

# PHYTOGÉOGRAPHIE TROPICALE RÉALITÉS ET PERSPECTIVES

Éditeurs scientifiques  
**Jean-Louis GUILLAUMET**  
**Monique BELIN**  
**Henri PUIG**



Actes du colloque international  
de Phytogéographie tropicale,  
en hommage au professeur  
Raymond SCHNELL.  
Paris, du 6 au 8 juillet 1993

Actes du colloque international de Phytogéographie tropicale,  
en hommage au professeur Raymond SCHNELL.  
Paris, du 6 au 8 juillet 1993

# **PHYTOGÉOGRAPHIE TROPICALE**

## **RÉALITÉS ET PERSPECTIVES**

Éditeurs scientifiques  
**Jean-Louis GUILLAUMET**  
**Monique BELIN**  
**Henri PUIG**

---

**ORSTOM éditions**  
INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION  
Collection **COLLOQUES et SÉMINAIRES**  
PARIS 1996

La loi du 1<sup>er</sup> juillet 1992 (code de la propriété intellectuelle, première partie) n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article L. 122-5, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans le but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1<sup>er</sup> de l'article L. 122-4). Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon passible des peines prévues au titre III de la loi précitée.

## SOMMAIRE

Sommaire.....	3
Avant-propos .....	5
Allocution du professeur Edouard BOURREAU .....	7
Réponse du professeur Raymond SCHNELL.....	9
W. BARTHLOTT, S. POREMBSKI, J. SZARZYNSKI, and J. P. MUND - Phytogeography and Vegetation of Tropical Inselbergs.....	15
P. BLANC - Disjonctions et singularités dans les flores hygrophiles de sous-bois en Afrique.....	25
P. COUTERON - Les secteurs intermédiaires entre domaines soudanien et sahélien en Afrique occidentale. Simples transitions ou réalité à part entière ?.....	39
G. CREMERS et M. HOFF - Biodiversité, phytogéographie des ptéridophytes guyanaises.....	51
A. DEJEAN et C. DJIETO-LORDON - Les relations entre <i>Scaphopetalum thonneri</i> (de Wildeman et Durand) (Sterculiaceae) et les hôtes de ses domaties.....	65
O. DELANOË - Phytogéographie et organisation de la diversité génétique dans le genre <i>Passiflora</i> .....	77
B. de FOUCAULT - Notes analytiques et comparatives sur la végétation tropicale observée en Thaïlande et en Malaisie du Nord .....	87
J.- J. de GRANVILLE, G. CREMERS et M. HOFF - L'endémisme en Guyane française.....	101
D. GUILLEMYN, H. PUIG et F. BLASCO - Phytogéographie de l'Afrique, une approche écologique ....	115
P. JAEGER - Sur la flore et la végétation du mont Loma, Sierra Leone.....	125
T. JAFFRÉ - Étude comparative des formations végétales et des flores des roches ultramafiques de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions tropicales du monde.....	137
F. KAHN - Richesse en genres et en espèces de palmiers des forêts amazoniennes.....	151
S. LAMOTTE - Existe-t-il une divergence de formes et de processus entre l'équateur et les hautes latitudes? Regard sur la géomorphologie et la végétation des milieux alluviaux.....	161
A. LE THOMAS - Implication d'une analyse cladistique dans l'histoire géographique des Annonaceae, famille d'Angiospermes primitives .....	171
A.M. LOUIS et J. FONTES - Richesse floristique et biodiversité des forêts du Gabon. Exemple de la forêt littorale .....	181
F. MALAISSE - Endémisme, biodiversité et spéciation dans le centre « domanial » d'endémisme shabo-zambien : remarques préliminaires .....	193
G. MAURY-LECHON - Adaptations naturelles du passé et « inductions expérimentales » du présent face aux modifications récentes des milieux chez les arbres forestiers tropicaux de valeur : cas des Dipterocarpaceae asiatiques .....	205
W. MORAWETZ and P. KRÁGEL - Computer-Aided Comparative Chorology of Neotropical Plants ....	217
J.- P. PASCAL et B. R. RAMESH - Une base de données sur la distribution des espèces arborescentes, de basse et moyenne altitude, endémiques des Ghâts occidentaux (Inde) : un outil pour les études régionales de phytogéographie et pour la conservation .....	231
M.- F. PASSINI - Les pins mexicains de la sous-section <i>Cembroides</i> Englem : distribution, cycle et phénologie, pollen .....	243
S. POREMBSKI, J.- P. MUND, J. SZARYNSKI and W. BARTHLOTT - Ecological Conditions and Floristic Diversity of an Inselberg in the Savanna Zone of Ivory Coast: Mont Niangbo .....	251

M.- F. PRÉVOST et D. SABATIER - Variation spatiale de la richesse spécifique du peuplement arboré en forêt guyanaise .....	263
M. H. de QUIEROZ - Contribution à l'étude des changements récents de la végétation dans la région de la forêt ombrophile dense à Santa Catarina, Brésil.....	279
B. ROLLET - Réflexions sur l'incidence des procédures d'observation en régions tropicales.....	293
A. ROUSTEAU - Structure, flores, dynamiques : réponses des forêts pluviales des Petites Antilles aux milieux montagnards.....	307
K. RUOKOLAINEN - Ferns and Melastomataceae as Indicators of Phytogeographic Patterns in Amazonia.....	323
H. TUOMISTO - Habitat Diversity and the Distribution of Species in Rain Forests of Peruvian Amazonia .....	345
R. S. A. R VAN ROMPAEY et R. A. A. OLDEMAN - Analyse spatiale du gradient floristique arborescent dans les forêts de plaine du S-E Liberia et S-O Côte d'Ivoire .....	353
J. VASSAL - Un exemple de biodiversité : le genre <i>Acacia</i> subgen. <i>Heterophyllum</i> .....	365
G. WILLIAMS-LINERA - Variation in Tree Species Structure, Composition and Phytogeographical Affinities of the Cloud Forest along an Altitudinal Gradient in Veracruz, Mexico .....	379

## AVANT-PROPOS

Les Actes du colloque international de Phytogéographie tropicale sont publiés pour l'essentiel (30 communications) dans le présent volume de la collection « Colloques et Séminaires » éditée par l'ORSTOM (Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération).

Les treize communications plus spécifiquement ethnobotaniques ont été publiées dans le JATBA (Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique appliquée, revue d'Ethnologie) vol. XXXVII (1994).

Les quinze communications relevant de la chorologie sont parues dans les mémoires de la société de Biogéographie, 3<sup>e</sup> série, n° 4 (1994).

Ce colloque, organisé par le laboratoire de Botanique tropicale (université Pierre et Marie Curie - Paris VI), et l'unité de recherche « Diversité biologique et Systèmes forestiers » de l'ORSTOM, n'aurait pu avoir lieu sans la participation financière des organismes suivants :

L'université Pierre et Marie Curie  
(Laboratoire de Botanique tropicale,  
Vice-présidence Recherche,  
Direction Information et Communication,  
UFR Sciences de la Vie)

L'ORSTOM  
(Département Milieux et Activité agricole,  
Commission des Sciences végétales)

La CEE  
(DG.11, B4, Forêts tropicales)

Le CNRS  
(Programme Environnement)

L'UNESCO  
(Division Sciences écologiques)

L'ACCT  
(Agence de Coopération culturelle et technique)

Le ministère de la Recherche

La fondation Yves Rocher

Ce colloque est dédié au professeur Raymond SCHNELL  
dont nous avons célébré les 80 ans en juillet 1993.



ALLOCUTION DU PROFESSEUR ÉDOUARD BOUREAU, MEMBRE DE L'INSTITUT,  
LUE PAR LE PROFESSEUR PAUL OZENDA, MEMBRE DE L'INSTITUT

Mesdames, Messieurs, Chers Collègues,

J'ai le privilège d'avoir à dire quelques mots sur mon confrère et vieil ami, le professeur Raymond SCHNELL.

C'est pour moi en effet, un grand honneur, car le connaissant depuis de nombreuses années, j'ai toujours apprécié sa grande compétence scientifique, son honnêteté, son extrême modestie, sa bonté et sa gentillesse.

Issu d'une vieille famille strasbourgeoise, Raymond SCHNELL est né en 1913 à Nancy, ville où bon nombre de familles alsaciennes s'étaient installées. Il fait ses études d'abord à Strasbourg au lycée Fustel de Coulanges puis à la faculté des sciences où il suit les cours de botanique de CHERMEZON, HOUARD et MARESQUELLE.

Après deux années passées dans l'enseignement secondaire, il est en 1941 assistant à la faculté des sciences de Strasbourg alors repliée à Clermont-Ferrand.

En cette année 1941, une mission organisée sous le patronage de l'Institut français d'Afrique noire (IFAN), que dirige de façon éminente le professeur Théodore MONOD, lui ouvre le monde fascinant des tropiques.

Sa présence en Afrique, prévue pour six mois, se prolonge pendant quatre ans. Lors de ce séjour, il dirige à Conakry le centre local de Guinée de l'IFAN et dans la presqu'île du Boulbinet, il trace un jardin botanique.

1945 : de retour en Europe, il retrouve son poste d'assistant à la faculté des sciences de Strasbourg.

1946 : il est assistant à la faculté des Sciences de Paris.

Mai 1949 : il soutient une thèse de doctorat d'État sur le peuplement végétal des Monts Nimba en Guinée.

Cette étroite chaîne montagneuse qui culmine à 1 750 m et se prolonge au Liberia, présente sur ses crêtes de vastes savanes montagnardes renfermant quelques orophytes. On peut penser que ces formations herbeuses doivent leur extension aux feux qui ont élargi des clairières édaphiques originelles, refuge des orophytes prairiaux.

R. SCHNELL étendit par la suite ses investigations aux autres massifs ouest-africains (comme le Fouta-Djallon), où selon un gradient climatique (avec une pluviosité décroissante du Sud au Nord), on voit une variation de la forêt montagnarde à *Parinari excelsa* et de la flore orophile prairiale.

Maître de conférences en province de 1952 à 1958, il étudie avec ses élèves l'action morphogène sur les plantules de diverses substances comme l'acide 2-4-Dichlorophénoxyacétique.

1958 : maître de conférences à Paris, il enseigne dans un troisième cycle de Botanique tropicale que notre regretté ami le professeur G. MANGENOT venait de créer.

C'est alors que s'ouvre une large période de recherches sur la végétation tropicale.

Une mission au Brésil, effectuée dans le cadre de la coopération franco-brésilienne, lui donne l'occasion d'établir des contacts avec les milieux scientifiques brésiliens et d'étudier sur place les divers types de végétation.

Dans la région de São-Paulo, ville où il donna à l'université un enseignement de phytogéographie tropicale, il peut voir les reliques de forêts et les enclaves de « cerrado ». Il va jusque dans le Sud brésilien à Campos de Jordão où subsistent des restes des forêts primitives d'*Araucaria*.

Partant vers le Nord du Brésil il voyage en Amazonie : Belém, Santarem avec ses énigmatiques clairières apparentées aux « cerrados », et vers Manaus.

Un séjour dans la région de Recife lui permet de voir pendant un long trajet la caatinga de l'État de Pernambuco et divers autres types de végétation.

1959 : il préside les jurys d'examens en Indochine. C'est pour lui l'occasion de visiter les divers types de végétation : mangroves, forêts denses souvent dégradées, forêts claires, forêts montagnardes.

Tous ces voyages ont permis au professeur SCHNELL d'avoir une vue plus large, plus complète de la végétation tropicale et de ses variantes selon les continents, en fonction des flores qui s'y sont établies au cours des époques géologiques.

C'est ainsi qu'il a pu établir une synthèse remarquable dont les premiers volumes ont paru sous le titre « Introduction à la Phytogéographie des pays tropicaux » (1970-1971) et furent suivis ensuite par quatre autres volumes.

Parallèlement, Raymond SCHNELL dirige de jeunes chercheurs qui travaillent surtout sur le terrain (Congo, Cameroun, etc.). D'autres étudient sous sa direction des problèmes de morphologie des glandes foliaires, des « acarodomaties ». Il examine les curieuses structures des myrmécophytes, la polarité des feuilles.

Cela l'a conduit à la question du gradient morphologique de la feuille. Ce dernier peut être selon lui, confronté avec celui qui existe, chez la tige, pour chaque entre-nœud ; la tige ayant une croissance continue, le gradient de chacun de ses entre-nœuds se traduit par une croissance rythmique des axes (flush). Ces considérations sont applicables à certaines cavités des plantes myrmécophiles.

C'est le cas des poches à fourmis de la base des limbes (chez les Mélastomacées par exemple), ou des cavités à fourmis de la base des entre-nœuds chez les *Cuviera* (Rubiaceées) aboutissant à une croissance par flush.

Les mérites scientifiques du professeur SCHNELL se trouvent dans un fait essentiel : toute son œuvre phytogéographique est fondée sur ses propres observations.

Il a parcouru la planète dans tous les sens et c'est alors qu'il a pu avoir de la flore une conception originale strictement personnelle.

Les vacances universitaires sont toujours pour lui l'occasion de visiter des régions diverses et de vérifier ses résultats : Guyane (1961) ; Côte d'Ivoire (1971-1972) ; Congo (1972-1973) ; Cameroun (1976) ; Pérou et Bolivie (1977) ; Mexique (1977) ; Brésil (1978), lors du 2<sup>e</sup> congrès latino-américain de Botanique, (1978) ; Venezuela et Colombie (1978) ; Australie (1981) ; Afrique du Sud (1982) ; Guinée (1983).

Tel est, trop rapidement esquissé, le tableau des brillantes recherches de Raymond SCHNELL.

On ne peut qu'admirer ses travaux aussi variés dans les différents domaines de la biologie végétale et, sa modestie devrait-elle en souffrir, on peut dire qu'il fait grand honneur à notre pays.



## RÉPONSE DU PROFESSEUR RAYMOND SCHNELL

Mesdames, Messieurs,

Je remercie très vivement Monsieur le professeur OZENDA, de l'Académie des sciences, pour les paroles élogieuses et gentilles qu'il vient de prononcer.

Je remercie également Monsieur le professeur BOUREAU, de l'académie des Sciences, qui devait être parmi nous aujourd'hui. Ne pouvant venir pour des raisons de santé, il a tenu à nous envoyer un message, dont nous a fait part M. OZENDA.

Je tiens aussi à remercier les personnalités qui ont bien voulu honorer ce colloque de leur patronage ou de leur présence. Je remercie Monsieur le président de l'ORSTOM, et Monsieur le directeur des Affaires internationales de l'université Pierre et Marie Curie.

J'exprime ma reconnaissance aux organisateurs de ce colloque, qui ont eu la gentillesse d'associer à ce colloque mon nom. Mon nom et mon âge. J'y suis très sensible.

Et, comme il se doit, je remercie les collègues et amis qui ont eu la tâche d'assurer l'heureuse réalisation de ce colloque. ✓

Je suis heureux de voir que les participants sont venus nombreux à ce colloque. Je leur souhaite à tous la bienvenue. Leur présence atteste la vitalité de la Phytogéographie tropicale, - avec ses diverses polarités - chorologie, écologie, histoire des flores, etc.

Je me réjouis aussi de voir ici rassemblés bon nombre de ceux qui ont jadis suivi nos enseignements de botanique tropicale ou travaillé dans le cadre de notre laboratoire. Cela me fait un grand plaisir de les voir et je leur sais gré d'être venus, parfois de loin.

Il me reste à souhaiter à tous un excellent colloque. J'adresse à tous mes vœux les plus amicaux.

Je me réjouis de ce colloque. Ce colloque vient à son heure. A l'époque moderne s'imposent de plus en plus des contacts entre les laboratoires, entre les idées. Les colloques en sont l'expression.

Multiplés sont les colloques et congrès. Les uns ouverts à toute la botanique, - dans le sens large de ce mot. Les autres plus spécialisés. Il y a eu les congrès internationaux de botanique, les congrès latino-américains de botanique, le colloque de Kandy (UNESCO), les colloques de Yangambi et de Ndola. Les faits phytogéographiques, les faits tropicaux ont été maintes fois évoqués dans ces colloques.

Mais je ne crois pas qu'il y ait eu beaucoup de colloques ayant pour titre explicite la phytogéographie des pays tropicaux. C'est dire tout l'intérêt, et la signification - du colloque qui s'ouvre maintenant.

La phytogéographie est évidemment une science de synthèse. Son double objet, - la flore et la végétation, - implique qu'elle fasse appel à des disciplines variées, - qui, au cours de leur évolution historique, sont progressivement devenues, à des degrés divers, des sciences à part entière.

Son aspect chorologique implique évidemment une base systématique, indispensable à l'étude des aires. L'interprétation des aires suppose un appel à la paléobotanique, à la géophysique. Bien des répartitions s'éclairent grâce à la tectonique des plaques.

Je pense notamment à l'histoire des flores africaines. Se basant sur les faits chorologiques actuels, CHRIST, en 1892, avait formulé sa théorie de l'ancienne flore sèche africaine non tropicale. Les bruyères abondent en Afrique du Sud, et se retrouvent sur les montagnes d'Afrique orientale, et même sur certaines montagnes d'Afrique occidentale. Cette répartition ne peut s'expliquer que par une aire ancienne continue, réalisée sous un climat différent. Mais à l'époque de CHRIST, il n'était pas possible d'en dire plus. Où étaient alors les flores tropicales ?

C'est ici qu'intervient la paléobotanique.

Des travaux paléobotaniques, et particulièrement ceux du professeur BOUREAU et de ses collaborateurs, notamment P. LOUVET, ont montré qu'à l'Eocène existait en Afrique du Nord une flore tropicale forestière. Les espèces ont été identifiées grâce à leur bois. Il s'agit donc d'identifications solides.

De même des travaux anglais ont montré qu'à l'Eocène la région de Londres avait une flore tropicale.

On peut donc penser qu'à cette époque la bande tropicale se trouvait alors dans des régions actuellement bien plus au nord, en raison du déplacement des plaques.

Les affinités floristiques entre l'Afrique et l'Amérique, qui sont importantes, ont suscité bien des hypothèses.

Déjà ENGLER avait suggéré des connexions anciennes entre le Nouveau Monde et l'Ancien. On a par la suite imaginé des liaisons terrestres, des ponts, des voies de migration. On a pensé à la connexion afro-brésilienne postulée par la théorie de WEGENER. Mais cette connexion s'est rompue au Crétacé. Trop tôt. Les Angiospermes n'existaient pas encore.

Les reconstitutions des mouvements des plaques continentales ont montré qu'il subsistait, à l'Eocène, une connexion nord-atlantique entre le Nouveau Monde et l'Ancien. Les migrations végétales ont donc pu se faire par cette voie.

De tels faits illustrent les bases pluridisciplinaires des faits biogéographiques, phytogéographiques notamment.

Nous venons d'évoquer le lien entre la chorologie actuelle, la paléobotanique et la géophysique.

Un autre versant de la phytogéographie a pour objet les groupements végétaux. Cet aspect implique des bases climatiques, édaphiques, anthropiques. Autrement dit, l'écologie est un des piliers de la phytogéographie.

On pourrait multiplier ces exemples.

DE MARTONNE a dit : « la géographie est une science de synthèse ». Il en est de même de la phytogéographie. Le botaniste belge de WILDEMAN avait dit : « la phytogéographie est une science de synthèse ».

Nous arrivons ainsi à l'interconnexion qui existe entre les diverses sciences. La morphologie s'interpénètre avec la phytogéographie et l'écologie. Dans le désert du Karoo il y a de nombreuses plantes charnues, appartenant à des familles très différentes. Tout le problème de la xéromorphie, et de la biogéographie des régions arides, rejoint ainsi la morphologie. Il rejoint aussi la physiologie.

Notre colloque a pour titre la phytogéographie tropicale. Les tropiques ont en effet leur profonde spécificité.

Il y a des familles tropicales, des genres tropicaux. Les affinités floristiques sont parallèles à l'équateur. Il y a bien plus de parenté entre les flores tropicales d'Afrique et d'Amérique qu'il n'y en a entre les flores tropicales et les flores tempérées des mêmes continents.

Mais il y a aussi les faits climatiques. L'absence d'hivers entraîne une physiologie différente. La vernalisation par le froid, courante en pays tempérés, ne se retrouve pas ici. Pensons aussi à la photopériode souvent quasi constante. Que deviennent les notions physiologiques classiques de jour court et de jour long - notamment pour la mise à fleurs ? Si la botanique était née sous les tropiques, bien des données classiques eussent été autres.

Et ceci me permet d'évoquer quelques souvenirs.

D'abord des souvenirs lointains.

Je pense d'abord à mes débuts en morphologie causale, dans le laboratoire du professeur MARESQUELLE.

Je pense aussi à mes débuts tropicaux, grâce à une mission organisée par l'Institut d'Afrique, alors dirigé par le professeur Théodore MONOD.

Je pense aussi à ma venue à Paris, à mes contacts utiles avec le Muséum, notamment avec le professeur CHEVALIER, explorateur de l'Afrique.

La botanique tropicale a eu enfin son essor dans l'université, grâce à la création du 3<sup>e</sup> cycle de botanique tropicale, par le professeur MANGENOT.

Le contact avec tous ces maîtres fut profondément enrichissant.

Ainsi le travail scientifique se réalise selon une chaîne, dont les maillons sont constitués par les apports convergents de chacun, avec sa polarité propre, - chaîne qui se poursuit de génération en génération.

## Publications de R. Schnell

Flexions pathologiques des rameaux d'épicéa (*Rev. Gén. Bot.*, 1936, p. 569-589).

En collaboration avec H.J. MARESQUELLE : Étude expérimentale des phases de l'action cécidogène dans une galle (*C.R. Acad. Sci.*, 1936, p. 270-272).

Pousses en rosette à feuilles aplaties chez l'Epicéa (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1938, 85, p. 214-219).

Les divers degrés de l'action cécidogène d'un insecte, *Adelges abietis* (*Bull. Soc. Linn. Lyon*, 1938, 7, p. 201-202).

Variations de la forme du limbe chez les pousses normales de l'Epicéa (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1938, 85, p. 363-365).

Raccourcissement du limbe de l'épicéa par une action parasitaire très faible (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1938, 85, p. 382-84).

Observations sur deux balais de sorcière de l'Epicéa (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1939, 86, p. 318-323).

La polycladie chez le balai de sorcière du pin maritime (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1939, 86, p. 393-395).

Régénération d'un rameau sectionné chez le pin maritime (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1940, 87, p. 72-74).

Les inhibitions de l'allongement chez les organes végétaux et quelques-unes de leurs causes (*Bull. Soc. Linn. Lyon*, 1940, 9, p. 1-5).

Réaction cicatricielle et inhibition de l'allongement chez *Aster amellus* à la suite d'une blessure profonde de la région terminale (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1940, 87, p. 120-122).

L'aplatissement dorso-ventral du limbe chez l'Epicéa et sa signification (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1941, 88, p. 676-680).

Dimensions des pousses et gradient axial chez *Picea excelsa* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1941, 88, p. 812-815).

Inhibitions de l'allongement à la suite de traumatismes (*Bull. Soc. Hist. Nat. Auvergne*, 1941, 7, p. 117-122).

Structure d'ombre et de soleil chez l'Epicéa (*Bull. Soc. Linn. Lyon*, 1942, 11, p. 22-27).

Rôle du cotylédon dans les corrélations chez la plantule de pois (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1942, 89, p. 5-7).

A propos des galles (*Notes africaines*, Dakar, 1943, 18, p. 9-10).

L'action de l'homme sur la végétation dans la région des monts Nimba et du massif de Dans (Afrique occidentale française) (*Bull. Soc. Hist. Nat. de l'Afrique du Nord*, 1944, 35, p. 111-115).

Découverte de *Olea guineensis* HUTCH. et C.A. SMITH (*O. hochstetteri* A.CHEV.) dans le massif du Ziama (Guinée française) (*Notes Africaines*, Dakar, 1945, 28, p. 23).

Note sur le palmier à huile, sa répartition et sa dissémination dans la région forestière (*Notes afr.*, 1945, 28, p. 23).

La première réserve naturelle intégrale de l'Afrique occidentale française, le massif des monts Nimba (*Notes africaines*, 1945, 36, p. 1-4).

Note sur le peuplement végétal des montagnes de l'Afrique occidentale, et particulièrement du massif du Nimba (*Conférence intern. des Africanistes de l'Ouest*, Dakar, 1945, publié - 1950, 1, p. 496-504).

Sur quelques cas d'hétérophyllie chez des plantes tropicales (*Conf. intern. Afric. Ouest*, Dakar, 1945, [1950], 1, p. 505-510).

Note préliminaire sur le modelé latéritique des monts Nimba et son rôle écologique (*C. R. Soc. Biogéogr.*, Paris, 1945, p. 1-4, 4 fig.).

Note préliminaire sur les sols des monts Nimba dans leurs rapports avec la végétation (*C.R. Acad. Sci.*, 222, 1945, p. 807-808).

La forêt montagnarde des massifs quartzitiques du Nimba et du Simandou (Guinée Française) (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1945, 92, p. 175-179, 1 fig.).

Sur l'origine des savanes de la région des monts Nimba (Guinée française) (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1945, 92, p. 175-179, 1 fig.).

Sur l'origine des savanes de la région des monts Nimba (Guinée française) (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1945, 92, p. 249-251, 1 fig.).

Structure et évolution de la végétation des monts Nimba en fonction du modelé et du sol (*Bull. Institut français d'Afr. noire*, Dakar, 1945, p. 80-100, 2 fig.).

Observations préliminaires sur les sols des monts Nimba et du massif du Simandou (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 1945, 35, p. 161-167, (2 fig.).

Note préliminaire sur la végétation des monts Nimba (Afrique occidentale française) (*Bull. Soc. Linn. Lyon*, 1946, 6, p. 63-66, 1 fig.).

Le massif des monts Nimba, première réserve naturelle intégrale de l'Afrique occidentale française (*L'Agronomie tropicale*, Paris, 1946, 3-4, p. 159-161).

Découverte du *Polypodium cosorum* BAKER dans les forêts montagnardes du Nimba et du Ziama (Guinée française) (*Notes afric.*, 1946, 30, p. 20-21).

Sur quelques plantes à usage religieux de la région forestière d'Afrique occidentale (*J. Soc. Africanistes*, 1946, 16, p. 29-38, 1 fig.).

Remarques sur le peuplement forestier de la région montagneuse du haut Cavally et du massif des Dans (*Farm and Forest*, Ibadan, 1946, 6, 1).

En collaboration avec P. JAEGER : Quelques herborisations dans la péninsule du Cap-Vert (*Notes afric.*, 1947, 35 p. 19-23).

En collaboration avec Ch. KILLIAN : Contribution à l'étude des formations végétales et des sols humifères correspondants des massifs du Benna et du Fouta-Djallon (Guinée française) (*Revue canadienne de Biologie*, Montréal, 1947, 6, 3, p. 379-435).

Note sur les îlots forestiers reliques de la basse Guinée française (*C.R. Acad. Sci.*, 1947, 223, p. 254-255).

En collaboration avec M. L. TARDIEU-BLOT : Contribution à l'étude des Ptéridophytes de l'Afrique occidentale française (*Rev. Gén. Bot.*, 1947, 54, p. 461-505, 2 fig.).

Description de quelques galls d'Eriophyides recueillies en Afrique occidentale (*Conf. afric. Ouest*, Bissao, 1947 ; Lisbonne, 1950, vol. II, P. 321-333, 5 fig.).

Esquisse de la végétation côtière de la basse Guinée française (*Ibidem*, p. 201-214, 1 fig.).

Quelques observations sur la reconstitution de la forêt dense en Afrique occidentale (*Ibidem*, p. 243-245).

Observations sur trois cas de fasciation (*Ibidem*, p. 335-338).

Le modelé des monts Nimba (Afrique occidentale française) dans ses rapports avec les sols et l'évolution de la végétation (*Annales de géographie*, 1948, 57, p. 213-218, 3 fig., 2 pl. photo.).

Quelques faits pour une esquisse biogéographique de la forêt dense ouest-africaine (*C.R. Soc. Biogéogr.*, 1948, 212-214, p. 34-38).

Essai de synthèse biogéographique sur la région forestière d'Afrique occidentale (*Notes Afric.*, 1948, 40, p. 29-33 et 37-39).

Note sur la flore montagnarde de l'Ouest africain (*C.R. Acad. Sci.*, 1948, 227, p. 566-568).

Quelques observations sur l'érosion des sols dans la région forestière d'Afrique occidentale (*Notes afric.*, 1948, 40, p. 15-17; bibliographie : p. 37).

Sur quelques cas de dégradation de la végétation et du sol observés en Afrique occidentale (*Conférence africaine des sols*, Goma, 1948; *Bull. Agron. Congo belge*, 1949, p. 1353-1362, 1 fig.).

Observations sur l'instabilité de certaines forêts de la haute Guinée française en rapport avec le modelé et la nature du sol (*Ibidem*, p. 671-676).

Végétation et flore des monts Nimba (Afrique occidentale française) (*L'Année biologique*, 1949, p. 187-198).

Noms vernaculaires et usages indigènes de plantes d'Afrique occidentale (*Etudes guinéennes*, Inst. Fr. Afr. noire, Conakry, 1949, fasc. 4, p. 57-80).

Sur quelques croyances et pratiques ouest-africaines concernant les serpents et les moyens de se protéger de leurs morsures (*J. Soc. Africanistes*, 1949, 19, 11, p. 89-98).

En collaboration avec H.H. Des ABBAYES : Un *Belmontia* (Gentianacée) nouveau de Guinée française (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1949, 96, 7-9, p. 204-205, 1 fig.).

Un *Clematis* nouveau de Guinée française (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1949, 96, 7-9, p. 223-224, 1 fig.).

Etat actuel des recherches sur la végétation de l'Afrique intertropicale française (*Vegetation*, 1949, 1950, 2, p. 331-340).

Plantes nouvelles des monts Nimba (*Revue gén. Bot.*, 1950, 57, p. 278-292, 6 fig.).

Remarques préliminaires sur les groupements végétaux de la forêt dense ouest-africaine (*Bull. Inst. Fr. Afr. noire*, 1950, 12, 2, p. 297-314).

La forêt dense. Introduction à l'étude botanique de la région forestière d'Afrique occidentale (Paris, 1950, 1 volume, 324 p., 13 fig., 6 phot. 16 pl.).

Etudes préliminaires sur la végétation et la flore des hauts plateaux de Mali (Fouta-Djallon) (*Bull. Institut Fr. Afr. noire*, 1950, 12, 4, p. 905-926, 1 fig.).

Contribution préliminaire à l'étude botanique de la basse Guinée française (*Etudes guinéennes*, 1950, 6, p. 31-76).

La Réserve naturelle intégrale des monts Nimba (Afrique occidentale française) (*Revue intern. Bot. Appl. et Agr. Trop.*, 1950, 335-336, p. 514-520, 1 fig.).

Notes et observations sur divers *Strophantus* d'Afrique occidentale (*Rev. intern. Bot. Appl.*, 1950, 30, 337-338, p. 588-603, 3 pl.).

Quelques observations sur la croissance d'arbres plantés à Conakry (*Etudes guinéennes*, Inst. Fr. Afr. N., Conakry, 1950, 6, p. 79-80).

La mangrove, forêt maritime des côtes tropicales (*La Nature*, 1951, 3199, p. 321-323, 1 phot.).

Végétation et flore des monts Nimba (Afrique occidentale française) (*Vegetation*, 1951 1952, 3, 6, p. 349-406).

La végétation forestière de l'Ouest africain (*Symposium de l'AETFAT*, Bruxelles, 1951 ; *Lejeunia*, 1952, 16, p. 11-16, 4 phot.).

Contribution à une étude phytosociologique et phytogéographique de l'Afrique occidentale : Les groupements et les unités géobotaniques de la région guinéenne (*Mém. Inst. Fr. Afr. noire*, 1952, 18, p. 41-234, 20 fig., 18 pl. phot.).

Contribution à l'étude des cécidies de l'Afrique occidentale (*Mémoires Inst. Fr. Afr. noire*, 1952, 18, p. 237-334, 57 fig.).

Végétation et flore de la région montagneuse du Nimba (*Mém. Inst. Fr. Afr. noire*, 1952, 22, 604 p., 42 fig. 50 phot.).

Les forêts primitives de la basse Guinée française (*C.R. Soc. Biogéogr.*, 1952, 248, p. 11-16).

Plantes nouvelles ou peu connues d'Afrique occidentale française (Guinée et Côte d'Ivoire) (*Bull. Inst. Fr. Afr. Noire*, 1953, 15, 1, p. 93-97).

Contribution à l'étude des *Uragoga* de l'Ouest africain (*Bull. Inst. Fr. Afr. Noire*, 1953, 15, 1, p. 98-132).

En collaboration avec H. T. REICHSTEIN, J.V. EUW et R. RICHTER : Die Glykosiden der Samen von *Strophanthus sarmentosus* APDC (*Pharmaceutica Acta Helveticae*, 1953, 28, p. 289-307).

*Sarcophrynium* (Marantacées) ouest-africains (*Bull. Inst. Fr. Afr. Noire*, 1953, 15, p. 1390-1395).

*Tarenna* (Rubiaceées) ouest-africains (*Bull. Inst. Fr. Afr. Noire*, 1954, 16, p. 75-88).

*Icones Plantarum Africanarum* (fasc. I et II, Inst. Fr. Afr. Noire, Dakar, 1953).

Problèmes et réalisations de la protection de la nature en Guinée française (8<sup>e</sup> congrès intern. Botanique, Paris, 1954, section 23, p. 129-131).

Le jardin d'essais de Camayenne et son rôle dans le développement agricole de la Guinée française (*Notes africaines*, Dakar, Institut français d'Afrique Noire, oct. 1956, 72, p. 106-110).

Sur une altération parasitaire du fruit d'un *Desmodium* africain (*Bull. Inst. Fr. Afr. Noire*, 1957, 19, 1, p. 21-23, 1 fig.).

Remarques sur les forêts des montagnes ouest-africaines (Guinée et Côte d'Ivoire) et leur individualisation floristique (*Bull. Jard. Bot. de l'Etat*, Bruxelles, 1957, vol. jubilaire W. ROBYNS, 27, 2, p. 279-287).

Plantes alimentaires et vie agricole de l'Afrique noire. Essai de phytogéographie alimentaire (Paris, 1957, Libr. Larose, 1 volume, 223 p., 29 fig., 16 pl. phot.).

Notes sur les Psychotriées (Rubiaceées) de l'Ouest africain (*Mémoires Inst. Fr. Afr. noire*, 1957, 50, Mélanges biologiques, p. 55-93, fig.).

Notes sur les *Cyanotis* (Commelinacées) de l'Ouest africain (Guinée et Côte d'Ivoire) (*Bull. Inst. Fr. Afr. noire*, 1957, série A, 29, p. 727-750, 5 fig., 9 phot.).

Clef empirique des principales Marantacées ouest-africaines (Guinée, Côte d'Ivoire et territoire limitrophes) (*Bull. Inst. Fr. Afr. Noire*, 1957, série A, 29, p. 1124-1134).

*Icones Plantarum Africanarum* (fasc. V, Inst. Fr. Afr. noire, Dakar, 1960, 24 pl.).

En collaboration avec P. JAEGER - Ombellifères de Guinée française et de Côte d'Ivoire (*Bull. Inst. Fr. Afr. Noire*, série A, 20, 1, 1985, p. 28-38, 1 fig., 3 phot.).

Plantes employées en Afrique occidentale pour se protéger des serpents (*Bull. Inst. Fr. Afr. noire*, série B, 1958, 20, p. 205-214).

Techniques d'herborisation et de conservation des plantes en pays tropicaux (*J. Agric. Trop.*, Paris, 1960, 7, p. 1-48, 9 fig.).

Sur une galle foliaire d'un *Wendlandia* (Rubiaceées) du Cambodge en rapport avec la question des domaties (*J. Agric. Trop.*, 7, 1960 p. 539-559).

Note sur le genre *Cephaelis* et le problème de l'évolution parallèle chez les Rubiaceées (*Bull. Jard. Bot. de l'Etat*, Bruxelles, 1960, 30, p. 357-373, 9 fig.).

Notes sur la végétation et la flore des plateaux gréseux de la moyenne Guinée et de leurs abords (*Rev. Gén. Bot.*, 1960, 67, p. 325-399, 14 fig., 6 pl. phot.).

Contribution à l'étude botanique de la chaîne de Fon (Guinée) (*Bull. Jard. Bot. de l'Etat*, Bruxelles, 1961, 31, p. 15-54, 11 fig.).

Le problème des homologues phytogéographiques entre l'Afrique et l'Amérique tropicales (*Mémoires Muséum national d'histoire naturelle*, Paris, Nouv. série, Botanique, 1961, 11, 2, p. 137-242, 17 fig., 22 pl. phot.).

Remarques préliminaires sur quelques problèmes phytogéographiques du Sud-Est asiatique (*Rev. Gén. Bot.*, 1962, 69, p. 301-366, 6 fig., 7 pl. phot.).

En collaboration avec R. DAUPHIN : Développement d'une vigne non fonctionnelle chez *Vicia faba* L. sous l'action de l'acide 2-4 dichlorophénoxyacétique (*J. Agric. Trop.*, 1962, 9, p. 423-430).

- Convergences hétéroplastiques, inductions morphogènes et caractères taxinomiques (*Adansonia*, série 2, 1963, 3, p. 354-357).
- En collaboration avec G. CUSSET : Remarques sur la structure des plantules de Podostémocées (*Adansonia*, série 2, 1963, 3, p. 364-367, 6 fig., 3 phot.).
- Le problème des acarodomaties (*Marcellia*, 1963, 31, 2, p. 95-107, 1 fig.).
- Organes marginaux et organes portés par la surface du limbe (*Colloque de Morphologie*, Strasbourg, 1963; *Mém. Soc. Bot. Fr.*, 1963, p. 104-108, 1 fig.).
- En collaboration avec G. CUSSET et Mlle M. QUENUM : Contribution à l'étude des glandes extra-florales chez quelques groupes de plantes tropicales (*Rev. Gén. Bot.*, 1963, 70, p. 269-342, 24 fig, 8 pl. phot.).
- Sur une structure anormale de *Casuarina equisetifolia* L. et le problème des « halomorphoses » (*Bull. Inst. Fr. Afr. noi.*, Sér. A, 1963, 25, 2, p. 301-306, 2 fig.)
- En collaboration avec G. CUSSET : Glandularisation et foliarisation (*Bull. Jard. Bot. de l'Etat*, Bruxelles, 1963, 33, p. 525-530, 1 fig.).
- Les groupements végétaux et le problème de « l'unité phytocoenotique » (*Cahiers d'Etudes biologiques*, Lyon, 1965, 13-15, p. 171-183).
- La feuille, unité morphologique ou organe complexe (*Cahiers d'Etudes Biologiques*, Lyon, 1965, 13-15, p. 157-170).
- Aperçu préliminaire sur la phytogéographie de la Guyane (*Adansonia*, sér. 2, 1965, 5, 3, p. 309-355, 4 fig., 10 phot.).
- Problèmes phytogéographiques, écologiques et économiques de la *caatinga* brésilienne (*J. Agric. tropicale*, 1966, 13, p. 58-90, 5 fig., 6 pl. phot.).
- Remarques morphologiques sur les « myrmécophytes » (*Colloque de Morphologie*, Montpellier, 1965; - *Mém. Soc. bot. Fr.*, 1966, p. 121-132, 4 fig.).
- En collaboration avec F. GROUT de BEAUFORT : Contribution à l'étude des plantes à myrmécodomaties de l'Afrique intertropicale (*Mélanges botaniques*, *Mém. Inst. Fr. Afrique noire*, Dakar, 1966, 75, p. 1-66, 10 pl.)
- Contribution à l'étude des genres guyano-amazoniens *Tococa* AUBL. et *Maieta* AUBL. (Mélastomacées) et de leurs poches foliaires (*Adansonia*, série 2, 1966, 6, 4, p. 525-532, 2 fig.).
- Problèmes biogéographiques comparés de l'*hyalaea* amazonienne et de la forêt dense tropicale d'Afrique (*Simposio sobre a biota amazônica*, Belém, 1966 ; publié 1967, volume IV, Botânica, p. 229-239).
- Etudes sur l'anatomie et la morphologie des Podostémacées (*Candollea*, Genève, 1967, 22, 2, p. 157-225, 24 fig., 8 pl. phot.).
- Guinée (In : Conservation of vegetation in Africa South of the Sahara, Proc. 6 th plenary meeting AETFAT, Uppsala, 1966; *Acta Phytogeographica Suecica*, 1968, 54, p. 69-72, 1 phot.).
- En collaboration avec G. CUSSET, T. VROUMSIA, et Mlle To NGOC ANH : Contribution à l'étude des « acarodomaties ». La question des aisselles de nervures (*Rev. Gén. Bot.*, 1968, 75, p. 5-64, 39 fig.).
- Sur les structures développées aux ramifications des nervures (*Colloque de Morphologie végétale*, Strasbourg, 1968 ; *Mémoires Soc. Bot. Fr.*, 1969, p. 147-156).
- Contribution à l'étude des Podostémacées de Guyane (*Adansonia*, Paris, série 2, 1969, 9, 2, p. 249-271, 11 fig.).
- Observaciones morfológicas sobre los mirmecófitos (*Revista de la Facultad de Farmacia*, Univ. de los Andes, Merida, Venezuela 1970, 7, 10-11, p. 119-134, 4 fig.).
- Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Les problèmes généraux. Ed. Gauthier-Villars (*volume 1*, 1970, XVI + 499 p., 168 fig.; *volume II*, 1971, 452, p., 121 fig.).
- Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale. Paris 1976, 1977 (*volume III*, 1976, 470 p., 196 fig.; *volume IV*, 1977, 378 p., 114 fig.).
- Réflexions sur la biogéographie comparée des écosystèmes tropicaux africains et américains (*2° Congresso Latino-Americano de Botânica*, Brasília, 1978).
- Réflexões sobre a biogeografia comparada dos ecossistemas tropicais africanos e americanos em relação à sua utilização pelo homem (Universidade de São Paulo, Instituto de Geografia, *Biogeografia*, 1979, 15, 32 p.).
- Un exemple d'évolution de la « pensée biologique » : des anciennes théories « finalistes » de la « myrmécophilie » à des conceptions morphogénétiques (Comité des Trav. Hist. et Scientifiques, *Bulletin de la section des Sciences*, 1985, VIII, p. 17-24).
- La vie et l'œuvre de G. MANGENOT (1899-1985) (*Bull. Mus. nat. hist. naturelle*, Paris, 4<sup>e</sup> série, 8, section B, *Adansonia*, 1986, 4, p. 351-355).
- En collaboration avec P. OZENDA : La vie et l'œuvre d'André AUBREVILLE : (*La vie des Sciences*, C.R. de l'Acad. des Sciences, Tome 1, 6, p. 561-565).
- In Memoriam : Jacques Georges ADAM (1909-1980) (*Bull. Inst. Fr. Afr. noire*, Dakar, série A, 1983, T. 45, 3-4 p. 392-402, paru en 1987).
- Les formations herbeuses montagnardes des monts Nimba (Ouest africain) (*Bull. Mus. Natn. Hist. Nat.*, Paris, 4<sup>e</sup> série, 1987, 9, section B, *Adansonia*, 2, p. 137-151).
- La flore et la végétation de l'Amérique tropicale (2 tomes, 492 + 460 p., éd. Masson, 1987).
- Réflexion sur les flores africaines (*Bull. Soc. Bot. Fr.* 136, *Actual. bot.*, 1989, p. 115-118).

