des trois Guyanes et récoltés dans les autres pays d'Amérique tropicale sont également saisis. Les données suivantes sont informatisées pour chaque spécimen :

- le numéro du spécimen ;
- le nom du collecteur ;
- le nom du taxon (famille, genre, espèce et taxon infraspécifique s'il y a lieu) ;
- le nom du pays de collecte ;
- le nom de la localité de collecte ;
- le nom du déterminateur ;
- l'année de la détermination ;
- les herbiers de dépôt.

Les noms des taxons sont enregistrés à partir d'un code floristique synonymique et hiérarchisé présenté dans Cremers et coll. (1988).

Les coordonnées géographiques de toutes les localités de la Guyane française ont été mesurées. Pour les grands pays, les états ont été précisés (Brésil, Venezuela, Colombie, etc). Enfin, les dates de récoltes sont systématiquement notées pour les exiccatas anciens non numérotés ou à numérotation multiple (collection Leprieur par exemple).

B - STRUCTURE DES DONNÉES

1 - Structure générale de la banque de données

Au total, 18 882 spécimens sont enregistrés. Ils appartiennent à 714 espèces ou sous-espèces différentes, à 48 pays sud-américains et à 1 631 collecteurs ou groupes de collecteurs. Chaque taxon est représenté par 26,45 spécimens en moyenne.

2 - Structure du fichier des trois Guyanes

Au total, 9 706 spécimens appartenant à 458 espèces ont été collectées dans les trois Guyanes depuis deux siècles. La composition par pays est présentée ci-dessous (Tab. I).

Pays	Nombre de spécimens	%	Nombre d'espèces	%
Guyane française	4 782	49,27	295	64,41
Suriname	2 747	28,30	287	62,66
Guyana	2 177	22,43	333	72,71
Total	9 706		458	

Tableau I : composition par pays des spécimens appartenant à 458 espèces, et récoltés depuis deux siècles.

La Guyane française est particulièrement bien prospectée avec 16 spécimens par espèce. Le Surinam en compte près de 10 et le Guyana 6,5. En moyenne, pour l'ensemble des collections de l'Herbier de Cayenne, chaque espèce est représentée par 12 spécimens (Cremers et coll., 1988). Les fougères sont donc mieux prospectées que d'autres groupes.

C - AMPLEUR ET LIMITES DE L'ÉTUDE

Seules sont utilisées les espèces pour lesquelles un échantillon d'herbier est cité dans la littérature ou est déterminé par l'un de nous. L'échantillon d'herbier est obligatoirement caractérisé par les huit informations ci-dessus (paragraphe A). Par conséquent, les espèces n'ayant pas ces huit références ne sont pas utilisées dans cette étude. Ceci a pour but :

- d'éliminer les taxons anciennement cités pour tel ou tel pays et qui se sont révélés être des erreurs de localisation ou de détermination, mais dont la correction n'a pas été reportée ou dont l'erreur s'est répétée ;
- de permettre une rectification automatique de toutes les déterminations et de toutes les erreurs puis de corriger ipso-facto l'aire de répartition des espèces.

Cependant, de nombreux spécimens néotropicaux appartenant à des taxons existant en Guyane n'ont pas encore été introduits dans la banque de données. Notre étude est donc basée sur un échantillonnage. Le pourcentage des spécimens utilisés par rapport à la totalité des exsiccatas récoltés est difficile à préciser.

Certaines espèces peuvent être citées dans la bibliographie comme présentes dans un ou plusieurs autres pays, en se référant à du matériel ancien, non disponible ou non publié. Dans ce travail, ces informations "douteuses" ont été volontairement négligées. En conséquence, si la présence d'une espèce dans un pays est validée dans cette étude par un herbier, son absence peut être due à une non-diffusion de l'information de base (spécimen) ou à un défaut de récolte.

Néanmoins, le nombre de spécimens utilisés (18 882), de publications examinées (110), de taxons traités (714) et d'herbiers visités limitent cette incertitude à quelques dizaines de localisation d'espèces hors Guyanes au maximum. Notre travail est donc représentatif des relations floristiques intra et extra-guyanaises.

D - CARTES DE RÉPARTITION

Trois cartes de répartition en Guyane française sont élaborées :

- La carte des localités de collecte (carte 1) ;
- La carte des spécimens (carte 2) ;
- La carte des espèces (carte 3).

Les informations sont regroupées dans des quadrats de 9,2km sur 5,5km.

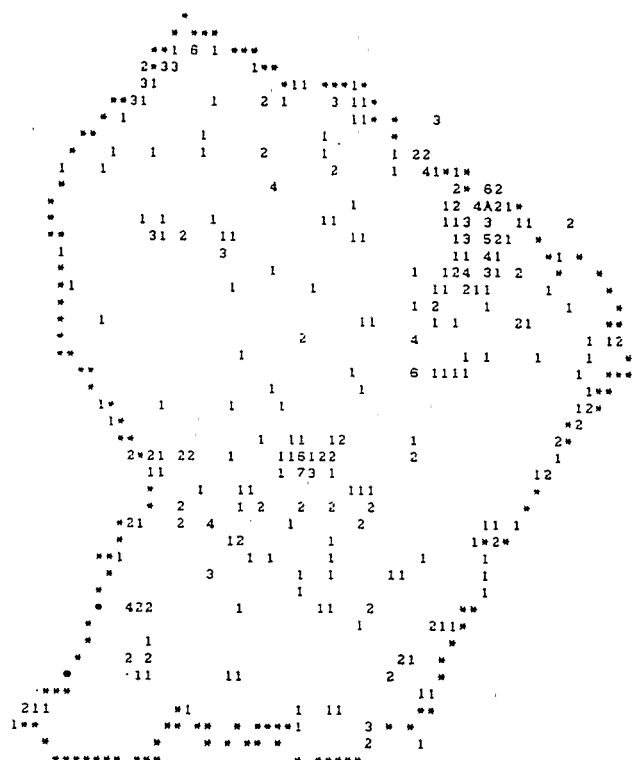
La carte 1 montre le regroupement des 393 localités de collecte en 243 quadrats. La localité ou station de collecte est le nom du lieu le plus proche de l'endroit exact où ont été effectuées la ou les récoltes. Ce nom doit être inscrit sur une carte topographique. Généralement, les stations ont une écologie assez homogène. Le nombre de localités par quadrat est faible, de 1 à 3 (moyenne 1,6). Certaines zones sont très parcourues. Les différents collecteurs y multiplient le nombre de noms de localités. Il en est ainsi des 10 à 19 localités autour de Cayenne ou des 7 localités de Saül.