## PHYTOGEOGRAPHY AND VEGETATION OF TROPICAL INSELBERGS

W. BARTHLOTT, S. POREMBSKI, J. SZARZYNSKI, J. P. MUND

Botanisches Institut der Universität Bonn.

Meckenheimer Allee 170, D-53115 Bonn, Germany

**Résumé :** Un bref aperçu de la végétation des inselbergs néo- et paléotropicaux est présenté. Les données proviennent d'études effectuées sur le terrain en Afrique de l'Ouest (Côte-d'Ivoire, Guinée, Cameroun), en Afrique de l'Est (Malawi), à Madagascar, au Brésil, au Venezuela et en Guyane française. Les habitats rocheux isolés sont occupés par une flore adaptée à ce milieu particulier qui diffère presque complètement de la végétation environnante. Ils constituent ainsi des modèles pour l'étude de l'écologie insulaire.

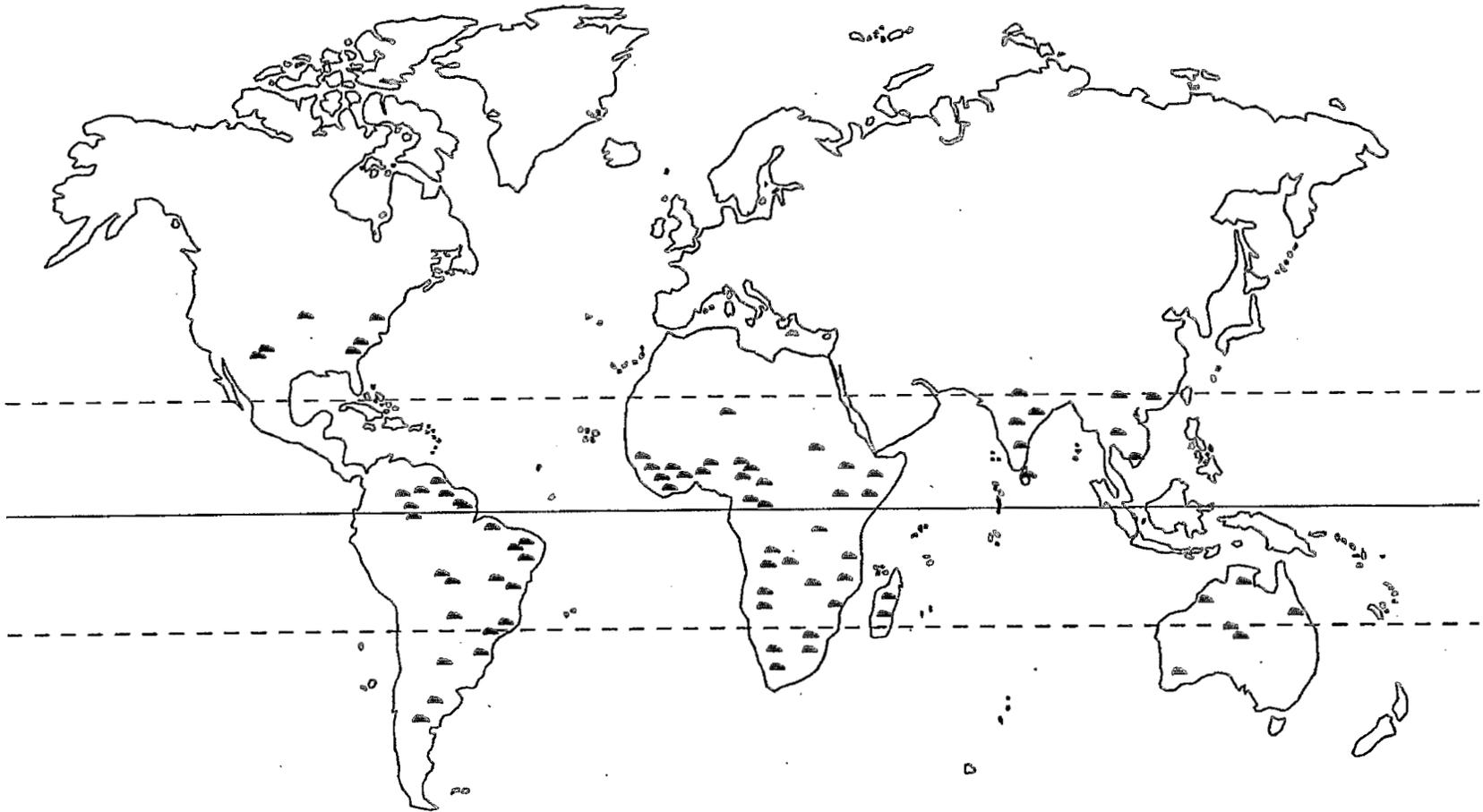
Les surfaces de roche apparemment nues sont ordinairement couvertes de cyanobactéries (ex. Guyane française) ou de lichens (ex. Côte-d'Ivoire). La végétation discontinuée d'Angiospermes est constituée d'une mosaïque de différentes formations. Les plus remarquables sont caractérisées par des tapis de Monocotylédones (Broméliacées dans la région néotropicale et Cypéracées dans la région paléotropicale), des végétations marécageuses sur dalle granitique humide (plusieurs espèces d'*Utricularia*, de *Genlisea*, de *Burmannia* ainsi que d'Eriocaulacées) et des groupements saisonniers de plantes dans les cuvettes rocheuses (ex. Scrophulariacées). On trouve des types biologiques convergents dans les régions paléo- et néotropicales (ex. rosettes caulescentes chez les Cypéracées et Velloziacées).

**Mots-clés :** Biodiversité, géobotanique, inselbergs, écologie insulaire, phytogéographie, rochers découverts. Broméliacées, Cactacées, Velloziacées.

**Abstract:** A short survey of the vegetation of neo- and paleo-tropical rock outcrops (inselbergs) is provided. The data are based on field studies in West Africa (Ivory Coast, Guinea, Cameroon), East Africa (Malawi), Madagascar, Brazil, Venezuela and French Guyana. The insular rock habitats are covered by a highly adapted flora differing almost totally from the surrounding vegetation and thus provide models for studying questions of island ecology.

Apparently nude rock surfaces are usually covered almost completely by cyanobacteria (e.g. French Guyana) or lichens (e.g. Ivory Coast). The fragmented angiosperm vegetation consists of a mosaic of different vegetation types. Characteristic are monocotyledonous mats (Bromeliaceae in the neotropics and Cyperaceae in the paleotropics), flush vegetation (many *Utricularia* spp., *Genlisea* spp., *Burmannia* spp., Eriocaulaceae) and seasonal plant communities in rock pools (e.g. Scrophulariaceae). Phenotypic similar life forms occur convergently in the paleo- and neotropics (e.g. caulescent rosette-trees in Cyperaceae, Velloziaceae).

**Keywords:** Biodiversity, geobotany, inselbergs, island ecology, phytogeography, rock outcrops. Bromeliaceae, Cactaceae, Velloziaceae.



**Figure 1**

Global distribution of inselbergs. The symbols indicate clusters of inselbergs concentrations.

## Introduction

Inselbergs are isolated tropical (rarely extratropical) rock outcrops, mostly of precambrian granitic or gneissic origin (figs 1, 2). They are geomorphologically very old structures up to 70 million years old.

The geographer W. BORNHARDT (1900) introduced the term "insel-berg" to describe the dome-shaped monoliths in East Africa. The geomorphology and geology of inselbergs has been studied worldwide; a monographic survey is provided by BREMER & JENNINGS (1978).

However, little is known about the biotic cover of inselbergs. This is most surprising, because they bear an extremely adapted vegetation differing almost completely from the surrounding forests or savannas. This was pointed out already by Alexander von HUMBOLDT in 1819 based on his observations of rock outcrops along the Orinoco in 1799.

The botanical exploration of "inselbergs" was initiated in Ceylon by WILLIS (1906). Floristically best known is the vegetation of West African inselbergs (e.g. MILDBRAED, 1922; MIEGE, 1955; RICHARDS, 1957; HAMBLER, 1964; ADJANOHOON, 1964; BONARDI, 1966; SCHNELL, 1952; GUILLAUMET, 1967; LETOUZEY, 1968; VILLIERS, 1981; REITSMAR *et al.*, 1992; POREMBSKI & BARTHLOTT, 1992).

Inselbergs are usually isolated "insular" structures under edaphic, floristic, and microclimatic (POREMBSKI *et al.*, 1994) aspects. As "terrestrial islands" (in the sense of McARTHUR & WILSON, 1967), they are suitable models for studying questions of island ecology. For studying processes of eco-geographical differentiation, speciation and mechanisms of regulation of biodiversity (deterministic and stochastic influences) they may provide better models than true marine islands (BARTHLOTT, GROEGER & POREMBSKI, 1993).

They vary in size from mountains (fig. 2) to miniature islands of a few square meters in minimum size, which still show their typical biotic cover (fig. 3). In contrast to oceanic islands they may occur as continental systems over short distances in steep climatic gradients (compare map fig. 1). Contrary to marine islands they represent often the last intact ecosystems in landscapes disturbed by man.

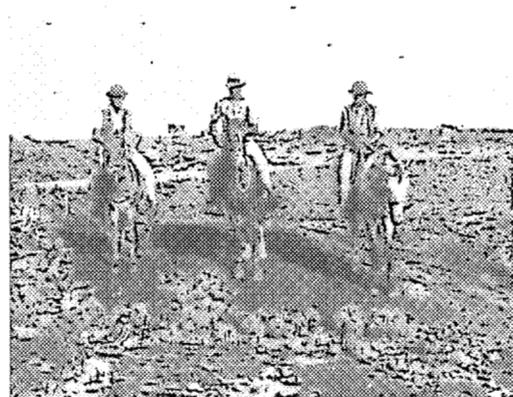
## Geographical occurrence of inselbergs

Inselbergs occur throughout the perhumid and semihumid tropics; occasionally in arid, subtropical (Australia) or even temperate regions (e.g. USA). In the neotropics inselbergs are mostly distributed in atlantic Eastern Brazil and the western orinocan (Venezuela) and eastern border (Guianas) of



**Figure 2**

Mont Niangbo, southern summit of the largest inselberg in Ivory Coast, West Africa. Different habitats and vegetation types are visible: belt forest, exposed rock surface with numerous drainage channels, *Afrotrilepis*-mats and small woody patch on top.



**Figure 3**

Small rock outcrop: a miniature "shield"-inselberg with its typical representative *Melanocactus ferreophilus* Buining and Bredero (Bahia Brazil).

the Guyana Shield. The paleotropic occurrence is concentrated in Africa (Upper Guinea, Cameroon and Central Africa to Angola; semiarid East Africa); they are also present in Central and South Madagascar. Inselbergs also occur in India and Ceylon, between South China and Malaysia, and in Australia. Table-Mountains like the Tepuis are not considered as "inselbergs" in our context.

The concentration of inselbergs coincides to a high degree with the regional centers of biodiversity. This emphasizes the importance of studies in these very little known biota.

## Habitats and vegetation types on inselbergs

Edaphic conditions and thus habitat types and subsequently vegetation communities on inselbergs are drastically different from the surrounding.

(1) Exposed rock surfaces are usually covered by crustose lichens or cyanobacteria; (2) drainage channels (fig. 2) bear a slightly differing cryptogamic flora. (3) Rock crevices and boulder-falls may be colonized by perennials or even woody plants. (4) Rock pools are seasonally water filled and colonized by aquatic or semiaquatic ephemerals and occasionally geophytes, similar are (5) Flat depressions which harbour seasonally inundated communities. (6) Monocotyledonous mats are a most characteristic uniform plant community inhabiting rock slopes; in the paleotropics they are usually dominated by Cyperaceae, in the neotropics by Bromeliaceae and Velloziaceae. (7) Ephemeral flush vegetation often develops adjacent to monocot mats or larger rock pools on thin layers of peaty soil: the most diverse habitat type concerning species numbers on inselbergs (e.g. *Genlisea*). (8) Wet flush vegetation, a less diverse community of few highly adapted species (e.g. *Utricularia*), may occur during the rainy season in water films on bare rocks. Two additional vegetation types are often associated with larger inselbergs. (9) Wood patches occurring in depressions (e.g. *Clusia* on the Guyana shield inselbergs) or even as summit forest; (10) belt forests often surround larger inselbergs like gallery forests even in xeric vegetation types (e.g. savannas) caused by the local water runoff.



**Figure 4**

Floristic elements of an inselberg in Central Madagascar: *Pachypodium densiflorum* Baker, *Xerophyta dasyliroides* Baker, and *Coleochloa setifera* (Ridley) Gilly.

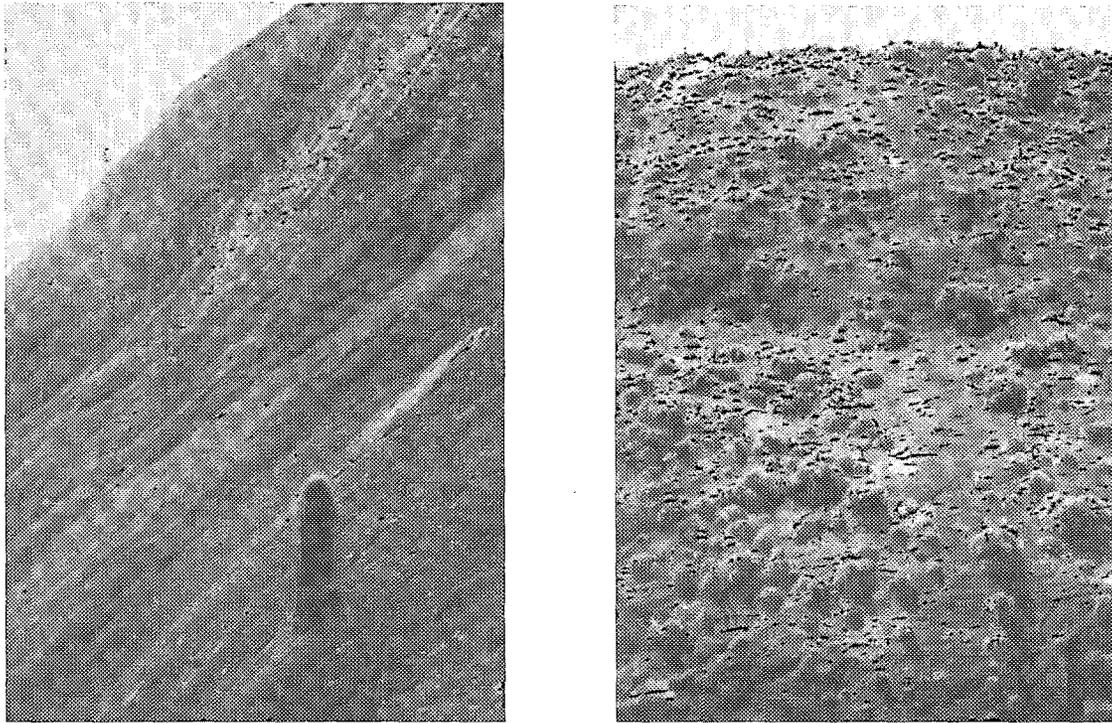


**Figure 5**

*Colecephalocereus fluminensis* (Miquel) Backeberg inhabiting a tropical Atlantic rain forest inselberg (Espírito Santo, Brazil).

## The vegetation of neotropical inselbergs

Inselbergs are restricted to the Guyana and Brazilian shield (up to East Bolivia); they are absent in Central America and the Caribbean (the Cuban karst mountains of the "mogotes-type" are not considered here). The classical whale back and sugar loaf forms (Rio de Janeiro!) dominate. They are locally known as "morros" or "lajas". Vegetation studies are published from French Guyana (de GRANDVILLE, 1978, 1982; SARTHOU, 1992; LARPIN, 1993) and Surinam (THEUNISSEN & WILDSCHUT, 1979); only few notes are published on Venezuela (HUBER 1980), and Brazil (e.g. EGGI, 1992).



**Figures 6 and 7**

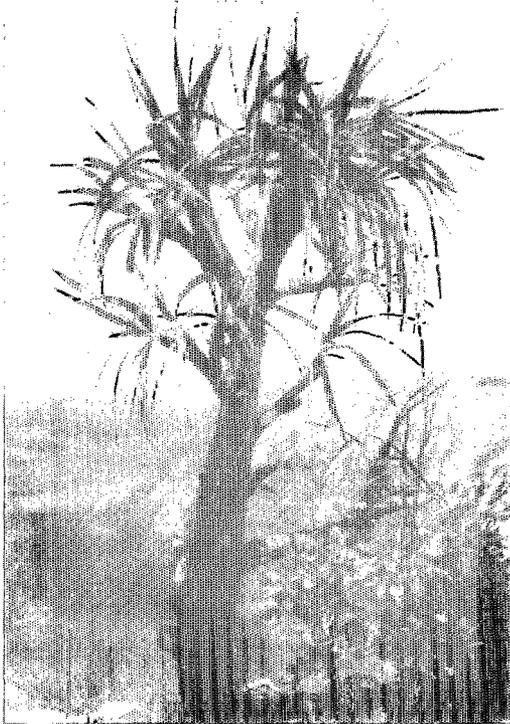
Two neighbouring inselbergs in Northern Espiritu Santo, Brazil, showing a totally different vegetation: uniform cover of mats of *Echolirium horridum* L. B. Smith (left) in contrast to white tufts of *Tillandsia kurt-horstii* Rauh & Grob with a single short column of *Coleocephalocereus brevicylindricus* (Buining) Riter (right).

The almost blackish colour of the Guyana shield inselbergs, which HUMBOLDT (1819) expected to be efflorescing mangan and iron, is mainly caused by cyanobacteria (e.g. *Scytonema*, *Stigonema*).

The monocotyledon mats are usually formed by Bromeliaceae like *Pitcairnia* spp. on the Guyana shield and by *Dyckia*, *Encholirium*, *Tillandsia* and *Vriesea* on the Brazilian shield. In NE Brazil Velloziaceae (*Vellozia*, *Barbacenia*) in association with Bromeliaceae may dominate these mats, in South Brazil Apiaceae are associated like the Bromeliad-like *Eryngium pristis*. Restricted to Velloziaceae as host plants are particular epiphytic orchids (*Pseudolaelia*: fig. 9 and *Constantia*). Wood patches seem to be characteristic of the Guyana shield inselbergs. They are often composed by *Clusia* spp. and semideciduous tree species obviously derived from deciduous sister taxa inhabiting the surrounding forests.

The Brazilian inselbergs are particularly rich in endemic species often restricted to very small areas. The beta-diversity between almost neighbouring inselbergs may vary dramatically as illustrated in figs. 6 and 7: two inselbergs in sight distance in northern Espiritu Santo, one almost exclusively colonized by *Encholirium horridum* (fig. 7), the other one by the white tufts of *Tillandsia kurt-horstii* in combination with few specimens of *Coleocephalocereus brevicylindricus* (fig. 6). Cactaceae is ultimately the family which characterizes the inselbergs of the Brazilian shield. They are derived from three different systematic groups (BARTHOLOTT & HUNT, 1993). The inselbergs in Rio Grande do Sul bear small globular Notocactaceae (*Parodia* incl. *Notocactus*, *Brasilicactus*) with relatives in the semiarid regions of the La Plata States. Inselbergs in the tropical atlantic rainforest and adjacent caatinga and campo cerrado regions show a particular characteristic cactus flora of genera belonging to the Cereaceae: derived from large arborescent forms (e.g. many *Cereus* and *Pilosocereus* spp.) they are reduced to solitary columns in the genus *Coleocephalocereus* (fig. 5) which may become procumbent or even very short and stout (fig. 6) and thus show almost a complete transi-

tion to the globular *Melocactus* spp. (fig. 3). A last group of Cacti is derived from a completely differing systematic and ecological group: a few members of the epiphytic tribe Rhipsalideae are specialized on rock outcrops (e.g. *Rhipsalis epiphyllanthoides*, *R. russellii*).



**Figure 8**

*Xerophyta splendens* (Rendle) N. Menezes, Velloziaceae (Malawi).



**Figure 9**

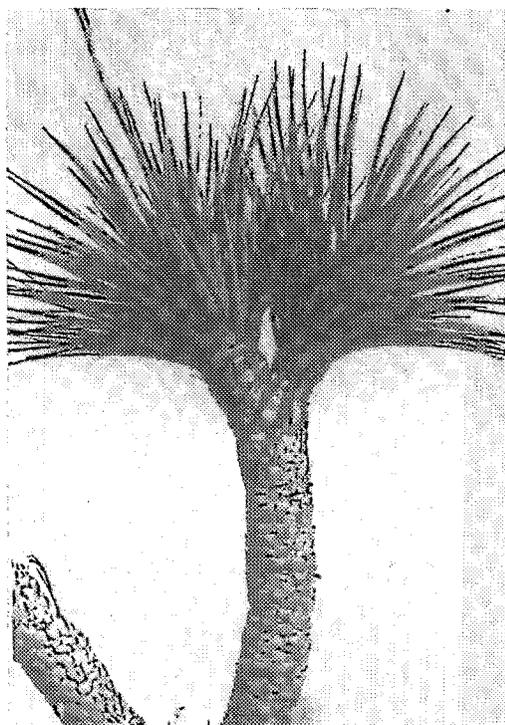
*Vellozia candida* Mican, Velloziaceae with its specific epiphyte *Pseudolaelia vellozicola* (Hoehne) C. Porto & Brade (Bahia, Brazil).

The epiphytic *Rhipsalis baccifera* is the only cactus occurring naturally in the paleotropics: interestingly enough in Madagascar this species found a secondary evolutionary center with neotenic polyploid forms (BARTHOLOTT, 1983) colonizing inselbergs (fig. 13). The species richness of neotropical inselbergs is high and many more families could be listed. Amongst these the Orchidaceae are to be mentioned (with e.g. many xeromorphic or even succulent *Pleurothallis* spp., *Laelia* spp.), *Utricularia* spp. and Eriocaulaceae of the ephemeral flush vegetation. The "geophyte" (MARTINELLI, 1984) *Worsleya rayneri* produces giant bulbs on bare rock surfaces in Eastern Brazil.

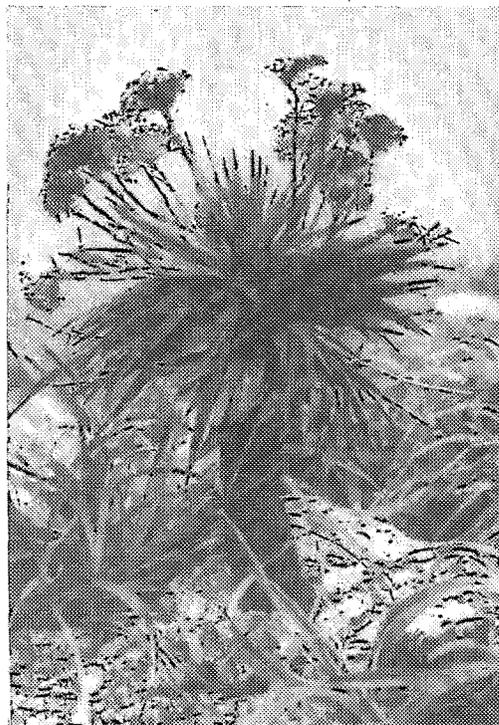
## The vegetation of inselbergs in Africa and Madagascar

Inselbergs occur throughout perhumid to semiarid Africa (geomorphologically in Southern and Eastern Africa often "kopje"-types) and in Central and Southern Madagascar.

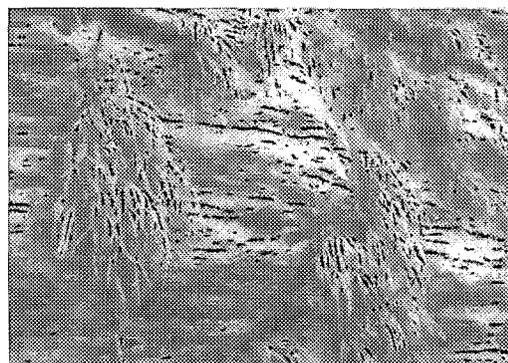
In Africa the inselbergs of Ivory Coast are best studied. Only some 400-600 species of vascular plants are known from these inselbergs, usually the vegetation of one particular inselberg is composed of about 70-100 species. Most characteristic are the Guineo-Congolian *Afrotrilepis pilosa* and the Sudano-Zambesian *Cyanotis lanata*. The West African inselbergs are rather uniform (higher diversity gradients between neighbouring inselbergs in the Cameroons: FISCHER & BARTHOLOTT, 1994); a center of endemism is Guinea (e.g. *Microdracoides squamosus* also in Nigeria and Cameroon, fig. 10; the bromeliad *Pitcairnia feliciana*, fig. 12). The occurrence of particular species may be connected to a minimum size of rock surface (e.g. *Afrotrilepis* requires more than 50 000 m<sup>2</sup>). The biodiversity of particular subhabitats is differently influenced by deterministic (e.g. *Afrotrilepis*-mats) or stochastic (e.g. vegetation of rock-pools) factors.



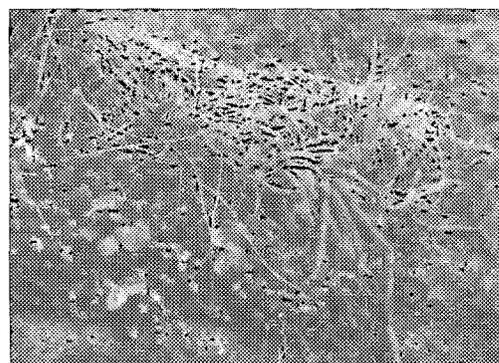
**Figure 10**  
*Microdracoides squamosus* Hua, Cyperaceae (Guinea).



**Figure 11**  
*Paepalanthus robustus* Silveira, Eriocaulaceae (Minas Gerais, Brazil).



**Figure 12**  
*Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildb., Bromeliaceae (Guinea).



**Figure 13**  
*Rhipsalis baccifera* ssp. *horrida* (Baker) Barthlott, Cactaceae, with *Xerophyta dasylroides* Bak. and *Stapelianthus decaryi* Choux. (South Madagascar).

The ephemeral flush vegetation harbours the highest number of species on paleotropical inselbergs and is dominated by Lentibulariaceae, Cyperaceae and Eriocaulaceae. In particular *Utricularia* is well represented, and *Genlisea* seems to be almost exclusively restricted to this type of vegetation in Africa (e.g. *G. africana*) and Madagascar (*G. margaretae*). Only a small number of species in vascular plants is common to neo- and paleotropical inselbergs, and most of them belong to the flush vegetation: e.g. *Utricularia pubescens*, *U. subulata*, *Neurotheca loeselioides*. Floristically the vegetation of African inselbergs seems to be related to the vegetation of ironstone outcrops ("Bowals", see

e.g. SCHNELL, 1952) and thus savannas in general. Even on inselbergs located within the rain forest belt (e.g. the Mt. Niénokoué in the Taï-forest) Sudano-Zambezian elements occur in high numbers.

In contrast to the neotropics epilithic orchids and other plants derived from epiphytic communities are relatively rare. However, convergently to the situation in Brazil we find orchids specifically bound to caulescent rosette-trees as host plants: e.g. *Polystachya microbambusa* on *Afrotrilepis pilosa* and *Polystachya johnstonii* on *Xerophyta splendens* (Malawi).

The West African *Afrotrilepis* is replaced by *Coleochloa setifera* in East Africa and Madagascar. A high number of other genera inhabits the *Coleochloa*-mats: e.g. succulent Aloe - and *Euphorbia* spp. In particular the inselbergs of Madagascar are characterized by a high number of dwarf succulents (*Aloe*, *Euphorbia*, *Kalanchoe*, *Pachypodium*, *Stapelianthus*, *Rhipsalis*: figs. 4-13); they share with Eastern and Southern Africa the poikilohydric genera *Myrothamnus* and *Xerophyta*.

## Vegetation of Asian and Australian inselbergs

Apart from a few monolithic rocks, inselbergs are less dominating landscape elements on the Indian subcontinent, South East Asia and Australia. In India and Ceylon (WILLIS, 1906, 1911) dominate Cyperaceae, Orchidaceae (e.g. *Bulbophyllum* spp., *Eria* spp.), Lamiaceae, Scrophulariaceae; *Utricularia* spp. and succulent *Euphorbia* spp. Apart from a few studies (e.g. ORNDUFF, 1987) little is published about Australian inselbergs. Their vegetation differs significantly from the rock vegetation in other regions: dominating are Asteraceae, Stylidiaceae and Liliaceae s.l. (e.g. the poikilohydric *Borya sphaerocephala*) which represent about 40% of the species.

## Inselbergs in temperate regions

Inselbergs in temperate regions are rare and considered as relicts of tertiary tropical climatic conditions (survey in KESEL, 1973). In particular in North America they occur between North Carolina and East Alabama and there are several floristic (McVAUGH 1943) and ecological studies (HOULE & PHILLIPS, 1988, 1989a, 1989b). The subhabitats are somewhat similar to tropical inselbergs. Generally, the vegetation is poorer than within the tropical counterparts and relatively uniform (KEEVER *et al.*, 1951). After McVAUGH (1943) the number of taxa on rock outcrops up the 100 000 m<sup>2</sup> size does not exceed 20 spp., whereas comparable inselbergs in West Africa harbour up to 100 species. On the other hand, MURDY (1968) has pointed out that granite outcrops are centers of diversity in Georgia and particular adapted species have evolved. The best example seems to be *Amphianthus pusillus* (Scrophulariaceae) in seasonal rock pools and thus being an ecological counterpart of its tropical relative *Chamaegigas intrepidus* from similar habitats on inselbergs of Namibia.

**Acknowledgements:** The inselberg project is financed by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) within the programme "Mechanisms of maintenance of tropical biodiversity". We are indebted to a large number of institutions, colleagues, and students in various countries for their support and collaboration.

## LITERATURE CITED

- ADJANOHOUN, E., 1964 - Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte-d'Ivoire centrale. Mém. ORSTOM. 7, Paris, 178 p.
- AKE ASSI, L., 1984 - Flore de la Côte-d'Ivoire : étude descriptive et biogéographique, avec quelques notes ethnobotaniques, 3 parts in 6 vols., thèse université Abidjan, 1206 p.
- BARTHLOTT, W., 1983 - Biogeography and evolution in neo- and paleotropical Rhipsalinae (Cactaceae). - *Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg*, 7: 241-248.
- BARTHLOTT, W., A. GREGER et S. POREMSKI, 1993 - Some remarks on the vegetation of tropical inselbergs: Diversity and ecological differentiation. *Biogeographica*, 69: 105-124.
- BARTHLOTT, W. et D. HUNT, 1993 - Cactaceae. KUBITZKI, K. et al. (eds.), The families and genera of vascular plants 2: 161-197. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- BONARDI, D., 1966 - Contribution à l'étude botanique des inselbergs de Côte-d'Ivoire forestière. Dipl. Et. Sup., Abidjan, 81 p.
- BORNHARDT, W., 1900 - Zur Oberflechengestaltung und Geologie Deutsch-Ostafrikas. Reimer, Berlin 495 p.
- BREMER, H. et J. JENNINGS (eds.), 1978 - Inselbergs, Inselberge. Z. Geomorph. N.F., Suppl. 31.
- EGGLI, U., 1992 - Brasiéliens « Zuckerhote ». *Gartenpraxis*, 3: 54-57.
- FISCHER, E. et W. BARTHLOTT, 1994 - Zur Vegetation der Inselberge bei Yaounde/Kamerun. *Phytocoenologica* (in prep.).
- GRANVILLE, de J.-J., 1978 - Recherches sur la flore et la végétation guyanaises. Thèse de doctorat d'Etat, USTL, Montpellier, 272 p.
- GRANVILLE, de J.-J., 1982 - Rain forest and xeric flora refuges in French Guiana. In G.T. PRANCE (ed.), Biological Diversification in the tropics. Columbia Univ. Press, New York: 159-181.
- GUILLAUMET, J.-L., 1967 - Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte-d'Ivoire). Mém. ORSTOM 20, Paris.
- HAMBLER, D. J., 1964 - The vegetation of granitic outcrops in Western Nigeria. *J. Ecol.* 52: 573-594.
- HOULE, G. & D. L. PHILLIPS, 1988 - The soil seed bank of granite outcrop plant communities. *Oikos*, 52: 87-93.
- HOULE, G. & D. L. PHILLIPS, 1989a - Seasonal variation and annual fluctuation in granite outcrop plant communities. *Vegetatio*, 80: 25-35.
- HOULE, G. & D. L. PHILLIPS, 1989b - Seed availability and biotic interactions in granite outcrop plant communities. *Ecology*, 70: 1307-1316.
- HUBER, O., 1980 - Die Felsvegetation am oberen Orinoko in Süd-Venezuela. In H. REISIGL (ed.), Blumenparadiese und botanische Gärten der Erde. Pinguin Verlag, Innsbruck und Umschau-Verlag, Frankfurt/Main: 200-203.
- HUMBOLDT, A. V., 1819 - Relation historique du voyage aux régions équinoxiales du Nouveau Continent fait en 1799-1804, par A. de HUMBOLDT et A. BONPLAND Vol. 2, Paris 1819.
- KEEVER, C., H. J. OOSTING & L. E. ANDERSON, 1951 - Plant succession on exposed granite of Rocky Face Mountain, Alexander County, North Carolina. *Bull. Torrey Bot. Club*, 78: 401-421.
- KESEL, R. H., 1973 - Inselberg landforms elements: definition and synthesis. *Revue de géomorphologie dynamique*, 22: 97-108.
- LETOUZEY, R., 1968 - Etude phytogéographique du Cameroun. Ed. Paul Lechevalier, Paris.
- Mc ARTHUR, R. H. & E. O. WILSON, 1967 - The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Mc VAUGH, R., 1943 - The vegetation of the granite flatrocks of the southeastern United States. *Ecol. Monog.*, 13: 119-165.
- MARTINELLI, G., 1984 - Nota sobre *Worsleya rayneri* (H. D. Hooker) Traub & Moldenke, espécie ameaçada de extinção. *Rodriguesia*, 36: 65-71.
- MIEGE, J., 1955 - Savanes et forêts claires de la Côte-d'Ivoire. *Etudes Eburnéennes, IFAN*, 4: 62-83.
- MILDBRAED, J., 1922 - Wissenschaftliche Ergebnisse der Zweiten Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1910-1911. Band II: Botanik. Klinkhardt & Biermann, Leipzig.
- MURDY, W. H., 1968 - Plant speciation associated with granite outcrop communities of the southeastern Piedmont. *Rhodora*, 70: 394-407.
- ORNDUFF, R., 1987 - Islands on islands: plant life on the granite outcrops of Western Australia. Harold Lyon Arboretum, lecture no. 15, University of Hawaii Press, Honolulu.
- POREMSKI, S. & W. BARTHLOTT, 1992 - Struktur und Diversität der Vegetation westafrikanischer Inselberge. *Geobot. Kolloq.* 8: 69-80.
- POREMSKI, S. & W. BARTHLOTT, 1993 - Ökogeographische Differenzierung und Diversität der Vegetation von Inselbergen in der Elfenbeinküste. In: Barthlott, W., Naumann, C.M. et al. (eds.) Res. of the annual GTO-Meeting 1992. "Animal-Plant-Interactions in Tropical Environments", Bonn: 149-158.
- POREMSKI, S., J.-P. MUND, J. SZARZYNSKI et W. BARTHLOTT, 1994 - Ecological conditions and floristic diversity of an inselberg in the savanna zone of Ivory Coast: Mt. Niangbo, ORSTOM, Paris (in press).
- REITSMA, J. M., A. M. LOUIS et J. J. FLORET, 1992 - Flore et végétation des inselbergs et dalles rocheuses : première étude au Gabon. *Adansonia*, 14: 73-97.

- RICHARDS, P. W., 1957 - Ecological notes on West African vegetation I. The plant communities of the Idanre Hills, Nigeria. *J. Ecol.*, 45: 563-577.
- SARTHOU, C., 1992 - Dynamique de la végétation pionnière sur un inselberg en Guyane française. Thèse de doctorat d'Etat, université Paris 6, 253 p.
- SCHNELL, R., 1952 - Contribution à une étude phytogéographique de l'Afrique occidentale : les groupements et les unités géobotaniques de la Région Guinéenne. *Mém. IFAN*, 18 : 45-234.
- SCHNELL, R., 1952 - Végétation et flore de la région montagneuse du Nimba. *Mém. Inst. Français d'Afrique noire*, n° 22.
- THEUNISSEN, P. A. et J. T. WILDSCHUT, 1970 - Vegetation and flora of the savannas in the Brickheuvel Nature Reserve, Northern Suriname. *Verh. kon. ned. Akad. Wet.* 59, n° 2, 58 p.
- VILLIERS, J.F., 1981 - Formations climaciques et relictuelles d'un inselberg inclus dans la forêt dense camerounaise, thèse de doctorat d'Etat, université Paris 6, 501 p.
- WILLIS, J. C., 1906 - The flora of Ritigala, an isolated mountain in the North-Central province of Ceylon; a study in endemism. *Annals of the Royal Botanic Gardens, Peradeniya*, 8: 271-302.
- WILLIS, J. C., 1911 - The Flora of Naminakulikanda, a somewhat isolated Mountain in the province of Uva. *Annals of the Royal Botanic Gardens, Peradeniya*, 11: 217-222.

# DISJONCTIONS ET SINGULARITÉS DANS LES FLORES HYGROPHILES DE SOUS-BOIS EN AFRIQUE

P. BLANC

URA 1183 CNRS - Laboratoire de Botanique tropicale  
Université Paris VI, 12 rue Cuvier 75005 PARIS

**Résumé :** En dehors des Rubiaceae et des Acanthaceae, la plupart des grandes familles du sous-bois (Araceae, Arecaceae, Begoniaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Urticaceae) sont peu représentées en Afrique alors qu'elles sont très diversifiées en Amérique et Asie. Une analyse des spectres biologiques et écomorphologiques montre que ces rares espèces africaines présentent des caractères profondément originaux, absents sur les autres continents, notamment en ce qui concerne les adaptations aux milieux ouverts ou secs. A partir de souches pantropicales du Crétacé, ces familles auraient subi de fortes régressions pendant les périodes sèches du Tertiaire en Afrique. Au Quaternaire, les phases de transgression et régression de la forêt auraient permis aux espèces zoochores de reconquérir les sous-bois alors que les petites espèces dont les graines sont dispersées par les gouttes de pluie sur les supports inclinés subsisteraient surtout dans les zones refuges.

**Mots-clés :** Araceae, Arecaceae, Begoniaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Urticaceae, Disjonctions floristiques, Evolution, Ecomorphologie, Modifications climatiques, Modes de croissance, Plantes de sous-bois, Afrique tropicale.

**Abstract:** With the exception of the Rubiaceae and the Acanthaceae, the large tropical rain-forest understorey families (Araceae, Arecaceae, Begoniaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Urticaceae) are poorly represented in Africa. All these families are much diversified in tropical America and Asia. An analysis of the biological and ecomorphological spectrum points out the peculiarities of the rare African species. These exceptional characters concern mainly the adaptation to high-light and/or dry environments. Dating from a Cretaceous pantropical stock, these families have undergone heavy regressions during the dry Tertiary periods in Africa. In the Quaternary period, the transgressions and regressions of the tropical rain forest have drawn along the zoochorous species whereas the small species with dusty seeds dispersed by rain drops have persisted only in permanently humid refuges.

**Keywords:** Araceae, Arecaceae, Begoniaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Urticaceae, Floristic disjunctions, Evolution, Ecomorphology, Climatic changes, Growth habits, Understorey plants, Tropical Africa.



## Introduction

SCHNELL (1970) souligne qu'en dehors de quelques genres austraux, n'irradiant d'ailleurs que faiblement en zone tropicale (*Dacrydium*, *Gaultheria*, *Nertera*, *Oreobolus...*), les affinités floristiques entre Amérique et Asie tropicales sont beaucoup moins marquées que les affinités entre Amérique et Afrique d'une part (origine gondwanienne) et Afrique et Asie d'autre part (migrations *via* l'Arabie lors de périodes humides). Pourtant AUBREVILLE (1955, 1975) montre une disjonction africaine pour des familles ligneuses arborescentes telles que Lauraceae, Myrtaceae, Ternstroemiaceae, Magnoliaceae, Winteraceae, Hamamelidaceae, auxquelles on peut ajouter les Chloranthaceae ; mais, là encore, ces familles sont peu thermophiles (en dehors de nombreuses Myrtaceae) et constituent souvent des groupements de transition entre flore tempérée et flore tropicale.

Pour les forêts tropicales humides, les affinités entre Amérique et Asie semblent avoir encore été rarement mises en évidence. Pourtant, si l'on considère le cortège floristique du sous-bois, l'Amérique et l'Asie présentent de grandes similitudes alors que l'Afrique présente une profonde originalité, souvent marquée par des absences. En dehors des Rubiaceae et des Acanthaceae, les grandes familles caractéristiques des sous-bois américains et asiatiques, et renfermant plus de 1 000 espèces, restent très faiblement représentées en Afrique : Araceae, Arecaceae, Begoniaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Urticaceae.

## Estimation du nombre d'espèces par continent pour les grandes familles hygrophiles de sous-bois

*Principales sources* : AIRY SHAW (1973), HUTCHINSON et DALZIEL (1954-1972), VERDCOURT (1976), CROAT (1979), SMITH *et al.* (1986), UHL et DRANSFIELD (1987), RENNER (1989), MABBERLEY (1990), BOGNER et NICOLSON (1991).

Les sous-bois africains sont floristiquement et physionomiquement marqués par l'abondance des Balsaminaceae (*Impatiens*), Commelinaceae (*Palisota* et des petits genres tels *Forrestia*, *Bufforestia*, *Coleotrype*, *Polyspatha*), Cyperaceae (*Mapania*, *Hypolytrum*), Dracaenaceae (*Dracaena*), Moraceae (*Dorstenia*), Poaceae (*Leptaspis*, *Guaduella*, *Atractocarpa*, *Maltebrunia*), Zingiberaceae (*Aframomum*, *Reinealmia*), Marantaceae (*Marantochloa*, *Ataenidia*, *Sarcophrynum...*) et les Rubiaceae omniprésentes et extrêmement diversifiées. Mais, globalement, le nombre d'espèces de plantes herbacées et arbustives des sous-bois est nettement plus faible en Afrique qu'en Asie ou en Amérique, cette pauvreté rappelant celle des épiphytes (MADISON, 1977). Ces grandes familles du sous-bois, bien que renfermant peu d'espèces en Afrique, montrent souvent des particularités écomorphologiques inconnues sur les autres continents, ce qui montre que la diversité biologique ne se résume pas à un simple catalogue d'espèces

L'analyse du cortège floristique du sous-bois permet de raisonner sur un groupe de plantes écologiquement défini (voir BLANC 1989), fragile en raison des faibles vitesses de croissance et du pouvoir de dispersion souvent très réduit. Ces caractères font des plantes de sous-bois de bons mar-

	<i>Amérique</i>	<i>Afrique</i>	<i>Asie</i>
ARACEAE	1 400	100	900
ARECACEAE	1 100	100	1 400
BEGONIACEAE	600	130	550
GESNERIACEAE	1 000	180	1 000
MELASTOMATACEAE	3 000	200	1 500
PIPERACEAE S.S.	500-1 000	3	500-1 000
URTICACEAE	500	70	400

queurs des changements climatiques à différentes échelles de temps, comme l'ont déjà signalé JACQUES-FÉLIX (1976) pour les *Cinnobotrys* (Melastomataceae) et SOSEF (1991) pour les *Begonia*.