La première carte montre deux grandes zones de collecte :

- la région de Cayenne, Kaw, route de l'Est ;
- la région allant de Maripasoula et du Haut-Maroni à Saül ;

et plusieurs petites unités :

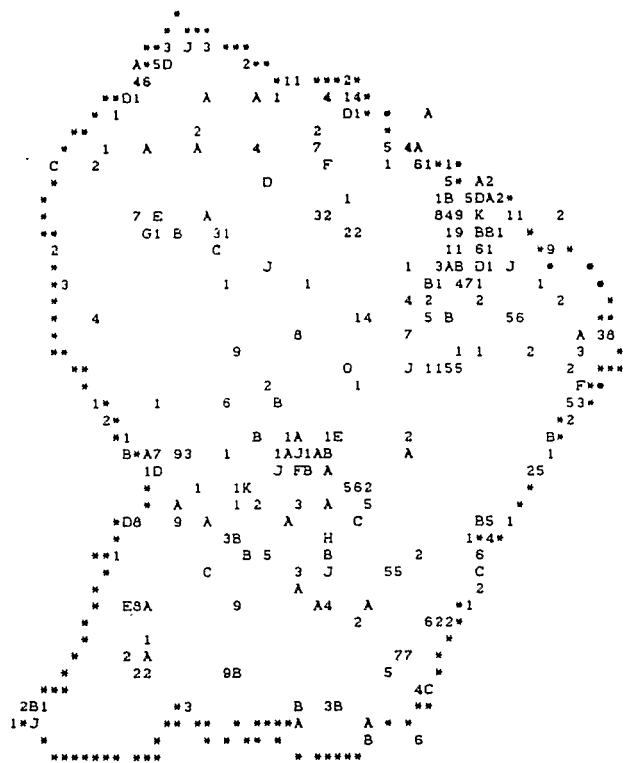
- autour de Saint-Laurent du Maroni ;
- le littoral ;
- la région de Paul-Isnard ;
- l'Arataye ;
- le Bas-Oyapock ;
- le Haut-Oyapock.



CARTE 1

Carte 1 ci-contre : répartition des 393 localités de collecte de Ptéridophytes de Guyane.

Les zones vides de récoltes sont encore importantes, le rectangle Maripasoula - Maroni - Paul-Isnard - Haute-Mana, la zone entre l'Approuague et le Moyen-Oyapock, la région entre le Camopi et le Tampoc. Ces secteurs sont peu prospectés car, a priori, peu intéressants. La végétation y est assez homogène et relativement bien connue du fait de l'absence de grand fleuve, de savane primaire, de montagne ou d'inselberg. Il est peu probable d'y trouver de nouvelles espèces de fougères.

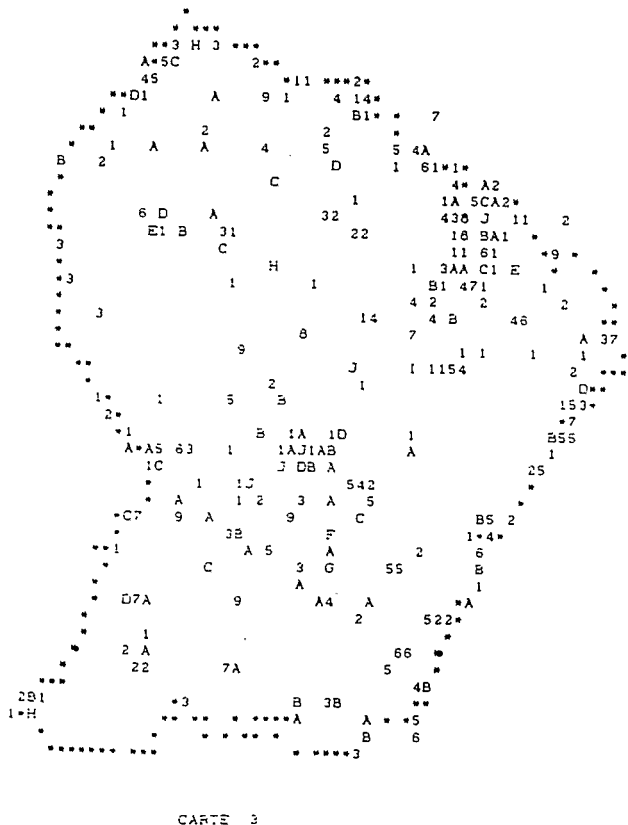


CARTE 2

Carte 2 ci-contre : répartition des 4.739 spécimens de Ptéridophytes de Guyane

II - RÉSULTATS : DIVERSITÉ, BIOGÉOGRAPHIE ET ÉCOLOGIE DES PTÉRIDOPHYTES DE GUYANE

A - LA DIVERSITÉ GÉOGRAPHIQUE DES PTÉRIDOPHYTES DE GUYANE



CARTE 3

La carte 2 ci-contre indique le nombre de spécimens récoltés par quadrat. Sur les 4 739 spécimens localisés, il faut en rejeter environ 600 dont la localisation est douteuse. Ils sont indiqués au centre de la Guyane (O sur la carte). La moyenne des collectes est de 16 spécimens par quadrat et de 10 spécimens par localité. Les 4 100 échantillons restant montrent, d'une part, l'importance de certaines récoltes : plus de 100 spécimens au Tumuc-Humac, 90 au Sommet Tabulaire, 60 à la Roche Koutou, 300 à la Montagne Bellevue des Monts de l'Inini, 80 au Mont Décou-Décou, de 100 à 200 sur les Monts de la Trinité, sur l'Arataye ou à la Montagne de Kaw ; et, d'autre part, la pauvreté d'autres quadrats, 30 à Trois-Sauts, 40 sur la Piste de Saint-Elie, une trentaine au Mont Belvédère sur le Haut-Camopi et au Mont Saint-Marcel.

Le nombre d'espèces par localité permet de mesurer la diversité spécifique. La carte 3 indique ce nombre par quadrat de 50 km². En moyenne, 13 espèces ont été récoltées par quadrat ou 8 par station. Une étude de cette carte, en tenant compte des cartes 1 et 2, permet de diviser la Guyane en plusieurs zones selon trois types de diversité : diversité forte (4 zones) ; diversité moyenne (3 zones) ; et diversité faible (5 zones).

La richesse spécifique peut ensuite être précisée au niveau du quadrat et de la localité.

Carte 3 ci-contre : nombre d'espèces par quadrat de 50 km².

1 - Les zones de diversité forte

Elles sont au nombre de quatre et comptent plus de 150 espèces :

- la région Kaw - Saint-Georges de l'Oyapock rassemble 165 espèces ;
- la région Montagne de la Trinité - Paul-Isnard - Sinnamary compte 159 espèces. Dans cette zone, les localités les plus riches sont la Montagne de la Trinité, la Crique Grégoire, le lieu-dit Citron et le Mont Décou-Décou ;
- toute la zone entourant Saül, jusqu'au Massif Tabulaire et au Chemin de Emérillons au sud, est sans conteste la partie de Guyane la plus riche, avec 206 espèces. La partie englobant les Monts de l'Inini et les Monts Atachi-Bakka sera probablement à extraire de la région de Saül ;
- les inselbergs du sud, les Tumuc-Humac, la Roche Koutou, le Mont Saint-Marcel comptent 161 espèces.

Les deux zones de Paul-Isnard et de Saül se caractérisent par des reliefs importants et accidentés (au moins pour la Guyane). Le socle est constitué de roches volcano-sédimentaires. Les sols sont de type ferrallitique. La région de Kaw est la plus humide de Guyane, celle des Tumuc-Humac la plus sèche.

2 - Les zones de diversité moyenne

Malgré des récoltes généralement aussi nombreuses que pour les zones à diversité forte, plusieurs quadrats n'ont qu'entre 50 et 100 espèces. Il s'agit des régions suivantes :

- le Bas-Maroni autour de Saint-Laurent et vers Apatou ;
- une importante zone entourant la grande région centrale de Saül allant de Maripasoula - Antécume-Pata à l'ouest, des bassins du Tampoc et du Camopi au sud, du Haut-Approuague à l'est et de la Haute-Mana au nord ;
- le sud de l'île de Cayenne, la Comté et la route de l'Est.