Les données récentes sur l'évolution du climat et des formations végétales en Afrique (voir synthèse par MALEY, sous presse) permettent d'émettre des hypothèses sur les zones de refuges et les modalités de spéciation pour certains de ces groupes, tant en ce qui concerne le nombre d'espèces, que l'acquisition de nouveaux caractères morphologiques ou encore l'occupation de nouveaux milieux. Les principales familles marquées par une disjonction africaine dans le nombre d'espèces vont être discutées quant à leurs particularités écomorphologiques. Madagascar, dont l'originalité de la flore et la complexité des affinités floristiques rendent les comparaisons difficiles, ne sera que rarement considéré (voir THOMASSON, 1994).

### **Araceae**

Cette famille, déjà étudiée par l'auteur quant aux modes de croissance (BLANC, 1978, 1986), retiendra particulièrement l'attention. Sur les 2 500 à 3 000 espèces que renferme la famille, une centaine seulement peuple l'Afrique. Biologiquement, elles sont très différemment représentées dans chacun des trois continents : en Amérique, ce sont surtout des épiphytes (*Anthurium*, *Philodendron*, *Stenospermation*) et des lianes (*Philodendron*, *Monstera*, *Rhodospatha*, *Syngonium*...); les plantes terrestres et aquatiques sont rares en espèces et en individus, et ne marquent le paysage forestier que dans les bas-fonds (*Dieffenbachia*, *Xanthosoma*); des herbes terrestres tubérisées se rencontrent surtout dans les forêts subtropicales et tempérées chaudes du Sud des Andes et du Brésil sous forme de quelques genres pauci-spécifiques (*Spathicarpa*, *Asterostigma*, *Taccarum*...).

En Asie, les épiphytes sont quasiment inexistantes, les lianes sont bien représentées (*Rhaphidophora*, *Epipremnum*, *Scindapsus*, *Pothos*...) et les herbes terrestres sont très nombreuses (*Homalomena*, *Schismatoglottis*, *Alocasia*, *Aglaonema*, *Amorphophallus*...), de même que les aquatiques (*Cryptocoryne*, *Lagenandra*) et les rhéophytes saxicoles (*Piptospatha* et genres proches).

Par ailleurs, les genres sont équilibrés en nombre d'espèces en Asie alors que seulement deux genres renferment plus des deux tiers des espèces en Amérique : *Anthurium* avec environ 700 espèces et *Philodendron* avec environ 350 espèces (CROAT, 1979).

Mais, alors que les Araceae sont essentiellement forestières en Amérique et en Asie, elles sont beaucoup plus diversifiées dans leurs habitats en Afrique : les espèces forestières sont des lianes (*Culcasia*, *Cercestis*), des herbes terrestres de milieux humides (*Nephtytis*, *Anchomanes*, *Stylochaeton*) et des rhéophytes saxicoles (*Anubias*), ce spectre biologique évoquant, en réduction, davantage celui de l'Asie que celui de l'Amérique. Mais c'est dans les forêts claires, les savanes et sur les berges des rivières en milieu ouvert que les Araceae expriment des caractères écomorphologiques tout à fait exceptionnels pour la famille :

- feuille pennée (*Zamioculcas zamiifolia*) avec bouturage naturel des folioles succulentes qui assurent une efficace multiplication végétative ;
- feuille pluripennée en trois dimensions, les ensembles de folioles disposés autour du rachis évoquant un arbre à étages (*Gonatopus boivinii*) ;
- réseaux d'épais rhizomes ramifiés (*Gonatopus rhizomatosus*) ;
- port arbustif buissonnant, dressé, autoportant et ramifié (*Culcasia saxatilis*) ;
- floraison colorée attractive (*Zantedeschia* sp.pl.) ;
- géocarpie, la base de l'inflorescence restant sous la surface du sol (*Stylochaeton hypogaeus*, *S. lancifolius*).

Chez certaines espèces forestières, d'autres caractères exceptionnels pour la famille sont apparus :

- floraison sur tiges lianescentes à feuilles appliquées aux supports, évoquant un phénomène de néoténie (*Culcasia rotundifolia*), (BOGNER, 1980) ;
- haut degré de ramification de tiges traçantes entraînant un recouvrement continu des rochers de ruisseaux à courant vif (*Anubias* sp.pl.) ;
- croissance monopodiale par alternance régulière d'une cataphylle et d'une feuille assimilatrice le long de la tige, évoquant la croissance sympodiale des *Philodendron* américains (genre indéterminé du Sud du Cameroun, P.B 91-249) ;

- glandes foliaires et canaux sécréteurs diversifiés, particulièrement en structures linéaires (*Rhektophyllum camerunense*, *Culcasia* sp.pl.).

Malgré leur faible nombre d'espèces, les Araceae africaines présentent donc des caractères originaux remarquables et elles sont par ailleurs réparties dans toutes les grandes sous-familles tropicales, *sensu* BOGNER et NICOLSON (1991) : Monsteroideae, Philodendroideae, Lasioideae, Colocasioideae, Aroideae. Tous ces faits plaident pour une origine ancienne de cette famille en Afrique et pour sa longue évolution en forêt tropicale humide, mais aussi dans les formations végétales plus ouvertes, comme les forêts caducifoliées, les berges de rivières et les savanes ; les Araceae de ces derniers milieux présentent de faibles diversités spécifiques et écomorphologiques en Amérique et en Asie.

### **Areceaceae**

Globalement, la répartition des palmiers est comparable à celle des Araceae ; les trois quarts des espèces sont forestières (MOORE, 1973 ; DRANSFIELD, 1978). A nouveau, les types biologiques sont différemment représentés entre Asie et Amérique bien que le nombre d'espèces diffère peu.

En Amérique dominant les espèces de sous-bois (*Bactris*, *Astrocaryum*, *Geonoma*, *Chamaedorea*...) ainsi que les espèces à stipe développé pouvant parfois atteindre la canopée (groupe *Attalea*, *Euterpe*, *Wettinia*...) ; les palmiers sont par ailleurs bien diversifiés dans les formations sèches et les zones marécageuses en milieu ouvert (*Sabal*, *Thrinax*, *Copernicia*...).

En Asie, les palmiers lianescents (rotins) regroupent environ la moitié des espèces (DRANSFIELD, 1979), avec les genres *Calamus*, *Daemonorops*, *Korthalsia*... ; les grands palmiers à stipe développé sont rares (*Orania*, *Livistona*...) alors que les petites espèces de sous-bois sont fréquentes et nombreuses (*Pinanga*, *Licuala*, *Salacca*...) sans toutefois marquer le paysage comme dans certains sous-bois d'Amazonie occidentale.

En Afrique, les petits palmiers du sous-bois sont quasiment absents puisque seuls *Podococcus barteri* se rencontre sur sol drainé et *Sclerosperma mannii* dans les bas-fonds et sur les berges des ruisseaux ; quelques *Raphia* sont forestiers en milieu marécageux à l'exception de *R. regalis* qui pousse sur les pentes. Les rotins sont les palmiers les mieux diversifiés dans les forêts africaines bien qu'ils ne possèdent qu'une vingtaine d'espèces (dans les genres *Eremospatha*, *Laccosperma*, *Oncocalmus* ; ils sont surtout fréquents dans les forêts perturbées sur sol marécageux. C'est dans les milieux ouverts secs ou marécageux que les palmiers sont bien diversifiés d'un point de vue générique en Afrique (*Raphia*, *Hyphaene*, *Borassus*, *Phoenix*, *Medemia*, *Livistona* ; d'après ZEVEN (1964) le palmier à huile (*Elaeis guineensis*) serait originaire des bords des grandes rivières ou de lisières en contact forêt-savane. Par ailleurs, les zones subtropicales et méditerranéennes abritent plusieurs genres (*Chamaerops*, *Phoenix*, *Jubaeopsis*).

Ainsi, contrairement à ce qui s'observe pour la tendance générale de la famille, les genres de palmiers sont plus diversifiés dans les milieux ouverts en Afrique que dans les forêts. En dehors de la dichotomie aérienne sur stipes bien développés (*Hyphaene* sp.pl.), les palmiers africains semblent présenter peu de caractères écomorphologiques très originaux contrairement aux Araceae.

### **Begoniaceae**

A nouveau, les types écomorphologiques des Begoniaceae sont différents selon les continents. En Amérique, les *Begonia* sont surtout abondants, en espèces et en individus, dans les sous-bois clairs de forêts sur pentes et dans les lisières forestières. Certaines grandes espèces sont même des plantes pionnières comme *B. parviflora* dans les Andes, qui évoque un *Cecropia*. Les espèces cespitueuses bambusifformes sont abondantes de même que les lianes herbacées. Sur les rochers poussent de nombreuses espèces acaules à feuilles disposées en rosette. C'est typiquement un genre à répartition péri-amazonienne avec de fortes concentrations en espèces dans les montagnes d'Amérique centrale, dans les Andes et dans la forêt atlantique du Brésil ; la Guyane, par exemple, ne renferme que quatre espèces. La rareté des *Begonia* en Amazonie est à mettre en relation avec l'absence de mécanismes de dispersion des graines à grande distance et la nécessité de supports inclinés en milieux hyper-humides pour permettre aux minuscules plantules de s'établir (BLANC, 1989), ainsi qu'avec les multiples fluctuations climatiques du Quaternaire.

En Asie du Sud-Est, du fait de l'interpénétration des plaines et des montagnes, les *Begonia* occupent aussi bien les zones de basse altitude, principalement sur les substrats rocheux, que les moyennes montagnes. Les petites espèces saxicoles sciaphiles sont les plus nombreuses mais les rochers calcaires, fréquents en Asie du Sud-Est, abritent également de nombreuses espèces plus héliophiles et à repos saisonnier marqué, les plantes étant défeuillées en saison sèche et persistant sous forme de microtubercule (BLANC, 1992).

L'originalité de l'Afrique pour le genre *Begonia* est surtout marquée par l'abondance des espèces épiphytes (groupes de *B. polygonoides*, *B. poculifera*, *B. squamulosa*...), ce type biologique étant quasiment absent sur les autres continents, les quelques espèces épiphytes d'Amérique ne présentant pas de caractères morphologiques particuliers liés à l'épiphytisme. En revanche, certaines espèces africaines comme *B. poculifera* ont une fine tige ligneuse, (alors que la plupart des *Begonia* ont une tige gorgée d'eau sensible à la dessiccation), des feuilles succulentes très coriaces rougissant avant de tomber, l'ensemble de la plante formant des guirlandes pendantes sur 2 à 3 mètres de long qui rappellent étonnamment des Ericaceae épiphytes américaines des genres *Cavendishia* et *Satyria*. Les autres particularités écomorphologiques des *Begonia* en Afrique concernent l'individualisation d'espèces à « caudex », c'est-à-dire à tige fortement tubérisée au-dessus du sol ; ces espèces (groupe de *B. partita*) évoquent des bonzaïs naturels à petites feuilles et colonisent des rochers éclairés dans la zone tropicale de l'Afrique du Sud. Les fleurs jaune intense caractérisent de nombreuses espèces africaines, cette couleur semblant absente sur les autres continents. De même, les baies ovoïdes ou subsphériques rose vif ou rouge, dispersées par les oiseaux, sont une caractéristique de nombreux *Begonia* africains, le fruit typique des *Begonia* étant habituellement une capsule ailée dont les minuscules graines sont transportées par le vent, les éclaboussures des gouttes de pluie ou encore les pattes d'animaux. D'un point de vue morphologique, les graines des *Begonia* africains sont les plus diversifiées (DE LANGE et BOUMAN, 1991). Ainsi, comme les Araceae, les *Begonia* africains présentent tout un cortège de singularités.

### **Gesneriaceae**

Les espèces africaines appartiennent toutes à la sous-famille des Cyrtandroideae qui n'est représentée qu'en Asie et en Afrique, l'autre sous-famille, les Gesnerioïdeae, étant américaine, quelques petits genres austraux pouvant y être rattachés. Cette séparation systématique se calquant sur la géographie ne se retrouve pas dans les autres familles considérées ici.

En Amérique, les épiphytes sont très nombreuses et représentent à peu près la moitié des espèces de la famille (MADISON, 1977 : *Codonanthe*, *Columnea*, *Drymonia*, *Nematanthus*...). Les herbes terrestres sont souvent assez grandes avec une tige développée décombante (*Alloplectus*, *Nautilocalyx*, *Episcia*, *Achimenes*, *Gasteranthus*, *Cremosperma*...). Les arbustes se retrouvent surtout sur les bords de ruisseaux forestiers (*Besleria*) et les escarpements en moyenne montagne (*Gesneria*). Les espèces saxicoles ont fréquemment une base tubérisée et colonisent surtout les rochers exposés à la lumière en milieux forestiers très humides (*Sinningia*, *Rechteineria*...).

En Asie, les épiphytes sont plus rares (*Aeschynanthus*, *Agalmyla*) de même que les herbes terrestres (quelques *Didymocarpus* et *Cyrtandra*). Les arbustes sont fréquents, surtout sur les bords des ruisseaux (*Cyrtandra*). En revanche, les espèces saxicoles sont très abondantes et diversifiées surtout en sous-bois, souvent sous forme de plantes petites à tige ligneuse non tubérisée (*Didymocarpus*, *Didissandra*, *Loxocarpus*, et nombreux genres pauci-spécifiques) ou sous forme de plantes réduites à une seule feuille (*Monophyllaea*).

Ces spectres biologiques américains et asiatiques rappellent ceux déjà évoqués pour les Araceae et reflètent l'abondance des épiphytes en Amérique et l'abondance des petites espèces terrestres ou saxicoles en Asie.

En Afrique, deux genres seulement sont importants, *Saintpaulia* et *Streptocarpus*, ce dernier étant également très bien représenté à Madagascar. Les espèces sont saxicoles et sciaphiles, et caractérisent surtout les sous-bois de moyenne montagne, en Afrique de l'Est. C'est dans le genre *Streptocarpus* que l'anisocotylie, suivie du développement d'un unique cotylédon à croissance indéfinie pour tout appareil végétatif, est le mieux exprimé dans la famille.

### **Melastomataceae**

Cette famille est très bien représentée en Amérique tropicale où le genre *Miconia* regroupe à lui seul un millier d'espèces. Les Melastomataceae sont présentes dans tous les milieux et sous les formes biologiques les plus variées à l'exception des grands arbres. Les arbustes et herbes de lisières de forêts basses, de milieux perturbés et de savanes, sont très fréquents et se retrouvent dans de nombreux genres. Les héli-épiphytes se rencontrent chez les *Blakea* et les lianes chez les *Topobea*. Les herbes de sous-bois sont peu nombreuses et essentiellement réparties dans les genres pauci-spécifiques de la tribu des Bertoloniae (*Bertolonia*, *Macrocentrum*, *Monolena*, *Triolena*...) ; elles sont surtout saxicoles, comme pour les autres familles à petites graines (Gesneriaceae et Begoniaceae) et leur répartition est également péri-amazonienne, pour la majeure partie des espèces.

En Asie, les Melastomataceae sont surtout présentes en sous-bois, sous forme de petits arbres (*Memecylon*), de lianes (*Dissochaeta*, *Macrolenes*), d'arbustes (*Melastoma*, *Allomorpha*, *Astronia*...), de buissons épiphytes (*Medinilla* avec plus de 400 espèces), ainsi que d'herbes et sous-arbrisseaux terrestres et saxicoles, dans la tribu des Sonerileae (*Sonerila* avec près de 200 espèces, *Phyllagathis*). Les arbustes de milieux ouverts et perturbés se retrouvent surtout dans le genre *Melastoma*. Bien qu'étant essentiellement forestières, on retrouve donc pour les Melastomataceae la tendance déjà observée pour les Begoniaceae, à savoir une grande diversification d'espèces relativement héliophiles en Amérique alors que la plupart des espèces d'Asie sont sciaphiles. Comme dans le cas des Araceae et des Gesneriaceae, les petites Melastomataceae de sous-bois terrestres ou saxicoles sont plus nombreuses en espèces et marquent davantage le paysage en Asie qu'en Amérique.

En Afrique, les Melastomataceae sont surtout présentes dans les milieux ouverts ou perturbés, en lisière forestière, dans les zones marécageuses, dans les milieux rocheux de moyenne montagne. Les genres principaux sont *Osbeckia*, *Tristemma* et, surtout, *Dissotis* qui renferme plus d'une centaine d'espèces. En forêt, à côté des *Memecylon*, ce sont surtout les Sonerilae qui sont présentes, notamment avec les genres *Calvoa*, *Amphiblemma* et *Cinnobotrys*. Ce sont des espèces herbacées saxicoles qui évoquent les *Sonerila* asiatiques. L'excellent travail de JACQUES-FÉLIX (1976) sur les *Cinnobotrys*, permet de mettre en évidence des types écomorphologiques tout à fait exceptionnels pour la famille : tubercules en chapelets successifs séparés par des zones caulinaires étroites évoquant de nombreuses Zingiberaceae (*C. letouzei*), bulbilles caulinaires permettant une multiplication végétative (*C. oreophila*, *C. speciosa*), ensemble caulinaire pérenne constitué d'une base tubérisée d'où part une tige ligneuse dressée (*C. felicis*), monophyllie (ou haplophyllie) marquée, une seule feuille étant saisonnièrement formée par le tubercule (*C. acaulis*, *C. letouzei*). Le nombre réduit des espèces (6), les particularités morphologiques, l'endémisme marqué de la plupart des espèces, et la vaste répartition du genre dans toute la bande équatoriale africaine, plaident pour une origine ancienne du genre qui a évolué en milieu forestier, et dont il ne subsiste plus que quelques espèces relictuelles disjointes. A Madagascar, les Sonerilae de sous-bois sont très bien diversifiées puisque le seul genre *Gravesia* renferme plus de 100 espèces.

### **Piperaceae sensu stricto (Piper et genres affines)**

Les deux principaux genres de Piperaceae *sensu lato* sont considérés séparément, de nombreux auteurs les classant souvent dans deux familles différentes : Piperaceae (*Piper* et genres affines) et Peperomiaceae (*Peperomia*). Ce dernier genre comporte un millier d'espèces essentiellement réparties dans les régions montagneuses d'Amérique (distribution péri-amazonienne) ; bien que ce soient surtout des épiphytes et des saxicoles forestières, de nombreuses espèces se sont différenciées dans les milieux ouverts d'altitude, la succulence foliaire marquée permettant une adaptation à la sécheresse.

Les *Piper* américains sont essentiellement des arbustes de sous-bois répartis aussi bien en Amazonie centrale que dans des forêts de moyenne montagne péri-amazoniennes. Les espèces pionnières (*P. auritum*, *P. aduncum*...) ou de lisière forestière (*P. hostmannianum*, *P. marginatum*, *P. hispidum*, *P. dilatatum*...) représentent probablement moins de 10 % des espèces du genre. Les lianes sont rares mais néanmoins plus nombreuses que ne le laisse supposer le récent travail de

TEBBS (1989) qui ne compte que 8 espèces pour toute l'Amérique (les cinq espèces observées en Guyane française sont ainsi oubliées). Les arbustes sont physiologiquement très diversifiés, et leur appareil végétatif est parfois réduit à un stade quasiment herbacé (*P. consanguineum*, *P. humistratum*). Les *Piper* américains et les petits genres satellites comme *Trianaeopiper* et *Sarcorrhachis* présentent, sous des allures globalement homogènes, une grande diversité des modes de croissance (BLANC et ANDRAOS, 1983).

En Asie, les *Piper* restent encore plus mal connus qu'en Amérique du fait que la plupart des espèces (probablement environ les deux tiers) sont des lianes dioïques, un seul sexe étant souvent récolté. Ces lianes possèdent une tige principale fixée aux troncs d'arbres par des racines adventives et des tiges latérales florifères détachées du support. Les arbustes sont donc plus rares qu'en Amérique et ne marquent pas le paysage des sous-bois. Les espèces pionnières et de lisière sont quasiment inexistantes.

En Afrique, en dehors de *Lepianthes umbellata* qui est pantropical, le genre *Piper* ne compte que deux espèces : un arbuste (*P. capense*) et une liane (*P. guineense*). Cette dernière espèce est cependant très variable ; elle est dioïque, produit des drupes rouges et se rapproche ainsi des groupes asiatiques.

### **Urticaceae**

Les Urticaceae sont dominées par deux genres : *Pilea* et *Elatostema* qui représentent les trois quarts des espèces. *Pilea* est essentiellement américain et présente une distribution péri-amazonienne de moyenne montagne (sur près de 400 espèces américaines, 4 seulement se rencontrent en Guyane française). Comme les *Elatostema*, centrés sur l'Asie, les *Pilea* sont surtout saxicoles, en sous-bois humides.

En Afrique, les Urticaceae sont peu nombreuses mais appartiennent à une douzaine de genres répartis dans les différentes tribus. Comme en Amérique et en Asie, les petites espèces herbacées (*Pilea*, *Elatostema*) sont surtout des plantes de sous-bois montagnards hyper-humides. Dans les forêts de basse altitude, le genre *Urera* a différencié surtout des espèces lianescentes.

## **Discussion**

Avant d'émettre des hypothèses pour tenter d'expliquer la discrétion de ces familles de sous-bois en Afrique, une comparaison entre les trois continents, prenant en compte l'écomorphologie, doit être abordée.

Ce sont les groupes les plus fragiles qui retiendront l'attention. En sous-bois, où la vitesse de croissance est faible, il apparaît qu'une plante est d'autant plus fragile qu'elle est petite. En effet, contrairement à ce que l'on peut observer en milieux ouverts où l'énergie lumineuse est élevée, les plantes de sous-bois ont un système racinaire peu développé (BLANC, 1989). Les périodes sèches seront donc d'autant plus traumatisantes que les plantes sont petites, possèdent peu de racines et vivent sur des supports non recouverts de sol. Les petites espèces saxicoles, poussant sur les faces inclinées des rochers, peuvent donc être considérées comme les plus fragiles. C'est dans ces groupes de petites plantes saxicoles que l'on rencontre les spécialisations morphologiques et physiologiques les plus importantes : plantes dont la forme globale est un ovale incliné, monophyllie (plante réduite à une seule feuille), anisophyllie partielle ou totale dans des groupes où les feuilles opposées sont habituellement égales, plagiotropie dans des genres marqués par l'orthotropie, base de la plante tubérisée, tiges ou plantes entières monocarpiques, alternance de zones caulinaires à entre-nœuds longs et de zones à entre-nœuds sub-nuls, croissance intermittente par émission simultanée de tout un ensemble de feuilles, ce dernier phénomène étant exceptionnel chez les plantes de sous-bois (BLANC, 1989, 1992). Par ailleurs, ces petites espèces saxicoles produisent, en règle très générale, de petits fruits capsulaires (essentiellement des pyxides de 3 à 5 mm de diamètre) dont les nombreuses petites graines sont dispersées par les gouttes de pluie, par le vent (pour les individus poussant dans des sites exposés) et, probablement de façon accidentelle, par épizoochorie (sur

les pattes d'oiseaux et de mammifères). L'autochorie à faible distance reste probablement le mécanisme essentiel de dispersion car la plupart de ces espèces présentent un haut degré d'endémisme, ce qui témoigne d'une évolution sur place par dérive génétique.

Tous ces faits permettent d'émettre l'hypothèse que, pour une région donnée, plus ces petites espèces saxicoles sont nombreuses en individus et en espèces, avec une large répartition taxonomique (générique et familiale), plus cette région est soumise à un climat humide depuis une longue période, sans intervention de périodes sèches suffisamment traumatisantes pour éliminer ces plantes. En fonction de la répartition taxonomique et géographique, plusieurs échelles de temps seraient alors à considérer : trois cas peuvent être dégagés, chacun d'entre eux correspondant à l'un des trois ensembles phytogéographiques considérés.

**1)** Ces groupes sont très diversifiés d'un point de vue taxonomique et écomorphologique, comme c'est le cas en Asie du Sud-Est avec de nombreux genres appartenant aux familles précédemment discutées ainsi qu'aux Rubiaceae (*Argostemma* avec plus de 100 espèces, *Ophiorrhiza*), Acanthaceae (des *Justicia*, des *Eranthemum*), Pentaphragmataceae (*Pentaphragma*), Stemonaceae (*Pentastemona*), Zingiberaceae (*Camptandra*, des *Boesenbergia*, des *Globba*), Orchidaceae (des *Malaxis*, *Cryptostylis*, des *Paphiopedilum*). Une telle diversification plaide pour une période humide persistant depuis longtemps (probablement plusieurs millions d'années), au moins dans toute une série de sites suffisamment proches les uns des autres pour permettre aux plantes de recoloniser les zones d'où elles auraient disparu pendant les périodes sèches.

**2)** Ces groupes sont peu diversifiés d'un point de vue écomorphologique et taxonomique (niveaux générique et familial) mais on assiste à une explosion d'espèces et d'individus dans quelques genres, comme c'est le cas dans les Andes de moyenne altitude ; trois genres renferment ainsi chacun plusieurs centaines d'espèces dans les Andes : *Begonia* (Begoniaceae), *Pilea* (Urticaceae) et *Peperomia* (Peperomiaceae). Pour ce dernier genre, comme pour *Pilea*, les diaspores sont de petits achènes adhésifs. En dehors de ces groupes, peu de petites plantes saxicoles se sont diversifiées dans les autres familles à l'exception de quelques Melastomataceae, Gesneriaceae et Bromeliaceae. Parmi les Rubiaceae, l'équivalent des *Argostemma* asiatiques ne semble pas exister, même dans la tribu des Hameliae qui en serait le vicariant américain (BREMER, 1987). Globalement, toutes ces plantes montrent moins de spécialisations (formes, monophyllie, anisophyllie, etc.) que celles observées chez les espèces asiatiques, et ceci même pour les trois grands genres : *Begonia*, *Pilea* et *Peperomia*. Cette prédominance de quelques genres présentant une explosion d'espèces peu spécialisées plaide pour l'existence d'un milieu très favorable mais existant depuis une période relativement récente. Des groupes très spécialisés d'un point de vue écomorphologique n'auraient pas encore eu le temps de se mettre en place. On peut émettre l'hypothèse que dans le futur les autres familles actuellement discrètes sur ces rochers humides de sous-bois (Melastomataceae, Rubiaceae, Gesneriaceae, Araceae) pourraient se diversifier dans ces milieux aux côtés des trois grands genres ; ces derniers pourraient alors être amenés à régresser et on se retrouverait dans une situation plus équilibrée, avec diversification de nombreux genres comme en Asie du Sud-Est. La situation actuelle serait alors à relier à la jeunesse des Andes qui sont toujours en pleine surrection (BENJAMIN *et al*, 1987) ; ce phénomène initié il y a 10 à 15 millions d'années se serait accéléré depuis 3 millions d'années, créant ainsi de nouveaux biotopes où se serait effectuée la spéciation dans les *Pilea*, *Begonia* et *Peperomia*.

La pauvreté du bassin amazonien dans ces groupes de petites plantes fragiles à faible pouvoir de dispersion doit être reliée à la rareté des supports inclinés humides en permanence et aux multiples fluctuations de l'étendue forestière depuis le Quaternaire. Les refuges, au sens de PRANCE (1982), n'auraient pas été suffisamment humides et stables à long terme pour permettre à ces groupes de subsister. D'autres cas de distribution péri-amazonienne ont été discutés (voir, entre autres, GENTRY, 1982 et de GRANVILLE, 1992). En revanche, les groupes renfermant des espèces plus robustes (grandes herbes et arbustes) dont les baies sont dispersées par les animaux (surtout oiseaux et chauve-souris) et dont les « grosses » graines (supérieures à 2 ou 3 mm) germent sur le sol forestier, sont bien représentées en Amazonie : Palmiers, Araceae, Piperaceae, Rubiaceae, pour ne citer que des grandes familles.

3) Ces groupes fragiles sont diversifiés d'un point de vue écomorphologique mais les espèces sont peu nombreuses et présentent souvent des aires de répartition disjointes. C'est le cas en Afrique tropicale, notamment pour les Begoniaceae, les Gesneriaceae et les Melastomataceae (cf. *supra*). Ces faits plaident pour une diversification et une abondance autrefois plus marquées. Les espèces actuelles seraient alors relictuelles et témoigneraient de longues périodes passées humides pendant lesquelles ces groupes se seraient spécialisés. Le climat actuel, également humide et favorable à ces espèces fragiles, aurait été précédé de climats secs pendant lesquels ces groupes auraient subi de fortes régressions et n'auraient persisté que dans des sites refuges (montagnes, abords de cascades,...). La présence actuelle de ces plantes en basse altitude, dans des zones environnées de montagnes, comme c'est le cas au Cameroun, au Congo et au Gabon, laisse supposer que la période humide actuelle a été suffisamment longue pour permettre à ces espèces à faible pouvoir de dispersion de recoloniser les forêts de basse altitude.

D'une façon plus générale, se pose le problème de l'interprétation de la disjonction africaine, par rapport à l'Asie et l'Amérique, pour les plus grandes familles du sous-bois, à l'exception des Rubiaceae qui sont représentées par 1 500 à 2 000 espèces en Afrique sur environ 10 000 espèces que renferme la famille (voir, entre autres, HEPPEL et KEAY, 1963, pour l'Afrique de l'Ouest et VERDCOURT, 1976, pour l'Afrique de l'Est). La présence, voire l'abondance d'autres familles moins grandes dans les sous-bois africains doit aussi être discutée. Certaines de ces familles, comme les Acanthaceae et les Commelinaceae semblent être représentées de façon comparable dans les trois continents. En revanche, les Balsaminaceae (*Impatiens*) et les Dracaenaceae (*Dracaena*) marquent les sous-bois d'Asie et d'Afrique alors que les Marantaceae (nombreux genres) les Moraceae (*Dorstenia*) et des Oxalidaceae (*Biophytum*) marquent ceux d'Amérique et d'Afrique.

Pour toutes ces familles, on remarque également, en Afrique, une grande diversification dans les milieux plus ou moins ouverts : forêts claires, savanes, zones sub-désertiques, berges des grands fleuves. Comme on l'a vu, cette diversification va de pair avec des caractères écomorphologiques xériques inhabituels dans ces familles ; c'est également le cas pour les Rubiaceae et Acanthaceae, très riches dans les milieux secs d'Afrique. Par ailleurs, les *Dracaena* ne sont qu'artificiellement séparés des *Sansevieria* (BOS, 1984) qui sont caractéristiques des milieux secs. Les *Dorstenia* et *Biophytum* ont également différencié de nombreuses espèces en milieux ouverts.

#### DIVERSIFICATION ET RÉGRESSION DES FLORES DE SOUS-BOIS EN AFRIQUE, ET CHANGEMENTS CLIMATIQUES

Vue la distribution pantropicale de toutes ces familles (et surtout des sous-familles, parfois même des genres comme *Begonia*, *Pilea*, *Peperomia*, *Piper*) qui sont essentiellement diversifiées dans les sous-bois de forêts denses humides sempervirentes, leur origine est probablement ancienne et précéderait la fin de la séparation Afrique-Amérique du Sud. Ces groupes auraient donc existé au Crétacé, avant l'Albien (100 millions d'années).

En effet, pour ces plantes de sous-bois, les transports à longue distance semblent peu probables, comme en témoigne la répartition souvent limitée de la plupart de ces espèces. Ainsi, l'endémisme des espèces s'oppose au caractère pantropical des taxons de rang plus élevé (genre, sous-famille, famille). Ces groupes forestiers présentant toute une gamme de caractères écomorphologiques liés au sous-bois (voir BLANC, 1989, 1992), il semble raisonnable d'admettre une origine forestière à ces groupes. L'absence très générale de pollens et d'autres restes fossiles est d'ailleurs caractéristique des plantes de sous-bois, peu lignifiées et produisant peu de pollen, souvent agglutiné et non transporté par le vent. Il convient d'ailleurs de se méfier de l'abondance de certains pollens : si les *Piper* sont pour environ 90 % des arbustes et des lianes de sous-bois (cf. *supra*), des pluies de pollens fossilisés de *Piper* peuvent indiquer un milieu ouvert, correspondant à des lisières forestières (ABSY *et al.* 1991) car les quelques espèces pionnières de lisière comme *P. aduncum* forment des peuplements denses qui produisent d'énormes quantités de pollen dispersé par le vent, contrairement aux petits *Piper* de sous-bois. Il peut en être de même pour les Palmiers dont les peuplements de *Borassus* en savane ou les inflorescences contenant des millions de fleurs chez les *Corypha* produisent probablement beaucoup plus de pollen que les nombreuses espèces de sous-bois à sexualité plus discrète ; l'abondance des pollens de palmiers à certaines époques (MOORE, 1973 ; SALARD-CHEBOLDAEF, 1981) n'est donc pas nécessairement indicatrice de forêt humide. Comme on le voit, les quelques

cas de fossilisation de pollens dans ces familles ne permettent pas de se faire une idée sur l'abondance et la diversité de ces groupes en forêt. Les interprétations peuvent alors être basées sur des données phytogéographiques et écomorphologiques.

### **Première période**

Le fonds floristique du sous-bois, commun aux trois continents et remontant probablement au moins jusqu'à l'Albien, aurait persisté et se serait diversifié en forêts. Le bloc Afrique-Amérique du Sud ayant un climat continental chaud et sec en son centre (GUIRAUD et MAURIN, 1991), les forêts denses auraient été surtout périphériques puis se seraient développées le long de l'ouverture de l'Atlantique (voir synthèse de MALEY, sous presse). Cette période, pendant laquelle les groupes seraient restés forestiers, peut s'être poursuivie jusqu'au Miocène moyen (10 à 15 MA) où le climat plus sec aurait entraîné une mosaïque forêt-savane (BOUREAU *et al.* 1983 ; VAN ZINDEREN BAKKER et MERCER, 1986 ; HAMILTON, 1991).

### **Deuxième période**

Une phase climatique sèche longue et généralisée en Afrique aurait entraîné une régression générale des flores herbacées et arbustives de sous-bois. Les groupes dont les graines ne peuvent germer que sur le sol forestier en raison de leurs dimensions (plus de 2 à 3 mm de longueur) auraient quasiment disparu des forêts, comme dans le cas des *Piper*, ou fortement régressé comme dans le cas des Araceae et des Palmiers. Dans le cas des *Piper*, on ne peut cependant pas exclure l'hypothèse d'une arrivée récente à partir d'une souche asiatique. Les Araceae auraient été capables pendant cette longue période sèche, de différencier des espèces en forêts claires et en savanes, grâce à de nouvelles structures morphologiques (cf. *supra*). Quant aux plantes à petites graines germant sur supports inclinés ou verticaux dépourvus de litière (Gesneriaceae, Melastomataceae, Begoniaceae et, à un moindre degré, Balsaminaceae et Peperomiaceae), elles auraient trouvé refuge aux abords de cascades ayant persisté dans des zones montagneuses restées humides même pendant les phases sèches. Ainsi, en dehors de certains *Begonia*, la plupart de ces plantes à petites graines auraient poursuivi leur évolution morphologique dans des milieux restant humides pendant une phase climatique sèche.

D'autres groupes auraient également trouvé refuge sur les berges des rivières dans les forêts galeries comme cela a pu être le cas pour des *Dracaena*, des Commelinaceae, des Marantaceae. La diversification de groupes hygrophiles dans des milieux plus ouverts et plus secs aurait débuté pendant la phase sèche du Miocène moyen (10 à 15 MA) puis se serait poursuivie jusqu'au Pliocène (2 MA) (HAMILTON, 1991 ; MALEY, sous presse). C'est pendant cette phase que se serait diversifiée l'ancienne flore sèche africaine évoquée par CHRIST en 1892.

### **Troisième période**

Des phases climatiques sèches et humides alternées de courte durée, auraient entraîné depuis le Quaternaire des régressions et transgressions entre la forêt dense humide et des formations de type forêt claire ou savane (voir SERVANT *et al.*, 1993). Des familles bien adaptées aux milieux ouverts comme les Rubiaceae, Acanthaceae, Dracaenaceae, Commelinaceae, Poaceae, auraient pu différencier des espèces de sous-bois lors des transgressions forestières. Les groupes à faible vitesse de recolonisation comme les Melastomataceae à pyxides, les Gesneriaceae, les Begoniaceae, auraient subi des alternances de phases de spéciation par isolement suivies de phases d'extinction, à partir de refuges comme les collines et montagnes d'Afrique de l'Ouest (Mont Cameroun, Chaillu, monts de Cristal, Mayombe, Nimba, Fouta Djallon). Le cortège actuel de ces petites espèces fragiles n'est probablement qu'un pâle reflet de la spéciation qui s'est effectuée au cours des derniers millions d'années. Quant aux groupes ayant préalablement différencié des espèces en milieux ouverts (Araceae, Palmiers), celles-ci ont probablement suivi les phases de transgression et de régression.

Ainsi, les événements climatiques marqués par de longues périodes de sécheresse en Afrique ont entraîné une régression dans les familles hygrophiles en sous-bois mais aussi, parallèlement, l'apparition de types écomorphologiques profondément originaux.



## BIBLIOGRAPHIE

- ABSY M.L., A. CLEEF, M. FOURNIER, L. MARTIN, M. SERVANT, A. SIFFEDINE, M. FERREIRA DA SILVA, F. SOUBIÉS, K. SUGUIO, B. TURCO et T. VAN DER HAMMEN - 1991 - Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le Sud-Est de l'Amazonie au cours des 60 000 dernières années. Première comparaison avec d'autres régions tropicales. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 312, sér. 2, 673-678.
- AUBRÉVILLE A. - 1955 - La disjonction africaine dans la flore forestière tropicale. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 278, 42-49.
- AUBRÉVILLE A. - 1975 - Essais sur l'origine et l'histoire des flores tropicales africaines. Application de la théorie des origines polytopiques des Angiospermes tropicales. *Adansonia*, 15, 31-56.
- BLANC P. - 1978 - Aspects de la ramification chez les Aracées tropicales. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, univ. P. et M. Curie, Paris.
- BLANC P. - 1986 - Alternance de cataphylles et de feuilles assimilatrices chez les Araceae. Implications écologiques. *Bull. Mus. nat. hist. nat. Paris*, 132, 263-272.
- BLANC P. - 1989 - Biologie des plantes de sous-bois tropicaux. Thèse d'État, univ. P. et M. Curie, Paris.
- BLANC P. - 1992 - Les formes globales des plantes de sous-bois tropicaux et leur signification écologique. *Rev. Ecol. (Terre vie)*, 47, 3-49.
- BLANC P. et K. ANDRAOS - 1983 - Remarques sur la dynamique de croissance dans le genre *Piper* L. (Piperaceae) et les genres affines. *Bull. Mus. nat. hist. nat. Adansonia*, 5, 259-282.
- BOGNER J. - 1980 - Eine neue *Culcasia* Art aus Gabon. *Miscell. Papers Landbouw. Wageningen*, 19, 57-63.
- BOGNER J. et D.H. NICOLSON - 1991 - A revised classification of Araceae with dichotomous keys. *Willdenowia*, 21, 35-50.
- BOS J.J. - 1984 - *Dracaena* in West Africa. Agricultural Univ. Wageningen.
- BOUREAU E., M. CHEBOLDAEFF-SALARD, J.C. KOENIGUER et P. LOUVET - 1983 - Evolution des flores et de la végétation tertiaires en Afrique, au nord de l'équateur. *Bothalia*, 14, 355-367.
- BREMER B. - 1987 - The sister group of the paleotropical tribe Argostemmatae: a redefined neotropical tribe Hamelieae (Rubiaceae, Rubioideae). *Cladistics*, 3, 35-51.
- CHRIST H. - 1892 - La flore dite « ancienne africaine ». *Arch. Sc. phys. nat. Genève*. 3<sup>e</sup> pér. 28, 369-374.
- CROAT T.B. - 1979 - The distribution of Araceae. In : K. Larsen et L.B. Holm-Nielsen (Eds): Tropical Botany. Academic Press, 300-308.
- DE LANGE A. et F. BOUMAN - 1991 - Seed micromorphology of the genus *Begonia* in Africa: Taxonomic and Ecological implications. *Wageningen Agric. Univ. Papers*, 91-4, 1-82.
- DRANSFIELD J. - 1978 - Growth forms of rain forest Palms. In : P.B. Tomlinson et M.H. Zimmermann (Eds) : Tropical Trees as living systems. Cambridge Univ. Press, 247-268.
- DRANSFIELD J. - 1979 - A manual of the Rattans of the Malay Peninsula. Malaysian Forest Records, 29, Forest Dept. Kuala Lumpur.
- GENTRY A.H. - 1982 - Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between central and south America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny ? *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 69, 557-593.
- GRANVILLE J.J. de - 1992 - Un cas de distribution particulier : les espèces forestières péri-amazoniennes. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 68, 1-33.
- GUIRAUD R. et J.C. MAURIN - 1991 - Le rifting en Afrique au Crétacé inférieur : synthèse structurale, mise en évidence de deux étapes dans la genèse des bassins, relations avec les ouvertures océaniques péri-africaines. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 162, 811-823.
- HAMILTON A.C. - 1991 - History of climate and forests in tropical Africa during the last 8 Million years. *Climatic Change*, 19, 65-78.
- HEPPER F.N. et R.W.J. KEAY - 1963 - Rubiaceae. In : J. Hutchinson et J.M. Dalziel (Eds) : Flora of West Tropical Africa. Millbank, Londres.
- HUTCHINSON J. et J.M. DALZIEL - 1954-1972 - Flora of West Tropical Africa. Second edition. Millbank, Londres.
- JACQUES-FÉLIX H. - 1976 - Le genre *Cinnobotrys* (Mélantomatacées). *Adansonia*, 16, 355-377.
- MADISON M. - 1977 - Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, 2, 1-13.
- MALEY J. - 1987 - Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent : nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecology of Africa*, 18, 307-334.
- MALEY J. (sous presse) - The African Rain Forest: principal patterns of vegetation and climate changes from Upper Cretaceous to Quaternary. In : R. Watling, M.D. Swaine et I.J. Alexander (Eds) : West African Forests: studies in the Guineo-Congolian Domain. Royal Soc. Edinburgh.

- MABBERLEY D.J. - 1989-1990 - The plant-book. Cambridge Univ. Press.
- MOORE H.E. Jr. - 1973 - Palms in the Tropical Forest Ecosystems of Africa and South America. *In* : B.J. Meggers, E.S. Ayensu, W.D. Duckworth (Eds) : Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review. Smithsonian Inst. Press, 63-88.
- FRANCE G.T. - 1982 - A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 69, 594-624.
- RENNER S. - 1989 - A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 76, 496-518.
- SALARD-CHEBOLDAEFF M. - 1981 - Palynologie maestrichtienne et tertiaire du Cameroun. Résultats botaniques. *Rev. Palaeobot. Palyn.*, 32, 401-439.
- SCHNELL R. - 1970 - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux ; 2 volumes. Gauthier-Villars, Paris.
- SERVANT M., J. MALEY, B. TURCO, M.L. ABSY, P. BRENAC, M. FOURNIER et M.P. LEDRU - 1993 - Tropical forest changes during the Late Quaternary in African and South American lowlands. *Global Planetary Change*, 7, 25-40.
- SMITH L.B., D.C. WASSHAUSEN, J. GOLDING et C.E. KAREGEANNES - 1986 - Begoniaceae. Part. I: Illustrated key, Part. II: annotated species list. Smithsonian Inst. Press. Washington.
- SOSEF M.S.M. - 1991 - New species of *Begonia* in Africa and their relevance to the study of glacial rain forest refuges. *Wageningen Agric. Univ. Papers*, 91-4, 117-151.
- TEBBS M. - 1989 - The climbing species of New World *Piper* (Piperaceae). *Willdenowia*, 19, 175-189.
- THOMASSON M. - 1994 - Essai sur l'histoire de la flore du Sud de Madagascar. *Mém. Soc. Biogéogr. (3<sup>e</sup> série)*, 4, 169-179.
- UHL N. et J. DRANSFIELD - 1987 - Genera Palmarum. A classification of palms based on the work of Harold Moore Jr. Bailey Hortorium et International Palm Soc. Lawrence.
- VAN ZINDEREN BAKKER E.M. et J.H. MERCER - 1986 - Major late Coenozoic climatic events and Palaeoenvironmental changes in Africa viewed in a worldwide context. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 56, 217-235.
- VERDCOURT B. - 1976 - Rubiaceae. *In* : R.H. Polhill (Ed) : Flora of tropical East Africa, 16.
- ZEVEN A.C. - 1964 - On the origin of the oil Palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Grana Palynol.*, 5, 121-123.

# LES SECTEURS INTERMÉDIAIRES ENTRE DOMAINES SOUDANIEN ET SAHÉLIEN EN AFRIQUE OCCIDENTALE. SIMPLES TRANSITIONS OU RÉALITÉ À PART ENTIÈRE ?

P. COUTERON  
ENGREF. B.P. 5093. 34033 Montpellier, France

**Résumé :** Si la plupart des classifications phytogéographiques traitant de l'Afrique occidentale distinguent et définissent des ensembles soudaniens et sahéliens, le statut conféré aux territoires intermédiaires (« soudano-sahéliens ») varie grandement selon les auteurs. D'une façon générale, ces espaces posent encore certains problèmes aux phytogéographes avec, à preuve, les hésitations de vocabulaire concernant la caractérisation de leurs structures de végétation. Ces divers problèmes nous semblent résulter d'une même insuffisance de notre compréhension, en ce qui concerne le fonctionnement et la dynamique de types de végétation complexes, dès lors que l'importance relative des ligneux et des herbacés ne peut plus être expliquée seulement par le feu. Malgré tout, il nous semble possible d'identifier, pour des réalités « soudano-sahéliennes », un certain nombre de critères, en termes de structures (physionomies, flore, groupements végétaux), de fonctionnement (redistribution de l'eau dans le paysage) et de changements (phases de contraction de la végétation), qui permettent de les distinguer à la fois des situations plus septentrionales et méridionales. Ce faisceau de spécificités fait plutôt pencher pour la reconnaissance d'une entité « soudano-sahélienne » à part entière, plutôt que pour un statut de simple transition.

Cela étant, ces constatations, établies à partir des observations d'un nombre limité de sites, mériteraient d'être plus largement vérifiées avant de prétendre revêtir une réelle signification phytogéographique à l'échelle d'un très grand territoire.

**Mots-clés :** Afrique occidentale, secteur soudano-sahélien, classification phytogéographique, écologie des paysages.

**Abstract:** Sudanian and Sahelian units have been identified and delineated in western Africa according to most phytogeographic classifications and authors. Nevertheless, the status of intermediate territories (those that can be called "sudano-sahelian"), is seldom consistent from one author to the other. In a more general way, these areas raise a lot of questions to phytogeographers, and the controversies about the denomination of their vegetation structures give an additional evidence of a whole problem. This problem seems to stem from our lack of understanding of the function and changes of complex vegetation types, when the proportion between their woody and herbaceous components is no longer regulated by fire.

Nevertheless it seems feasible to identify, for the Sudano-Sahelian situations, some characteristics, either in terms of structure (patterns and flora), function (as water allocation inside the landscape), and change (as periods of vegetation shrinking), that allow a good discrimination with both Sahelian and Sudanian situations. This set of specificities leads us more toward considering the sudano-sahelian areas as a specific phytogeographic unit, rather than treating them only as transitions. Anyway, those conclusions, established from the observations of a limited number of locations, should be more widely checked and discussed, before pretending to be valid for a very large area.

**Keywords:** Western Africa, Sudano-Sahelian areas, phytogeographic classification, landscape ecology.



## Introduction

L'Afrique occidentale <sup>(1)</sup> a fait l'objet, de longue date, de propositions de subdivisions phytogéographiques d'ensemble (CHEVALIER, 1933 ; AUBREVILLE, 1936) ; la dernière synthèse est celle de TROCHAIN (1970), à laquelle nous faisons implicitement référence dans le titre ci-dessus. Les conceptions qui la guident avaient d'ailleurs été formulées par le même auteur antérieurement (1940 et 1952), et ont inspiré des travaux plus localisés, tels que ceux de FONTES (1983), puis de GUINKO (1984), au Burkina Faso, et de SAADOU (1984), au Niger. Antérieurement, d'autres subdivisions, pas exactement concordantes, avaient été proposées par AUBREVILLE (1936, 1949 et 1950).

Notre but ici n'est pas de revenir sur le débat traitant des intérêts relatifs des principaux systèmes - débat qui ne sera jamais clos, compte tenu de la part d'arbitraire inhérente à toute tentative de subdivision d'une réalité naturelle. Il s'agit plutôt de s'intéresser en priorité à un territoire particulier, pouvant être défini comme intermédiaire entre ce que ce dernier auteur nomme domaine soudanien et domaine sahélien ; de revenir sur la place que lui ont réservé les principales classifications et de s'interroger sur le modèle implicite de classification utilisé ; d'envisager dans quelle mesure les difficultés à décrire son couvert végétal ne sont pas la résultante d'une reconnaissance insuffisante de son originalité ; enfin, d'explorer en quoi la prise en compte d'un éventail assez large de caractères écologiques (*sensu lato*) permet de préciser son statut phytogéographique. Il va sans dire que, concernant une réalité aussi vaste et variée, il s'agit plus d'initier une réflexion que de prétendre apporter des éléments de réponse définitifs.

## A. Modèles de classification et statut retenu

### 1. Classification des unités spatiales

Dans les sciences de la nature, « les classifications servent à des fins si diverses que la taxinomie doit satisfaire à des exigences quasi contradictoires » (BENZECRI et coll., 1984, p. 63). Pourtant, l'élaboration d'un système de classification, d'une taxinomie, est loin d'être un exercice scientifiquement neutre ou arbitraire car il traduit, plus ou moins explicitement, la représentation que nous souhaitons retenir pour la réalité observée ; réciproquement, une fois construite, la taxinomie influence notre façon de penser et de percevoir le réel (GOULD, 1983 in CALKINS et OBERMEYER, 1991).

Le classement peut être vu comme un processus d'affectation d'*individus* - ici des unités spatiales -, à des *catégories*, selon un ou plusieurs *critères*. Avant d'être mis en œuvre, un tel processus demande que certains choix fondamentaux concernant les caractéristiques de la classification aient été faits. Parmi ces alternatives, figure en tout premier lieu le choix entre (GODRON, 1975) :

- une classification fermée où les critères sont choisis en petit nombre, et les catégories sont définies avant le début du processus de classement ;
- une classification ouverte où un nombre important de critères est considéré, sans définition de catégorie ni hiérarchisation *a priori* .
- Dans ce dernier cas, c'est l'analyse des interrelations entre critères qui définit les catégories et leurs éventuelles règles de subordination <sup>(2)</sup>. Généralement, ce sont d'ailleurs ces règles de subordination qui constituent les principales caractéristiques de la taxinomie finale.

---

(1) Par Afrique occidentale, nous entendons un ensemble sub-saharien, à limite orientale arbitrairement située à peu près au niveau du lac Tchad. D'autre part, la présente réflexion ne prétend pas intégrer le cas du Sénégal, possédant de fortes particularités climatiques (MOREL, 1992).

(2) « Puisque les critères ne s'imposent pas d'eux-mêmes, que leur hiérarchie est inconnue *a priori*, ..., l'étude positive des effets, des ressemblances doit précéder celle des principes taxinomiques » (BENZECRI et coll., *op. cit.*, p.67).

## 2. Natures des classifications phytogéographiques en Afrique occidentale

Ce sont toutes des classifications fermées (catégories définies *a priori*, par le biais d'un petit nombre de critères) qui se veulent partitions complètes de l'espace considéré : elles n'acceptent explicitement ni le hiatus, ni le recouvrement entre catégories. Un seul critère principal est utilisé (climat, flore ou végétation), à l'exception de la classification de TROCHAIN (1970) qui utilise conjointement les trois critères, mais après avoir insisté sur les « corrélations » entre eux. Cette classification est bâtie sur un principe clairement hiérarchique, avec une subordination stricte de catégories selon une extension spatiale croissante (district, secteur, domaine, région).

La classification d'AUBRÉVILLE (1949 et 1950), réalise une partition complète en cinq catégories majeures, selon des critères exclusivement bioclimatiques ; elle n'est hiérarchique que par rapport à certaines nuances côtières ou d'altitude, de faible extension spatiale, distinguées à l'intérieur des grandes catégories.

Dans une perspective uniquement floristique, WHITE (1983) réalise une classification d'un principe relativement différent, distinguant des catégories majeures, bien affranchies les unes des autres (« phytochories »), et des catégories de transition, censées combler les hiatus entre les précédentes. Pour des raisons de simplicité, il déclare n'avoir pas recours à une quelconque hiérarchisation (même si l'on peut percevoir un principe de subordination des transitions aux phytochories).

## 3. Statuts de l'interface « soudano-sahélienne »

L'expression « soudano-sahélienne » est considérée, à ce stade, et pour la suite du texte, sans aucune référence à des terminologies déjà existantes, mais comme la dénomination la plus naturelle pour exprimer une situation intermédiaire entre les territoires pouvant être définis comme soudanais et sahéliens.

Pour AUBRÉVILLE (1936, carte des « territoires géobotaniques forestiers »), il y a une limite majeure entre « zones soudanaises et sahéliennes » ; par contre, sa carte des « bioclimats » (1949 et 1950) ne la reconnaît plus puisque les deux « zones » sont fusionnées dans un même ensemble « sahélo-soudanais », très vaste, ayant rang de catégorie majeure.

Pour TROCHAIN (1970), la distinction entre Soudan et Sahel est fondamentale ; l'interface entre les deux est vue comme des subdivisions (secteurs) à l'intérieur des deux domaines principaux. Une vision similaire se retrouve chez KEAY, 1953 (même s'il n'a pas recours aux subdivisions), PITOT, 1956 (*in* MONOD, 1957).

La carte de WHITE (1983), à très petite échelle, reprend la distinction entre Soudan et Sahel, mais la première catégorie est érigée en centre d'endémisme alors que la seconde n'a qu'un statut de « zone » de transition.

Plusieurs travaux à l'échelle nationale sont basés sur des conceptions à peu près semblables à celle de TROCHAIN ; ainsi, ce même auteur (1940) au Sénégal et LETOUZEY (1968), au Cameroun. Au Burkina Faso, FONTES (1983) distingue des secteurs soudano-sahélien et sahélo-soudanien, inclus respectivement dans les deux domaines précédents ; par contre, il regroupe les deux dans une catégorie principale « soudahélienne » pour sa classification en « zones éco-floristiques de synthèse ». GUINKO (1984), néanmoins, conserve la distinction initiale entre des secteurs nord-soudanien et subsahélien, rattachés respectivement aux deux domaines phytogéographiques précédents. On voit donc coexister - parfois à l'intérieur d'un même travail - les deux conceptions :

- un statut de catégorie majeure (l'interface est alors une catégorie à part entière) ;
- un statut de sous-catégorie, annonçant la transition (brutale à l'échelle de la carte ! <sup>(3)</sup>) entre deux catégories majeures ; l'interface est vue comme une simple discontinuité, encadrée par deux variantes des catégories majeures.

A noter que la deuxième conception est bien plus fréquente que la première.

---

(3) L'importance qu'il serait bon d'accorder aux problèmes de limites est néanmoins évoquée par TROCHAIN (1970, p. 142) : « Mais ici il ne faut pas perdre de vue que ce sont davantage des marges de chevauchement qu'il faudrait utiliser que des traits précis ».

## **B. La difficile description des types de végétation de « l'interface soudano-sahélienne »**

### **1. Quel vocabulaire pour quelles structures ?**

L'incertitude que nous avons vue précédemment, d'ordre taxinomique et terminologique, semble se maintenir dès que l'on aborde la description des physionomies des types de végétation concernés. Les conclusions de l'accord de YANGAMBI (Anonyme, 1956), qui constitue un cadre de travail assez bien respecté pour les types de végétation plus méridionaux, deviennent plus délicates à interpréter. Ainsi, la distinction proposée entre « savanes » et « steppes » est critiquable et a été critiquée (VOLK 1966 *in* MENAUT, 1983 ; DESCOINGS, 1976) ; le terme « steppe », lui-même, est de plus en plus rejeté par les tropicalistes (SCHNELL, 1977; TROCHAIN *et al.*, 1980), car il renvoie à des types de végétation à fonctionnement très différent, et localisés en dehors de la zone intertropicale. L'appellation de « pseudo-steppe » (TROCHAIN, 1952) n'a pas fait l'unanimité, alors que la tendance à pousser le terme de « savanes » jusqu'aux franges du désert (MAIRE *in* MENAUT, 1983) reste aussi controversée. Les termes de « fourré » (thicket), ou de « formation buissonnante » (bushland) de WHITE (1983), quant à eux, ne conviennent qu'à certains types de peuplements. La classification de l'UNESCO (1969-1973) ne paraît pas opportune (DESCOINGS, 1976; WHITE, *op. cit.*), alors que les principes définis par le premier auteur sont lourds à utiliser pour une étude régionale.

La question est alors de savoir si les difficultés de vocabulaire rencontrées ne sont pas le reflet d'une connaissance insuffisante des systèmes écologiques considérés ? Il semble en effet plus facile de définir une terminologie relative aux physionomies de végétation, dès lors qu'un premier niveau de connaissance a été acquis au sujet des dynamiques sous-jacentes.

A titre d'exemple, considérons les savanes plus méridionales (« eu-soudaniennes », au sens de TROCHAIN) : dans son acception actuelle la plus courante (cf. la définition de BOURLIÈRE et HADLEY, 1970), le terme de savane évoque plus qu'une simple physionomie végétale, comprenant des ligneux dispersés, surmontant un fort couvert herbacé. Il renvoie à un équilibre dynamique entre une phase ligneuse et herbacée, réglé par un régime de feux à très courts temps de retour. Depuis MORISON *et al.* (1948), il existe des modèles qualitatifs exprimant très schématiquement un tel équilibre. Dès lors, les nuances de physionomie semblent relativement plus simples à décrire car elles correspondront très largement à des niveaux le long d'une courbe d'équilibre <sup>(4)</sup> (même si cette dernière n'est pas explicitement formulée).

A l'inverse, en ce qui concerne notre dition, il ne semble pas y avoir encore de concept clairement exprimé face à des types de végétation intertropicaux associant durablement ligneux et herbacées lorsque le feu est atténué ou disparaît totalement. Sans doute parce que l'on ne sait pas comment se règle l'équilibre entre la phase ligneuse et la phase herbacée ; et que le facteur prépondérant est peut-être variable selon les situations. WALKER *et al.* (1981), à partir d'observations en Afrique australe, ont proposé un modèle quantitatif simple, basé sur la concurrence pour l'eau ; mais il n'est pas prouvé que leurs hypothèses de base soient partout valides.

Dans l'ensemble, les difficultés à décrire les végétations soudano-sahéliennes nous semblent donc assez largement prendre leurs racines dans le manque de références concernant le fonctionnement et la dynamique de ces systèmes écologiques.

### **2. Une description malgré tout**

Le couvert végétal « soudano-sahélien » associe, dans des proportions diverses, des herbacées et des ligneux. Ce couvert n'est que rarement entièrement fermé, même au maximum de végétation, si bien qu'il est important de tenir compte du recouvrement du sol nu. La végétation herbacée est principalement composée d'espèces annuelles ; les incendies affectant ce couvert annuel sont inexistantes ou à très faibles temps de retour, *ce qui constitue un caractère fondamental du territoire soudano-sahélien*. La végétation ligneuse est généralement basse (peu de sujets ou de peuplements dépassant 4 à 5 m) comportant fréquemment des individus multicaules. L'agrégation entre individus ligneux est souvent forte (structure de « fourrés »).

---

(4) Pour les « savanes », le principe de classification retenu à Yangambi se base schématiquement sur des classes d'importance de la fraction « haute » de la strate ligneuse.

Ces quelques caractères de la végétation « soudano-sahélienne » recourent très largement les descriptions des auteurs qui en ont donné un aperçu. Volontairement, il ne sera pas question, à ce stade, de fourchettes pluviométriques précises, mais l'on peut dire que ces physiologies sont particulièrement fréquentes pour des territoires recevant une lame d'eau annuelle moyenne comprise approximativement entre 400 et 700 mm ; lame d'eau connaissant généralement une très forte variabilité interannuelle (avec un coefficient de variation souvent supérieur à 25 %). Cette très forte variabilité dissuade d'ailleurs de rechercher une fourchette de moyennes pluviométriques trop fine pour caractériser l'espace considéré.

Malgré les difficultés évoquées, le classement de la végétation soudano-sahélienne nous semble pouvoir être esquissé, grâce à une classification ouverte, en précisant les caractères structuraux de la végétation, et en intégrant des éléments de fonctionnement et d'évolution de ces systèmes.

## C. Critères pour une spécificité « soudano-sahélienne »

### 1. Critères structuraux

La structure de la végétation sera ici considérée des points de vue physiologique (répartition dans l'espace des volumes végétaux), floristique (espèces présentes), et phyto-écologiques (répartition des espèces selon les milieux).

#### a) Point de vue physiologique

Types biologiques (RAUNKIAER, 1934)

A partir de la végétation soudanaise, en remontant vers le nord, la transition se marque, pour les herbacées, par une diminution de l'importance relative des hémicryptophytes et une augmentation des thérophytes. En ce qui concerne les strates ligneuses, on observe une diminution des méso-phanérophytes au profit des micro-phanérophytes. Par rapport au contexte sahélien, les différences sont plus floues et vont plutôt se marquer par une raréfaction des ligneux, plutôt que par un net changement des spectres biologiques (en termes de contribution à la phytomasse). A noter toutefois qu'en contexte strictement sahélo-saharien, les hémicryptophytes herbacées reprennent une importance considérable (avec *Panicum turgidum*).

#### Structures verticales

Celles-ci sont généralement basses, sauf conditions édaphiques particulières. En ce qui concerne les ligneux, d'après les résultats d'une étude réalisée au nord-ouest du Burkina Faso (14° N, 2° 35 W ; COUTERON, non publié), il ne semble pas y avoir de réel antagonisme entre le développement des strates les plus basses (inférieures à 2 m) et celui des strates de niveau supérieur (par exemple de 2 m à 5 m). Dans l'ensemble, les structures verticales ne sont pas à proprement parler discriminantes des situations « soudano-sahéliennes », si ce n'est au travers de l'évident abaissement des peuplements ligneux par rapport au secteur « eu-soudanien ».

#### Structures horizontales

C'est sans doute sur ce point que se distinguent le mieux les physiologies « soudano-sahéliennes », à partir de la très forte agrégation des individus dans la majorité des peuplements ligneux ; cette agrégation peut correspondre à des peuplements denses (logique de fourrés ou de bosquets), ou à des individus de petite taille, agrégés autour d'un individu de plus grande taille. Dans certains cas, les agrégats sont répartis relativement régulièrement ; dans d'autres, leur répartition est très irrégulière, souvent avec une logique très marquée ; l'exemple le plus connu étant sans doute celui des fourrés (« brousses ») tigrés. L'existence ou la fréquence de ces derniers semblent être d'ailleurs une caractéristique de certains paysages « soudano-sahéliens ». D'une manière générale, les agrégats ligneux coexistent avec des surfaces herbacées et des surfaces de sol nu ; l'ensemble constitue des mosaïques relativement fines avec peu d'éléments constitutifs s'étendant sur plus de quelques dizaines de mètres.

### b) Point de vue floristique

Un raisonnement très général, basé sur les principales familles constituant les peuplements ligneux, permet de cerner une certaine spécificité « soudano-sahélienne ». Ainsi la famille des Capparaceae (*Boscia* spp., *Capparis* spp., *Maerua* spp., *Cadaba farinosa*) est peu représentée en milieu « eu-soudanien » ; elle devient fréquente dès que le régime des feux s'affaiblit, et reste ensuite un constituant important de la végétation jusqu'aux marges du désert (AUBREVILLE, 1950). Par rapport à notre dition, elle semble décrire une « écaille » (GODRON, 1967) vers le nord.

A l'inverse, la famille des Caesalpiniaceae, extrêmement importante plus au sud (genres *Azelia*, *Burkea*, *Detarium*, *Daniellia*, *Isoberlinia*, etc.), et ce jusqu'aux limites de la forêt guinéenne, devient très peu représentée, à l'exception de quelques espèces, comme *Piliostigma reticulatum* ou *Bauhinia rufescens*.

La famille des Combretaceae reste très importante (malgré des substitutions d'espèces à l'intérieur du genre *Combretum*), mais devient anecdotique à partir d'une certaine limite septentrionale (début du Sahel?).

En conclusion, il semble qu'une certaine spécificité « soudano-sahélienne » puisse se dégager, à partir d'un agencement « en écaille », de la richesse en espèces ligneuses de quelques familles.

### c) Point de vue phyto-écologique

Là encore, nous raisonnons principalement à partir des espèces ligneuses, car la végétation herbacée, lorsqu'elle est dominée par des espèces annuelles, est très variable d'une année sur l'autre (BREMEN et Cissé, 1977), et est donc d'une interprétation beaucoup plus délicate.

D'une façon très générale, des analyses numériques appropriées (DAGET et GODRON, 1982), permettent d'identifier des structures phyto-écologiques (groupes écologiques, groupements végétaux) assez nettes en ce qui concerne la végétation des paysages soudaniens (KERSHAW, 1968 ; COUTERON *et al.*, 1991 ; COUTERON et KOKOU, 1992). Ces structures sont généralement en relation étroite avec une morpho-pédologie d'ensemble, à l'échelle d'un macro-relief. En contexte « soudano-sahélien », des structures nettes apparaissent encore mais le relief d'ensemble perd de son pouvoir explicatif ; c'est plutôt un méso-relief, à une échelle de l'ordre de quelques centaines de mètres - et parfois même un micro-relief, qui deviennent déterminants. Ceci n'est pas sans point de comparaison avec les remarques faites précédemment sur les spécificités des formations végétales « soudano-sahéliennes » qui se présentent sous la forme de mosaïques à grain fin.

Dans un autre registre, il semble apparaître une spécificité de groupements ligneux « soudano-sahéliens », structurés autour du couple *Combretum micranthum* et *Pterocarpus lucens*, mais intégrant aussi d'autres éléments, tels que *Boscia* spp., *Grewia* spp., etc. Ces groupements correspondent à des compositions floristiques et à des situations écologiques nettement différentes de celles des groupements relevant du secteur « eu-soudanien » (par exemple ceux à *Butyrospermum paradoxum*) ; en particulier, les premiers ne sont que très marginalement affectés par les incendies.

Ces deux types peuvent néanmoins être souvent juxtaposés dans un même espace, et il faut faire intervenir la notion de paysage, avec des indices simples de caractérisation de structure (FORMAN et GODRON, 1986), pour interpréter de tels agencements : dans de nombreux cas, la « matrice » du paysage sera soudanienne mais des groupements soudano-sahéliens pourront constituer des « taches », d'importance relative variable. Ce cas semble assez fréquent dans les paysages marqués par le cuirassement, lorsque les précipitations annuelles deviennent significativement inférieures à environ 1 000 mm. Mais à l'inverse, lorsque la matrice est composée de groupements « soudano-sahéliens », les cas de paysages avec des taches soudanienne significatives semblent plutôt rares.

Par contre, les paysages « soudano-sahéliens » sont facilement pénétrés par des « taches » sahéliennes, par exemple à la faveur des placages sableux fossiles, ou du fait de perturbations anthropiques (si l'on considère, avec AUBREVILLE, 1950, que des espèces comme *Balanites aegyptiaca*, *Acacia laeta*, *Acacia raddiana*, *Acacia senegal* relèvent du domaine sahélien). Plus généralement, l'agencement de ce qui pourrait être trois grandes familles de paysages semble dessiner des écailles nettement orientées vers le nord.

## 2. Critères fonctionnels

### a) *Échelles spatiales et redistribution de l'eau*

Comme il a été dit, la plupart des couverts « soudano-sahéliens » correspondent à des mosaïques entre ligneux, herbacés et sols nus; ceux-ci, dans la majorité des cas, connaissant un encroûtement presque systématique en surface. La définition et la mise en évidence du rôle hydrologique de ces « organisations pelliculaires de surface » (CASNAVE et VALENTIN, 1990), permet d'envisager, à terme, la compréhension des interrelations entre structures végétales et flux d'eau. La végétation « soudano-sahélienne », de par ses structures horizontales souvent très contrastées, exacerbe généralement l'influence du ruissellement ; réciproquement, le ruissellement semble constituer la régulation dynamique prépondérante du couvert végétal (et donc de l'importance relative des sols nus). Ce haut degré d'interdépendance, se manifestant à presque toutes les échelles, nous paraît être un caractère important des milieux « soudano-sahéliens ».

En contexte sahélien, l'influence du ruissellement est souvent perturbée, voire obliérée, par l'action éolienne (actuelle ou passée). En contexte soudanien, un couvert végétal herbacé généralement plus fort (herbacés pérennes notamment), ainsi que des structures de végétation plus régulières, limitent le rôle du ruissellement à des transferts d'eau entre grandes unités géomorphologiques (entre versants et talwegs, sommets et versants, etc.).

En contexte « soudano-sahélien », ces grandes redistributions se repèrent encore (en fonction des opportunités du modelé), mais elles sont souvent associées à des redistributions à plus faibles distances, à l'intérieur d'une même unité géomorphologique. Un exemple maintenant assez bien connu, est celui des « brousses tigrées ». D'autres exemples peuvent s'identifier avec des distances de redistribution encore plus faibles (« brousses tachetées »).

### b) *Couvert ligneux et production herbacée*

Une des caractéristiques du fonctionnement des savanes (*sensu stricto*) est l'existence d'un seuil d'antagonisme entre couvert ligneux et production annuelle des herbacées pérennes. Celle-ci détermine en effet très largement la violence des incendies qui limitent le développement des peuplements ligneux. A l'inverse, ceux-ci, passés certains seuils de couvert, sont susceptibles de limiter la production herbacée. L'idée de la juxtaposition dans l'espace de plusieurs types de fonctionnement, en relation avec les conditions édaphiques, a été pour la première fois suggérée par MORISON *et al.* (1948) ; à plus petite échelle, le même principe permet d'expliquer le fait que les savanes guinéennes préforestières sont généralement très peu boisées (AUBREVILLE, 1949 ; MENAUT, 1983).

En remontant vers le nord, la production herbacée moyenne diminue, sa variabilité interannuelle augmente, et le régime des feux s'affaiblit (faibles intensités et/ou longs temps de retour). A partir d'un certain degré de sécheresse, celui-ci n'est plus une contrainte majeure pour l'extension du couvert ligneux. Cette limite correspond généralement à la disparition des herbacées pérennes dans certaines localisations topographiques, à leur raréfaction dans les autres. Ainsi par exemple, au parc national du « W » (NIGER, 12° 30 N, 2° 35 E), il n'y a plus aucun antagonisme entre recouvrement basal des herbacées pérennes et couvert ligneux (COUTERON et KOKOU, 1992); une constatation similaire peut être faite dans la partie centrale du parc national de la Boucle du Baoulé (Mali, 13° 40 N, 8° 40 W).

Dans des situations plus méridionales, par contre, l'antagonisme est fort, quoique ne s'exprimant généralement pas linéairement (COUTERON *et al.*, 1991).

## 3. Critères diachroniques (Effets de la sécheresse : contractions et contrastes de la végétation)

### a) *Variations de la hauteur des précipitations*

La variation récente la plus marquante, à l'échelle de l'Afrique occidentale, a été un abaissement sensible des précipitations pour une période allant de la fin des années 60 jusqu'au milieu des années 80 (MOREL, 1992) ; cet épisode a fait l'objet de nombreuses études météorologiques et hydrologiques, sans pour autant que la tendance actuelle soit bien claire.

Une des conséquences les plus perceptibles du phénomène a été la mortalité, souvent massive, de peuplements ligneux (BOUDET, 1972), constatable sur de nombreux sites. Schématiquement, mis à part quelques cas très ponctuels, ce phénomène n'a été que très peu perceptible dans les savanes soudanaises. Plus au nord, la dégradation a souvent associé sécheresse et augmentation locale des pressions, agricoles et pastorales.

Sans entrer dans les détails, la baisse des précipitations, en valeur médiane et par rapport à la période 50-60, semble avoir revêtu deux formes extrêmes (MOREL, *op.cit.*, p. 70-71). La première correspond à une baisse forte (de l'ordre de 250 mm), à extrêmement forte (400 mm et plus), par rapport à une lame d'eau relativement élevée (de l'ordre de 600 à 1 000 mm, pour la période 50-60). Elle concerne essentiellement des territoires compris entre les douzième et quatorzième parallèles; les déficits les plus drastiques se repèrent dans la partie la plus occidentale du continent (Sénégal, Ouest du Mali). La seconde représente une baisse plus modérée (moins de 100 mm), par rapport à une lame d'eau faible (300 à 500 mm), ou très faible (200 à 300 mm), et concernant des territoires situés nettement au nord du quatorzième parallèle.

Dans le premier cas, qui correspondrait assez largement à ce que nous avons proposé d'appeler « soudano-sahélien », la sécheresse a perturbé une végétation relativement fournie, ayant bénéficié d'une décennie très bien arrosée; elle a déterminé un changement durable de la structure de la végétation et du fonctionnement hydrique des bassins-versants.

Dans le second, elle a concerné une végétation déjà clairsemée, qui n'a vraisemblablement souffert que de quelques minima, extrêmement bas, atteints durant certaines années de la décennie ; les changements significatifs de structure de végétation et de fonctionnement hydrique sont plus rares (d'autant plus qu'à ces latitudes, c'est le fonctionnement éolien qui devient prédominant).

#### *b) Analyse d'un cas particulier*

Si l'on considère un exemple d'évolution du couvert végétal, pendant la période sèche, pour une petite région (Burkina Faso, aux alentours de 14° N et 2° 30' W) on peut dire, très globalement que :

- le couvert ligneux total a légèrement régressé, mais les évolutions sont très variables, selon les situations topographiques et les formations végétales ; à diverses échelles, certains éléments ligneux ont bénéficié d'un surplus de ruissellement dégagé par la régression du couvert en amont ;
- le couvert herbacé (essentiellement annuel) a très fortement diminué au profit des sols nus entre 1970 et 1984 ; ces dernières années, mieux arrosées, ont favorisé une recolonisation partielle. A noter que, dans beaucoup de cas, le couvert herbacé s'est maintenu en relation étroite avec le couvert ligneux (par exemple, en franges par rapport aux bosquets, aux fourrés ou même au pied des individus isolés). Les éléments ligneux ont, de ce fait, confirmé leur rôle essentiel pour la résistance de la végétation durant les périodes sèches. Ces constatations sont vérifiées pour la totalité d'une petite région, dans l'ensemble soumise à une pression anthropique faible; elles restent valides comme trame générale sur un secteur particulier, beaucoup plus anthropisé dont l'évolution a été très finement décrite par SERPANTIE *et al.* (1992).

Ces évolutions illustrent, à plusieurs échelles, l'importance des interrelations entre structures de végétation et redistribution de l'eau ruisselée dans les paysages. La période sèche peut être vue comme une modification brutale de ces structures (à l'échelle de la décennie), qui a modifié le fonctionnement hydrologique des bassins-versants ; en retour, celui-ci détermine des évolutions actuelles plus douces des structures végétales, sous la forme de lentes reconquêtes de certaines surfaces nues.

Plus largement, on peut se demander si, en relation avec un certain type de variabilité du climat, ces changements brutaux de structures ne pourraient pas être une caractéristique du contexte « soudano-sahélien »? Pouvoir répondre précisément à cette question, nécessiterait cependant l'analyse des changements sur un plus grand nombre de sites de référence et, un plus grand recul historique. Pour le cas décrit, la contraction du couvert végétal et l'augmentation des contrastes, à l'occasion d'un épisode sec, nous semblent tout à fait caractéristiques.

## D. Quelle place dans une classification ?

Partant d'une logique de classification « ouverte », nous avons envisagé des critères permettant d'étayer l'hypothèse d'une unité et d'une spécificité « soudano-sahélienne ». Cette spécificité n'est pas reconnue par les classifications existantes, et, en particulier, par celle prenant le plus de critères en compte (TROCHAIN, 1970) ; celle-ci fractionne, en effet, la réalité « soudano-sahélienne » en deux secteurs, appartenant respectivement à deux domaines différents.

Plaider pour la reconnaissance d'un domaine « soudano-sahélien » intermédiaire serait, sans doute, exagéré car :

- le terme de « domaine phytogéographique » est associé à un critère floristique exigeant, avec un endémisme spécifique marqué, ce qui n'est pas le cas;
- les bouleversements de classification sont souvent plus facteurs de confusion que de progrès.

Une voie d'amélioration de la synthèse de TROCHAIN serait peut-être de reconsidérer les interrelations entre domaines et secteurs. Pourquoi faudrait-il exclure la possibilité de voir un secteur enjambrer des limites de domaine? Quelle que soit l'échelle considérée, peu de végétations semblent imposer des emboîtements de partitions aussi stricts. Ainsi, à l'échelle de la station écologique, un modèle d'agencement de groupements végétaux en « écailles » (GODRON, 1967), permet de s'affranchir des rigidités des classifications phytosociologiques, strictement hiérarchiques. Une vision similaire de notre problème permettrait de tenir compte de la spécificité des espaces « soudano-sahéliens », tout en conservant la division entre domaines soudanien et sahélien comme structure principale de l'Afrique occidentale semi-aride. Il s'agirait alors de considérer un secteur « soudano-sahélien », transgressif par rapport aux limites des deux grands domaines.

En fonction des critères cités précédemment, il semble possible, pour une unité spatiale donnée, de savoir si elle doit être ou non classée dans un tel secteur. D'autre part, une analyse sur un plus grand nombre de sites de référence, devrait permettre de préciser les interrelations (en termes de redondance et de complémentarité) entre critères, et d'identifier précisément les combinaisons de critères les plus discriminantes d'un éventuel secteur « soudano-sahélien ».

## Conclusion

Cette réflexion n'avait pas la prétention de définir à elle seule, et pour un grand ensemble régional, les caractéristiques et le statut de l'interface entre domaines soudanien et sahélien. Par contre, nous avons voulu illustrer combien une approche, ne se basant plus seulement sur une vision statique du climat, de la flore et de la végétation, mais faisant intervenir aussi, dans la mesure de nos connaissances, des éléments de fonctionnement et de dynamique, perçus à plusieurs échelles, paraît intéressante pour affiner et synthétiser nos réflexions sur la phytogéographie de l'Afrique occidentale.

Si nous aboutissons à la reconnaissance d'une nette spécificité « soudano-sahélienne », ce constat ne prétend pas être autre chose qu'un résultat provisoire. Ceci du fait du petit nombre de localisations (soit connues directement, soit décrites par la bibliographie), dont les caractéristiques ont pu être prises en compte dans les raisonnements. La généralité de certains de ces raisonnements se verra vraisemblablement contredite par des observations faites sur d'autres sites de l'Afrique occidentale. Il s'agira alors de débattre pour savoir où est l'exception et où est la règle; c'est seulement par le biais de débats de ce genre, associant les réflexions et les expériences d'un nombre important de personnes, que l'on peut prétendre aboutir à des résultats phytogéographiques significatifs à l'échelle d'un très grand territoire.

**Remerciements** : Nous sommes particulièrement redevables au Pr M. GODRON (USTL, Montpellier), à J. FONTES (ICIV, Toulouse) et à B. ROUSSEL (Muséum national d'histoire naturelle) pour leurs critiques du manuscrit initial.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME - 1956 - Phytogeography, Yangambi. CSA/CCTA Publ. 22 : 35 p.
- AUBRÉVILLE A. - 1936 - La flore forestière de la Côte d'Ivoire, tome I. Centre technique forestier tropical, 371 p.
- AUBRÉVILLE A. - 1949 - Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale. Soc. Ed. Géogr. Coll. Paris. 351 p.
- AUBRÉVILLE A. - 1950 - Flore forestière soudano-guinéenne. Soc. Ed. Géogr. marit. et Col. Paris. 523 p.
- BARRY J.P., BOUDET G., BOURGEOT A., CELLES J.C., COULIBALY A.M., LEPRUN J.C., MANIÈRE R. - 1983 - Etude des potentialités pastorales et de leurs évolutions en milieu pastoral au Mali. ACC-GRIZA-LAT, 114 p.
- BENZECRI A. et coll. - 1984 - Problèmes et méthodes de la taxinomie. In - « La taxinomie ». Dunod ; pp. 63-90.
- BOUDET G. - 1972 - Désertification de l'Afrique tropicale sèche. *Adansonia* série 2, 12 (4) : 205-224.
- BOURLIÈRE F. et HADLEY M. - 1970 - The ecology of tropical savannas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1 : 125-152.
- CALKINS H. W. ET OBERMEYER N.J. - 1991 - Taxonomy for surveying the use and value of geographical information. *Int. J. Geographical Information Systems*, 5 (3) 341-351.
- CASENAVE A. et VALENTIN C. - 1990 - Les états de surface de la zone sahélienne ; influence sur l'infiltration. Paris, ORSTOM. 215 p.
- CHEVALIER A. - 1912 - Carte botanique, agricole et pastorale de l'AOF. *La géographie*, XXXVI, n° 1.
- CHEVALIER A. - 1933 - Le territoire géobotanique de l'Afrique tropicale nord-occidentale, ses subdivisions. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, LXXX, p. 4-26.
- COUTERON P. et KOKOU K. - 1992 - Parc national du « W » (Niger). Typologie et cartographie de la végétation du Parc national et de la Réserve de Tamou. Doc ENGREF/UNESCO. Montpellier. Multigr., 94 p.
- COUTERON P., SABATIER S. et KOKOU K. - 1991 - Bénoué (Cameroun). Typologie et cartographie de la végétation du Parc national. Doc. ENGREF/UNESCO. Montpellier. Multigr. 71p.
- DAGET Ph. et GODRON M. - 1982 - Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés. Masson, collection d'écologie n° 18, 160 p.
- DESCOINGS B. - 1976 - Approche des formations herbeuses tropicales par la structure de la végétation. Thèse USTL Montpellier. 218 p.
- FONTES J. - 1983 - Essais cartographiques de la végétation par télédétection. Quelques exemples pris en Haute Volta. Thèse univ. P. Sabatier, Toulouse, 179 p.
- FORMAN R.T. et GODRON M. - 1986 - Landscape ecology. Ed. J. Wileys, New York, 587 p.
- GODRON M. - 1967 - Les groupes écologiques imbriqués en écailles. *Oecol. Plant.* 2 : 217-226.
- GODRON M. - 1975 - Préservation, classification et évolution des phytocénoses et des milieux. *Biologia contemporanea*, 2 (1) - 6-14.
- GUINKO S. - 1984 - Végétation de la Haute-Volta. Thèse doctorat d'État, université de Bordeaux III, 394 p.
- KEY R.W.J. - 1959 - Vegetation map of Africa south of the tropic of Cancer. Oxford University Press. Oxford. 24 p.
- KERSHAW K.A. - 1968 - Classification and ordination of Nigerian savanna vegetation. *J. ecol.* 56 : 467-482.
- LETOUZEY R. - 1968 - Étude phytogéographique du Cameroun. Lechevalier. Paris. 513 p.
- MENAUT J.C. - 1983 - African savannas. In - Tropical savannas Ed. Bourlière J.M. & Coll. Ecosystem of the world, n° 13. Elsevier. Amsterdam. pp 151-166.
- MONOD T. - 1957 - Les grandes divisions floristiques de l'Afrique. CSA/CCTA Publ. 24 : 147 p.
- MOREL R. - 1992 - Atlas agroclimatique de l'Afrique occidentale, tome I. Doc. CILSS/AGRHYMET. Niamey. 163 p.
- MORISON C.G., HOYLE A.C. ET HOPE-SIMPSON A.C. - 1948 - Tropical soil-vegetation catenas and mosaics. A study in the south-western part of the Anglo-Egyptian Sudan. *J. Ecol.* - 36. 87 p.
- RAUNKIAER C. - 1934 - The lifeform of plants and statistical geography. Clarendon Press, Oxford, 632 p.
- SAADOU M. - 1984 - Contribution à l'étude de la flore et de la végétation des milieux drainés de l'Ouest de la république du Niger, de la longitude de Dogondoutchi au fleuve Niger. Thèse 3<sup>e</sup> c. Bordeaux, Niamey,
- SCHNELL R. - 1977 - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. 3.4. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale. Gauthiers-Villars. Paris, vol. III, 459 p. vol. IV, 378 p.
- SERPANTIÉ G., TEZENAS du MONTCEL L. et VALENTIN C. - 1992 - La dynamique des états de surface d'un terroir agropastoral soudano-sahélien. Conséquences et propositions. In - L'aridité, une contrainte au développement. Paris, ORSTOM, pp. 419-447.
- TROCHAIN J. - 1940 - Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal. Mém. IFAN, n° 2, 433 p.
- TROCHAIN J. - 1952 - Les territoires phytogéographiques de l'Afrique noire française d'après leur pluviométrie. *Rec. Trav. Lab. Bot. Fac. Sc. Montpellier*, 5, pp. 113-124.

- TROCHAIN J. - 1970 - Les territoires phytogéographiques de l'Afrique noire francophone d'après la trilogie - climat, flore et végétation. *C.R. Séances Soc. Biogéogr.*, n° 395-403 - 139-157.
- UNESCO - 1973 - International classification and mapping of vegetation. *Ecol. Conserv.* 6: 93 p.
- WALKER B.H., LUDWIG D., HOLLING C.S. et PETERMAN R.M. - 1981 - Stability of semi-arid savanna grazing systems. *J. Ecol.* 69 - 473-498.
- WHITE F. - 1983 - La végétation de l'Afrique. Ed. UNESCO, 356 p.

## BIODIVERSITÉ, PHYTOGÉOGRAPHIE DES PTÉRIDOPHYTES GUYANAISES

G. CREMERS\* ET M. HOFF\*\*

\*ORSTOM, B.P. 165, 97323 Cayenne Cedex, Guyane.