3 - Les zones de diversité faible

Le nombre d'espèces est ici inférieur à 50 par quadrat. Quatre zones peuvent être distinguées :

- la zone littorale (de Tonate à Iracoubo), les marécages de Kaw, la Piste de Saint-Elie (23 espèces pour une cinquantaine de spécimens), les bords de mer et les savanes littorales. Cette dernière zone n'est pas favorable aux fougères car en grande partie récente et reconquise naturellement sur la mer. Les sols sont de type hydromorphe et peu évolués ;
- l'Arataye et l'inselberg des Nouragues, 23 espèces pour environ 80 spécimens. Cette relative pauvreté pourra être infirmée avec les abondantes récoltes récentes ;
- le Haut-Oyapock et la région de Trois-Sauts ;
- la Haute-Mana et le Moyen-Maroni au nord de Maripasoula.
- les cours moyens du Sinnamary et du Kourou.

L'origine de cette faible diversité peut être due :

- à la faiblesse des récoltes botaniques en général ;
- à la faiblesse des récoltes en fougères ;
- à la relative pauvreté de ces zones en individus ou en espèces de ptéridophytes.

Dans le premier cas, il n'est pas possible de conclure, tandis que dans le second cas, la faiblesse des récoltes est souvent liée à une relative pauvreté en ptéridophytes. Les régions peu prospectées sont difficiles d'accès du fait de l'absence de voies de pénétration (fleuves).

4 - Les zones à diversité non connue

Il n'est pas possible de conclure actuellement sur les vastes zones entourant les Monts Décou-Décou jusqu'à Maripasoula, ni sur les parties basses de la Pénéplaine du sud et de l'interfluve Approuague - Oyapock, car il n'y a aucune récolte botanique.

5 - Discussion

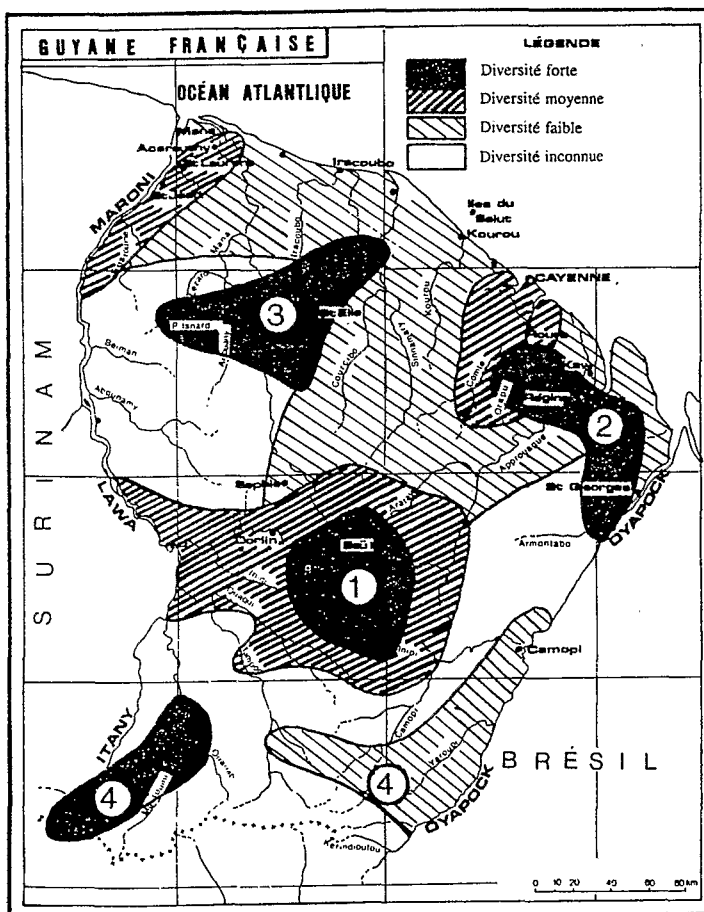
La carte 4 présente une synthèse de ces diverses zones. La diversité floristique à l'échelle de la Guyane est délicate à appréhender. Une étude exhaustive utilisant la totalité des connaissances sur un groupe limité comme les Ptéridophytes peut cependant donner des indications. C'est ce qui a été tenté dans cette première partie. Plusieurs observations peuvent être tirées :

- la première est que la diversité n'est pas strictement liée à l'importance des récoltes ;
- la seconde est que la diversité est en partie liée au nombre de localités par quadrat. Ceci s'explique aisément car plus un milieu est varié, plus le nombre de localités y sera élevé ainsi que le nombre des espèces. Cette remarque ne s'applique pas à l'île de Cayenne, très suréchantillonnée.

Quels sont les facteurs principaux qui interviennent dans la diversification des ptéridophytes ?

- Le climat général intervient de manière contradictoire, les zones à forte pluviosité (Montagne de Kaw et Saül) et à faible pluviosité (Tumuc-Humac) sont à diversité élevée.
- Le substrat géologique intervient très globalement. En comparant la carte des diversités avec la carte géologique de Coubert (1978), on observe que les terrains métamorphiques antécambriens (séries de l'Orapu, de Bonidoro et de Paramaca) sont plus riches en espèces que les terrains sur roches éruptives et cristallines (gneiss et migmatites caraïbes, gneiss et granites guyanais). Les terrains récents des séries marines littorales (quaternaire et tertiaire) sont pauvres en espèces.
- Les variations topographiques, même assez faibles, sont un facteur important dans la diversité. Les zones de fortes diversités sont toutes des régions accidentées, de montagnes ou d'inselbergs. Par contre, les bords des fleuves et des rivières ainsi que le littoral sont particulièrement peu variés.
- Les sols ne semblent pas intervenir directement dans la richesse floristique. Les sols ferrallitiques fortement désaturés des terres hautes du socle précambrien sont fortement dépendants du substrat géologique (Blancaneaux, 1978). Les sols issus des granites, appartenant aux séries caraïbes et guyanaises, portent une végétation peu diversifiée. Il en est de même pour la flore. Par contre, les sols se développant sur les roches volcano-sédimentaires et éruptives de la série Paramaca, comme sur les schistes de Borodino et de l'Orapu, portent une flore bien plus variée. Les podzols, les sols ferrallitiques lessivés, les sol hydromorphes et les sols peu évolués ne présentent pas une flore ptéridologique très originale.

La diversité est-elle liée aux refuges quaternaires ? Si l'on compare la carte 4 aux refuges quaternaires présumés de la forêt dense (in de Granville 1982 p. 176) ou de la flore xérique (p. 179), on constate que seul Saül allie refuge et diversité élevée. Ni la Montagne de Kaw, ni le nord de la région de Paul-Isnard, ni les inselbergs du sud-ouest n'ont été des refuges lors des climats secs. Ces derniers sont cependant des refuges pour la flore xérique actuelle.