\*\*ORSTOM, Institut de Botanique, 28, rue Goethe. - F-67083 Strasbourg Cedex

**Résumé :** La répartition d'environ 1 800 espèces de fougères néotropicales, principalement du plateau des Guyanes, est étudiée à partir des informations géographiques indiquées sur près de 40 000 spécimens d'herbier, récoltés sur plus de 200 unités administratives (pays, état, province, département).

L'étude phytogéographique montre que :

- 1) La richesse spécifique en Guyane est liée à des localités géographiques diversifiées (forêt, forêt ripicole, présence de relief). La région de Saül rassemble les 2/3 des espèces guyanaises ;
- 2) Au niveau du plateau guyanais : les affinités Guyane-Suriname sont très fortes. Il en est de même entre la Guyane et l'Amapa au Brésil. Le Guyana est le plus riche avec le plus grand nombre d'endémiques, ses affinités avec l'état de Bolivar du Venezuela sont très grandes ;
- 3) Au niveau néotropical, l'extraordinaire richesse du Venezuela marque les autres relations phytogéographiques.

**Mots-clés :** Phytogéographie, Biodiversité, Ptéridophytes, Guyane française, Plateau guyanais, Amérique tropicale.

**Abstract:** The distribution of about 1 800 neotropical fern species, principally located on the Guianese shelf, is studied from geographical information found on nearly 40 000 herbarium species; collected on more than 200 administrative units (country, state, province, department).

A phytogeographical study shows that:

- 1) The specific richness in French Guyana is bound to diversified geographical localities (forest, riparian forest, presence of relief). The Saül region has two thirds of Guianese species.
- 2) On the Guianese shelf: French Guyana-Suriname affinities are very strong. The same strong affinities are observed for French Guyana and the Amapa state - Brazil. Guiana is the richest with the most endemics and great affinities with the Bolivar state - Venezuela.
- 3) At a neotropical level, the extraordinary richness encountered in Venezuela, marks all the other phyto-geographical relations between the different countries.

**Keywords :** Phytogeography, Biodiversity, Pteridophyte, French Guyana, Guianese shelf, tropical America.



## Introduction

Les informations taxonomiques et biogéographiques concernant les Ptéridophytes néotropicales ont été rassemblées dans deux fichiers informatiques : le fichier floristique et le fichier des spécimens d'herbier. Le fichier floristique a été réalisé grâce aux flores néotropicales, aux monographies récentes et à différentes publications, mais aussi grâce à l'Index Filicum. Actuellement 15 891 noms de taxons de références et synonymes sont enregistrés, ils sont répartis de la manière suivante :

	(1)	(2)	(3)	(4)
FAMILLE	34	-	34	-
GENRE	229	199	428	54 %
ESPÈCE	4 607	9 019	13 626	34 %
TAXON INFRASPÉCIFIQUE	528	1 275	1 803	29 %
<b>TOTAL</b>	<b>5 398</b>	<b>10 493</b>	<b>15 891</b>	<b>34 %</b>

(1) Niveau taxonomique

(3) Nombre de taxons synonymes

(2) Nombre de taxons valides

(4) Total par niveau taxonomique

On observe que le nombre de taxons synonymes, par rapport au nombre total de taxons, croît avec le niveau hiérarchique. Moins d'un tiers des taxons infraspécifiques sont valides alors que plus de la moitié des noms de genres le sont.

Les spécimens d'herbier enregistrés proviennent :

1) des échantillons observés lors des visites dans les herbiers (B, BBS, BM, BR, BRG, HAMAB, G, INPA, K, LY, MPU, NY, P, U, US, Z) ;

2) des échantillons reçus en prêt (C, CM, COL, E, F, GH, IAN, LE, MO, UC, S, AAU, LE, OXF, S, TCD, UC, UPS) ;

3) des spécimens cités dans la bibliographie.

Ils sont au nombre de 37 081 et proviennent des collectes de 3 100 botanistes au cours de plus de deux siècles.

Au total, ces spécimens appartiennent à 1 727 espèces néotropicales, c'est-à-dire environ 37 % des taxons actuellement reconnus dans les tropiques américains.

## Les Ptéridophytes des trois Guyanes

L'état actuel de nos connaissances a permis de répertorier 489 espèces, qui sont réparties de la manière suivante :

Guyana	398 espèces
Guyane française	315 espèces
Surinam	286 espèces

La liste complète pour les trois Guyanes est présente dans une « checklist » (BOGGAN *et al.* 1992).

Notre étude porte sur trois aspects :

- la répartition des espèces en Guyane française ;
- la répartition au niveau du plateau guyanais ;
- les affinités avec les autres pays néotropicaux.

## Méthode

### Matériel et méthode d'étude

Les Ptéridophytes sont généralement bien collectées en raison de leur faible taille, de leur présence en sous-bois. Contrairement aux plantes supérieures, nombreuses sont déterminables à l'état stérile. Les fougères représentent environ 7 % des espèces de plantes vasculaires guyanaises (315 sur 4 529) ou 6 % de la flore totale inventoriée (315 sur 5 228) et leurs récoltes environ 7 % des spécimens de l'herbier de Cayenne (CAY) : 7 383 sur 106 023.

L'étude est réalisée à partir des informations extraites des étiquettes d'herbier et de la bibliographie constituée par les révisions, les monographies et les flores dont les plus importantes sont : ALSTON *et al.* 1958 et 1981, BARRINGTON 1978, BISHOP 1978, CONANT 1983, CREMERS & HOFF 1990, CREMERS & KRAMER 1991, GASTONY 1973, HENNIPMAN 1977, HOLTUMM 1986, KRAMER 1957 et 1978, LELLINGER 1988 et 1991, MICKEL 1985, MICKEL & BEITEL 1988, MORAN 1986, 1987 et 1991, OLLGAARD 1987, PROCTOR 1977 et 1985, A.R. SMITH 1983 et 1986, STOLZE 1976, 1983 et 1986, TRYON 1976, TRYON & TRYON 1982, TRYON & STOLZE 1989, 1991 & 1992.

La banque de données AUBLET (HOFF 1989) rassemble actuellement plus de 80 % du nombre total des spécimens guyanais récoltés depuis la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle, et près de 40 000 spécimens néotropicaux.

### Limites de l'étude

Seules sont utilisées les espèces pour lesquelles un spécimen d'herbier est cité dans la littérature ou revues par nous. Chaque spécimen est caractérisé par huit informations [nom du collecteur et son numéro, taxon, pays (département, province ou État), localité, nom du détermineur et l'année de la détermination, les lieux de dépôt]. Par conséquent les spécimens n'ayant pas ces huit références ne sont pas utilisés dans cette étude. Ceci a pour but :

- d'éliminer les taxons anciennement cités et qui se sont révélés être des erreurs ;
- de permettre une rectification automatique des déterminations et des aires de répartition.

### Cartes de répartition

Différentes cartes de répartition sont ensuite élaborées et étudiées :

- carte des localités de collecte (carte 1.1) ;
- carte des spécimens ;
- carte de chacune des espèces (carte 1.3) ; dans le cadre de vastes pays comme le Pérou, le Venezuela ou le Brésil, notre étude se fait au niveau du pays, puis des États de ces pays.

## Répartition des Ptéridophytes de Guyane française

### Les données

La carte des localités montre qu'il y a deux grandes zones de collecte : l'une dans la zone côtière (Cayenne, Kaw et la route de Regina), l'autre dans le Centre-Ouest (Maripasoula - Saül) ; ainsi que des petites unités comme la région de l'Arataye et celle de Paul Isnard.

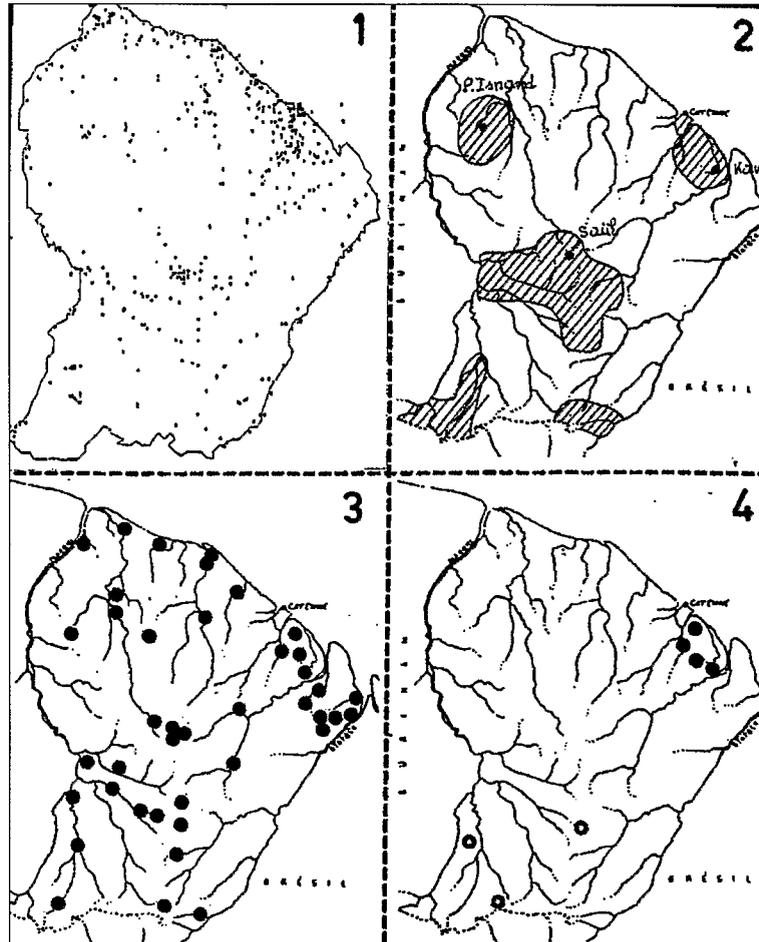
Des zones vides de récoltes sont encore importantes. Elles présentent une végétation de basse altitude, *a priori* peu intéressante. Les récoltes éparses effectuées dans un tel milieu montrent l'homogénéité assez grande de cette végétation, c'est ainsi, que des zones, non prospectées actuellement, peuvent être considérées comme relativement bien connues. Il est peu probable d'y trouver des espèces nouvelles de fougères.

Parmi 7 383 spécimens enregistrés, 834 sont à rejeter à cause d'une localisation douteuse.

### Diversité phytogéographique

Une carte de la Guyane a été établie indiquant, pour chaque quadrat de 50 km<sup>2</sup>, le nombre d'espèces récoltées (HOFF *et al.* 1990). L'interprétation est relative, ne disposant certainement pas de toutes les espèces dans chacun des quadrats. Nous pouvons cependant, dans l'état actuel de nos connaissances, distinguer une vingtaine de centres de forte richesse spécifique et une dizaine de zones de richesse moyenne.

- De cette diversité phytogéographique plusieurs observations peuvent être tirées :
- la diversité n'est pas strictement liée à l'importance des récoltes ;
  - la diversité est en partie liée au nombre de localités par quadrat, en effet plus le milieu est varié, plus le nombre de localités sera élevé, ainsi que le nombre d'espèces.



La diversification est due à certains facteurs

Le climat : les zones à forte pluviosité (Montagne de Kaw, Saül) et à faible pluviosité (Tumuc Humac) sont à diversité élevée ;

Le substrat géologique : les terrains métamorphiques antécambriens sont plus riches que les terrains sur roches éruptives et cristallines (gneiss et granites). Les terrains récents des séries marines sont pauvres ;

Les variations topographiques, mêmes faibles, sont un facteur de diversité ; les bords des fleuves et le littoral sont peu variés ;

Les sols ne semblent pas intervenir directement dans la richesse floristique.

## Diversité écologique

### Diversité et formation végétale

Il apparaît que les groupements forestiers sont plus riches que les savanes par exemple. Il en est de même des forêts primaires par rapport aux forêts secondaires.

Du point de vue altitudinal, un gradient est observé. En effet, les forêts de basse altitude (0-200 m) renferment deux fois plus d'espèces que les forêts submontagnardes (> 450 m), celles de moyenne altitude ont un taux intermédiaire. Ceci peut être dû simplement à la diminution de leur superficie totale, la forêt dense sempervirente de basse altitude couvre les trois quarts de la Guyane. Les forêts submontagnardes ne recouvrent que des sommets épars au milieu de cette forêt de basse altitude.

### **Diversité et type biologique**

Ce sont les herbacées terrestres qui dominent dans tous les groupements, sauf dans les forêts submontagnardes et les forêts sur cuirasse latéritique. Dans ces milieux, ce sont les épiphytes qui sont en plus grand nombre. Les fougères lianescentes sont spécialement abondantes dans les forêts marécageuses ou inondables et dans les forêts secondaires.

### **Biodiversité comparative entre quatre zones**

Les zones les plus riches floristiquement sont Kaw, Paul Isnard, Saül et les inselbergs du Sud. Les affinités entre ces quatre pôles sont observés :

#### *Montagne de Kaw*

Ce premier pôle de diversité avec 169 espèces pour 720 spécimens, est relativement original.

En effet, elle compte moins de 50 % d'espèces communes avec Saül, 35 % avec Paul Isnard et 25 % avec le Sud. Ces faibles affinités sont dues en grande partie aux espèces de fougères littorales dans les marais et qui sont absentes dans les trois autres.

Quelques espèces ne sont connues que de cette zone littorale : *Ceratopteris pteridoides* (Hook.) Hieron., *Lindsaea parkeri* (Hook.) Kuhn, *Thelypteris decussata* (L.) Proctor (carte 1.4) et *Cyathea oya-poka* Jenman.

#### *Région de Paul Isnard*

Cette zone comprend 159 espèces pour 458 spécimens. Les affinités les plus importantes sont avec la région de Saül, deux espèces sur trois sont communes, alors qu'il n'y a qu'une espèce sur trois avec les autres régions.

Quelques espèces sont uniquement localisées dans ce secteur telles que : *Asplenium cristatum* Lam., *A. delitescens* (Maxon) Gomez, *Blechnum asplenioides* Sw. et *Thelypteris tristis* (Kunze) Tryon. Cependant il sera noté une certaine affinité avec les Monts Atachi-Bakka et la région de la Montagne Bellevue de l'Inini.

#### *Région de Saül*

Cette région occupe le cœur de la Guyane. Elle regroupe 206 espèces pour 1 240 spécimens et présente ainsi quantitativement la plus forte originalité floristique. Les trois autres sont également éloignées les unes des autres.

Une vingtaine d'espèces ne sont connues que dans cette zone, telles que : *Adiantum macrophyllum* Sw., *A. repandulum* Kunze, *Cyathea lasiosora* (Kuhn) Domin, *C. marginalis* (Kl.) Domin, *Danaea moritziana* C. Presl, *Diplazium gracilescens* (Mett.) C. Chr., *Grammitis staheliana* (Posth.) Lellinger, *G. taenifolia* (Jenman) Proctor, *Hypolepis parallelogramma* (Kunze) C. Presl, *Polybotrya osmundacea* Willd., *Polypodium caceresii* Sod., *Thelypteris juruensis* (C. Chr.) R. Tryon & Conant, *Trichomanes membranaceum* L.

Cette immense zone renfermant les montagnes Bellevue de l'Inini, le pic Matecho, les monts La Fumée, le sommet Tabulaire, pourra être subdivisée lorsque des données plus complètes seront disponibles.

#### *Région des Inselbergs du Sud*

Cette vaste zone du sud de la Guyane renferme 161 espèces pour 572 spécimens. Elle est très proche de la région de Saül, dont elle est limitrophe, avec 76 % d'espèces communes. Au contraire les différences sont bien marquées avec les deux autres.

Quelques espèces sont représentées uniquement sur les inselbergs du Sud, il s'agit d'*Asplenium zamiifolium* Willd., *Cyclodium rheophilum* A.R. Smith, *Hemionitis palmata* L., *Selaginella sandwithii*

Alshton. Deux autres y sont nettement plus fréquentes qu'ailleurs : *Asplenium feei* Kunze ex Fée et *Nephrolepis cordifolia* (L.) C. Presl.

## Phytogéographie du plateau guyanais

Le plateau guyanais est une entité géographique limitée par l'océan Atlantique, au nord par l'Orénoque, au sud et à l'ouest par l'Amazone et le Rio Negro. Il comprend la Guyane française, le Surinam et le Guyana, mais aussi au Venezuela les états d'Amazonas et de Bolivar, et au Brésil les états d'Amapa, de Roraima, et partiellement ceux d'Amazonas et de Para.

### Richesse spécifique

Dans l'état actuel de notre banque de données, nous avons recensé :

	Nombre d'espèces	Nombre de spécimens
Guyane française	315	7 383
Guyana	398	3 426
Surinam	286	3 529
Venezuela	947	5 364
Venezuela, Amazonas	287	583
Venezuela, Bolivar	353	913
Brésil	472	5 062
Brésil, Amapa	90	286
Brésil, Para	137	546
Brésil, Amazonas	149	915
Brésil, Roraima	68	< 200

## BIODIVERSITÉ ET RELATIONS PHYTOGÉOGRAPHIQUES (FIG. 2)

### Guyane française (fig. 2.1)

En Guyane, seul *Cyclodium rheophilum* A.R. Smith (carte 3.1) est actuellement limité à ce pays, mais une quinzaine d'espèces y sont abondantes alors qu'elles sont rares ou rarement récoltées dans les autres pays.

- Le Surinam est le pays le plus proche floristiquement avec 236 espèces communes soit 75 % des espèces guyanaises. Une dizaine d'espèces ne sont signalées que pour ces deux États, dont *Thelipteris holodictya* Kramer (carte 3.1) et *Trichomanes mougeotii* Bosch.
- Le Guyana en raison de ses variations plus grandes de milieux et d'altitude présente une diversité beaucoup plus importante que la Guyane.
- Le Venezuela avec ses 947 espèces enregistrées est de loin le pays le plus riche floristiquement. Un certain nombre d'espèces n'ont d'affinités que vers les trois Guyanes et l'Est du Venezuela, comme *Lindsaea sagittata* (Aubl.) Dryand. (carte 3.1).
- Le Brésil : les récoltes sont numériquement inférieures numériquement dans sa partie du plateau guyanais, d'où un taux d'affinités nettement inférieur. Il ne reflète vraisemblablement pas la réalité au moins pour l'Amapa et le Para.

### Surinam (fig. 2.2)

Dans ce pays neuf espèces paraissent endémiques ou du moins ne sont pas citées de manière incontestable pour un autre pays.

### Guyana (fig.2.3)

Des trois Guyanes, c'est le pays qui présente la plus forte originalité avec 43 espèces endémiques, mais nombreuses sont du Mont Roraima. Hors pour cette zone, il y a eu de nombreuses contestations dans la localisation exacte des récoltes entre le Guyana et le Venezuela.

### Venezuela (fig.2.4-5)

C'est de loin le pays le plus riche floristiquement, avec environ 3 fois plus d'espèces que les Guyanes et deux fois plus que le Brésil, d'après les données enregistrées.

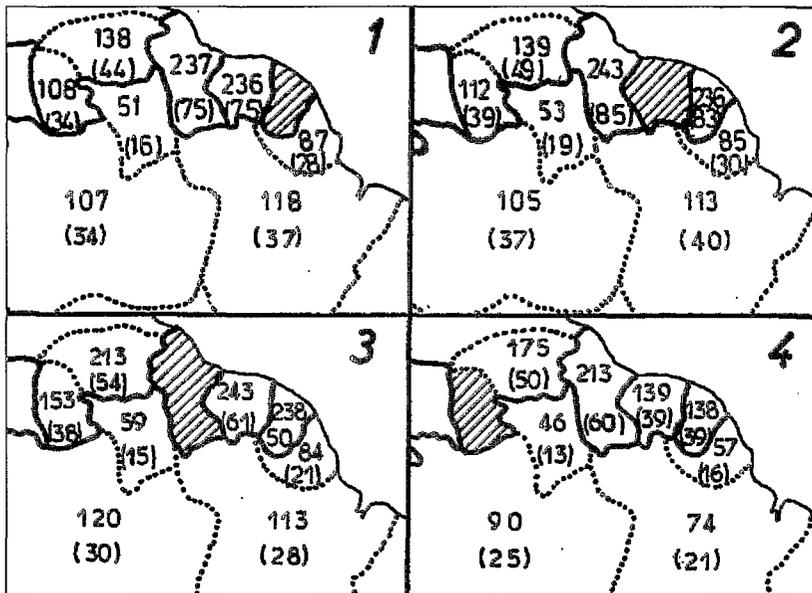
### Brésil (fig.2.6-7-8)

Actuellement 472 espèces sont recensées dans la Banque de données pour ce pays, avec 90 pour l'Amapa, 149 pour l'Amazonas, 137 pour le Para et 68 au Roraima. Ces chiffres sont certainement inférieurs à la réalité, quoique l'Amazonie ne soit pas considérée comme un lieu de très grande richesse spécifique pour les Ptéridophytes.

## PHYTOGÉOGRAPHIE GÉNÉRALE DES PTÉRIDOPHYTES NÉOTROPICALES

### Richesse spécifique

Les spécimens sont regroupés par état, dans la mesure du possible des renseignements. Cependant, devant l'hétérogénéité du nombre de spécimens enregistrés pour chacun des pays et des états, nous avons préféré nous limiter, d'une manière peut être arbitraire, à ceux qui sont représentés dans la banque de données par plus de 200 spécimens.

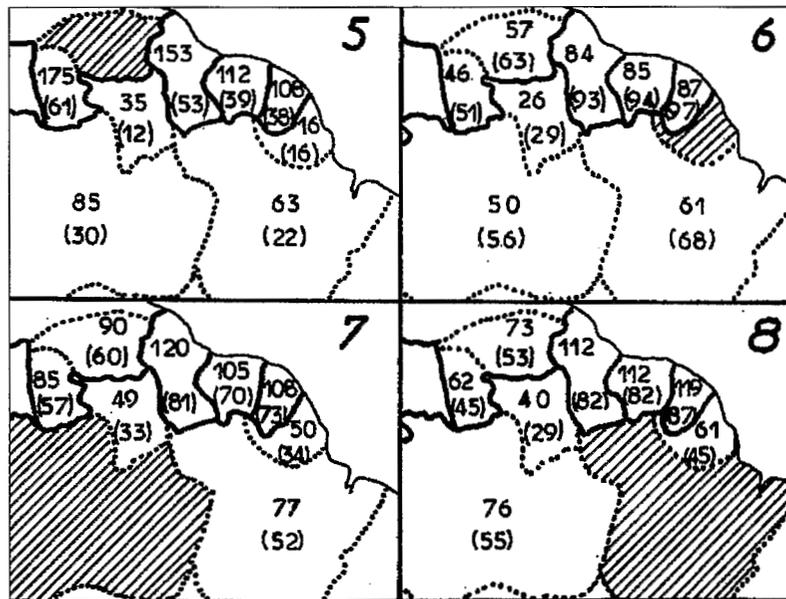


### Relations phytogéographiques et biodiversité

Nous allons donc comparer la flore des Guyanes avec ces différents États et pays.

#### Guyane française, Surinam et Guyana

Curieusement pour les Caraïbes, c'est avec la flore de Porto Rico qu'il y a le plus d'affinités avec 116 espèces communes (c'est-à-dire 37 %). Dans les autres îles des Antilles, comme la Jamaïque et la Martinique, il n'y a seulement que 40 à 50 espèces communes.

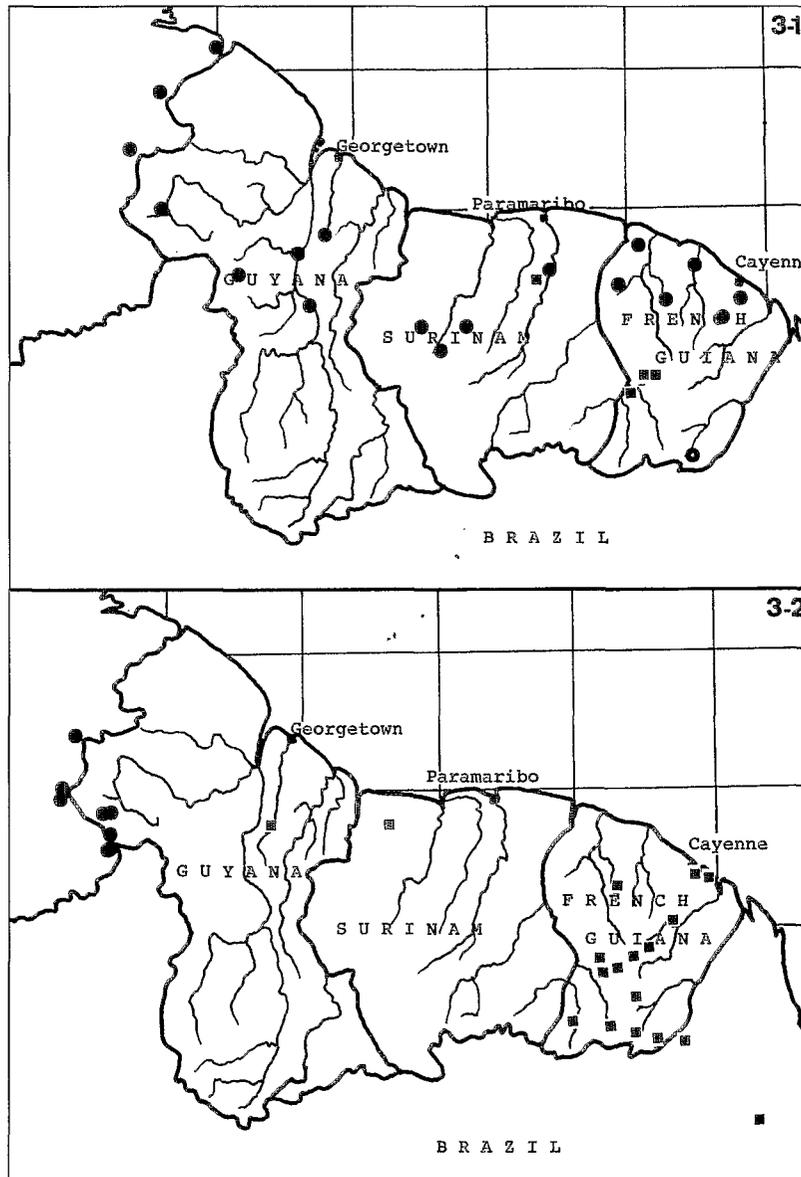


	Nombre d'espèces	Nombre de spécimens
ANTILLES	-	-
GUADELOUPE	82	222
MARTINIQUE	82	213
PORTO RICO	157	823
AMÉRIQUE CENTRALE	-	-
COSTA RICA - Cartago	62	273
AMÉRIQUE DU SUD	-	-
BRÉSIL - Bahia	88	210
BRÉSIL - Minas Gerais	99	251
BRÉSIL - Rio de Janeiro	184	765
BRÉSIL - Sao Paulo	100	304
COLOMBIE - Cundinamarca	59	211
EQUATEUR - Napo	131	360
EQUATEUR - Pastaza	87	228
EQUATEUR - Pichincha	146	624
PÉROU - Huanuco	109	237
PÉROU - Junin	85	265
PÉROU - Loreto	104	307
VENEZUELA - Aragua	319	566
VENEZUELA - D.F.	172	268
VENEZUELA - Lara	238	289
VENEZUELA - Merida	268	442
VENEZUELA - Portuguesa	212	287
VENEZUELA - Sucre	159	225
VENEZUELA - Tachira	210	244
VENEZUELA - Trujillo	177	224

Au niveau de l'Amérique centrale, c'est le Costa Rica avec 61 espèces qui présente le plus d'affinités ; le Guatemala, le Nicaragua et le Panama ont entre 15 à 35 espèces communes.

En Amérique du Sud, la Colombie possède 125 espèces communes (40 %), aucun État n'atteint un tel taux d'affinité. Il en est de même avec l'Equateur, qui compte 86 espèces communes (27,5 %),

sans État prépondérant. Pour le Pérou en général, on relève 132 espèces (42 %), mais la disparité entre les états est très grande. Ainsi les États de Huanuco, de Loreto et de San Martin ont plus de 60 espèces communes, alors que ceux de Cuzco, de Junin et de Madre de Dios un peu plus de 40 espèces.



#### Venezuela

Vis-à-vis de la flore antillaise les États d'Amazonas et de Bolivar présentent des affinités bien moindres que les trois Guyanes (23 à 48 %), et cela d'une façon plus importante pour l'Amazonas.

Par rapport au Costa Rica, l'État de Bolivar a le même pourcentage de similitude (31 %) que le Guyana, par contre l'Amazonas a un taux de loin inférieur (19 %).

L'Amérique du Sud montre dans les mêmes rapports une similitude très semblable de l'État de Bolivar à celle rencontrée pour le Guyana. Cependant pour le Pérou le pourcentage n'atteint pas les 50 % comme cela est rencontré dans la majorité des cas pour les trois Guyanes.

Ceci est dû à l'extraordinaire richesse du Venezuela, véritable centre de diversification des ptéridophytes néotropicales et, par là, probablement le plus important refuge ancien pour la flore sud-américaine.

### *Brésil*

Les différents États brésiliens ont seulement entre 10 et 35 % de similitude avec les Antilles. Il en est de même avec le Costa Rica. Avec les États du Sud-Est, Minas Gerais, Rio de Janeiro et Sao Paulo seulement de 10 à 25 %, alors que celui de Bahia présente un taux double (27 à 50 %).

Avec les autres États de Colombie, d'Equateur et du Pérou, les taux varient de 5 à 40 %, ils sont inférieurs de moitié aux taux des autres Guyanes. Vis-à-vis du Vénézuéla, et de la majorité des États, les affinités sont inférieures à 21 %.

## **Conclusion**

L'étude phytogéographique des Ptéridophytes se base sur l'étude des spécimens d'herbier. Or, la détermination de ceux-ci est variable. Outre les erreurs de détermination, les conceptions taxonomiques différentes des spécialistes rendent les comparaisons continentales extrêmement délicates. La rédaction parallèle d'un fichier taxonomique hiérarchisé et synonymique à partir de la littérature permet de rassembler les spécimens sous leur nom actuel.

La critique complète des spécimens d'herbier, en utilisant systématiquement la détermination la plus récente, modifie parfois considérablement l'aire de répartition connue de certaines espèces.

Le fait de travailler sur près de 1 800 espèces rend les résultats plus généraux, mais ne doit pas masquer l'extrême diversité de la connaissance entre États néotropicaux, certaines zones sont presque vierges de connaissance.



## BIBLIOGRAPHIE

Pour une bibliographie plus détaillée voir CREMERS & HOFF 1990.

- ALSTON A.H.G. - 1958 - The Brazilian species of *Elaphoglossum*. *Bol. Soc. Brot.* 11(32): 5-36.
- 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.
- BARRINGTON D.S. - 1978 - A revision of the genus *Trichipteris*. *Contr. Gray Herb.* 208: 3-93.
- BISHOP L.E. - 1978 - Revision of the genus *Cochlidium* (Grammitidaceae). *Amer. Fern J.* 68: 76-94.
- BOGGAN J., FUNK V., KELLOFF C., HOFF M., CREMERS G. & FEUILLET C., - 1992 - *Check-list of the Plants of the Guianas (Guyana, Suriname, French Guiana)*, Smithsonian Institution, Washington. 1-382.
- CONANT D.S. - 1983 - A revision of the genus *Alsophila* (Cyatheaceae) in the Americas. *J. Arnold Arb.* 64: 333-82.
- CREMERS G. & HOFF M. - 1990 - Inventaire taxonomique des plantes de la Guyane française. I. Les Ptéridophytes. Secrétariat Faune-Flore. Muséum d'histoire naturelle, Paris, 180 p.
- CREMERS G. & KRAMER K.U. - 1991 - Dennstaedtiaceae in Flora of the Guianas, n° 4, Koenigstein, 20-81, 19 fig.
- CREMERS G., KRAMER K.U., MORAN R.C. & SMITH A.R. (à paraître). Dryopteridaceae, Nephrolepidaceae, Oleandraceae, Thelypteridaceae in Flora of the Guianas, fas. 6, Koeltz Sci. Books, Koenigstein, 1-134,
- GASTONY G.J. - 1973 - A revision of the fern genus *Nephrolepis*. *Contr. Gray Herb.* 203: 81-148.
- GRANVILLE J.-J. de - 1982 - Rain Forest and Xeric Flora Refuges in French Guiana. In *Biological Diversification in the Tropics*. Ed. by G.T. Prance, Columbia Univ. Press, New York 159-181.
- HENNIPMAN E. - 1977 - A monograph of the fern genus *Bolbitis* (Lomariopsidaceae). Leiden Univ. Press (Leiden Bot. ser. n° 2) 1-331, 87 fig.
- 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.
- HOFF M., CREMERS G. & GRANVILLE J.-J. de - 1990 - Carte de richesse en plantes de la Guyane française à partir d'un observatoire du Patrimoine naturel : la Banque de données « Aublet » de l'Herbier du centre ORSTOM de Cayenne. *Nature guyanaise, Cayenne*, 4: 12-22.
- 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. - 1978 - The Pteridophytes of Suriname. *Natuurw. Stud. voor Surinam en de Nederl. Antil., Utrecht* 93: 1-198.
- LELLINGER D.B. - 1988 - Some new species of *Campyloneurum* and a provisional key to the genus. *Am. Fern J.* 78(1): 14-35.
- LELLINGER D.B. - 1991 - Hymenophyllopidaceae in Flora of the Guianas, fasc. 4, Koeltz Sci Books, 82-86, 1 fig.
- LELLINGER D.B. (à paraître) - Hymenophyllaceae in Flora of the Guianas, fasc. 3, Koeltz Sci. Books, 60 p., 3 fig.
- MICKEL G.T. - 1985 - Trinidad Pteridophytes. *Multigr. New York Bot Gard.* 1-62, 49 fig.
- MICKEL J.T. & BEITEL J.M. - 1988 - Pteridophyte Flora of Oaxaca. Mexico. *Mem. NY Bot. Gard.* 1-568, 129 fig.
- MORAN R.C. - 1986 - The Neotropical Fern Genus *Olfersia*. *Amer. Fern J.* 76(4): 161-178.
- MORAN R.C. - 1987 - Monograph of the neotropical fern genus *Polybotrya* (Dryopteridaceae). III. *Nat. Hist. Surv. Bull.* 34(1): 1-138.
- MORAN R.C. - 1991 - Monograph of the neotropical fern genus *Stigmatopteris* (Dryopteridaceae). *An. Miss. Bot. Gard.* 78: 857-914.
- 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.* 1-414, 65 fig.
- PROCTOR G.R. - 1985 - Ferns of Jamaica. *British Museum (Nat. Hist.) n° 895, Londres*, 1-631, 135 fig.
- SMITH A.R. - 1983 - Polypodiaceae - Thelypteridaceae. Flora of Ecuador, Stockholm n° 18: 1-148.
- 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 in Guatemala. Part I. *Fieldiana Bot.* 39: 1-130, 25 fig.
- STOLZE R.G. - 1981 - Fern and Fern allies in Guatemala. Part II. *Fieldiana Bot. new ser. n° 6*: 1-522, 80 fig.
- STOLZE R.G. - 1983 - Fern and Fern allies in Guatemala. Part III. *Fieldiana Bot. new ser. n° 12*: 1-91, 10 fig.
- STOLZE R.G. - 1986 - Polypodiaceae - Asplenoideae. Flora of Ecuador, Stockholm, n° 23: 1-83, 4 fig.
- STOLZE R.G. - 1986 - Dicksoniaceae - Lophosoriaceae - Metaxyaceae - Cyatheaceae. Flora of Ecuador, Stockholm, n° 27: 1-59, 7 fig.
- TRYON R. - 1976 - A revision of the genus *Cyathea*. *Contr. Gray Herb.* 206: 19-101.
- TRYON R.M. & TRYON A.F. - 1982 - Fern and allied plants, with special reference to tropical America. Springer Verlag, New York, 1-857.
- TRYON R.M. & STOLZE R.G. - 1989 - Pteridophyta of Peru. Part I. 1. Ophioglossaceae - 12. Cyatheaceae. *Fieldiana Bot., new ser. n° 20*: 1-145, 24 fig.
- TRYON R.M. & STOLZE R.G. - 1989 - Pteridophyta of Peru. Part II. 13. Pteridaceae - 15. Dennstaedtiaceae. *Fieldiana Bot. new ser. n° 22*: 1-128, 30 fig.
- TRYON R.M. & STOLZE R.G. - 1991 - Pteridophyta of Peru. Part IV. 17. Dryopteridaceae. *Fieldiana Bot., new ser. n° 27*: 1-176, 26 fig.
- TRYON R.M. & STOLZE R.G. - 1992 - Pteridophyta of Peru. Part III. 16. Thelypteridaceae. *Fieldiana Bot., new ser. n° 29*: 1-80, 7 fig.



## LES RELATIONS ENTRE *SCAPHOPETALUM THONNERI* (DE WILDEMAN ET DURAND) (STERCULIACEAE) ET LES HÔTES DE SES DOMATIES

A. DEJEAN\* ET C. DJIETO-LORDON

Laboratoire de Zoologie, faculté des sciences, B.P. 812 Yaoundé, Cameroun  
(\*URA CNRS 667)

**Résumé :** Une enquête écologique portant sur le contenu des poches foliaires du myrmécophyte *Scaphopetalum thonneri* a permis de mettre en évidence une relation entre cette plante et différentes espèces de fourmis. Les *Technomyrmex* (Dolichoderinae) sont les plus fréquentes. On trouve aussi des *Tetramorium* et des *Crematogaster* (Myrmicinae). Ces poches abritent également des fondations de *Cataulacus*, *Crematogaster*, *Pheidole*, *Tetramorium* (Myrmicinae) et de la Ponerinae *Discothyrea oculata*. Les reines fondatrices de cette dernière s'installent dans des poches occupées par des pontes d'araignées. Elles approvisionnent ensuite leur couvain à partir des œufs d'araignée. Des Lombricidae, de nombreux Arthropodes et des Gastéropodes ont également été recensés. En dehors des fourmis, les araignées dominent. Deux types d'arguments sur le rôle des fourmis sont discutés :

- protection contre les défoliateurs ;
- assimilation de minéraux provenant des débris des fourmis accumulés dans certaines domaties.

**Mots-clés :** *Scaphopetalum*, myrmécodromie, faune des domaties foliaires, fourmis, araignées.

**Abstract:** An ecological investigation on the content of foliar cavity of the myrmecophyte *Scaphopetalum thonneri* has shown the relation between this plant and different ant species. The *Technomyrmex* (Dolichoderinae) are the most frequent ones. *Tetramorium* and *Crematogaster* (Myrmicinae) are also encountered. These cavities also bear nests of *Cataulacus*, *Crematogaster*, *Pheidole*, *Tetramorium* (Myrmicinae) and of the Ponerinae *Discothyrea oculata*. The founder queens of the latter species invest cavities occupied by spider eggs. They feed afterwards their progeny with these eggs. Lombricidae, numerous Arthropods and Gasteropods have also been recorded. Except for ants, the spiders dominate. Two types of arguments on the role of ants are discussed:

- protection against defoliators;
- assimilation of mineral elements, provided by ants debris, accumulated in some domaties.

**Keywords:** *Scaphopetalum*, myrmecodromy, foliar domatie fauna, ants, spiders.



## Introduction

La nature myrmécophytique de *Scaphopetalum thonneri* a été signalée par DE WILDEMAN dès 1897. Cet arbuste qui n'excède pas 4 m de hauteur se rencontre dans les sous-bois de forêt dense du Cameroun, du Congo, du Gabon et du Zaïre.

D'après BEQUAERT (1922), SCHNELL (1966) et JOLIVET (1986), les feuilles de cette plante sont caractérisées par la présence d'une poche (ou domatie) foliaire située à droite ou à gauche de la nervure principale, en alternance d'une feuille à l'autre. Ces poches qui peuvent atteindre 25 mm de longueur pour 10 mm de largeur à leur base, ont un orifice en forme de fente situé sur la face inférieure de la feuille. Elles sont généralement occupées par de petites fourmis.

Nous nous sommes proposé de rechercher d'abord quels étaient les animaux susceptibles d'occuper ces domaties et ensuite d'effectuer une approche permettant d'aborder trois aspects importants de la myrmécophilie.

- 1- Une espèce de fourmi est-elle spécifique de cette plante ?
- 2- Les fourmis exercent-elles une protection de la plante contre les défoliateurs ?
- 3- Les minéraux provenant des déchets des fourmis accumulés dans certaines domaties sont-ils assimilés par la plante ?

## Matériel et méthode

### Zones d'étude

Cette enquête s'est effectuée dans trois localités de deux régions du Sud-Cameroun: dans la réserve forestière de Campo à Mvini (10° 8' Est ; 2° 22' N ; 58 m alt. ; décembre 1988) et à Akok par Ebodjié (9° 53' Est ; 2° 38' Nord ; 50 m alt. ; décembre 1990) ; et à Matomb, sur la colline de Pan Pan (11° 4' Est ; 3° 53' Nord ; 708 m alt. ; déc. 1990 ; février et juin 1991 ; juin et octobre 1992).

### *Les animaux occupant les domaties*

Après un travail préliminaire portant sur une centaine d'arbustes, l'enquête a été organisée de la façon suivante.

Sur le terrain, les branches de *Scaphopetalum* sont sectionnées au sécateur et introduites dans des poches en matière plastique étiquetées. Chaque poche correspond à un arbuste.

Au laboratoire les feuilles sont comptées en deux lots : celles dont les domaties sont fortement lésées et ne peuvent pas abriter d'animaux et celles dont les domaties sont intactes ou peu lésées. Parmi ces dernières, on distingue le lot de feuilles à domaties vides de celui de feuilles à domaties occupées par des animaux.

Le limbe entourant les domaties occupées par des fourmis ou des araignées est découpé aux ciseaux. Les domaties ainsi isolées sont introduites dans des tubes de verre étiquetés, contenant de l'alcool à 60 degrés.

Les tubes contenant des fourmis ont été triés par espèces et expédiés au Natural History Museum de Londres pour identification, alors que ceux contenant des araignées ont été expédiés au docteur LEDOUX (Aramont, France). Pour les autres groupes animaux, nous nous sommes limité à une détermination sommaire.

### La protection des plantes par les fourmis

Sur la colline de Pan Pan, en décembre 1990 (fin de la saison des pluies cette année-là), nous avons relevé tous les rameaux de 10 arbustes de *Scaphopetalum* bien occupés par *Technomyrmex* sp.3 et de 10 arbustes non occupés par des fourmis. Dans les deux cas, il s'agit d'arbustes dont la hauteur varie de 1,30 m à 1,50 m.

Pour sélectionner les plantes du premier lot (domaties contenant des *Technomyrmex* sp. 3) on a récolté en fait tous les rameaux de 15 arbustes sur lesquels des ouvrières patrouillaient ou dont on a pu mettre en évidence sur le terrain la présence de ces fourmis par ouverture discrète d'une à trois domaties. Nous avons gardé les 10 échantillons de plantes pour lesquels plus de 20 domaties étaient occupées par ces fourmis.

Pour sélectionner les plantes dont les domaties ne contenaient pas de fourmis, trois sorties ont été nécessaires. On a sélectionné sur le terrain tous les rameaux des arbustes dont l'ouverture de cinq à six domaties s'était révélée négative. Toutes les domaties sont ensuite ouvertes au laboratoire. La récolte des rameaux de 52 arbustes a été nécessaire pour obtenir les 10 plantes non occupées par des fourmis.