Carte 4 ci-contre : distribution des Ptéridophytes
 1 - Saül et zone centrale
 2 - Montagne de Kaw et environs
 3 - Paul-Isnard et Montagne de la Trinité
 4 - Tumuc-Humac et autres inselbergs du sud de la Guyane

E- LA DIVERSITÉ ÉCOLOGIQUE DES PTÉRIDOPHYTES DE GUYANE

1 - Répartition des fougères par formation végétale

Quelle est la part de la formation végétale dans la diversité spécifique des fougères en Guyane ? Les groupements forestiers sont plus riches que les savanes par exemple, mais de combien ? Pour répondre à ces questions, un type de formation végétale a été enregistré pour un millier de spécimens (tous ceux récoltés depuis le premier janvier 1987). Il est actuellement possible de préciser la ou les formations végétales de collecte pour 205 espèces sur les 295 de Guyane. Une même espèce peut être présente dans plusieurs groupements végétaux différents. Les résultats sont donnés dans le tableau suivant (Tab. II).

Type de milieu	Nombre d'espèces	%
Berges de rivières	16	7,77
Toutes les forêts	182	88,83
Forêt de basse altitude	125	61,17
Forêt de moyenne altitude	93	45,15
Forêt submontagnarde	62	30,1
Forêt inondable sur flat	38	18,45
Forêt marécageuse	23	11,65
Forêt basse et claire	17	8,25
Forêt ripicole	16	7,77
Forêt sur sable blanc	5	2,43
Forêt sur cuirasse latéritique	4	1,94
Forêt secondaire	13	6,31
Chablis	38	18,45
Inselberg-Savane roche	26	12,62
Savane	9	4,37
Marais-Marécage	12	5,83
Bords de mer	3	1,46
Bords de pistes	29	14,08
Groupements rudéraux	7	3,4

Tableau II : répartition des espèces par formation végétale (résultats récoltés depuis janvier 1978).

Une première constatation s'impose, la forêt est le domaine des fougères, mais pas n'importe quelle forêt. Les forêts sur sable blanc, les forêts sur cuirasses latéritiques, les forêts basses et broussailleuses, les forêts claires ont un nombre réduit d'espèces, 17 au maximum. Il en est de même pour les forêts ripicoles. L'influence de la lumière et de la faible humidité atmosphérique durant la saison sèche ont probablement un effet négatif. La grande majorité des fougères guyanaises est sciaphile. La richesse spécifique augmente avec la taille des arbres. Les forêts marécageuses et surtout les forêts inondables voient le nombre d'espèces dépasser les 30. Les marécages boisés sont probablement sous-échantillonnés. Les trois forêts climaciques, forêt de basse altitude, forêt de moyenne altitude, forêt submontagnarde sont très riches en espèces. On aurait pu penser que le nombre de taxons augmente avec l'altitude. C'est le contraire, mais cela peut être dû à la diminution de leur superficie totale. La forêt dense sempervirente humide de basse altitude couvre en effet les 3/4 de la Guyane.

Les formations primaires ouvertes, par contre, sont pauvres en fougères. Les bords de mer, par exemple, ne sont pas un milieu favorable aux cryptogames vasculaires. Cette remarque est d'ailleurs valable dans le monde entier. Les savanes, les marais et marécages comptent environ une dizaine d'espèces. La flore ptéridologique des berges des rivières n'atteint pas vingt taxons et même les savanes-roches des inselbergs en compte moins de 30.

Entre la forêt fermée et la savane ouverte, le chablis, avec 38 espèces et les bords de piste, avec 29 espèces, sont des milieux de transition assez difficiles à analyser.

Les fougères ne s'intègrent pas facilement aux groupements rudéraux (7 espèces). Même les forêts secondarisées voient leur nombre de fougères baisser nettement par rapport à la formation climacique correspondante. Le rapport entre le nombre d'espèces d'une forêt dégradée et celui du groupement primaire correspondant pourrait être un indice de secondarité du groupement forestier.

En conclusion, les zones géographiques les plus diversifiées en ptéridophytes sont celles où coexistent plusieurs types de forêts primaires non inondables. Par contre, la présence de plusieurs formations secondarisées avec des savanes et des groupements de bords de mer n'est pas suffisant pour entraîner une grande variété de fougères. Ceci explique, de ce point de vue, la faible diversité du littoral guyanais. De même, les bords des grands fleuves, Oyapock, Kourou, Sinnamary et Maroni sont assez pauvres car le paysage végétal est constitué de forêts ripicoles, de forêts inondables et de groupements de berges.

2 - Répartition des fougères par type biologique

Pour 765 spécimens de Guyane, un type biologique a été enregistré, soit un peu moins de 20 p.100 des récoltes. Cette information concerne 189 taxons, soit 60 p.100 des espèces. La suite du codage est en cours. Globalement, les spécimens de fougères se répartissent ainsi (Tab. III) :

Type	%
Herbacée terrestre	52,16
Herbacée épiphyte	33,07
Liane herbacée, volubile ou appliquée sur un support	6,28
Saxicole	3,92
Fougère arborescente	3,66
Aquatique	0,39

Tableau III : répartition des fougères par type biologique.

Il s'agit des types biologiques des spécimens récoltés. De ce fait, une même espèce peut être signalée comme herbacée terrestre si elle est récoltée à un stade jeune ou comme fougère arborescente si l'échantillon est plus âgé. La notion de liane chez les fougères prête également à discussion (Kramer, comm. pers.). Peu d'espèces sont vraiment des lianes (*Lygodium* par exemple). La plupart grimpent sur un tronc avec un rhizome étroitement accroché au support (*Lomariopsis*, *Lomagramma*, *Polybotrya*, *Trichomanes*). La distinction n'a pas été faite dans cette étude.

La répartition des types biologiques par milieu (Tab. IV) montre que les herbacées terrestres dominent dans tous les groupements sauf dans les forêts submontagnardes et les forêts sur cuirasses latéritiques. Les fougères épiphytes dominent dans ces deux cas. Assez curieusement, les fougères lianescentes sont spécialement abondantes dans les forêts marécageuses ou inondables.

L'anthropisation des milieux se traduit par une chute importante du nombre d'épiphytes, de plus de 30 p.100 dans les forêts primaires à 10 p.100 environ dans les forêts secondaires et 5 p.100 dans les autres groupements anthropiques. Les fougères lianescentes sont également bien représentées dans les formations secondaires.

C - RELATIONS PHYTOGÉOGRAPHIQUES ENTRE LES QUATRE ZONES DE FORTE DIVERSITÉ EN GUYANE FRANÇAISE ET AVEC LES PAYS VOISINS

Les relations floristiques sont d'abord étudiées entre les quatre zones de forte diversité en Guyane française (Kaw, Paul-Isnard, Saül et les inselbergs du sud : carte 5). Les affinités de ces quatre pôles avec les pays voisins permettent ensuite d'examiner le peuplement végétal de la Guyane (carte 6).

Le pourcentage d'espèces communes entre ces quatre zones et entre celles-ci et les pays suivants (Surinam, Guyana, Brésil, Venezuela, Colombie, Pérou, Equateur, Bolivie, Costa Rica et Trinidad & Tobago) a été calculé, d'une part, globalement, toutes espèces confondues (Tab. V) et, d'autre part, après suppression des 84 espèces communes aux quatre zones (Tab. VI). Il reste 189 espèces présentes dans une, deux ou trois des quatre zones. Les 84 espèces communes sont des plantes plutôt ubiquistes. Pour chaque zone, les affinités à l'intérieur de la Guyane puis les affinités avec les pays voisins sont présentées.

Dans ce travail, le Brésil a été considéré globalement. Ce géant de l'Amérique du Sud présente cependant au moins quatre régions très différentes du point de vue biogéographique (Kramer, communication orale). Il s'agit du nord-est, du bassin amazonien, du plateau central et des montagnes du littoral atlantique. Une version ultérieure de la banque de données tiendra compte de ces subdivisions.

1 - La Montagne de Kaw

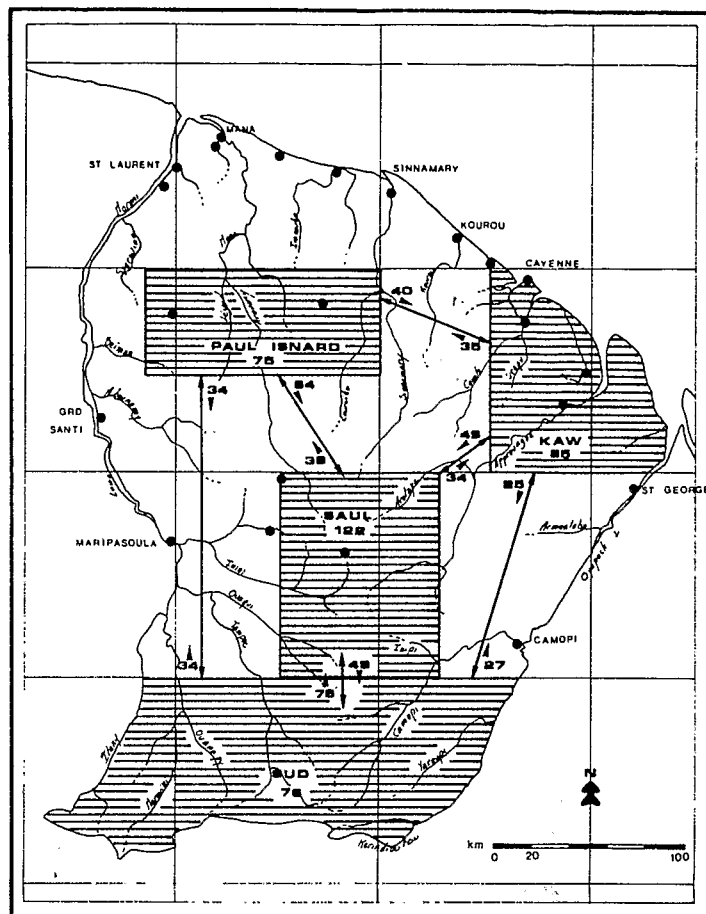
La partie de la Guyane dont la longitude est inférieure à 52°30' et dont la latitude est supérieure à 4°, limitée à l'est par le Brésil et au nord par l'Océan Atlantique constitue un premier pôle de diversité avec 169 espèces pour 720 spécimens. Cette zone est relativement originale en Guyane car, après suppression des espèces ubiquistes, elle compte moins de 50 p.100 d'espèces communes avec Saül. Ce pourcentage tombe à 35 p.100 avec Paul-Isnard et à 25 p.100 avec le sud.

Ces faibles affinités sont dues en grande partie aux espèces de fougères littorales, présentes dans les marais et absentes des trois autres zones plus continentales. Trois espèces sont cependant uniquement présentes, en Guyane, autour de la Montagne de Kaw. Il s'agit de *Ceratopteris pteridoides*, *Lindsaea parkeri* et

Thelypteris decussata. La validité taxonomique d'une quatrième fougère, *Cyathea oyapoka* (= *Cyathea cuspidata*) est discutée.

La comparaison avec les pays voisins montre que cette région a de fortes affinités avec l'ensemble des pays du plateau guyanais, que ce soit le Surinam (80 p.100), le Guyana (69 p.100), le Brésil (67 p.100) ou le Venezuela (74 p.100). De plus, les relations avec les pays andins sont assez élevées (Pérou : 35 p.100, Colombie : 32 p.100).

En résumé, la Montagne de Kaw a une flore particulière par rapport aux autres régions de la Guyane française, due surtout aux espèces littorales. Elle est cependant peu originale par rapport à l'ensemble du plateau guyanais et du nord de l'Amérique du Sud.



Carte 5 : Carte des affinités floristiques entre les quatre pôles de forte diversité spécifique en Guyane. Les espèces présentes simultanément dans les quatre pôles sont supprimées.

2 - La région de Paul-Isnard

La région de Paul-Isnard est comprise entre 53° et 54°10' de longitude et entre 4°30' et 5° de latitude. Ce second pôle de diversité compte 159 espèces pour 458 spécimens. Les affinités sont les plus fortes avec la région de Saül. En dehors des espèces ubiquistes, deux taxons sur trois leur sont communs. Ce pourcentage monte à 83 p.100 pour la totalité des fougères. Les relations avec le Sud et la zone de Kaw sont relativement élevées avec une espèce commune sur trois.

Neuf espèces sont localisées dans ce secteur et manquent ailleurs en Guyane. Il s'agit d'*Asplenium cristatum*, *A. delitescens*, *A. radicans*, *Blechnum asplenoïdes*, *Elaphoglossum scandens*, *E. schomburgkii*, *Pteris propinqua*, *Thelypteris tristis* et *Trichomanes macilentum*. On peut cependant noter une probable relation floristique assez élevée entre Paul-Isnard et l'ensemble Monts Atachi-Bakka - Monts de l'Inini.

Les relations avec les pays voisins montrent des affinités fortes avec les deux autres Guyanes (82 p.100 pour le Surinam, 69 p.100 pour le Guyana) et le Venezuela (69 p.100). Elles sont nettement plus faibles avec le Brésil (60 p.100). C'est avec les pays andins que les relations sont les moins fortes.

En résumé, la région de Paul-Isnard a un comportement moyen. Elle ne présente ni de très fortes, ni de très faibles affinités avec les autres régions de Guyane. On peut la qualifier de partie floristiquement la plus médiane pour la Guyane. Les relations avec les autres pays montrent par contre des discontinuités. C'est la région la plus guyano-vénézuélienne (dans le sens du plateau guyanais). Elle est assez éloignée du Brésil comme des pays andins.

3 - La région de Saül

La grande région de Saül occupe tout le cœur de la Guyane. Elle s'étend entre 52°45' et 53°30' de longitude et entre 3° et 4° de latitude. Elle regroupe 206 espèces pour 1 240 spécimens. Globalement, les deux tiers des espèces de Saül se retrouvent dans les trois autres pôles de diversité. Si l'on ne considère que les espèces non ubiquistes, les affinités avec les autres régions sont toujours faibles, 47 p.100 avec le sud, 39 p.100 avec Paul-Isnard et 34 p.100 avec Kaw. Cette région présente quantitativement la plus forte originalité floristique. Les trois autres régions sont aussi éloignées les unes que les autres de Saül.

Vingt espèces n'ont été trouvées, en Guyane, que dans la région de Saül. Il s'agit d'*Adiantum macrophyllum*, *Asplenium laetum*, *A. repandulum*, *Ctenopteris staheliana*, *Cyathea lasiosora*, *C. marginalis*, *Danaea elliptica*, *D. moritziana*, *Diplazium gracilescens*, *D. grandifolium*, *Elaphoglossum lloense*, *E. longifolium*, *Hypolepis parallelogramma*, *Polybotrya osmundacea*, *Polypodium astrolepis*, *P. caceresii*, *P. lasiopus*, *Thelypteris juruensis*, *Trichomanes membranaceum* et *Xiphopteris taenifolia*.