Dans les deux cas, les feuilles sont comptées et réparties en trois lots :

- intactes ou défoliation inférieure à 10 % de leur surface ;
- défoliation comprise entre 10 % et 50 % ;
- défoliation supérieure à 50 %.

On a ensuite comparé statistiquement le nombre de feuilles par arbuste et les taux de défoliation.

### Évaluation de l'apport en débris divers apportés par les fourmis

Durant l'ouverture des domaties, lors de l'opération précédente, on note le nombre d'entre elles contenant des débris (souvent mélangés à de la terre, semble-t-il ?) dans les deux lots de *Scaphopetalum*.

### Comparaisons statistiques

Les différences de pourcentages sont comparées à l'aide de tableaux de contingence et du test du  $\chi^2$ .

Lorsqu'il y a deux lots, on n'a qu'un seul degré de liberté. Dans cette situation particulière, la racine carrée du  $\chi^2$  correspond à  $\xi$ , ce qui permet d'utiliser les tables d' $\xi$  pour les très faibles valeurs de probabilité.

Pour la comparaison du nombre de feuilles par arbuste et du nombre de feuilles pourvues de domaties contenant des débris, nous avons utilisé le test U de MAN et WHITNEY (non paramétrique).

## Résultats

### Taux de domaties occupées par des animaux

Une première analyse (tableau I) permet de mettre en évidence un taux de domaties endommagées relativement important dans les zones d'étude (27,9 % et 32,3 %; ces deux pourcentages, bien que proches, sont significativement différents :  $\chi^2 = 11,1 > 10,8$  ;  $P < 0,001$ ).

Parmi les feuilles dont les domaties sont intactes les taux respectifs d'occupation par un animal (sans considération du groupe taxonomique) sont voisins (respectivement de 19,9 % et 19,6 % ;  $\chi^2 = 0,7 < 3,8$  ; N.S.).

	CAMPO	MATOMB
Nombre d'arbustes	69	109
Nb. de feuilles obs.	1 535	7 218
Feuilles/domaties détruites	429 (27,9 %)	2 332 (32,3 %)
/domaties intactes	1 106 (72 %)	4 886 (67,7 %)
/domaties vides	800 (52,1 %)	3 470 (48,1 %)
/domaties occupées	306 (19,9 %)	1 416 (19,6 %)
Domaties occupées/fourmis	247 (16,1 %)	1 067 (14,8 %)
occupées par autre animal	59 (3,8 %)	349 (4,8 %)

**Tableau I**

Résultats globaux de l'enquête sur l'occupation des domaties de *Scaphopetalum thonneri* sur les deux zones d'étude.

Les taux de domaties occupées par des fourmis, bien que voisins (respectivement de 16,1 % et de 14,8 %), sont significativement différents ( $\chi^2 = 4 > 3,8$  ;  $P < 0,05$ ).

La différence entre les taux d'arbustes dont les domaties foliaires ne sont pas occupées par des fourmis n'est pas significative (13,0 % et 5,5 % ;  $\chi^2 = 3,1 < 3,8$  ; N.S. ; tableaux II et III).

La richesse spécifique de la faune occupant les domaties foliaires de *S. thonneri* est plus importante à Matomb qu'à Campo (10 espèces de fourmis contre 4 ; 10 groupes animaux, autres que les fourmis contre 6).

#### Les fourmis

*Technomyrmex* sp. 3 occupe la grande majorité des *S. thonneri* dans des proportions très voisines sur les deux sites d'étude (68,1 % des arbustes à Campo ; 70,6 % à Matomb ;  $\chi^2 = 0,12 < 0,14$  ;  $P > 0,7$ ).

Par contre, deux autres espèces de *Technomyrmex* sont présentes à Matomb (3,7 % et 28,4 % des arbustes) et absentes dans nos relevés de Campo (tableaux II et III).

	ARBUSTES	FEUILLES
Sans fourmis	9 (13,0 %)	/
PONERINAE <i>Discothyrea oculata</i>	2 (2,9 %)	2 (0,6 %)
MYRMICINAE <i>Crematogaster</i> sp. <i>Tetramorium tabarum</i>	2 (2,9 %) 12 (17,4 %)	13 (4,3 %) 38 (12,5 %)
DOLICHODERINAE <i>Technomyrmex</i> sp. 3 Aranea (avec œufs) Isopoda Blattodea Isoptera (Nasutitermes) Noctuidae (cocons) Hymenoptera (cocons)	47 (68,1 %) 28 (40,6 %) 2 (2,9 %) 2 (2,9 %) 1 (1,4 %) 3 (4,3 %) 10 (14,5 %)	194 (63,8 %) 38 (12,5 %) 2 (0,6 %) 2 (0,6 %) 3 (1 %) 4 (1,3 %) 10 (3,3 %)
<b>Nb. arbustes/feuilles :</b>	<b>69</b>	<b>306</b>

**Tableau II**

Répartition des groupes animaux occupant 306 domaties de 69 *S. thonneri* sur les relevés de la réserve de Campo. Deux espèces de fourmis peuvent être installées dans les domaties de feuilles différentes d'un même arbuste, de sorte que la somme des pourcentages est supérieure à 100 %.

*Tetramorium tabarum*, dans les deux situations, est bien représentée (17,4 % et 11,9 % des arbustes ;  $\chi^2 = 1,04 < 3,8$  ; N.S.), mais ces résultats bruts sont à nuancer car dans les relevés de Campo, nous avons 11 sociétés « adultes » pour 1 société en fondation alors que dans ceux de Matomb nous avons 4 sociétés « adultes » pour 9 sociétés en fondation (tableaux IV et V).

Dans la réserve de Campo, les *Crematogaster* occupaient plusieurs domaties de deux arbustes alors qu'à Matomb on n'a trouvé que des sociétés en fondation occupant chacune une seule feuille.

On peut trouver deux espèces de fourmis sur un même arbuste (tableaux IV et V). Dans ce cas, l'une des deux espèces est représentée par une société en fondation, l'autre par une société « adulte » de *Technomyrmex* sp.3 ou sp. 2.

Des espèces dont les ouvrières sont de petite taille (< 2 mm : *Monomorium* sp. ; *Serrastruma bequaerti*) peuvent aussi occuper les domaties d'une feuille ou de deux feuilles voisines sans qu'il ne s'agisse à proprement parler de sociétés en fondation (nombre d'ouvrières supérieur à 30, tout de même très inférieur à celui des sociétés susceptibles de produire du couvain de sexués).

	ARBUSTES	FEUILLES
Sans fourmis	6 (5,5 %)	/
PONERINAE <i>Discothyrea oculata</i>	10 (9,2 %)	13 (0,9 %)
MYRMICINAE <i>Cataulacus guineensis</i>	2 (1,8 %)	2 (0,15 %)
<i>Crematogaster</i> sp.	6 (5,5 %)	7 (0,5 %)
<i>Monomorium</i> sp.	1 (0,9 %)	1 (0,07 %)
<i>Pheidole</i> sp.	7 (6,4 %)	9 (0,6 %)
<i>Serrastruma bequaerti</i>	2 (1,8 %)	2 (0,15 %)
<i>Tetramorium</i> sp.	2 (1,8 %)	2 (0,15 %)
<i>Tetramorium tabarum</i>	13 (11,9 %)	28 (2,0 %)
DOLICHODERINAE <i>Technomyrmex</i> sp. 1	4 (3,7 %)	70 (4,9 %)
<i>Technomyrmex</i> sp. 2	31 (28,4 %)	216 (15,2 %)
<i>Technomyrmex</i> sp. 3	77 (70,6 %)	717 (50,6 %)
Lombricidae	7 (6,4 %)	11 (0,8 %)
Pseudoscorpions	1 (0,9 %)	1 (0,07 %)
Aranea	67 (61,5 %)	193 (13,6 %)
Diplopoda	2 (1,8 %)	2 (0,1 %)
Blattodea	3 (2,7 %)	4 (0,3 %)
Dermaptera	5 (4,6 %)	7 (0,5 %)
Noctuidae (cocons)	16 (14,7 %)	23 (1,6 %)
Hymenoptera (cocons)	14 (12,8 %)	29 (2,0 %)
Coleoptera (larves)	2 (1,8 %)	2 (0,1 %)
Gasteropoda	2 (1,8 %)	2 (0,1 %)
Oeufs indéterminés	32 (29,3 %)	75 (5,3 %)
<b>Nb. arbustes/feuilles :</b>	<b>109</b>	<b>1 416</b>

**Tableau III**

Répartition des groupes animaux occupant les domaties de *S. thonneri* sur les 5 relevés de Matomb. Plusieurs espèces de fourmis se vent être installées dans les domaties de feuilles différentes d'un même arbuste, de sorte que la somme des pourcentages est supérieure à 100 %.

SANS FOURMIS	9
<i>Technomyrmex</i> sp. 3	44
- sp. 3 + <i>Discothyrea oculata</i> *	2
- sp. 3 + <i>Tetramorium tabarum</i> *	1
<i>Crematogaster</i> sp.	2
<i>Tetramorium tabarum</i>	11
<b>Nb. d'arbustes</b>	<b>69</b>

**Tableau IV**

Fourmis occupant les domaties foliaires des 69 *S. thonneri* de la réserve forestière de Campo. (\*): sociétés en fondation.

### Spécificité

La prédominance de *Technomyrmex* sp. 3 dans les deux zones d'étude peut être évaluée en comparant les taux de présence respectifs de cette espèce avec celle qui arrive en deuxième position. En ne considérant que les arbustes dont les domaties sont occupées par des fourmis nous obtenons les taux présentés dans le tableau III.

- Dans la réserve de Campo :  
47 arbustes/ 60 (73,5 %) occupés/*Technomyrmex* sp.3  
11 arbustes/ 60 (20,6 %) occupés/*Tetramorium tabarum*  
comparaison statistique :  $E = 6,5 > 6,1$  ;  $P < 10^{-9}$
- A Matomb :  
75 arbustes/102 (78,3 %) occupés/*Technomyrmex* sp. 3  
21 arbustes/102 (18,3 %) occupés/*Technomyrmex* sp. 2  
comparaison statistique :  $E = 7,5 > 6,1$  ;  $P < 10^{-9}$ .

#### Groupes taxonomiques autres que les fourmis

En dehors des fourmis, les araignées constituent le groupe taxonomique le mieux représenté (40,6 % et 61,5 % des arbustes ; 12,5 % et 13,6 % des feuilles). Parmi les domaties endommagées on a trouvé dans de nombreux cas la trace de présence antérieure de cocons de ponte d'araignées. L'espèce la plus fréquente *Ariadna* sp. est une Segestriidae qui, tout comme *Euriopis* sp. (Theridiidae), établit ses cocons de ponte dans les domaties (tableau VI).

Outre des cocons d'Hyménoptères et de Noctuidae, les autres groupes taxonomiques sont peu représentés (tableaux II et III). Nous avons aussi trouvé hors échantillonnage des domaties contenant des acariens oribates, des opilio-acariens, des opilions laniatores et des collemboles.

#### Cas des fondations de *discothyrea oculata*

Les 15 fondations de *D. oculata* recensées étaient installées dans des domaties occupées par des pontes d'araignées. La composition de ces sociétés comprenait, outre la reine, une à cinq ouvrières et du couvain. Lors de travaux sur la biologie de cette fourmi nous avons récolté 28 autres fondations dans les poches de *S. thonneri*.

SANS FOURMIS	6
<i>Technomyrmex</i> sp.3	43
- sp.2	15
- sp.1	4
<i>Tetramorium tabarum</i>	1
<i>Discothyrea oculata</i> *	1
<i>Technomyrmex</i> sp.3 (*2) + <i>Technomyrmex</i> sp2 (*7)	9
- sp. 3 + <i>Discothyrea</i> *	5
- sp. 3 + <i>Monomorium</i>	1
- sp. 3 + <i>Pheidole</i> *	1
- sp. 3 + <i>Serrastruma</i>	2
- sp. 3 + <i>Tetramorium</i> sp. *	2
- sp. 3 + <i>Tetramorium tabarum</i> * 3	5
- sp. 3 + <i>Crematogaster</i> * + <i>Pheidole</i> *	1
- sp. 3 + <i>Discothyrea</i> * + <i>Pheidole</i> *	1
- sp. 3 + — sp.2* + <i>Tetramorium tabarum</i> *	2
- sp. 3 + <i>Cataulacus</i> * + <i>T. tabarum</i> *	1
- sp. 3 + <i>Cremat.</i> * + <i>Discot.</i> * + <i>T. tabarum</i> *	2
- sp. 3 + — sp.2* + <i>Discot.</i> * + <i>Pheidole</i> *	1
- sp. 3 + <i>Cremat.</i> * + <i>Pheidole</i> * + <i>T. tabarum</i> *	1
- sp. 2 + <i>Cataulacus</i> *	1
- sp. 2 + <i>Crematogaster</i> *	1
- sp. 2 + <i>Pheidole</i> *	1
- sp. 2 + <i>Tetramorium tabarum</i>	1
<i>Pheidole</i> + <i>Crematogaster</i> *	1
<b>TOTAL :</b>	<b>109</b>

**Tableau V**

Fourmis occupant les domaties foliaires des 109 *S. thonneri* de Matomb. (\*) : sociétés en fondation; (\*3): 3 sociétés en fondation.

Argiopidae : <i>Zygiella</i> sp.	1	(1,8 %)
Clubionidae ; <i>Liocraninae</i> :	1	(1,8 %)
<i>Clubiona</i> sp.	1	(1,8 %)
Palpimanidae : <i>Sarascelis</i> sp.	5	(9,2 %)
Salticidae : <i>Myrmarachne</i> sp.	1	(1,8 %)
Segestriidae : <i>Ariadna</i> sp.	42	(77,8 %)
Thomisidae : <i>Stephanopis</i> sp.	1	(1,8 %)
<i>Heriaeus melanotrichus</i> Simon	1	(1,8 %)
Theridiidae : <i>Euriopsis</i> sp.	1	(1,8 %)
<b>TOTAL :</b>	<b>54</b>	<b>(100 %)</b>

**Tableau VI**

Identification des araignées contenues dans 54 domaties de *S. thonneri*.

#### *Influence des fourmis sur la défoliation*

Les taux de défoliation des deux groupes d'arbustes comparés se répartissent comme suit (taux d'attaque en % de la surface foliaire détruite) :

- avec *Technomyrmex* :
  - taux d'attaque < 10 % : 251 feuilles (57,7 %)
  - taux d'attaque de 10 à 50 % : 153 feuilles (35,1 %)
  - taux d'attaque > 50 % : 31 feuilles (7,1 %)
- sans fourmis
  - taux d'attaque < 10 % : 135 feuilles (41,0 %)
  - taux d'attaque de 10 à 50 % : 117 feuilles (35,5 %)
  - taux d'attaque > 50 % : 77 feuilles (23,4 %).

La différence entre les deux lots est très hautement significative ( $\chi^2 = 42,9 > 13,8$  ;  $P < 0,001$ ).

Sur les 10 arbustes de *Scaphopetalum* dont les domaties foliaires contenaient des *Technomyrmex* sp. 3, on a compté un total de 435 feuilles contre 329 pour les 10 arbustes de taille voisine qui n'abritaient pas de fourmis. La comparaison du nombre de feuilles par arbuste dans les deux lots (moyennes respectives de 43,5 + - 7,8 et de 32,9 + - 5,9) donne une différence hautement significative ( $U = 15 < 16$  ;  $P < 0,01$ ).

#### *Les domaties contenant des débris*

La comparaison du taux de domaties foliaires contenant des débris donne une différence hautement significative (*Scaphopetalum* dont les domaties foliaires contenaient des *Technomyrmex* sp. 3 : moyenne = 3,2 + - 0,16 ; *Scaphopetalum* dont les domaties foliaires ne contenaient pas de fourmis : moyenne = 1,5 + - 0,78 ;  $U = 13 < 16$  ;  $P < 0,01$ ).

#### *Les insectes observés sur les feuilles*

Des larves et des imagos de Psyllidae ont été recensés dans les deux zones géographiques (18 plantes sur 69 dans la réserve de Campo, soit 26,1 % ; 12 sur 109 à Matomb, soit 11,0 %). Sur l'ensemble des sorties, on a pu relever la présence de chenilles, de Chrysomelidae adultes, d'Orthoptères Tettigonidae et de lules mais aucune étude n'a été entreprise sur ce thème.

## Discussion

### Diversité de la faune occupant les domaties

Ces domaties peuvent donc être occupées par des animaux appartenant à des groupes taxonomiques fort divers, avec prédominance des fourmis.

La diversité d'espèces recensées entre les deux régions d'étude est différente, mais l'espèce la plus fréquente, la fourmi *Technomyrmex* sp. 3 se rencontre dans des proportions similaires.

Le taux d'araignées (souvent accompagnées de pontes) est très important. La plupart de ces araignées nichent habituellement dans des cavités du sol, de sorte que LEDOUX écrivait après les avoir identifiées : « d'après toutes ces araignées, je ne serais pas surpris d'apprendre que ces poches foliaires contiennent un peu de terre (ou équivalent) ». On peut en effet remarquer qu'un grand nombre d'animaux recensés sont habituellement terricoles, comme les Lombricidae, les Isopodes, les Diplopedes et certaines espèces de fourmi.

### Les fourmis occupant les domaties : spécificité

Les données dont nous disposons avant cette étude se résument à la citation de BEQUAERT (1922) qui signalait que H. LANG avait récolté deux espèces d'*Engramma* (devenu *Technomyrmex*; *E. kholi* et *E. lujae*) à Niapu (Zaïre) en 1914. BEQUAERT lui-même, et antérieurement DE WILDEMAN (1897), avaient bien constaté la présence de petites fourmis dans les domaties mais ne les avaient pas fait identifier.

Nos résultats permettent de mettre en évidence que les sociétés adultes de 5 espèces sont susceptibles d'occuper les domaties de cette plante dans les zones géographiques étudiées : 3 espèces de *Technomyrmex*, *Tetramorium tabarum* et une espèce de *Crematogaster*. Les domaties occupées par *T. tabarum* contenaient de nombreux débris d'autres espèces de fourmis, indice de la spécialisation de cette espèce dans la prédation d'autres fourmis.

L'association entre *S. thonneri* et *Technomyrmex* sp. 3 étant de loin la plus fréquente (68,1 % et 70,6 % des arbustes), on peut penser à une forme de spécificité (et non une spécificité stricte). Il semble y avoir une similitude avec le cas de *Leonardoxa africana* dont les domaties caulinaires peuvent être occupées par *Petalomyrmex phylax* (60,4 %) ou par *Cataulacus mckeyi* (34,9 %) (MCKEY, 1984). Nous avons également trouvé à Akok des *Crematogaster* associées à cette plante.

Par ailleurs, ces domaties peuvent être occupées par des sociétés en fondation ou des sociétés d'effectif encore faible. Il s'agit de fourmis nichant habituellement dans le sol ou la litière (*Serrastruma*, *Monomorium*, *Pheidole*) ou d'espèces arboricoles (*Crematogaster*, *Cataulacus*). Dans le milieu forestier, les sites disponibles pour l'installation de fondation sont rares (WHEELER, 1936 ; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990) de sorte que ces domaties constituent des abris opportuns, tout comme les cavités des termitières de *Cubitermes* spp. abandonnées dans lesquelles on retrouve des fondations de *Crematogaster* et de *Cataulacus* (BOLTON *et al.*, 1992). Ces fondations sont tolérées par les sociétés « adultes » de *Technomyrmex* qui occupent la plante.

### Cas de *Discothyrea oculata*

Il s'agit d'une espèce spécialisée dans la capture d'œufs d'araignée (LEVIEUX, 1983). Les sociétés adultes se rencontrent dans des cavités de termitière de *Cubitermes* spp. occupées par des araignées Cribellates où elles trouvent un abri (cavité tapissée par la soie de l'araignée) et des œufs qui sont dévorés au fur et à mesure des besoins (BOLTON *et al.*, 1992).

### Rôle des fourmis sur les défoliateurs

L'action des défoliateurs était signalée par BEQUAERT (1922) qui considérait que ces fourmis, timides et de petite taille, devaient peu contribuer à la protection de la plante.

Le présent travail a permis de mettre en évidence une action protectrice de la part des *Technomyrmex*. Ces petites fourmis s'attaquent vraisemblablement aux œufs et aux premiers stades larvaires des défoliateurs. Un tel rôle protecteur de la part des fourmis a également été mis en évidence chez *Maieta guianensis* (Melastomataceae), un myrmécophyte à poches foliaires néotropical (FOWLER, 1993).

### **Assimilation des minéraux provenant des déchets des fourmis**

Ce type d'assimilation qui a fait l'objet d'une revue de synthèse par BEATTIE (1985 ; 1989), a été mis en évidence en rajoutant des produits radioactifs à la nourriture de fourmis qui vivent en association avec des épiphytes (JANZEN, 1974 ; BENZING *et al.*, 1978 ; RICKSON, 1979).

Chez *S. thonneri*, il semble que les débris accumulés par les fourmis dans les domaties constituent un milieu favorable pour de nombreux animaux que l'on peut considérer comme indicateurs d'un phénomène de reminéralisation (Collemboles, Acariens, Isopodes, Lombrics etc.), mais la plante est-elle capable d'assimiler ces minéraux?

Sans constituer une preuve, nous avons deux arguments indiquant qu'il pourrait y avoir une assimilation de ces produits par la plante :

- le taux de domaties contenant des débris est significativement plus grand chez les individus qui abritent des *Technomyrmex* sp. 3 que chez des témoins qui n'abritent pas de fourmis ;
- le nombre de feuilles est significativement plus grand chez les individus qui abritent des *Technomyrmex* sp. 3 que chez des témoins de même taille qui n'abritent pas de fourmis.

**Remerciements :** Ce travail s'inscrit dans le cadre d'un projet CAMPUS du ministère français de la Coopération intitulé « Impact des fourmis arboricoles sur les essences tropicales d'intérêt économique » (108/CD/90). Nous remercions le docteur Barry BOLTON (The Natural History Museum ; Londres) pour l'identification des fourmis, le docteur Jean-Claude LEDOUX (Aramont, France) pour la détermination des araignées et le docteur Bernard NKONGMENECK (faculté des sciences de Yaoundé) pour ses conseils concernant la répartition de *Scaphopetalum*.

## BIBLIOGRAPHIE

- BEATTIE A. - 1985 - The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 182 pp.
- BEATTIE A. - 1989 - Myrmecotrophy: plants fed by ants. *Tree*, 4: 172-176.
- BENZING D.H., HENDERSON K., KESSEL B. & SULAK J. 1978 - The absorptive capacities of bromeliad trichomes. *Amer. J. Bot.*, 65: 359-365.
- BEQUAERT J. - 1922 - Ants in their diverse relations to the plant world. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 45: 333-583.
- BOLTON B., DEJEAN A. & NGNEGUEU P.R. - 1992 - Les fourmis du sol. In : F. Hallé et O. Pascal Eds. « Biologie d'une canopée de forêt équatoriale II. Rapport de mission : radeau des cimes octobre novembre 1991, réserve de Campo, Cameroun ». Fondation Elf. pp. 83-86.
- WILDEMAN E. de - 1897 - Une plante myrmécophile nouvelle (*Scaphopetalum thonneri* de Wild. et Dur.). *Bull. Herb. Boissier*, 521-525.
- FOWLER H.G. - 1993 - Herbivory and assemblage structure of myrmecophytous understory plants and their associated ants in the central Amazon. *Ins. Soc.*, 40: 137-145.
- HÖLDOBLER B. & WILSON E.O. - 1990 - The Ants. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., USA. 732 pp.
- JANZEN D.H. - 1974 - Epiphytic myrmecophytes in Sarawak: mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica*, 4: 237-259.
- JOLIVET P. - 1986 - Les fourmis et les plantes. Un exemple de coévolution. Fondation Singer-Polignac. Société nouvelle des Editions Boubée, Paris. 254 pp.
- LEVEUX J. - 1983 - The soil fauna of tropical savannas, IV: the ants. In F. Bourlière (Ed.): Tropical savannas. Elsevier, Amsterdam. pp. 525-540.
- MCKEY D. - 1984 - Interaction of the ant-plant *Leonardoxa africana* (Cesalpiniaceae) with its obligate inhabitants in a rain forest in Cameroon. *Biotropica*, 16: 81-99.
- RICKSON F.R. - 1979 - Absorption of animal tissue breakdown products into a plant stem. The feeding of a plant by ants. *Am. J. Bot.* 66: 87- 90.
- SCHNELL R. - 1966 - Contribution à l'étude des plantes à myrmécodomaties de l'Afrique intertropicale. *Mém. IFAN*, 75 : 1-66.
- WHEELER W.M. - 1936 - Ecological relations of Ponerinae and other ants to termites. *Proc. Amer. Acad. Arts Sc.*, 71: 159-243.



# PHYTOGÉOGRAPHIE ET ORGANISATION DE LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DANS LE GENRE *PASSIFLORA*

O. DELANOË

Université de Montpellier. Laboratoire de Botanique tropicale  
163, rue Auguste -Broussonet. F-34000. Montpellier

**Résumé :** Le genre *Passiflora* comporte 450 à 500 espèces de lianes herbacées et ligneuses essentiellement représentées en forêt tropicale d'Amérique mais également, avec quelques espèces, en Asie, en Australie et dans les îles du Pacifique-Ouest.

Le plus important centre de diversité du genre, avec environ 150 espèces collectées, se trouve en forêt tropicale humide de moyenne altitude dans la région andine. Un autre centre de diversité, avec une centaine d'espèces collectées, correspond à la forêt de moyenne et basse altitudes d'Amérique centrale et des Antilles. Environ 80 espèces se rencontrent sur le bouclier guyanais d'une part et le bouclier brésilien d'autre part, et une vingtaine d'espèces ont une large répartition en Amérique tropicale.

En Amérique, les centres de diversité renferment des régions montagneuses où la pluviosité est abondante ; ces régions correspondraient à des refuges forestiers et également à des refuges pour les papillons *Heliconius*, papillons des passiflores, exemple de coévolution entre insectes et plantes.

Dans les Guyanes, une zone refuge correspondrait à la région de la montagne de Kaw au nord-est de la Guyane française. Cette région constitue un centre d'endémisme en *Passiflora*, les prospections ont permis d'y récolter une vingtaine d'espèces appartenant à 6 sous-genres différents.

L'étude de caractères propres à quatre de ces sous-genres (*Astrophea*, *Distephana*, *Passiflora* et *Plectostemma*), concernant la phytogéographie, les formes foliaires, l'architecture ou les caractères de résistance des passiflores vis-à-vis de pathogènes, a permis d'estimer le degré de connexion évolutive d'un groupe d'espèces à l'autre.

L'étude de la biodiversité des passiflores guyanaises a permis de déterminer un ensemble de ressources génétiques de ces plantes intéressant l'amélioration de la culture des fruits de la Passion (*Passiflora edulis*), répandue dans de nombreuses régions tropicales du monde.

**Mots-clés :** *Passiflora-Astrophea*, fruit de la passion, phytogéographie, centre de diversité, Guyane, refuge, hétérophyllie, architecture, liane.

**Abstract:** The genus *Passiflora* comprises 450 to 500 species of herbaceous and woody lianas most of which occur in tropical forest of America, few species were collected in Asia, Australia and in West Pacific islands.

The most important center of diversity of the genus, with about 150 species collected, is in the cloud forest of Andean cordilleras. Another center of diversity, with about a hundred species collected, is in the high and lower cloud forest of Central America and West Indies. About 80 species were collected in Guianese and in Brazilian Shields, about twenty species are widespread in tropical America.

In America the centers of diversity are located in mountain forests where rainfall is particularly high, these areas would be forest refugia and also refugia for *Heliconius* or passion flower butterflies, example of coevolution between insects and plants.

In Guianas one refugium would be located in the northeastern part of French Guiana, in Kaw mountain region. This area is a center of endemism for *Passiflora*, the botanical explorations permit to collect about twenty species belonging to six different subgenera.

The study of characters to four of these subgenera (*Astrophea*, *Distephana*, *Passiflora* and *Plectostemma*), concerning phytogeography, foliar forms, vegetative architecture and resistance to disease, allows to estimate the evolutive connections of species groups.

The biodiversity study of Guianan passion flowers permitted to determine genetic resources of these plants interesting the improvement of passion fruit culture, widespread in tropical regions of the world.

**Keywords:** *Passiflora Astrophea*, passion flower, phytogeography, diversity center, Guiana, refugium, heterophylly, architecture, liana.



## Présentation générale des *Passiflora*

La famille des Passifloraceae est une famille de taille moyenne avec 18 genres et environ 530 espèces (MABBERLEY, 1987) réparties essentiellement dans les régions tropicales du monde, mais se rencontrant également dans les régions sub-tropicales et tempérées.

Le genre *Passiflora* est de loin le plus important de la famille avec 450 à 500 espèces de lianes herbacées et ligneuses. Le genre a été subdivisé en 22 sous-genres et de nombreuses sections et séries par KILLIP (1938). La taxonomie du genre n'ayant pas été révisée depuis lors, c'est cette dernière classification que nous utilisons.

De nombreuses passiflores sont cultivées pour leurs fruits savoureux, d'autres sont utilisées dans l'industrie pharmaceutique et certaines sont appréciées comme plantes ornementales.

L'aire de distribution des espèces cultivées pour leurs fruits (*Passiflora cincinnata*, *P. edulis*, *P. laurifolia*, *P. ligularis*, *P. maliformis*, *P. mollissima*, *P. quadrangularis*, ...) a dépassé leur aire de distribution d'origine par l'étendue de leur culture recouvrant actuellement de nombreuses régions tropicales du monde. *Passiflora edulis* (fruit de la Passion) est, parmi elles, l'espèce cultivée la plus répandue sous les tropiques, la plus estimée pour sa valeur commerciale.

## Phytogéographie des *Passiflora*

Le genre *Passiflora* est essentiellement représenté en forêt tropicale d'Amérique ; cependant l'aire de distribution du genre s'étend sur l'Asie du Sud-Est, l'Australie et les îles du Pacifique Ouest où environ 50 espèces ont été collectées. WILDE (1972) distingue les espèces indigènes du Vieux Monde (une vingtaine au total) des espèces acclimatées introduites d'Amérique. Les passiflores indigènes du Vieux Monde appartiennent toutes au même sous-genre *Plectostemma* Mast. (CUSSET, 1967).

En ne tenant pas compte des espèces introduites et naturalisées, ce genre est absent en Afrique.

La répartition des passiflores en Amérique tropicale a été peu étudiée ; c'est principalement d'après la monographie de KILLIP (1938), basée sur l'analyse de collections d'herbier de Passifloraceae américaines, que la répartition et l'importance de différents groupes taxonomiques ont pu être évaluées.

A l'échelle des Guyanes, une étude est présentée par FEUILLET dans *Diversity and distribution of Guianan Passifloraceae* (1989) ; l'auteur distingue différents types de distribution des passiflores dans la région des Guyanes et de manière plus détaillée en Guyane française.

Le genre *Passiflora* est essentiellement représenté en Amérique tropicale ; cependant une dizaine d'espèces sont originaires du Sud des Etats-Unis. L'aire de répartition du genre en Amérique s'étend entre 30° de latitude nord (Baja California, Florida) et environ 30° de latitude sud (Nord-Chili, Nord-Argentine, Uruguay, Paraguay).

Sur 450 à 500 espèces de passiflores, le plus important centre de diversité, avec 150 espèces collectées appartenant à 11 sous-genres différents, se trouve dans la région andine, en forêt tropicale humide de moyenne altitude des cordillères de Colombie, Venezuela, Equateur et Pérou (zone 1, fig. 1).

Un autre centre de diversité, avec une centaine d'espèces collectées appartenant à 8 sous-genres différents, correspond à la forêt de moyenne et basse altitudes d'Amérique centrale et des Antilles (zone 2, fig. 1).

Environ 80 espèces se rencontrent sur le bouclier guyanais d'une part (zone 3, fig. 1) et le bouclier brésilien d'autre part (zone 4, fig. 1) ; 6 sous-genres de passiflores sont représentés sur le bouclier guyanais, 7 sur le bouclier brésilien.

Une vingtaine d'espèces ont une large répartition en Amérique tropicale (zone 5, fig. 1) ; elles appartiennent à 5 sous-genres différents (*Passiflora*, *Plectostemma*, *Distephana*, *Dysosmia*, *Tryphostemmatoides*).

Les centres de diversité en passiflores renferment des régions montagneuses où la pluviosité est particulièrement abondante; ils sont situés en Amérique centrale, dans les Guyanes, dans la région andine, et au sud et à l'est du bouclier brésilien (DELANOË, 1992).

HAFER (1969) suggère que les principaux refuges forestiers amazoniens coïncident avec les centres actuels de fortes précipitations; ils correspondent principalement aux reliefs montagneux.

Ainsi les régions constituant des centres de diversité pour les passiflores renfermeraient des régions refuges.

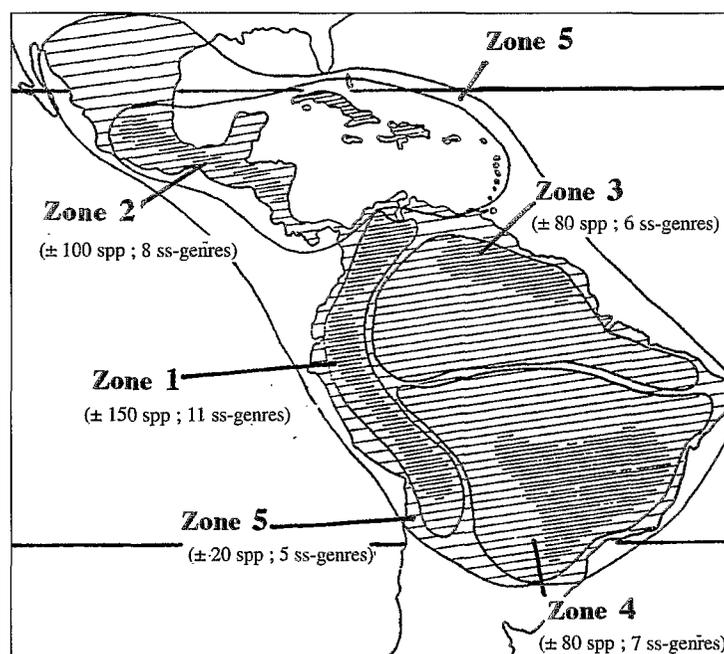


Figure 1

Répartition du genre *Passiflora* L. en Amérique tropicale. Les aires de répartition, numérotées de 1 à 5 ont été évaluées à partir de la monographie de KILLIP (1938) sur les Passifloraceae américaines. Au sein de chaque aire de répartition, les zones ombrées correspondent à des régions particulièrement riches en espèces de *Passiflora*.

D'autre part, il est intéressant de constater que les centres de diversité des passiflores renferment les zones refuges proposées par BROWN (1979) pour les papillons *Heliconius*, papillons des passiflores, constituant un exemple de coévolution entre insectes et plantes; les passiflores étant les seules plantes-hôtes pour les larves de ces papillons (GILBERT, 1973).

### Les passiflores guyanaises

Sur les 80 taxa récoltés dans la région des Guyanes, 46 sont endémiques de cette région (FEUILLET, 1989). Un centre d'endémisme est situé à l'ouest du Guyana, sur les pentes des montagnes Kanuku; un autre centre d'endémisme se situe au nord-

est de la Guyane française, dans une région de petites montagnes où la pluviosité est très abondante, c'est également dans cette région que la richesse en espèces est la plus grande.

D'après les travaux de GRANVILLE (1978) cette région très humide située entre Kaw, l'Approuague et la Comté (fig. 2, zone IIb) correspondrait à une zone refuge pour la flore des Guyanes.

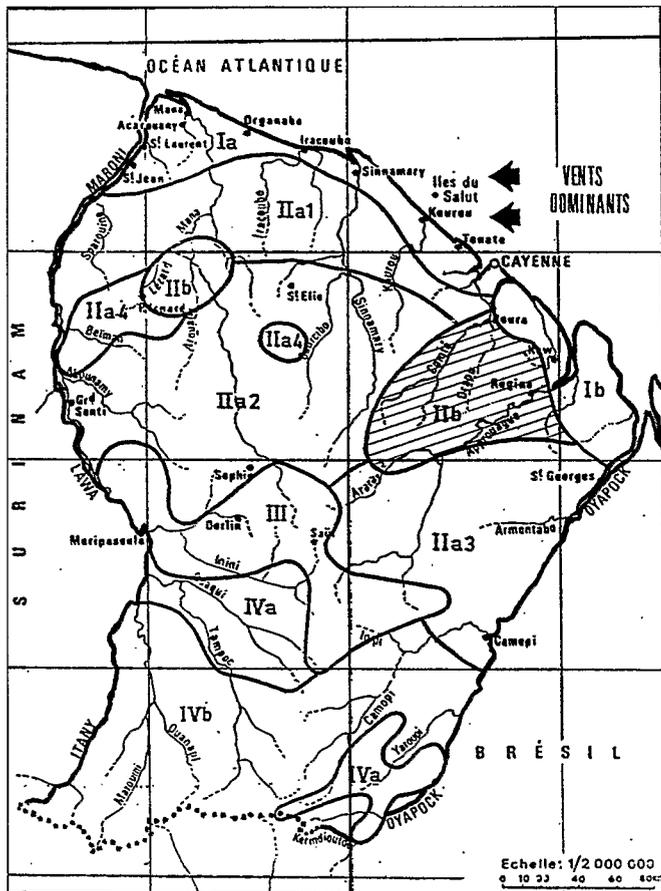
Les prospections en Guyane française m'ont permis de collecter 25 espèces du genre *Passiflora*, elles appartiennent à 6 sous-genres différents d'après la classification de KILLIP (1938) (fig. 3). Ces sous-genres ont été définis à partir de caractères floraux.

Considérons les quatre sous-genres : *Astrophea*, *Distephana*, *Passiflora* et *Plectostemma* et voyons quelques caractères propres à chacun d'eux.

#### Aire de répartition (fig. 4, A)

Les passiflores de Guyane française appartenant au sous-genre *Astrophea* ont une répartition ne dépassant pas la région des Guyanes; d'autre part, trois taxa sont endémiques de Guyane française (*P. citrifolia*, *P. kawensis*, *P. sp. 2*).

L'aire de répartition des espèces du sous-genre *Distephana* est plus étendue, comportant les Guyanes et une partie plus ou moins importante du bassin amazonien.



**Figure 2**

Flore et végétation en Guyane française, les principales régions (d'après J.J. DE GRANVILLE, 1978). Dans le secteur médian subcôtier, la zone IIb correspond à une région de très forte pluviosité et constitue la zone de plus grande diversité en espèces de *Passiflora*.

Certaines espèces des sous-genres *Passiflora* et *Plectostemma* ont une vaste répartition en Amérique tropicale (*P. serratodigitata*, *P. auriculata*, *P. misera*) ; de nombreuses espèces se rencontrent dans la région des Guyanes et le bassin amazonien, et certaines sont endémiques de Guyane française (*P. crenata*, *P. rufostipulata*, *P. exura*, *P. fanchonae*, *P. sp1*).

#### Formes des feuilles (fig. 4, B)

De nombreuses passiflores sont hétérophylles présentant des feuilles juvéniles et des feuilles adultes de formes différentes. L'hétérophylie est marquée chez certaines espèces du sous-genre *Passiflora* présentant une feuille à caractère juvénile entière et une feuille à caractère adulte palmatilobée ; elle est plus discrète chez les espèces ayant des feuilles juvéniles et adultes entières.

Nous décrivons ci-dessous les feuilles adultes de passiflores guyanaises.

Les passiflores du sous-genre *Astrophea* ont des feuilles simples, entières et généralement de forme elliptique. Chez certaines espèces du sous-genre *Distephana* (*P. coccinea*) la feuille simple est légèrement

lobée, la nervation est palmée mais les lobes latéraux sont peu marqués.

De nombreuses espèces du sous-genre *Passiflora* ont des feuilles présentant des lobes bien marqués (*P. garckeii*, *P. serratodigitata*, *P. edulis*, *P. exura*, ...) ; la feuille est souvent 3-palmatilobée.

La plupart des espèces du sous-genre *Plectostemma* présente des feuilles 3-palmatilobées et le lobe médian est réduit (*P. fanchonae*, *P. vespertilio* et *P. misera*, *P. sp1*) ; le lobe médian est plus développé chez *P. auriculata* et *P. ferruginea*.

Cependant chez certaines passiflores du sous-genre *Distephana* (*P. glandulosa*, *P. variolata*), *Passiflora* (*P. laurifolia*, *P. acuminata*, *P. crenata*, *P. nitida*, *P. rufostipulata*) ou *Plectostemma*, la feuille entière, penninervée et elliptique rappelle celle des passiflores du sous-genre *Astrophea*.

Ainsi du sous-genre *Astrophea* au sous-genre *Plectostemma*, on note le passage d'une feuille entière vers une feuille palmatilobée puis une réduction de taille du lobe médian des feuilles 3-palmatilobées.

#### Architecture des lianes (fig. 4, C)

Les passiflores observées en Guyane française sont des lianes de milieu forestier ouvert. Les jeunes lianes s'installent dans les éclaircies forestières de taille variable et les lianes adultes grimpent en lisière de forêt ou, en l'absence d'arbre tuteur, développent des tapis lianescents en milieu ouvert où domine une végétation herbacée (DELANOË, 1992).

SOUS-GENRES	ESPECES
<i>Astrophea</i> (DC.) Mast.	<i>P. candida</i> (P.&E.) Masters <i>P. fuchsiiflora</i> Hemsley <i>P. citrifolia</i> Juss. <i>P. kawensis</i> (sp. nov.) <i>P. sp 2</i> (sp. nov.)
<i>Polyanthea</i> (DC.) Killip, stat. nov.	<i>P. cirrhiflora</i> Juss.
<i>Distephana</i> (Juss.) Killip, stat. nov.	<i>P. coccinea</i> Aublet <i>P. glandulosa</i> Cavanilles <i>P. variolata</i> P.&E.
<i>Passiflora</i> = <i>Granadilla</i> (Medic.) Mast.	<i>P. laurifolia</i> L. <i>P. acuminata</i> DC <i>P. crenata</i> Feuillet & Cremers <i>P. nitida</i> H.B.K. <i>P. rufostipulata</i> Feuillet <i>P. garckeii</i> Masters <i>P. serratodigitata</i> L. <i>P. edulis</i> f. <i>flavicarpa</i> Degener <i>P. exura</i> (sp. nov.)
<i>Dysosmia</i> (DC.) Killip, stat. nov.	<i>P. foetida</i> var. <i>hispida</i> (DC) Killip
<i>Plectostemma</i> Mast.	<i>P. auriculata</i> Kunth <i>P. ferruginea</i> Mast. <i>P. fanchonae</i> Feuillet <i>P. vespertilio</i> L. <i>P. misera</i> H.B.K. <i>P. sp 1</i> (sp. nov.)

**Figure 3**

Les différents sous-genres et espèces du genre *Passiflora* L. récoltés lors des prospections en Guyane française (DELANOË, 1992).

Les passiflores sont des lianes de diamètre relativement faible : les plus grands diamètres mesurés à la base de lianes adultes étaient d'environ 6 cm, ils ne dépassent pas 3 cm à la base des lianes adultes herbacées du sous-genre *Plectostemma*.