Cette immense zone allant des Montagnes Bellevue de l'Inini au Pic Matecho et des Monts la Fumée au Sommet Tabulaire pourra certainement être subdivisée en plusieurs parties lorsque des données plus complètes seront disponibles.

Les relations avec les autres pays présentent également des particularités. La région de Saül est plus éloignée du Surinam et du Guyana que les trois autres régions. Elle se rapproche par contre des pays andins. (Colombie : 29 p.100, Pérou : 37 p.100, Equateur 20 p.100).

En résumé, la région de Saül est avant tout le pôle de diversité le plus riche de Guyane. Le pourcentage de plantes communes des trois autres régions par rapport à Saül est toujours supérieur à la réciproque. Saül présente des affinités avec le nord et le nord-ouest de l'Amérique du Sud.

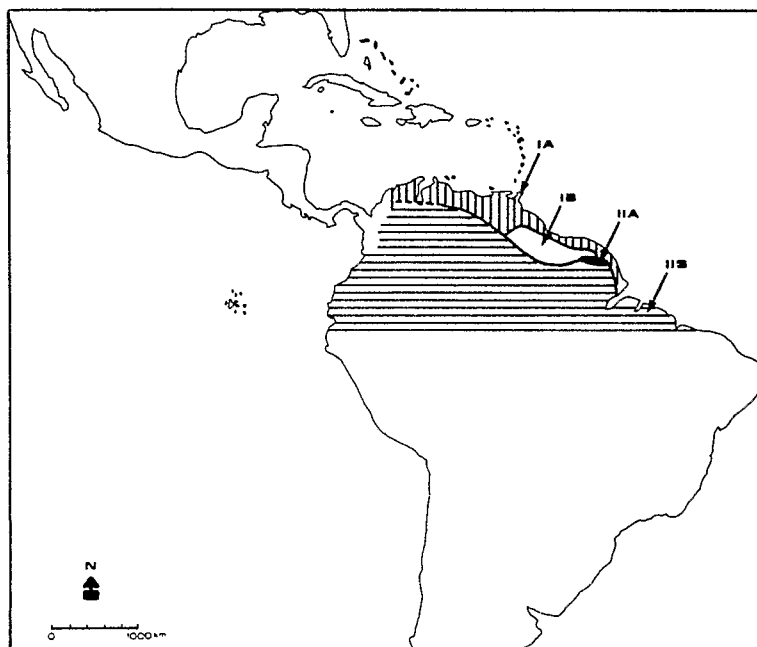
4 - La région des inselbergs du sud

La région du sud est une vaste zone qui va de la frontière avec le Brésil à la latitude 3° Nord. Elle regroupe 161 espèces pour 572 spécimens. Le sud est avant tout très proche de la région de Saül dont il est limitrophe. Soixante-seize p.100 des espèces du sud y sont présentes. C'est la plus forte des affinités entre zones de forte diversité. Trente-quatre p.100 des plantes sont communes avec Paul-Isnard et 28 p.100 avec Kaw. Le sud se présente comme une variante de la région de Saül plutôt que comme un pôle bien caractérisé.

Six espèces sont représentées uniquement sur les inselbergs du sud, il s'agit d'*Asplenium zamiiifolium*, *Cyclodium rheophilum*, *Hemionitis palmata*, *Selaginella sandwithii*, *Vittaria stipitata* et *Xiphopteris trichomanoides*. Deux autres y sont nettement plus fréquentes qu'ailleurs : *Asplenium feei* et *Nephrolepis cordifolia*.

Les affinités avec les autres pays montrent des pourcentages élevés d'espèces communes avec tout les pays. Le comportement biogéographique du sud est en cela proche de celui de Kaw. Tout au plus, les affinités avec le plateau guyanais sont un peu plus faibles qu'à Kaw tandis que celles avec les pays andins sont un peu plus fortes.

En résumé, proches floristiquement de la région de Saül, les inselbergs du sud ont des affinités floristiques élevées avec la plupart des pays du nord de l'Amérique du Sud.



Carte 6 : relations phytogéographiques entre les quatre pôles de forte diversité spécifique et les pays voisins.

I - Affinités floristiques avec la façade nord :

IA - Région de Kaw - Affinités côtières

IB - Région de Paul-Isnard - Affinités Plateau des Guyanes

II - Affinités floristiques avec l'Amazonie et les pays circum-amazoniens :

IIA - Région de Saül - Affinités amazoniennes à forte originalité

IIB - Région du Sud - Affinités centre et nord amazoniennes

5 - Conclusion

Sous une apparente homogénéité climatique et écologique, la Guyane présente des variations importantes dans son peuplement végétal. Globalement, plusieurs zones peuvent être distinguées (carte 6) :

a) Deux zones ayant des fortes affinités floristiques avec la façade nord de l'Amérique du Sud :

- une zone nord-est (IA), caractérisée par la Montagne de Kaw, assez originale par rapport au reste de la Guyane mais bien représentative de la flore ptéridologique de la façade atlantique de l'Amérique du Sud, de la Colombie au Brésil ;
- une zone nord-ouest (IB), dont le centre se trouve à Paul-Isnard, bien représentative aussi bien de la flore guyanaise que de la flore générale du plateau guyanais ;

b) Deux zones ayant des affinités floristiques avec l'Amazonie centrale et les pays circum-amazoniens :

- une zone centre-sud (IIA), autour de Saül, très originale par rapport au reste de la Guyane. Elle s'intègre bien cependant dans l'ensemble floristique du nord voire de l'ouest de l'Amérique du Sud ;
- une zone extrême sud (IIB), comportant surtout des inselbergs, proche de Saül, et présentant des affinités avec la plupart des pays du nord de l'Amérique du Sud, y compris le Brésil.

D - RELATIONS BIOGÉOGRAPHIQUES ENTRE LES TROIS GUYANES ET LES PRINCIPAUX PAYS NÉOTROPICAUX

Le nombre et le pourcentage d'espèces communes avec tous les autres pays a été calculé pour tous les pays ayant plus de 10 spécimens ou plus de 5 espèces enregistrées dans la banque de données. Ce calcul a été effectué pour 31 pays (Tab. VII). Les résultats sont les suivants.

1 - La Guyane française

Seul *Cyclodium rheophilum* est endémique de Guyane. Mais d'autres espèces, telle *Selaginella falcata* n'a pas été trouvée de façon incontestable dans d'autres pays. Une quinzaine d'autres espèces sont abondantes en Guyane et rares (ou rarement récoltées) dans les autres pays.