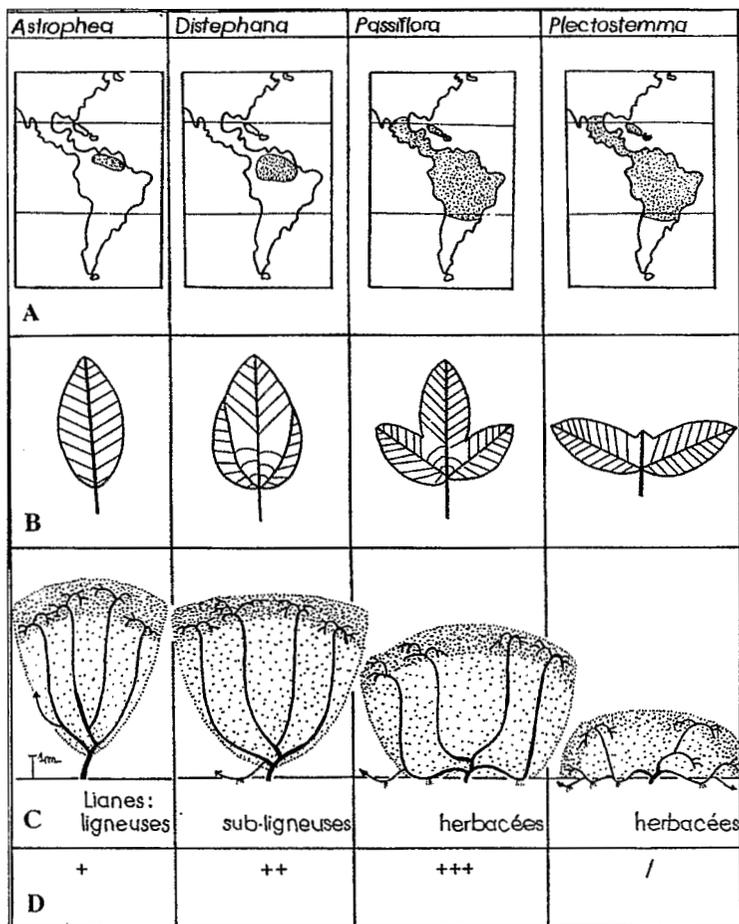
À la base des lianes adultes des passiflores du sous-genre *Astrophea* se différencie nettement un tronc ligneux autoportant atteignant 1 à 1,50 m de hauteur; au sommet de celui-ci se développe un ensemble de branches lianescentes.

Les lianes ligneuses du sous-genre *Astrophea* présentent certaines caractéristiques architecturales rappelant celles des arbres, en particulier en ce qui concerne la longue durée de vie d'un individu et la formation d'un tronc.

Chez les passiflores sub-ligneuses <sup>(1)</sup>, surtout représentées dans le sous-genre *Distephana* et en moindre importance dans le sous-genre *Passiflora* (*P. laurifolia*, *P. acuminata*, *P. rufostipulata*, *P. crenata*, ...), la partie ligneuse et autoportante à la base d'une liane adulte est plus réduite; le tronc est court, il donne naissance à un ensemble de branches exploratrices. La basitonie du système ramifié permet la multiplication végétative.

Les passiflores sub-ligneuses présentent certaines caractéristiques architecturales voisines des buissons et constituent des structures pérennes.

(1) Contrairement aux passiflores ligneuses ayant des tiges circulaires, les sub-ligneuses présentent des tiges à section transversale cannelée; la formation de l'écorce et du bois survient tout d'abord sur les parties saillantes des tiges, elle est plus tardive dans le creux des lobes.



**Figure 4**

Quelques caractéristiques des *Passiflora* de Guyane française appartiennent aux sous-genres *Astrophea*, *Distephana*, *Passiflora* et *Plectostemma* (DELANOË, 1992). A : répartition des espèces (pour chaque sous-genre, l'aire de répartition est plus ou moins étendue dans la zone ombrée) ; B : formes des feuilles adultes ; C : architecture des lianes adultes grimpant sur des arbres tuteurs en lisière de forêt ; D : caractère de résistance des passiflores vis-à-vis des champignons pathogènes (*Fusarium* spp.) : + : espèces résistantes, ++ : espèces tolérantes, +++ : espèces sensibles, / : absence de résultats (DELANOË, 1991).

*Fusarium pallidoroseum* (Cooke) Sacc, *Fusarium solani* (Mart.) Sacc a été testée (DELANOË, 1991). Les *Fusarium* sont des champignons communs dans le sol ; chez les passiflores ils peuvent être responsables du flétrissement des lianes suite à des attaques vasculaires ou participer au développement d'une pourriture à la base des lianes adultes. La passiflore herbacée cultivée, *Passiflora edulis* (fruit de la Passion), appartenant au sous-genre *Passiflora*, est particulièrement sensible aux attaques de *Fusarium*.

Les passiflores ligneuses du sous-genre *Astrophea* sont résistantes vis-à-vis des souches de *Fusarium* testées. Les sub-ligneuses du sous-genre *Distephana*, et quelques espèces du sous-genre *Passiflora*, sont tolérantes vis-à-vis des champignons pathogènes, elles présentent une résistance partielle. Les passiflores herbacées du sous-genre *Passiflora* manifestent une forte sensibilité vis-à-vis des champignons pathogènes.

La résistance des passiflores vis-à-vis de champignons pathogènes paraît liée à leur type biologique, les espèces les plus résistantes étant ligneuses et les plus sensibles étant herbacées. Les passiflores les plus sensibles sont aussi celles ayant le plus court cycle de vie (DELANOË, 1992).

Chez les espèces herbacées des sous-genres *Passiflora* et surtout *Plectostemma*, la base autoportante des lianes est encore plus réduite, voire absente dans le sous-genre *Plectostemma*. Les passiflores herbacées poussent peu en hauteur, elles ont tendance à se développer dans le plan horizontal, au contact du sol. La dynamique de croissance est mise à contribution pour la multiplication végétative.

Les passiflores herbacées appartenant aux sous-genres *Passiflora* ou *Plectostemma* présentent certaines caractéristiques architecturales rappelant celles des herbes, en particulier en ce qui concerne la courte durée de vie du système ramifié formé par une tige, l'aptitude à la multiplication végétative et à l'occupation de l'espace au niveau du sol.

#### **Caractère de résistance des passiflores vis-à-vis de champignons pathogènes (fig. 4, D)**

La résistance des passiflores de Guyane française vis-à-vis de plusieurs souches de *Fusarium* pathogènes (*Fusa-*

Chez les passiflores sub-ligneuses et surtout ligneuses, l'architecture, en particulier l'édification d'un tronc, contribue à la survie d'un individu. Par contre, chez les passiflores herbacées, la multiplication végétative contribue à la survie d'une population clonale au sein de laquelle les plantes ont une courte durée de vie.

## **Les Passiflores guyanaises pour l'amélioration des fruits de la Passion (*Passiflora edulis*)**

Le sous-genre *Astrophea* serait le plus primitif du genre *Passiflora* ; il renferme les seules formes arborescentes du genre et par de nombreux caractères se rapproche d'autres genres d'arbres et d'arbustes de la famille des Passifloraceae, tels que les genres *Basananthe* (syn. : *Tryphostemma*), *Paropsia* et *Paropsiopsis* (CUSSET, 1970). Ces genres seraient parmi les membres les plus primitifs de la famille et rapprocheraient les Passifloraceae des Flacourtiaceae (METCALFE et CHALK, 1950).

Les passiflores du sous-genre *Astrophea*, endémiques de la région des Guyanes, appartiendraient à une flore très ancienne, celle du massif guyanais recouvrant une pénéplaine ancienne formée de roches cristallines et cristallophyliennes. La flore du massif guyanais présente des affinités avec celle du Planalto Central brésilien, symétrique au bouclier guyanais par rapport à l'immense dépression amazonienne. L'étude comparative des flores des deux boucliers révèle certaines affinités qui pourraient être le résultat d'une flore très ancienne commune aux deux boucliers (MAGUIRE, 1970; SCHNELL, 1987).

En ce qui concerne les formes foliaires, très diverses chez les Passifloraceae, CUSSET (1970) qui a étudié l'évolution de la feuille dans cette famille a déterminé les principaux mécanismes de l'évolution; ils reposent en partie sur le passage d'une feuille entière et penninervée, vers une feuille palmatilobée puis vers une disparition progressive du lobe médian des feuilles trilobées. Ainsi les feuilles des passiflores du sous-genre *Astrophea* correspondraient à un type foliaire primitif rencontré également chez d'autres genres de Passifloraceae (*Adenia*, *Basananthe*, *Paropsioidae*).

Les diverses approches biologiques présentées permettent d'estimer l'organisation du complexe d'espèces rencontrées en Guyane française, en précisant le degré de connexion évolutive d'un groupe d'espèces à l'autre.

Ceci permet de mettre en évidence des propriétés génétiques propres à des groupes d'espèces, ces groupes correspondant à des sous-genres. Ainsi cette hiérarchisation peut permettre d'approfondir la taxinomie botanique classique généralement définie à partir de caractères floraux.

Ainsi, concernant les passiflores de Guyane, si on considère le sous-genre *Astrophea* comme le plus primitif du genre *Passiflora*, la tendance évolutive irait d'une distribution limitée aux Guyanes à une distribution plus étendue en Amérique tropicale; d'une feuille entière, penninervée et elliptique vers une feuille palmatilobée puis une réduction du lobe médian; de lianes ligneuses pérennes, à longue durée de vie, proches de formes arborescentes et arbustives, vers des lianes herbacées, ayant une faible durée de vie, formant des populations clonales issues de multiplication végétative.

Pour l'amélioration d'une culture ces hiérarchisations permettent de guider le sélectionneur pour planifier et maîtriser ses travaux de sélection.

Ainsi pour la culture des fruits de la Passion, liane herbacée du sous-genre *Passiflora* répandue dans de nombreuses régions tropicales du monde, les lianes ligneuses et sub-ligneuses des sous-genres *Astrophea* et *Distephana* présentent un grand intérêt pour l'amélioration de la culture, en particulier en ce qui concerne leur résistance vis-à-vis de pathogènes, le caractère ligneux de leurs axes, leur autoportance et leur longue durée de vie.

## BIBLIOGRAPHIE

- BROWN, JR., K.S. - 1979 - Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais. Thesis, Univ. Estadual de Campinas, São Paulo : 265 p.
- CUSSET, G. - 1967 - Les Passifloracées asiatiques. *Adansonia sér.* 2, 7 : 371-385.
- CUSSET, G. - 1970 - Remarques sur les feuilles de Dicotylédones. *Boissiera*, 16 : 210 p.
- DELANOË, O. - 1991 - Étude de la résistance de passiflores de Guyane française vis-à-vis de *Fusarium* pathogènes de la culture des fruits de la Passion (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). *Fruits*, 46 (5) 593-600.
- DELANOË, O. - 1992 - Les ressources génétiques des passiflores de Guyane. Amélioration de la culture des fruits de la Passion (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Degener, Passifloraceae). Thèse de doctorat, univ. Montpellier II, 255 p.
- FEUILLET, C. - 1989 - Diversity and distribution of Guianan Passifloraceae. In: Tropical forests, Eds L.B. HOLM- NIELSEN; NIELSEN I.C. & H. BALSLEV, Academic Press, London: 311-318.
- GILBERT, L.E. - 1973 - Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: Coevolution of animals and plants, Eds. L.E. GILBERT et P.H. RAVEN, Univ. of Texas Press, Austin: 210- 240.
- GRANVILLE, J.J. de - 1978 - Recherche sur la flore et la végétation guyanaises. Thèse, univ. Montpellier II, Montpellier : 272 p.
- HAFFER, J. - 1969 - Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165: 131-137.
- KILLIP, E.P. 1938 - The American species of Passifloraceae. Field Museum of Natural History, Botanical series, Chicago, 2 vol.: 613 p.
- MABBERLEY, D.J.. - 1987 - The Plant Book. Cambridge University Press, Cambridge: 706 p.
- MAGUIRE, B. - 1970 - On the flora of the Guyana Highland. *Biotropica*, 2(2) : 85-100.
- METCALFE, C.R. et CHALK, L. - 1950 - Anatomy of Dicotyledones. Clarendon Press, Oxford, 2 vol.: 1500 p.
- SCHNELL, R. - 1987 - La flore et la végétation de l'Amérique tropicale. Masson, Paris, 2 vol. : 928 p.
- WILDE, J.J.O. de - 1972 - Passifloraceae. In: Flora Malesiana, Ed. C.G.G.J. VAN STEENIS, Wolters-Noordhoff, Groningen, Pays-Bas, series 1, vol. VII, part. 2: 405-434.



# NOTES ANALYTIQUES ET COMPARATIVES SUR LA VÉGÉTATION TROPICALE OBSERVÉE EN THAÏLANDE ET EN MALAISIE DU NORD

B. de FOUCAULT

Département de Botanique. Faculté de pharmacie  
B.P. 83. F-59006 Lille Cedex

**Résumé :** Cette communication présente quelques aspects des végétations observées lors de séjours en Thaïlande et en Malaisie : végétation littorale (plages à *Spinifex littoreus* - *Vitex ovata*, fourré à *Scaevola taccada*, mangrove), végétation aquatique (à Lemnaceae, Nymphaeaceae) et héliophytique (à Cyperaceae) de plaine, végétation forestière (forêts à Dipterocarpaceae, Fagaceae, *Pinus khasya*, épiphytes, plantes carnivores) et formations dérivées (lisière arbustive à *Baekea frutescens*, clairières à *Nepenthes*), végétation d'altitude du Doi Inthanon, Thaïlande (lande à Ericaceae et Lycopodes, marécage à *Juncus prismatocarpus* et Sphaignes).

Des comparaisons avec d'autres végétations tropicales et même tempérées amènent à préciser la notion d'homologie et à enrichir celle de structure formelle systématique.

**Mots-clés :** Thaïlande, Malaisie, plage tropicale, végétation hygrophile, forêt tropicale, homologie, structuralisme.

**Abstract:** This communication presents some data on the vegetation observed during travels in Thailand and Malaysia: sea-shore vegetation (*Spinifex littorei* - *Vitex ovata*, *Scaevola taccada* thicket, mangrove), aquatic and hygrophilous vegetation (with Lemnaceae, Nymphaeaceae and Cyperaceae), forest vegetation (Dipterocarpaceae, Fagaceae and *Pinus khasya* forest, carnivorous plants, epiphytes) and secondary communities (with *Baekea frutescens* and *Nepenthes*), mountain vegetation on Doi Inthanon, Thailand (Ericaceae and *Lycopodium* heath, *Juncus prismatocarpus* swamp).

Some comparisons with other tropical or temperate vegetations lead to precise homology and systematic formal structure concepts.

**Keywords:** Thailand, Malaysia, tropical beach, hygrophilous vegetation, tropical forest, homology, structuralism.



## Introduction

Lors de voyages en Asie du Sud-Est, j'ai eu l'occasion d'effectuer des observations botaniques sur la Thaïlande et la Malaisie du Nord. Malgré les difficultés systématiques posées par la flore locale et la pénurie d'ouvrages faciles à trouver, j'ai pensé que ces observations incomplètes pouvaient apporter quelque chose à la connaissance de la végétation de ces régions et qu'elles méritaient d'être rédigées. La principale raison à cela est d'ordre comparatif : quelques expériences antérieures en zone tropicale (Guadeloupe, Tanzanie) peuvent être à la base de comparaisons fructueuses ; la définition de F-structures systématiques, c'est-à-dire de catégories taxonomiques caractérisées par des familles végétales invariantes (de FOUCAULT, 1987b), est révélatrice, malgré leur grande extension, d'une certaine logique à travers le monde végétal et il est tentant de chercher à en vérifier quelques-unes ou à en définir d'originales dans des régions nouvelles.

## La végétation littorale

### 1. La végétation des plages

Sur les plages parcourues, on peut en premier lieu distinguer clairement la végétation herbacée rampante de la plage, à *Ipomoea pes-caprae* ssp. *pes-caprae*, *I. stolonifera*, *Vitex ovata*, *Canavalia maritima*, un *Sporobolus* ; moins souvent on relève *Spinifex littoreus*, dont les infrutescences plus ou moins lâchement sphériques se détachent facilement des pieds végétatifs pour être entraînées par le vent en roulant plus loin, des Cypéracées, dont l'une, *Cyperus stoloniferus* rappelle *Carex arenaria* par son port rampant colonisateur de la plage, et une Euphorbiacée, *Synostemon baccifera*. Cette répétitivité sur les plages du golfe du Siam et de la mer de Chine fait que l'on a certainement là une association végétale originale (*Spinifici littorei-Viticetum ovatae* ass. nov. prov.).

En arrière de ce *Spinifici-Viticetum*, se développe un fourré psammophile à *Scaevola taccada*, *Pandanus odoratissimus*, *Guettarda speciosa*, *Tetracera indica*, *Clerodendron inerme*, *Premna integrifolia*.

La forêt littorale qui pourrait s'exprimer en arrière de ce fourré n'a pas été clairement observée. La synusie arborescente devrait être à *Barringtonia asiatica*, *Terminalia catappa*, *Casuarina equisetifolia* ; des côtes malaises, ASHTON (1971) évoque une telle forêt littorale, avec en outre *Calophyllum inophyllum*.

### 2. La végétation des mangroves

Dans l'aire parcourue, la mangrove asiatique est caractérisée par des Rhizophoraceae (*Rhizophora mucronata*, *Kandelia candel*, *Bruguiera* sp.), Combretaceae (*Lumnitzera littorea*), Sonneratiaceae (*Sonneratia caseolaris*), Verbenaceae (*Avicennia* sp.), Sterculiaceae (*Heritiera littoralis*), lesquelles permettent son rattachement à la S (*Rhizophoraceae*). Comme une transition entre ces végétations halophiles et des fourrés plus internes, il faut évoquer les fourrés d'eau saumâtre à *Nypa fruticans* et *Hibiscus tiliaceus*, qui constituent une « semi-mangrove » selon RICHARDS (1952).

## La végétation aquatique et hygrophile de plaine

Quand on parcourt les plaines de Thaïlande, on est surpris de constater que, finalement, ces plaines ne sont qu'un vaste marécage. De telles conditions de milieu sont éminemment favorables aux rizières, installées à la place de la végétation spontanée.

### 1. La végétation aquatique

La végétation spontanée est cependant encore bien représentée, car les rizières ne sont pas partout denses. On a pu assez clairement y distinguer :

- la végétation aquatique flottante, à Lemnaceae (*Spirodela polyrhiza*, *Lemna paucicostata*, *Wolffia arhiza*), *Pistia stratiotes*, *Salvinia cucullata*, *Azolla pinnata*, (S (Lemnaceae)) ;
- la végétation aquatique fixée des pièces d'eau, à Nymphaeaceae : *Nymphaea lotus* et surtout *Nelumbo nucifera* ; par son port, il se distingue nettement de la plupart des autres nénuphars ; en effet ses feuilles ne flottent guère sur l'eau, mais leur pétiole élève les limbes au-dessus de ce niveau, ce qui leur donne un port en ombrelle. D'autres familles y sont aussi représentées : Hydrocharitaceae (*Ottelia alismoides*), Menyanthaceae (*Nymphoides indica*), Pontederiaceae (*Eichhornia crassipes*). Cette combinaison de familles permet de rattacher cette végétation à la composante tropicale à Pontederiaceae de la S (*Hydrocharitaceae*) ;
- la végétation des prairies flottantes caractérisée par *Ipomoea aquatica*, diverses Poaceae et une plante à port inattendu pour une Ptéridophyte, *Ceratopteris thalictroides*, typiquement tropicale asiatique.

## 2. La végétation hygrophile spontanée des rizières

Le réseau dense des parcelles mises en eau pour accueillir le riz est parfois encore bien pourvu de végétation spontanée, surtout dans les parcelles quelque peu délaissées. Cette végétation est hygrophile et nitrophile, ce qui est la conséquence des influences humaines ou animales sur ces parcelles.

Les canaux d'irrigation qui limitent les parcelles sont parfois peuplés de *Ludwigia adscendens*.

A Phetchabun (Thaïlande du Nord), dans les parcelles elles-mêmes, on a noté des espèces hygrophiles (*Alternanthera sessilis*, *Cynodon dactylon*, *Marsilea crenata*, *Lippia nodiflora*, *Cyperus* sp., *Sesbania roxburgii*, *Aeschynomene indica*, des *Scrophulariaceae*) associées à des espèces nitrophiles (*Eclipta prostrata*, *Phyllanthus* sp., *Cardiospermum halicacabum*, *Heliotropium indicum*, *Physalis angulata*, *Cleome viscosa*, *Waltheria americana*).

## 3. La végétation héliophytique

Les communautés d'héliophytes occupent de vastes surfaces dans ces marécages planitiaires. On a par exemple, remarqué des roselières à *Typha angustifolia*, *Cyperus* sp. pl., *Araceae*, *Acrostichum aureum*, parfois *Monochoria hastata* et *Canna palustris*, végétation qui se rattache à la composante à *Araceae* de la S (*Typhaceae-Cyperaceae*). Comme on l'a déjà noté plus haut, quelquefois *Nelumbo nucifera* élève ses limbes très au-dessus de l'eau ; il acquiert ainsi des caractères d'espèces des grandes roselières, notamment d'*Araceae* à feuilles peltées ; ceci est conforme aux observations de GOLUB *et al.* (1991) sur la basse Volga, ces auteurs notant que l'espèce possède une écologie et une biologie différentes des espèces aquatiques proprement dites et qu'elle constitue une transition vers les communautés héliophytiques.

Au lac Chini (Malaisie centre-orientale), on a observé des ceintures d'atterrissement où une roselière à *Cyperaceae*, dont *Lepironia articulata*, rappelant beaucoup son homologue holarctique, *Scirpus lacustris*, précède un fourré hygrophile à *Pandanus* sp.

## La végétation forestière

Il ne saurait être ici question que d'effleurer le vaste sujet que constitue la végétation forestière de cette région, l'une de celles du monde où la forêt ombrophile occupe un pôle majeur, avec l'Amérique tropicale et une partie de l'Afrique équatoriale.

### 1. La végétation ripuaire des forêts thaïlandaises

Bien des forêts, qu'elles soient ombrophiles ou mésophiles, sont sillonnées par des cours d'eau vive, à niveau variable entre la saison sèche et la saison humide et dont le lit est encombré d'alluvions grossières.

La végétation arbustive des rives est souvent caractérisée et dominée par une rhéophyte rappelant beaucoup les espèces homologues du genre *Salix*, une Euphorbiacée, *Homonoia riparia*, qui est d'ailleurs aussi connue du Laos (VIDAL 1956) et du Viêt-Nam (SCHMID, 1974), où elle peut même s'associer à *Salix tetrasperma*.

Il faut bien distinguer celle-ci de la végétation arbustive hygrophile des bords de cours d'eau eutrophisés (bords du Mékong à Nong Khai, rivière de Paï), caractérisée plutôt par *Ricinus communis*, *Mimosa pigra*, *Broussonetia papyrifera*, *Solanum cf. torvum*.

Les grèves sablonneuses éclairées peuvent accueillir des communautés ripuaires herbacées, surtout caractérisées par *Equisetum debile*, comme au Laos et au Viêt-Nam.

## 2. La végétation forestière ombrophile

La végétation forestière ombrophile a été observée surtout en Malaisie, à Penang Hill (830 m, île de Penang) et près du lac Chini (ouest de Kuantan) ; quelques éléments en existent aussi à Kuo Samui (Na Muang), en Thaïlande.

Les synusies arborescentes

Globalement, la synusie supérieure de la forêt est constituée de représentants des familles suivantes :

Dipterocarpaceae : *Shorea parviflora*, *S. curtisii*, *S. multiflora*, *S. ovalis*, *S. pauciflora*, *S. deccariana*, *Anisoptera curtisii*, *Vatica nitens*,

Fagaceae : *Lithocarpus* sp., *Castanopsis* sp.,

Apocynaceae : *Alstonia angustiloba*, *A. macrophylla*,

Fabaceae : *Milletia atropurpurea*, *Koompassia malaccensis*, *Ormosia* sp.,

Guttifères : *Cratogeomum formosum*, *Calophyllum incrassatum*, *Garcinia* sp.,

Lauraceae : *Cinnamomum* sp. et autres,

Myrtaceae des genres *Tristania* et *Eugenia*,

Anacardiaceae : *Swintonia schwenckii*, *Camptosperma* sp., *Gluta* sp.,

Theaceae : *Schima wallichii*, *Adinandra sarosantha*,

Moraceae : *Artocarpus scortechinii*, *Streblus elongatus*,

et

Rhizophoraceae (*Pellacalyx saccardianus*), *Elaeocarpaceae* (*Elaeocarpus* sp.),

*Ixonanthaceae* (*Ixonanthus reticulata*), *Araucariaceae* (*Agathis alba*), *Burseraceae*,

*Sonneratiaceae* (*Duabanga grandiflora*), *Sterculiaceae* (*Pterospermum* sp.),

*Crypteroniaceae* (*Crypteronia* sp.), *Rubiaceae* (*Adina* sp.), *Sapotaceae* (*Planchonella malaccensis*).

En allant au lac Chini, on a longé une forêt ripuaire à Légumineuses (*Koompassia excelsa*, *Intsia palembanica*) et *Ficus* « étrangleurs » ; selon RICHARDS (1952), les *Koompassia* sont parmi les hauts arbres des forêts tropicales (80-85 m).

A Na Muang, dans la strate arborescente supérieure, on a relevé des Dipterocarpaceae (*Dipterocarpus alatus*, *D. gracilis*, *Shorea gratissima*, *Anisoptera costata*), Légumineuses (*Adenanthera microsperma*), Anacardiaceae (*Bouea oppositifolia*), Myristicaceae (*Knema globularia*), Proteaceae (*Heliciopsis terminalis*) ; dans la strate arborescente inférieure, on a plutôt : Flacourtiaceae (*Homalium dasyanthum*), Ebenaceae (*Diospyros ebenum*), Myristicaceae (*Myristica* sp.), Apocynaceae (*Alstonia scholaris*), Myrtaceae (*Syzygium* sp.), Légumineuses (*Archidendron jiringa*), Moraceae (*Artocarpus lakoocha*).

Les synusies inférieures

Les synusies arbustives sont fort peu précisément décrites : on peut trouver des Palmiers du type *Caryota mitis* en arbustif supérieur (Na Muang) et des Rubiaceae du genre *Ixora* en arbustif inférieur (lac Chini, Na Muang) ; des *Calamus*, palmiers grimpants à flagelles épineux et fruits écaillés (« rat-tans »), sont des lianes fréquentes vers le lac Chini.

Les synusies herbacées supérieures sont le domaine des grandes herbes de la famille des Musaceae (*Musa* sp., qui y remplacent les *Heliconia* presque exclusivement néo-tropicaux), des Zingiberaceae (*Costus speciosus* à Na Muang), Marantaceae. Dans les synusies herbacées plus basses, on rencontre des Acanthaceae, de petites Zingiberaceae (*Kaempferia pulchra* à Na Muang, *Globba* sp.).

Malgré mes recherches, je n'ai pas rencontré de parasites ou de saprophytes dans les forêts parcourues ; ces plantes hétérotrophes sont représentées localement par les familles des Balanophoraceae (*Balanophora latisejala*), Rafflesiaceae (*Rafflesia hasseltii*) et Burmanniaceae (*Thismia arachnites*).

### 3. La forêt mésophile à Teck

La forêt de teck (*Tectona grandis*) joue un rôle écologique, mais aussi économique, important dans une grande partie de la Thaïlande du Nord ; on l'a parcourue dans les environs de Paï (ouest de Chiang Mai).

La strate arborescente est constituée, outre le teck lui-même, de Dipterocarpaceae et d'essences des genres *Xylia*, *Pterocarpus*, *Wrightia* (*W. tomentosa*), *Terminalia*, *Diospyros*, *Lagerstroemia*, *Lanea* (*L. coromandelica*), *Premna* (*P. tomentosa*) ; les épiphytes sont surtout dominés par *Platyterium coronarium*, des *Lygodium* et des Orchidaceae.

La strate arbustive accueille des espèces telles *Clerodendron paniculatum*, *Bauhinia* sp., *Leea* cf. *acuminata* et des bambous. Dans la strate herbacée, on a principalement relevé *Biophytum sensitivum*, *Selaginella* sp., des Zingiberaceae (*Globba* sp., *Costus speciosus*), Liliaceae, Cyperaceae, Poaceae.

### 4. La pinède claire de Pin Khasya du Nord de la Thaïlande

En altitude moyenne, dans les montagnes du Nord de la Thaïlande, s'étendent largement de vastes pinèdes claires, par exemple au-dessus de Paï, sur les flancs du Doi Inthanon (sous l'étage de la forêt des nuages) et dans le Parc national de Nam Nao. Elles correspondent à la *pine-deciduous dipterocarp forest* de SANTISUK (1988).

Elles sont dominées par un pin à trois aiguilles, *Pinus khasya* (ou *P. kesiya*), accompagné de *Dipterocarpus obtusifolius*, *Terminalia chebula*, de Fagaceae (dont *Quercus kerrii*). Cette association d'essences rappelle certaines forêts claires de Birmanie et Sud-Viêt-Nam, où toutefois *P. khasya* est parfois remplacé par un Pin à deux aiguilles, *P. merkusii*.

Cette combinaison de Fagaceae et Dipterocarpaceae, déjà observée dans la forêt ombrophile, caractérise, on le sait, nombre de forêts tropicales du Sud-Est asiatique. Ainsi, on les retrouve au Laos avec des Légumineuses, Guttifères, Lauraceae, Myrtaceae, Anacardiaceae, Burseraceae (VIDAL 1956), au Viêt-Nam, où les Fagaceae sont représentés par les genres *Quercus*, *Lithocarpus*, *Castanopsis* (SCHMID, 1974). Il y a sans doute là une structure systématique originale qu'on pourrait définir sous le nom de S (Fagaceae-Dipterocarpaceae). Il faut noter que les forêts tropicales humides sempervirentes à Diptérocarpacées sont surtout planitiales, ne montant guère en altitude.

La strate arbustive est très riche, notamment en régénérations des essences arborescentes ; mais on peut encore y relever *Cycas pectinata*, *Dracaena loureirii*, *Melastoma normale*, *Clerodendron spicatum*, *Breynia cernua*, *Leea acuminata*, parfois parasités par des *Cassytha*. Quelques épiphytes sont représentés par des Orchidaceae, *Drynaria quercifolia*, *Dischidia nummularia*.

La strate herbacée possède un caractère semi-héliophile, les pins ne s'opposant que faiblement à la pénétration de la lumière jusqu'aux strates inférieures : Cyperaceae (dont des *Scleria*), Asteraceae, Poaceae (dont *Arundinaria* cf. *pusilla*), Liliaceae, Iridaceae, Zingiberaceae (genres *Globba*, *Curcuma*), Commelinaceae, Ammiaceae (dont *Pimpinella diversifolia*, *Trachydium cambodgianum*), Malvaceae (*Decashistia parviflora*), *Impatiens masoni*, *Osbeckia chinensis*, *Curculigo orchioides*, *Scutellaria discolor*, *Arundina graminifolia*, *Torenia siamensis* (ces deux derniers à Nam Nao), *Aristolochia* cf. *tagala* (Doi Inthanon) ; cette végétation se rapproche beaucoup de celle de la strate herbacée des pinèdes à *P. khasya* du Sud-Viêt-Nam (SCHMID, 1974) ou des forêts claires laotiennes à *Pentacme siamensis* (VIDAL, 1956), où toutefois les pins paraissent manquer.

La surprise floristique consista surtout en la rencontre d'une plante insectivore, *Drosera peltata*, en conditions édaphiques nettement moins humides que les biotopes des *Drosera* européens.

En des points un peu plus humides des clairières, on peut observer *Centella asiatica* et *Swertia angustifolia*. Dans les chemins un peu plus éclairés se développe souvent une petite plante prostrée, *Gentiana loureirii*. De la même taille, *Pratia begoniifolia* s'observe aussi sur des chemins forestiers sili- ceux humides.

Ces strates herbacées rappellent par certaines espèces les chênaies-pinèdes du Sud-Viêt-Nam étudiées par BARRY *et al.* (1965).

### 5. La végétation forestière régressive

Le défrichement de la forêt ombrophile détermine un cycle sylvigénétique interne tendant à la réinstallation de la forêt mûre. Dans les stades de ce cycle, il faut signaler la végétation forestière secondaire transitoire caractérisée par des essences héliophiles à croissance rapide comme les *Macaranga*, qui jouent de la sorte un rôle un peu équivalent à celui de Moraceae comme les *Cecropia* en Amérique tropicale et *Musanga cecropioides* en Afrique.

Les fourrés internes associés à ce cycle sont caractérisés par des Melastomaceae, *Trema angustifolia*, homologue du *T. guineense* africain, sur lesquels peuvent grimper *Lygodium flexuosum* et des *Lycopodium* épiphytes. Selon RICHARDS, les Dipterocarpaceae manquent entièrement dans ces forêts secondaires ; ces essences caractérisent les forêts mûres.

### 6. Les forêts néphéliphiles

Les forêts d'altitude, souvent dans les nuages, ont été parcourues dans une montagne du Centre de la Malaisie (Tanah Rata, à Cameron Highlands) et au point culminant de la Thaïlande (Doi Inthanon).

A Cameron Highlands, dans la strate herbacée, de hautes Fougères telles *Dipteris conjugata* sont assez fréquentes, mais on a aussi noté : Melastomaceae (*Sonerila* cf. *hirsutula*), Balsaminaceae (*Impatiens* sp. pl., dont *I. oncidioides*), *Selaginella* sp. pl., *Lycopodium* sp., Gesneriaceae du genre *Didymocarpus*, *Globba* sp., *Begonia* sp., Orchidaceae, Burmanniaceae (*Burmannia longifolia*), Araceae du genre *Arisaema*. L'effet de l'altitude s'y manifeste aussi par la présence de *Sphagnum*, accompagnés de *Nepenthes*.

Particulièrement dans ces forêts de montagne, les épiphytes sont bien représentés : Araceae, Orchidaceae et Fougères (*Asplenium nidus*, *Lycopodium phlegmaria*, *L. casuarinoides*, *Drymoglossum piloselloides*, *Lecanopteris carnosa*, des *Trichomanes* dont *T. meifolium*), parfois des Asclepiadaceae myrmécophiles (*Dischidia astephana*).

Au Doi Inthanon (dit aussi Doi Angka), les forêts d'altitude, se rattachant à la *upper montane rain forest* de SANTISUK (1988), sont surtout caractérisées par la famille des Ericaceae, même dans la strate arborescente où l'on peut rencontrer (OGAWA *et al.* 1961) *Rhododendron smilesii*, *R. arboreum* ssp. *delavayi*, *Vaccinium exaristatum*, *Pieris ovalifolia*, *Craibiodendron stellatum*, qu'accompagnent des Gymnospermes, *Podocarpus neriifolius*, *P. imbricatus*, des Magnoliaceae (genres *Michelia*, *Manglietia*) et des Fagaceae (*Quercus* sp., *Castanopsis* sp.). Les trois dernières Ericacées montrent de profondes affinités entre cette forêt d'altitude et la forêt claire à *Quercus griffithii-Keteleeria roulletii* du Laos (VIDAL 1956).

Dans la strate arbustive, les Ericaceae sont *Rhododendron moultmainense*, *R. oxyphyllum*, *R. simsii*, *R. ludwigianum*, *R. surasianum* ; on peut y noter aussi *Schima wallichii*, plutôt vers les lisières, *Polygala karensium*, des *Hypericum*.

Cette famille possède même quelques représentants épiphytes notamment *Agapetes hosseana*, accompagné de nombreuses Fougères, un *Araïostegia*, des Hymenophyllaceae.

La strate herbacée renferme des *Impatiens*, des Araceae, un *Polygonatum*, *Pedicularis thailandica* (endémique) qui y remplace *P. tenuisecta* de la forêt laotienne déjà évoquée.

Les Ericaceae apparaissent de nouveau dans les trouées de la forêt, sur les talus oligotrophes limitant les routes d'accès au Doi Inthanon, notamment ; à ce niveau, elles structurent une petite lande d'altitude où l'on retrouve *Agapetes hosseana*, *Gaultheria notabilis*, *Lycopodium clavatum* et *Viola angkai*.

On finira la brève présentation de ce paysage forestier montagnard en évoquant quelques marécages d'altitude localisés dans les clairières inondées de la forêt néphéliphile, marécages occupés par des Cyperaceae, Poaceae, des Sphaignes, un *Hypericum* (plutôt dans les ruisselets drainant le marais) et surtout *Juncus prismatocarpus*, qui évoque d'autres marécages oligotrophes tempérés d'Europe (*J. acutiflorus*, *J. subnodulosus*) ou des Antilles (*J. guadalupensis*, de FOUCAULT, 1983) ; je n'y ai pas relevé *Lobelia angulata*, *Monochoria vaginalis*, *Xyris lobbi*, *Lindernia nummularifolia* signa-

lés en ce lieu par ROBBINS et SMITHINAND (1966). De tels marécages à *J. prismatocarpus* et Sphaignes existent aussi au Sud-Viêt-Nam, avec des espèces à affinités tropicales nettes (Eriocaulaceae, Xyridaceae, Droseraceae, Burmanniaceae, *Nepenthes*, BARRY *et al.*, 1965; SCHMID, 1974), qui permettent de les rapprocher de la S (Xyridaceae-Eriocaulaceae).

## 7. La végétation des lisières

On va évoquer ici quelques communautés héliophiles secondaires s'installant après défrichement de la forêt. L'une d'elles a été particulièrement étudiée à Bala (Cameron H.), sans pourtant de parfaites connaissances floristiques. Il s'agit d'une phytocénose oligotrophe méso-xérophile structurée en deux synusies :

- une synusie herbacée basse dominée par *Gleichenia linearis*, accompagné de *Pteridium aquilinum*, *Lycopodium* sp., Iridaceae, Poaceae, *Polygala paniculata*, Cyperaceae et, plus remarquable, un *Nepenthes* bas ; il est intéressant de noter la présence d'une espèce insectivore dans cette situation méso-xérophile car, bien souvent, de telles espèces sont inféodées préférentiellement aux milieux hygro- à hydrophiles (Lentibulariaceae, Droseraceae, Sarraceniaceae, Cephalotaceae) ; le comportement de ces *Nepenthes* se rapproche ainsi de celui d'une Droséracée méso-xérophile de landes ou de pelouses de l'Espagne du Sud et du Maroc, *Drosophyllum lusitanicum* (DAHLGREN et LASSEN 1972) et celui de *Drosera peltata* des pinèdes à Pin Khasya de Thaïlande (voir III-4) ;
- une synusie arbustive caractérisée par une Mélastomacée, un *Vaccinium* nanophanerophytique, une haute Orchidée, *Arundina graminifolia* et une Myrtacée éricoïde, *Baeckea frutescens*.

De telles végétations à Myrtaceae et Ericaceae évoquent inmanquablement les *heath forests* (ou *padang*) nettement plus développées à Bornéo, sur sols acides oligotrophes (podzols tropicaux) formés à partir de roches-mères sableuses, constituées de végétaux microphylls à feuilles sclérophylles, où les *Nepenthes* jouent un rôle important (RICHARDS 1952, WHITMORE 1991).

Elles sont très proches de communautés que SOEPADMO (1971) a évoquées dans d'autres régions de Malaisie sous le nom de *upper montane ericaceous forest*, comportant Myrtaceae (*Leptospermum*, *Baeckea*), Ericaceae (*Rhododendron*, *Vaccinium*), avec en outre Epacridaceae (*Styphelia*), Cunoniaceae (*Weinmannia*), Symplocaceae (*Symplocos*), Aquifoliaceae (*Ilex*), Theaceae (*Gordonia*) et Podocarpaceae (*Podocarpus*, *Dacrydium*). Dans cette même région malaise, au niveau de la *dwarf shrubby vegetation on bare rocks*, la synusie à *Nepenthes*, *Gleichenia* et *Lycopodium cerinum* est plus hygrophile que la précédente puisque s'ajoutent des espèces des genres *Xyris*, *Eriocaulon*, *Schoenus*, ainsi que *Lycopodium carolinianum* ; elle se rattache nettement à la S (Xyridaceae-Eriocaulaceae).

Au mont Kinabalu (Bornéo), se développent des communautés à Ericaceae (*Rhododendron*), Epacridaceae (*Leucopogon*, *Dracophyllum*), Cunoniaceae (*Cunonia*, *Geissois*, *Codia*, *Pancheria*), Myrtaceae (*Tristania*, *Purpleostemon*, *Callistemon*, *Calycorectes*, *Xanthostemon*, *Baeckea*), *Pteridium aquilinum*, *Gleichenia linearis*, *Drosera*, *Nepenthes* (VIROT, 1956 : 175, 177, 201...).

## À propos de l'homologie des espèces

L'homologie est un concept utilisé en phytosociologie systémique pour qualifier une relation d'équivalence associant deux syntaxons élémentaires jouant le même rôle, ayant la même place vis-à-vis de leurs voisins, dans deux systèmes isomorphes distincts (de FOUCAULT 1984a, 1984b). L'homologie des syntaxons floristiquement définis (qu'on pourrait qualifier de *synhomologie*) est bien souvent due à la possibilité de mettre en correspondance au moins quelques espèces de ces syntaxons. On peut alors transposer ce concept aux espèces et, en même temps, modifier cette correspondance en une transformation entre celles-ci. Ainsi conçue, l'homologie ne peut être une transformation totalement arbitraire, car considérer que deux espèces sont homologues oblige à leur trouver une qualité commune ; autrement dit, il doit exister un invariant dans cette transformation entre homologues. Cet invariant peut être de nature variée, ce qui permet de distinguer plusieurs types d'homologie. Quelques exemples empruntés à la végétation guadeloupéenne (de FOUCAULT 1983, 1991), tanzanienne (de FOUCAULT, 1990) et asiatique vont illustrer ceci.

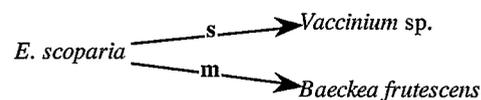
L'existence de F-structures systématiques, caractérisées par des familles communes, détermine l'existence d'homologie par invariance systématique (qu'on représentera par **s**), de famille mais aussi de genre (tableau joint).