Les pays voisins peuvent être divisés en cinq groupes en fonction de leurs affinités floristiques avec la Guyane française :

- Le Surinam est le pays le plus proche floristiquement avec près de 80 p.100 d'espèces communes. Une dizaine d'espèces ne sont signalées que pour ces deux états voisins, dont *Thelypteris holodictya*, *Trichomanes mougeotii* et *Ctenopteris kegeliana* (Kramer, 1974).
- Près des deux tiers des espèces de Guyane française se retrouvent au Guyana (66 p.100), au Venezuela (67 p.100) et au Brésil (61 p.100). La proximité géographique et écologique explique ces fortes affinités.
- Les pays andins ayant une partie amazonienne ont environ 30 p.100 d'espèces communes. (Pérou, Colombie). Il est probable qu'il en est de même avec l'Equateur et la Bolivie, mais les données disponibles sont encore incomplètes. La Bolivie semble, par exemple, nettement sous-échantillonnée. Lellinger (1975) a calculé que le nombre d'espèces communes entre le Choco (région du nord de la Colombie à l'est des Andes d'une superficie comparable à celle de la Guyane) et la Guyane est de 18 p.100. Ce pourcentage, nettement plus faible que le nôtre est dû au fait que les espèces de Colombie amazonienne ne sont pas prises en compte dans ce travail.
- Le pourcentage d'espèces communes avec les Petites et les Grandes Antilles varie entre 5 et 10 p.100. Ces pays étant bien prospectés, les pourcentages sont assez fiables. Ces faibles affinités sont probablement dues pour une large part à la petite taille des îles des Caraïbes et à leur faible nombre d'espèces de fougères. Kramer (1960) montre cependant que le nombre d'espèces par île n'est pas lié à leur surface mais à leur relief. Néanmoins, ce nombre ne dépasse pas 57 espèces pour Saba, 32 pour Saint-Eustache et 15 pour Saint-Martin. Il est, par contre, de 97 pour Saint-Kitts et de plus de 200 pour La Dominique. Les pourcentages sont du même ordre avec les pays centre-américains. Mais, dans cet isthme, les données utilisées sont encore trop fragmentaires pour pouvoir conclure.
- Les autres pays voient leur pourcentage passer en-dessous de 5 p.100. Il s'agit de l'Argentine, pays du cône sud et du Paraguay qui se rattache au Brésil méridional.

En conclusion, la flore ptéridologique guyanaise est avant tout une flore continentale du nord-est de l'Amérique du Sud, avec des affinités andines.

2 - Le Surinam

Le Surinam compte 287 espèces (286 pour Kramer, 1974). Neuf espèces paraissent endémiques, ou du moins ne sont pas citées de manière incontestable pour un autre pays. Il s'agit de *Adiantum tripteris*, *Ctenopteris staheliana*, *Notholaena solitaria* et *Selaginella caudorrhiza* entre autres (Kramer, communication orale).

La flore ptéridologique du Surinam est plus proche de celle du Guyana (74 p.100) et de celle du Venezuela (70 p.100) que de celle du Brésil (60 p.100). Mais, c'est avec la Guyane que les relations sont les plus fortes (80 p.100). Les affinités avec les pays andins sont de 29 p.100 (Pérou et Colombie).

3 - Le Guyana

Le Guyana est le pays le plus riche avec 43 espèces probablement endémiques.

La flore du Guyana présente une plus forte originalité que les deux autres pays du plateau des Guyanes. C'est avec le Venezuela que les relations sont les plus fortes (67 p.100), puis avec le Surinam (64 p.100), la Guyane (58 p.100) et le Brésil (53 p.100). Les affinités avec les pays andins sont de 25 à 30 p.100. L'endémisme important au Guyana explique cet aspect.

4 - Conclusion

Les affinités floristiques entre pays, bien que dépendant en grande partie de leur proximité géographique, révèlent cependant des points particuliers. Ainsi, le Venezuela semble être, de par sa richesse en ptéridophytes (427 espèces), le pôle principal de diversification pour le nord de l'Amérique du Sud. Tous les pays voisins ont plus de 60 p.100 d'espèces communes avec lui, voire même 70 p.100 pour les Guyanes, la Colombie et les pays andins.

Au contraire, les affinités des divers pays avec le Guyana sont nettement plus faibles. Mis à part la Guyane (66 p.100) et le Surinam (74 p.100), les autres pays ont environ une espèce sur deux de commune avec lui : Brésil (53 p.100), Venezuela (52 p.100). A noter cependant une plus forte proximité avec le Pérou (64 p.100) et la Colombie (63 p.100).

La Guyane française et le Surinam ont des comportements très proches. Tout au plus pourrait-on affirmer que le Surinam est un peu plus proche de la façade nord de l'Amérique du Sud (Colombie, Venezuela, Guyana) que la Guyane française.

La flore ptéridologique des trois Guyanes est endémique à près de 20 p.100, du moins selon notre échantillonnage. En effet, 88 espèces des Guyanes n'ont pas été récoltées dans les pays voisins. Ce taux est relativement élevé pour un secteur continental.

En conclusion, la phytogéographie des ptéridophytes permet de définir un domaine vénézuélo-guyanais comprenant 457 espèces, avec près de 200 espèces exclusives. Ce domaine correspond à l'aire géographique secondaire du Guayanais de Tryon (1972). Il peut être subdivisé en trois secteurs :

- le secteur vénézuélien très riche en espèces (427) ;
- le secteur du Guyana, principalement autour du Mont Roraima, très original (333 espèces dont 55 rares ou absentes des pays voisins). Ce secteur est notable pour son endémisme élevé également pour les phanérogames ;
- le secteur surinamo-guyanais de 351 espèces comprenant 213 espèces communes et environ 36 espèces plus ou moins exclusives.

Le secteur surinamo-guyanais se subdivise probablement en plusieurs sous-secteurs qu'il est difficile de préciser car les spécimens surinamiens ne sont pas actuellement localisés dans la banque de données. Tout au plus, en Guyane, il est possible de tracer quelques districts :

- le district littoral ;
- le district de Saül ;
- le district des inselbergs du sud ;
- le district de Paul-Isnard.

CONCLUSION

Le peuplement ptéridologique de la Guyane n'est pas homogène. Il présente des zones de forte diversité spécifique (Saül, Kaw, Paul-Isnard, le Sud) et des zones de faible diversité. Le substrat, le climat et la géomorphologie expliquent ces variations.

Les forêts de basse et de moyenne altitude, les forêts submontagnardes sont plus riches en fougères que les forêts marécageuses, ripicoles, inondables, sur sable blanc ou sur cuirasses latéritiques. Les savanes, les groupements secondaires, les formations rudérales et les bords de mer sont très pauvres en espèces.

Le centre de la Guyane, autour de Saül, possède la flore ptéridologique la plus originale. La région de la Montagne de Kaw est assez banale par rapport à la façade nord de l'Amérique du Sud. La région de Paul-Isnard est bien représentative de la flore du plateau des Guyanes. Le sud a des relations floristiques avec l'ensemble des pays du nord de l'Amérique du Sud.

La Guyane appartient à un secteur guyano-surinamien. Associé au secteur du Guyana et au secteur vénézuélien, il forme le domaine vénézuélo-guyanais.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient MM. K.U. Kramer, Professeur à l'Université de Zurich, J.-J. de Granville, responsable du Laboratoire de Botanique du Centre ORSTOM de Cayenne et H. Brisse, de l'Université d'Aix-Marseille III pour les observations et compléments apportés à cette note.

BIBLIOGRAPHIE

- ALSTON A.H.G., JERMY A.C. & RANKIN J.M., 1981 - The genus *Selaginella* in tropical South America. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.*, 9(4) : 233-330.
- BLANCANEAU B., 1978 - *Pédologie*. Planche 10. Atlas des Départements d'Outre-Mer IV, La Guyane. CEGET-ORSTOM.
- CHOUBERT B., 1978 - *Géologie*. Planche 4. Atlas des Départements d'Outre-Mer IV, La Guyane. CEGET-ORSTOM.
- CREMERS G., 1991 - Modes de répartition des Ptéridophytes de Guyane française. *C. R. Soc. Biogéographie*, 66 (1) : 27-42 (1990).
- CREMERS G., FEUILLET C., GRANVILLE J.-J. de & HOFF M., 1988 - Code floristique des Ptéridophytes de Guyane française. Séminfor 1. Coll. Colloques et Séminaires, Ed. de l'ORSTOM, PARIS : 137-144.
- CREMERS G., FEUILLET C., GRANVILLE J.-J. de & HOFF M., 1988 - *Liste des espèces de Phanérogames et de Ptéridophytes de Guyane française d'après l'Herbier du Centre ORSTOM de Cayenne*. Centre ORSTOM de Cayenne, 54 p.
- CREMERS G. & HOFF M., 199 - *Inventaire taxonomique des Plantes de la Guyane française. I. Les Ptéridophytes*. Secrétariat Faune-Flore, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, 180 p.
- GRANVILLE J.-J. de, 1978 - *Végétation*. Planche 12. Atlas des Départements d'Outre-Mer IV, La Guyane. CEGET-ORSTOM.
- GRANVILLE J.-J. de, 1982 - Rain Forest and Xeric Flora Refuges in French Guiana. In *Biological Diversification in the Tropics*. G. T. PRANCE Ed., Columbia University Press, New York : 159-181.
- HOFF M., CREMERS G., FEUILLET C. & GRANVILLE J.-J. de, 1988 - AUBLET : la Banque de Données de l'Herbier du Centre ORSTOM de Cayenne. Premiers résultats. Séminfor 1. Coll. Colloques et Séminaires, Ed. de l'ORSTOM, PARIS : 145-169.
- HOFF M., CREMERS G., FEUILLET C. & 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.
- HOLTUM R.E., 1986 - Studies in the fern-genera allied to *Tectaria* Cav. V. *Triplophyllum*, a new genus of Africa and America. *Kew Bull.* 41 : 237-260.
- KRAMER K.U., 1957 - A revision of the genus *Lindsaea* in the New World with notes on allied genera. *Acta Bot. Neerl.* 6 : 97-290.
- KRAMER K.U., 1960 - Notes on the Pteridophytes of the Dutch West Indies. *Acta Botanica Neerlandica* 9 : 297-301.
- KRAMER K.U., 1974 - Notes on the Distribution of the Pteridophytes of Suriname. *American Fern Journal*, 64 (4) : 107-117.
- KRAMER K.U., 1978 - The Pteridophytes of Suriname. *Natuurwetensch. Studierkring voor Suriname en de Nederlandse Antillen*, Utrecht n° 93 : 198 p.
- LELLINGER D.B., 1975 - A phytogeographic analysis of Choco Pteridophytes. *Fern Gaz.*, 11 (2 & 3) : 105-114.
- LELLINGER D.B., 1988 - Some New Species of *Campyloneurum* and a Provisional Key to the Genus. *Am. Fern J.* 78 (1) : 14-35.
- MICKEL J.T., 1985 - Trinidad Pteridophytes. *Multigr.*, New York Bot. Garden, 62 p., 49 fig.
- MICKEL J.T. & BEITEL J.M., 1988 - Pteridophyte Flora of Oaxaca, Mexico. *Mém. N.Y.B.G.* 46 : 568 p., 129 fig.
- MORAN R.C., 1986 - The Neotropical Fern Genus *Olfersia*. *Am. Fern J.* 76 (4) : 161-178.
- MORAN R.C., 1987 - Monograph of the Neotropical Fern Genus *Polybotrya* (Dryopteridaceae). *Ill. Nat. Hist. Surv. Bull.* 34 (1) : 1-138.
- OLLGAARD B., 1987 - A revised classification of the Lycopodiaceae s.lat.. *Opera Bot.* 92 : 153-178.
- PROCTOR G.R., 1977 - Flora of the Lesser Antilles Pteridophytes. *Arnold Arb.*, Harvard Univ. 414 p., 65 fig.
- PROCTOR G., 1985 - Ferns of Jamaica. *British Museum (Nat. Hist.)* n° 895, Londres, 631 p., 135 fig.
- SMITH A.R., 1983 - Polypodiaceae - Thelypteridaceae. Flora of Ecuador, vol. 18 : 148 p.
- SMITH A.R., 1985 - Pteridophytes of Venezuela an annotated list. *Multigr.*, Univ. of California, Berkeley, 254 p.
- STOLZE R.G., 1976 - Fern and Fern allies of Guatemala. *Fieldiana, Bot. N.S.*, Vol. 39 : 129 p., 25 fig.
- STOLZE R.G., 1983 - Fern and Fern allies of Guatemala. *Fieldiana, Bot. N.S.*, Vol. 12 : 91 p., 10 fig.
- STOLZE R.G., 1986 - Polypodiaceae - Asplenoideae. Flora of Ecuador. *Fieldiana, Bot.* 29 : 83 p., 4 fig.
- TRYON R.M., 1972 - Endemic Areas and Geographic Speciation in the Tropical American Ferns. *Biotropica* 4 (3) : 121-131.
- TRYON R.M., 1976 - A revision of the genus *Cyathea*. *Contrib. Gray Herb.* 206 : 19-101.
- TRYON R.M., 1989 - Pteridophytes. In : *Tropical Rain Forest Ecosystems*. H. LIETH & M.J.A. WERGER Ed. Elsevier Science Publishers B.V. Amsterdam : 327-337.
- TRYON R.M. & TRYON A.F., 1982 - Fern and allied plants, with special reference to tropical America. Springer Verlag, New York, 857 p.
- TRYON R.M. & STOLZE R.G., 1989 Pteridophyta of Peru. Part 1. 1. Ophioglossaceae - 12. Cyatheaaceae. *Fieldiana, Bot.* n° 20 : 145 p., 24 fig.

Commentaire concernant les cartes 1 à 3

Le quadrat fait 9,2 km de hauteur et 5,5 km de largeur, soit environ 50 km².

Signification des chiffres et des lettres

I à 9 : 1 à 9 informations par quadrat.			K : 200 à 299 information par quadrat		
A : 10 à 19	"	"	L : 300 à 399	"	"
B : 20 à 29	"	"	M : 400 à 499	"	"
C : 30 à 39	"	"	N : 500 à 599	"	"
D : 40 à 49	"	"	O : 600 à 699	"	"
E : 50 à 59	"	"	P : 700 à 799	"	"
F : 60 à 69	"	"	Q : 800 à 899	"	"
G : 70 à 79	"	"	R : 900 à 999	"	"
H : 80 à 89	"	"	S : 1000 à 1999	"	"
I : 90 à 99	"	"	T : 2000 à 2999	"	"
J : 100 à 199	"	"	etc.		

L'information est différente selon les cartes. C'est tantôt :

- une localité pour la carte 1 ;
 - un spécimen pour la carte 2 ;
 - une espèce par localité pour la carte 3.
-