EUROPE	GUADELOUPE	ASIE	TANZANIE
	<i>Thalassia testudinum</i> <i>Cymodocea filiformis</i>	<i>Thalassia hemprichii</i> <i>Cymodocea</i> sp	<i>Halodule</i> <i>Syringodium</i>
	<i>Rhizophora mangle</i> <i>Laguncularia racemosa</i>	<i>Rhizophora mucronata</i> <i>Lumnitzera</i> sp.	
<i>Nymphaea alba</i> <i>Nuphar luteum</i> <i>Nymphoides peltata</i>	<i>Nymphaea ampla</i>	<i>Nymphaea lotus</i> <i>Nelumbo nucifera</i> <i>Nymphoides indica</i>	
Magnocariçaie et roselière	Roselière à <i>Cyperaceae</i>	Roselière à <i>Cyperaceae</i> , <i>Typha angustifolia</i>	Roselière à <i>Cyperus</i> <i>alternifolius</i> , <i>Typha australis</i>
		<i>Borassus flabellifer</i>	<i>Borassus aethiopum</i>
<i>Equisetum</i> sp.pl.		<i>Equisetum debile</i>	
	<i>Strelitziaceae</i>	<i>Musaceae</i> <i>Zingiberaceae</i>	
	<i>Podocarpus coriaceus</i>	<i>Podocarpus neriifolius</i> <i>Rhododendron</i> sp	<i>Podocarpus milanjanus</i> <i>Erica arborea</i>
Lande à <i>Ericaceae</i> - <i>Lycopodium</i>		Lande à <i>Agapetes hosseana</i> , <i>Gaultheria notabilis</i> , <i>Lycopodium clavatum</i>	Lande à <i>Blaeria</i>
<i>Juncus acutiflorus</i>	<i>Juncus guadalupensis</i>	<i>Juncus prismatocarpus</i>	
<i>Arum maculatum</i>		<i>Typhonium trilobatum</i>	

Il existe aussi des homologies par invariance morphologique (**m**) : la Myrtacée *Baeckea frutescens* évoque des Ericacées (par ex. *Erica scoparia*) par son port justement éricoïde ; localement, d'ailleurs son nom vernaculaire est « bruyère » (GUIBIER 1925 : 275). Ce rapprochement est conforté par une homologie sur invariance écologique (**e**) : ces deux espèces sont liées à des conditions édaphiques oligotrophes.

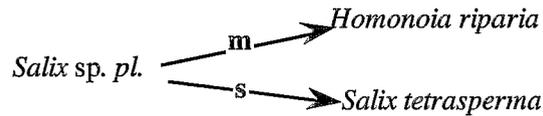
Il existe encore des homologies par invariance dynamique (**d**) quand des espèces jouent un même rôle dans une série dynamique. Enfin, plus rarement, on peut mettre en évidence une homologie trophique (**t**).

L'intérêt de ces notions réside dans le fait que, dans deux communautés végétales synhomologues considérées comme des réunions d'espèces, les homologies peuvent être de divers types entre espèces représentées. Par ex., les fourrés oligotrophes à *Erica scoparia* (*Ericoscopariae-Franguletum alni*, GEHU et GEHU 1975) paraissent synhomologues des fourrés oligotrophes de Bala (cf. III-7) et on a les homologies spécifiques

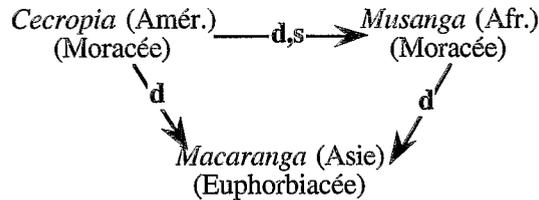


il est très suggestif de rappeler qu'en Nouvelle-Calédonie, un *Baeckea* est nommé *ericoides* et « bruyère » (SCHMID, 1987).

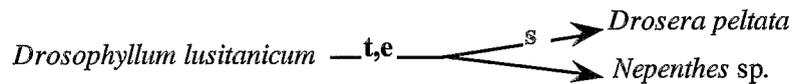
De même pour les fourrés alluviaux à rhéophytes



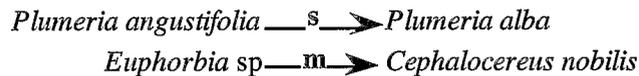
Pour les forêts secondaires transitoires, entre l'Amérique, l'Afrique et l'Asie tropicales, on a les homologues :



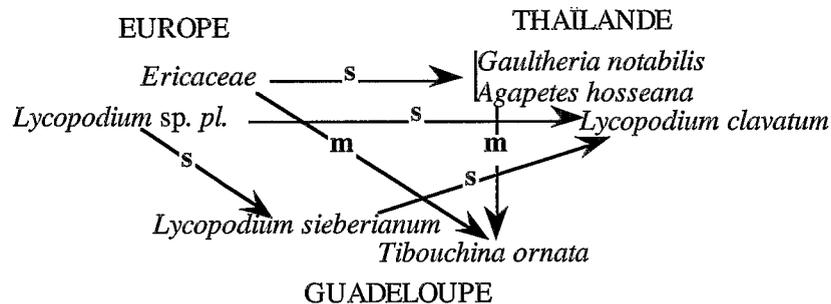
Pour les communautés à espèces insectivores, on a :



Un autre exemple portera sur des observations réalisées sur une colline volcanique à Prachuab Kiri Khan (Thaïlande) ; dans de rudes conditions xérophiles, se développent de petites communautés lithophiles à *Kalanchoe* sp. et *Portulaca* sp., synhomologues de communautés à Crassulacées (homologies **s**, **m** et **e**) et surtout des fourrés xérophiles nettement marqués par *Plumeria angustifolia* et une Euphorbiacée cactiforme qui m'a rappelé aussitôt l'association néotropicale à *Plumeria alba* et *Cephalocereus nobilis* (*Plumerio-Cephalocereetum nobilis*) parce que l'on a les homologues spécifiques :



Enfin, au niveau des landes, on a :



## Conclusion

Malgré le défaut de mes connaissances floristiques sur cette région tropicale, comme je l'annonçais en introduction, cette contribution a permis de définir un certain nombre de concepts originaux, d'abord une unité phytosociologique nouvelle, l'association des plages, le *Spinifici littorei-Viticetum ovatae*, ensuite plusieurs unités F-structurales systématiques confirmées ou nouvelles, celle des associations arborescentes du Sud-Est asiatique, la S (Fagaceae-Dipterocarpaceae).

Sur le plan phytosociologique fonctionnel, j'ai apporté une certaine attention à la formation végétale régressive, à Myrtaceae, Ericaceae..., que j'ai cherché à comparer à des formations homologues de régions voisines. Le rôle des *Nepenthes* insectivores y a été évoqué.

Sur le plan fondamental, à propos de l'homologie structurale, j'ai été amené à séparer, pour la première fois semble-t-il, la synhomologie, ou homologie de syntaxons, et homologie des espèces constitutives de ces syntaxons. En précisant ce dernier point, on est amené à distinguer l'homologie systématique (qui renvoie aux F-structures systématiques), l'homologie morphologique, l'homologie écologique, l'homologie dynamique et l'homologie trophique.

**Remerciements** : Mes remerciements les plus vifs s'adressent à ceux qui m'ont aidé à déterminer quelques espèces ou genres : K. CHAYAMARIT (Forest Herbarium de Bangkok, Thailand) et J. BADRE (Muséum d'histoire naturelle de Paris).



## BIBLIOGRAPHIE

- ASHTON, P.S. - 1971 - The plants and vegetation of Bako National Park. *Malayan Nature Journal* 24: 151-162.
- BARRY, J.P., NGUYEN VAN THUY, LE CONG KIET et PHAM HOANG HO. - 1965 - Les tourbières de la région de Dalat (Sud-Viêt-Nam). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.* 55 : 69-89.
- DAHLGREEN, R. et LASSEN, P. - 1972 - Studies in the flora of northern Morocco. I. Some poor fern communities and notes on a number of northern and atlantic plant species. *Bot. Notiser* 125: 439-464.
- FOUCAULT, B. (de) - 1983 - Nouvelles observations phytosociologiques sur la végétation aquatique et subaquatique à la Guadeloupe (Antilles françaises) : de la végétation phanérogamique marine aux bombements à Sphaignes culmineaux. *Coll. Phytosoc. X, les végétations aquatiques*, Lille 1981 : 255-277.
- FOUCAULT, B. (de) - 1984a - Systématique, structuralisme et synsystème des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises. Thèse, Rouen, 675 p.
- FOUCAULT, B. (de) - 1984b - Introduction à une épistémologie de l'invariance. Application à la botanique et à la phytosociologie. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.* 37 (3-4) : 73-84.
- FOUCAULT, B. (de) - 1987a - Contribution à l'étude phytosociologique des paysages de Guadeloupe (Antilles françaises) : la végétation des plages et des falaises littorales. *Phytocoenologia* 15 (3) : 397-418.
- FOUCAULT, B. (de) - 1987b - Nouvelles considérations sur les F-structures systématiques végétales : caractérisation, ordination, signification. *Phytocoenologia* 15 (2) : 159-199.
- FOUCAULT, B. (de) - 1988 - Les végétations herbacées basses amphibies : systématique, structuralisme et synsystème. *Diss. Bot.* 121 : 1-150.
- FOUCAULT, B. (de) - 1990 - Impressions biosociologiques après un voyage en Tanzanie. *Doc. Phytosoc.* NS XII : 175-188.
- FOUCAULT, B. (de) - 1991 - Nouvelles considérations sur la végétation de la Guadeloupe (Antilles françaises). *Phytocoenologia* 19 (4) : 445-478.
- GEHU, J.-M. et J. - 1975 - Les fourrés à *Erica scoparia* et *Frangula alnus* d'Aquitaine (*Scopario-Franguletum alnae*). *Doc. Phytosoc.* 9-14 : 117-120.
- GOLUB, V.B., LOSEV, G.A. et MIRKIN, B.M. - 1991 - Aquatic and hygrophytic vegetation of the Lower Volga valley. *Phytocoenologia* 20 (1): 1-63.
- GUIBIER, H. - 1925 - Caractères généraux de la forêt indochinoise. In H. LECOMTE, *Les bois de l'Indochine*, appendice : 249-291. Public. Agence Economique de l'Indochine XIII, Paris.
- MILLINGTON, R.J. - 1954 - *Sphagnum* bogs of the New England Plateau, New South Wales. *J. Ecology* 42 : 328-344.
- OGAWA, H., YODA, K. et KIRA, T. - 1961 - A preliminary survey on the vegetation of Thailand. *Nature and life in SE Asia* 1 : 21-157.
- RICHARDS, P.W. - 1952 - The tropical rain forest, an ecological study. 450 p., Cambridge University Press.
- ROBBINS, R.J. et SMITINAND, T. - 1966 - A botanical ascent of Doi Inthanon. *Nat. Hist. Bull. Siam Soc.* 21: 205-221.
- SANTISUK, T. - 1988 - An account of the vegetation of northern Thailand. *Geocol. Research* 5: 1-101.
- SCHMID, M. - 1974 - Végétation du Viêt-Nam. Le massif sud annamitique et les régions limitrophes. *Mém. ORSTOM* 74 : 1-243.
- SCHMID, M. - 1987 - Fleurs et plantes de Nouvelle-Calédonie. Les éditions du Pacifique, 164 p., Singapour.
- SOEPADMO, E. - 1971 - Plants and vegetation along the paths from Kuala Tahan to Gunong Tahan. *Malay. Nat. J.* 24: 118-124.
- VIDAL, J. - 1956 - La végétation du Laos. 2 : groupements végétaux et flore. *Trav. Labo. For. Toulouse* V, 1, 1 : 121-582.
- VIROT, R. - 1956 - La végétation canaque. *Mém. Mus. nat. hist. nat.*, B, 7 : 1-398.
- WHITMORE, T.C. - 1991 - An introduction to tropical rain forests. 226 p., Clarendon Press, Oxford.



## L'ENDÉMISME EN GUYANE FRANÇAISE

J. J. de GRANVILLE\*, G. CREMERS\* ET M. HOFF\*\*

\*Centre ORSTOM, B.P. 165, F-97323 Cayenne

\*\*ORSTOM, Institut de Botanique, 28, rue Goethe, F-67083 Strasbourg

**Résumé :** Plus de 160 espèces de plantes vasculaires sont actuellement considérées comme endémiques de Guyane française. L'exploitation de la banque de données AUBLET de l'Herbier du centre ORSTOM de Cayenne permet d'analyser avec précision les données disponibles sur la distribution de ces espèces par formation végétale et par localité.

Près de la moitié d'entre elles se trouvent en forêt primaire de basse altitude sur sols drainés, moins de 20 % poussent sur les inselbergs (« savanes-roches », fourrés et forêt basse) et à peu près autant sont inféodées aux forêts hyper-humides submontagnardes. La forêt marécageuse en recèle très peu, les savanes et marais côtiers pratiquement pas.

L'étude de la répartition géographique de ces endémiques montre une importante concentration dans les zones montagneuses et fortement accidentées offrant une plus riche gamme de biotopes que les reliefs collinaires de la péninsule : plateaux sur cuirasse latéritique, vallées encaissées, falaises, inselbergs, etc. Des cartes permettant de visualiser la richesse en endémiques des différentes régions de Guyane comparée à leur richesse floristique sont données et discutées. La plupart des plantes endémiques de Guyane se retrouvent dans des milieux comparables en plusieurs sites du département. D'autres, beaucoup plus rares, sont endémiques d'une aire restreinte, voire d'un seul massif ou d'un sommet. Les régions les plus remarquables à ce titre sont celles de Saül (plus de 10 espèces) et, en second lieu, Paul-Isnard, Saint-Georges, l'île de Cayenne et le Mont Belvédère. Ces distributions sont discutées ainsi que les affinités de certaines de ces espèces.

**Mots-clés :** Guyane française, flore, endémisme.

**Abstract:** More than 160 vascular plant species are at present considered as endemic to French Guiana. Exploiting the AUBLET data bank at the Cayenne ORSTOM Center Herbarium enables an accurate analysis of data now available; on species distribution per vegetation type and per locality.

Nearly half of them are found in lowland primary forest on well drained soils, less than 20 % grow on granite outcrops ("rocky savannas", shrubs and low transition forest) and about as many occur in very wet submontane forests. Swamp forests harbour very few endemics; savannas and coastal swamps have practically none.

Studying geographic distribution of these endemics show that many of them are found in mountainous or very rugged areas which comprise a more diverse set of habitats than the gently undulating relief of the peneplain : plateaus on lateritic crust, deep valleys, cliffs, granite outcrops etc. Maps showing richness in endemics of the different regions of French Guiana, compared to their species diversity, are given and discussed. Most endemic plants are found in similar habitats, in several localities of the department. Others, much rarer, are restricted to a small area, sometimes to a mountain range or even to a single mountain top. The most remarkable endemic species area is that of Saül (more than 10 species) and, secondly those of Paul-Isnard, Saint-Georges, Cayenne Island and Mount Belvédère. These distributions and the floristic affinities of some endemic species are discussed.

**Keywords:** French Guiana, flora, endemism.



## Introduction

Bien qu'aucune barrière géographique importante n'isole le massif forestier guyanais de l'Amazonie proprement dite, les phytogéographes ont, de longue date, proposé des subdivisions qui mettent en évidence tout ou partie du bouclier guyanais précambrien, souvent appelé localement « Plateau des Guyanes ». En particulier, le relief collinaire de ce dernier s'oppose à celui de l'immense plaine alluviale du bassin amazonien. Dans son ouvrage sur la « Flore et la Végétation de l'Amérique tropicale », SCHNELL (1987) inclut cependant les Guyanes, à l'exception des savanes intérieures, dans le « domaine guyano-amazonien ». EITEN (1974) les rattache à la région « Colombie du sud-est, Venezuela oriental et Guyanes », tandis que CABRERA et WILLINK (1973) y distinguent une « province amazonienne » comprenant les zones de basse et moyenne altitude et une « province guyanaise » pour les reliefs les plus élevés.

Les Guyanes sont, en majeure partie, occupées par la forêt sempervirente humide. On y trouve également les formations végétales suivantes : dans les plaines côtières, des marais et des savanes ; dans l'intérieur, des groupements saxicoles sur les inselbergs ; de vastes savanes dans le Sud ; enfin, une végétation montagnarde sur les hauts plateaux gréseux des « formations du Roraima » ou « Guayana Highlands », qui se prolongent par les « tepuis » du Sud du Venezuela. Les savanes intérieures et les hauts plateaux gréseux sont principalement développées au Guyana, beaucoup moins au Surinam et n'existent pas en Guyane française.

L'originalité floristique des Guyanes, qui peut se traduire en termes d'endémisme, est très variable selon les formations considérées. Les plateaux les plus élevés des « Guayana Highlands », occupés par une végétation basse de montagne, constituent l'entité la plus remarquable. Ils présentent un endémisme spécifique variant de 5,3 % à 63 % selon les reliefs, et un endémisme générique moyen de 17,2 % (STEYERMARK, 1982). Dans les forêts de basse et moyenne altitude, par contre, l'endémisme est sensiblement moins élevé. Dans une précédente étude (GRANVILLE, 1988) une première approche, basée sur l'analyse des aires de répartition de 251 espèces forestières appartenant à 8 grands taxons (familles, sous-familles ou genres) nous avait permis de situer l'endémisme spécifique des forêts guyanaises en général autour de 35 %. Cette proportion semble relativement élevée du fait que l'ensemble du plateau des Guyanes a été pris en considération y compris les espèces des forêts de montagne.

La richesse des collections effectuées en Guyane française et leur exploitation grâce à la banque de données informatisées « Aublet » de l'Herbier du centre ORSTOM de Cayenne (HOFF *et al.*, 1989), permettent désormais de préciser quelle est la part de la Guyane française dans l'endémisme guyanais en général. Il est également intéressant de connaître la répartition de ces endémiques parmi les grands taxons, les principales formations végétales ainsi que leur distribution géographique dans le département. Cette étude ne concerne que les plantes vasculaires, les données relatives aux mousses, hépatiques, lichens et champignons étant trop fragmentaires.

## Calcul de l'endémisme guyanais

Endémisme générique : jusqu'à présent, on connaît un seul genre (monospécifique) endémique de Guyane : *Degravillea* (Orchidaceae), représenté par l'espèce *D. dermaptera*, poussant dans les montagnes de la Guyane centrale (DETERMANN, 1985).

Endémisme spécifique : l'inventaire des collections d'herbier anciennes et récentes, l'étude des révisions taxonomiques, la recherche des synonymes ainsi que la découverte de nouvelles espèces en Guyane (chaque année, environ une centaine déjà connues de pays voisins et une dizaine nouvelles pour la science), permettent de situer le nombre d'espèces végétales vasculaires présentes dans le département entre 5 600 et 6 000 (HOFF & SASTRE, 1991). Jusqu'à ce jour, 162 d'entre elles, soit environ 3 %, n'ont été trouvées qu'en Guyane. Une liste complète de celles-ci ainsi que la cartographie de leur distribution est actuellement en cours d'élaboration (CREMERS, GRANVILLE & HOFF, en préparation).

Discussion : cette proportion de 3 % d'endémisme spécifique est faible en comparaison des 35 % estimés (GRANVILLE, 1988) pour l'ensemble des forêts guyanaises. Cela n'a cependant rien d'étonnant, puisque l'on se limite à un territoire de 90 000 km<sup>2</sup> par rapport aux 600 000 km<sup>2</sup> de l'ensemble des Guyanes, en parfaite continuité avec les territoires adjacents. De plus, le calcul de l'endémisme pour la Guyane française concerne la totalité des formations végétales et non plus seulement les forêts. Nous verrons plus loin, en effet, que les savanes côtières par exemple, bien que relativement riches en espèces sont extrêmement pauvres en endémiques. Par ailleurs, on peut se demander si certaines espèces apparaissant actuellement comme endémiques de Guyane française ne seront pas découvertes ultérieurement dans les pays voisins, insuffisamment prospectés (en particulier le Territoire d'Amapa, au Brésil), et ceci dans une proportion qu'il est impossible d'estimer à l'heure actuelle. Au contraire, de nouvelles espèces endémiques seront certainement découvertes, en Guyane, au cours des prochaines années. Ces deux facteurs agissant de manière inverse l'un par rapport à l'autre, il est vraisemblable que ce taux de 3 % ne sera pas, à l'avenir, considérablement modifié.

### Répartition taxonomique des espèces endémiques

Grandes unités taxonomiques : la répartition des 162 espèces vasculaires endémiques de Guyane est indiquée sur le tableau 1.

	Nb. total d'espèces	Nb. d'espèces endémiques	% d'espèces endémiques
DICOTYLEDONES	3 300	114	3,5 %
MONOCOTYLEDONES	1 100	46	4,2 %
PTERIDOPHYTES	330	2	0,6 %

**Tableau 1**

Répartition des espèces endémiques parmi les grandes unités taxonomiques, en Guyane.

Les espèces endémiques sont très inégalement réparties parmi les différentes familles - (tableaux 2 et 3).

RUBIACEAE	18	ASCLEPIADACEAE	7
MELASTOMATACEAE	14	MARANTACEAE	7
MIMOSACEAE	13	ARECACEAE	6
BROMELIACEAE	10	APOCYNACEAE	5
CYPERACEAE	10	Autres familles	0 à 4

**Tableau 2**

Répartition des espèces endémiques par famille, en Guyane.

Discussion : la distribution des espèces endémiques par familles - tableau 2 - montre qu'elles se trouvent en majorité, à l'exception des Mimosaceae, parmi les familles essentiellement représentées par des herbes ou des arbustes du sous-bois, notamment les Rubiaceae et les Melastomataceae, avec chacune respectivement 18 et 14 endémiques. A l'inverse, les grandes familles d'arbres de la canopée (Sapotaceae, Caesalpinaceae, Lauraceae, Chrysobalanaceae, Lecythidaceae etc.) comportent très peu ou pas d'endémiques (moins de 20 espèces). Ceci pourrait être dû à une dissémination des essences de la voûte plus efficace sur de plus longues distances que celle des plantes du sous-bois, hypothèse qu'il est encore impossible de vérifier à l'heure actuelle : on sait que 83,4 % des espèces ligneuses sont zoochores (SABATIER, 1983) mais on ne dispose pas de données suffisantes permettant de comparer les distances moyennes de transport des semences des grands arbres à celle des

plantes du sous-bois. Selon SABATIER, l'anémochorie, qui vient en deuxième position parmi les vecteurs de dissémination, ne concerne que 6,8 % des espèces ligneuses et est exclusivement limitée à des plantes de canopée. Il est vraisemblable, plutôt, que la facilité d'accès aux plantes du sous-bois favorise des collections plus abondantes, donc une connaissance meilleure, et des descriptions d'espèces nouvelles plus nombreuses.

ASCLEPIADACEAE	42,0	URTICACEAE	8,3
ARISTOLOCHIACEAE	23,0	GESNERIACEAE	7,9
ERIOCAULACEAE	16,7	MARANTACEAE	7,8
VITACEAE	16,7	MENISPERMACEAE	7,4
CECROPIACEAE	13,6	LECYTHIDACEAE	7,1
OCHNACEAE	13,3	RUBIACEAE	6,8
TURNERACEAE	12,5	SIMAROUBACEAE	6,7
PASSIFLORACEAE	11,8	VERBENACEAE	6,7
LILIACEAE	11,1	MELASTOMATACEAE	6,5
MIMOSACEAE	10,2	APOCYNACEAE	5,9
HUMIRIACEAE	10,0	ANACARDIACEAE	5,5
BURMANNIACEAE	9,1	LORANTHACEAE	5,5
ARECACEAE	8,4	BOMBACACEAE	5,0
Autres familles	moins de 5 % d'endémiques		

**Tableau 3**

Proportion d'espèces endémiques au sein de chaque famille, (en %).

Quoi qu'il en soit, il est indéniable que les moyens de dispersion jouent un rôle fondamental dans l'endémisme : il est aisé de comprendre que le transport par le vent sur de grandes distances des spores de fougères et des graines microscopiques des orchidées ne favorise pas l'endémisme : sur les 330 espèces et variétés de Ptéridophytes connues de Guyane (CREMERS & HOFF, 1990), 2 seulement sont endémiques (0,6 %) et les Orchidaceae, dont 323 espèces ont été recensées (CREMERS & HOFF, 1992), ne comptent que 8 endémiques (2,5 %). Chez les Bromeliaceae, les endémiques se répartissent parmi les Bromelioideae et les Pitcairnioideae, pour la plupart zoochores, alors qu'il n'y en a pas chez les Tillandsioideae qui, avec leurs graines à aigrette, sont des anémochores typiques.

Si la répartition des espèces endémiques par famille n'est plus considérée en valeur absolue, mais en rapport avec le nombre total d'espèces recensées en Guyane dans chaque famille, les résultats diffèrent sensiblement - tableau 3 -. Les Asclepiadaceae et les Aristolochiaceae, représentées exclusivement par des lianes, viennent en tête avec un taux d'endémisme spécifique de 42 et 23 % respectivement. Par contre, les Rubiaceae et les Melastomataceae présentent un taux d'endémisme spécifique moyen (6,5 et 6,8 % respectivement). Les données traitées de cette manière montrent également la très faible participation des familles de grands arbres dans l'endémisme spécifique guyanais. Par ailleurs, il convient de rester prudent dans l'interprétation des résultats lorsqu'il s'agit de familles représentées en Guyane par quelques espèces seulement dont 1 ou 2 sont endémiques !

## Endémisme et formations végétales

La répartition des espèces endémiques de Guyane parmi les principales formations végétales est donnée au tableau 4. Seules les grandes formations, faciles à identifier et dont l'interprétation présente le moins possible de risques d'erreurs, ont été retenues. L'ensemble de ces données provient des indications concernant le milieu, lorsqu'elles existent (plus de 50 000 spécimens), figurant sur les étiquettes d'herbier. Les groupements secondaires ne sont pas pris en compte.

	A	B	C	D
Marais subcôtiers	224	0	0 %	0 %
Savanes côtières	394	3	1,8 %	0,8 %
Forêts de basse altitude sur sols drainés	2 646	73	44,8 %	2,7 %
Forêts ripicoles	1 506	32	19,6 %	2,1 %
Forêts marécageuses	205	10	6,1 %	4,9 %
Forêts submontagnardes	550	25	15,4 %	4,5 %
Groupements saxicoles des inselbergs	540	26	15,9 %	4,8 %

**Tableau 4**

Endémisme et formations végétales. Pour chaque formation :  
A. Nombre total d'espèces. B. Nombre d'espèces endémiques de Guyane.  
C. Répartition des espèces endémiques de Guyane. D. Taux d'endémisme spécifique.

Résultats et discussion : le tableau 4 (colonne C) montre qu'à l'exception des formations basses des inselbergs, la presque totalité des espèces endémiques sont des espèces forestières. Les plantes de la plaine côtière alluviale, en particulier celles des savanes et des marais, ont généralement des aires de répartition relativement plus étendues.

La proportion d'espèces endémiques par rapport au nombre total d'espèces recensées dans chaque formation (tableau 4, colonne D) donne un taux approximatif d'endémisme spécifique négligeable pour les formations herbacées de la plaine côtière (0 à 0,8 %), relativement faible pour les forêts de basse altitude sur sols drainés et pour les forêts ripicoles (entre 2 et 3 %), plus élevé pour les forêts marécageuses, les forêts submontagnardes (au-dessus de 500 m) et les groupements saxicoles des inselbergs (entre 4 et 5 %). Cela peut être expliqué par le fait que ces trois dernières formations n'existent, à l'intérieur de la Guyane, que dans des sites de faible étendue dont l'isolement favorise la spéciation et l'endémisme. En revanche, les forêts de basse altitude sur sols drainés et les forêts ripicoles présentent, par leur continuité géographique, des conditions peu favorables à l'endémisme.

## Répartition géographique en Guyane

La méthode utilisée a consisté à diviser la Guyane en quadrats de 15' de côté (soit d'environ 755 km<sup>2</sup> de superficie chacun), puis à compter, dans chaque quadrat :

1.- le nombre d'échantillons récoltés et déterminés; 2.- le nombre d'espèces inventoriées; 3.- le nombre d'espèces endémiques. Bien entendu, seuls les échantillons d'herbier dont la localisation précise figure sur l'étiquette ont été pris en compte.

Nombre d'endémiques par quadrat : les résultats, reportés sur la carte de la figure 1 font apparaître une répartition très inégale, avec un nombre particulièrement élevé dans les quadrats n° 105 (52 endémiques), 135 (49 end.), 217 (31 end.), 116 et 166 (23 end.), 182 (21 end.) et 106 (20 end.). Tous les autres quadrats comportent moins de 20 espèces endémiques. Cependant, les données, traitées de cette manière, donnent un aspect très inexact de la répartition de l'endémisme en Guyane. En effet, la comparaison de la carte de la fig. 1 avec celle de la fig. 2, représentative de l'importance des récoltes et sur laquelle figurent, pour chaque quadrat, le nombre d'échantillons récoltés et déterminés, fait clairement ressortir que les quadrats les plus riches en endémiques correspondent très exactement aux zones où l'inventaire floristique a été le plus poussé. Par exemple, les quadrats 105 et 106 recouvrent la région de Saül, le quadrat 135 comprend les stations des Nouragues et du Saut Pararé, sur l'Arataye, et le quadrat 217, la station de la piste de Saint-Elie. Enfin, les quadrats 116, 166 et 182 correspondent respectivement aux régions de Saint-Georges et de Cayenne.

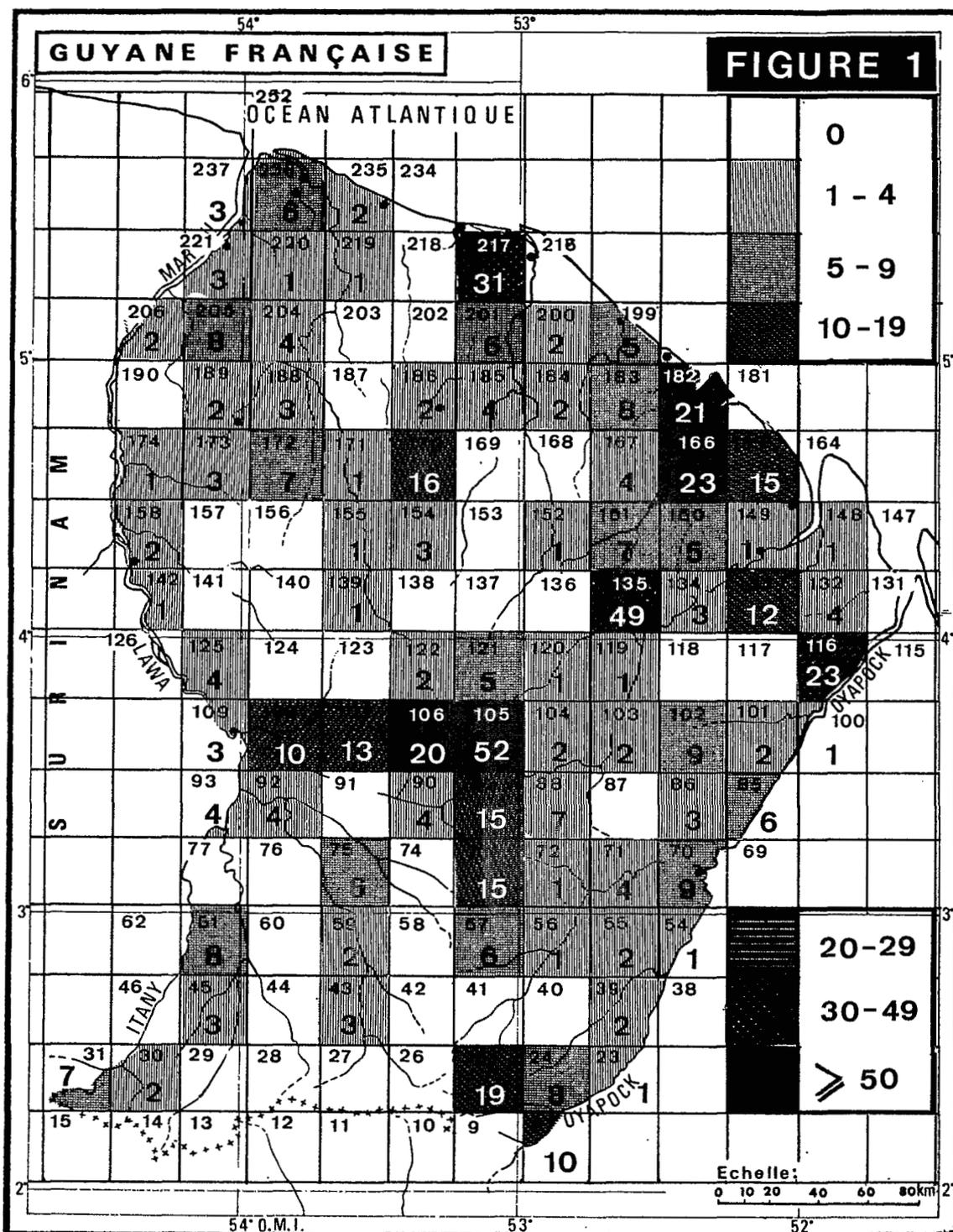


Figure 1

Répartition des espèces endémiques de Guyane. Le nombre supérieur (petits chiffres) représente le numéro du quadrat. Le nombre inférieur (grands chiffres) correspond au nombre d'espèces endémiques de Guyane recensées à ce jour dans chaque quadrat.

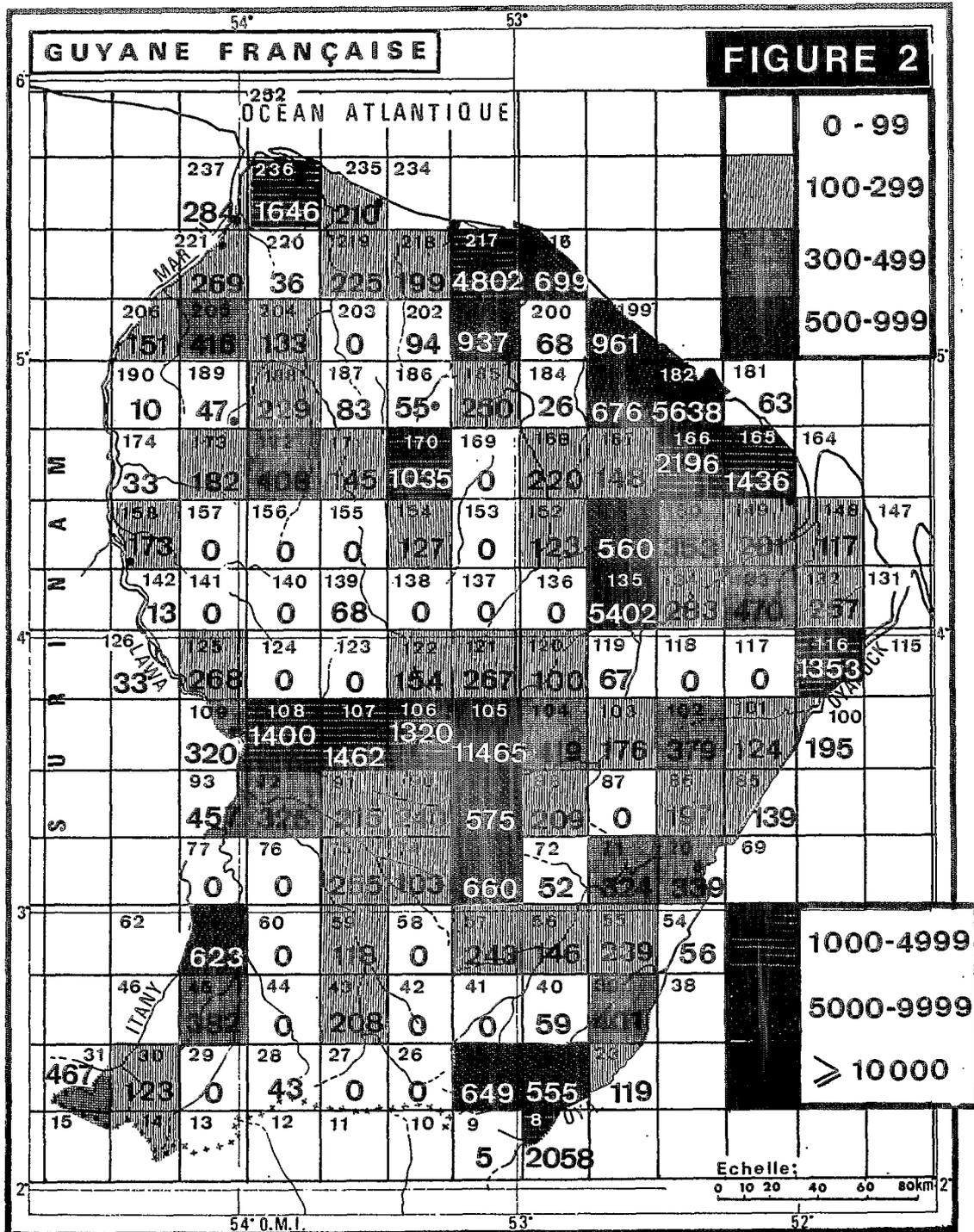


Figure 2

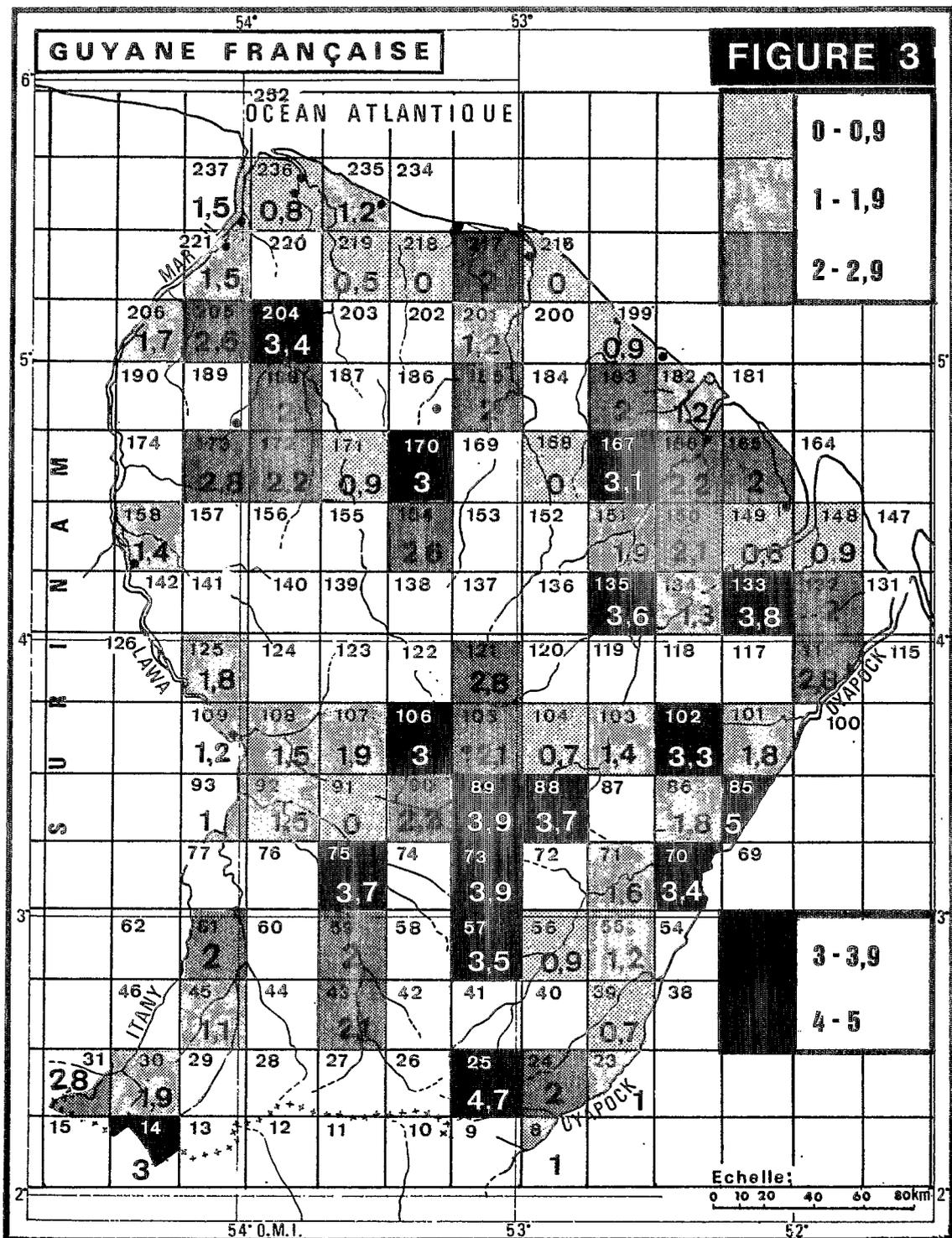
Carte des « indices » de prospection. Le nombre supérieur (petits chiffres) représente le numéro du quadrat. Le nombre inférieur (grands chiffres) correspond au nombre d'échantillons récoltés et déterminés par quadrat. Les régions non encore (ou très peu) prospectées sont en blanc, les régions moyennement ou peu connues en gris clair, celles où l'inventaire est le plus complet en noir. Les stations de terrain et sites de récolte permanents sont situés dans les quadrats 217 (Piste de Saint-Elie), 182 (Ile de Cayenne), 135 (Camp des Nouragues/Saut Pararé), 105 (Saül). Dans chacun de ces quadrats, plus de 4 000 échantillons ont été récoltés. Enfin, les quadrats 116, 166 et 182 correspondent respectivement aux régions de Saint-Georges et de Cayenne.

Taux d'endémisme par quadrat : le taux d'endémisme spécifique des différentes régions de Guyane peut, par contre, être estimé en rapportant le nombre d'espèces endémiques au nombre d'espèces inventoriées (et non pas au nombre d'échantillons récoltés) dans chaque quadrat. En effet, pour une aire donnée, quel que soit le stade de la prospection, le nombre d'espèces endémiques reste approximativement proportionnel au nombre total d'espèces. Toutefois, les quadrats comprenant moins de 100 espèces inventoriées, c'est-à-dire ceux correspondant aux zones très peu ou pas prospectées, ont été éliminés. Ces résultats sont reportés sur la carte de la figure 3. On remarque alors que les régions à taux élevé d'endémisme ne sont pas nécessairement les mieux prospectées. La région de Cayenne, par exemple (quadrat 182) et celle de la Piste de Saint-Elie (quadrat 217), qui ont fait l'objet des inventaires les plus intensifs, ne présentent qu'un faible taux d'endémisme : 1,2 % et 2 % respectivement.

## Discussion

La bande côtière et subcôtière a, dans son ensemble, un taux d'endémisme faible, variant de 0 à 2 %, ce qui corrobore les résultats présentés au chapitre précédent. Par contre, si l'on compare la carte de la figure 3 à la carte du relief (fig. 4), on constate, à quelques exceptions près (quadrats 75, 85, 133, 167 et 204), que les régions où l'endémisme spécifique est le plus élevé, correspondent aux massifs montagneux et aux zones d'inselbergs : montagne Lucifer et massif du Dékou-Dékou (quadrats 172 et 173), montagnes de la Trinité (quadrat 170), montagnes Balenfois (quadrat 135), monts Galbao (quadrat 106), Piton Rocheux de la haute Crique Armontabo (quadrat 102), Sommet Tabulaire (quadrats 57 et 73), massif des Emerillons (quadrats 73 et 89), monts Bakra (quadrats 88 et 89), Tumuc-Humac (quadrat 14), monts Belvédère et Saint-Marcel (quadrat 25). Ces régions possèdent une gamme de biotopes et donc de groupements végétaux, bien que souvent ponctuels ou peu étendus, plus diversifiée que les autres régions et favorable à l'existence d'espèces originales, rares ou endémiques : forêt submontagnarde à nuages, forêts sur cuirasse latéritique sommitale, florule des falaises de bords de cuirasse, torrents des vallées encaissées, groupements saxicoles sciaphiles des éboulis sous forêt, groupements saxicoles héliophiles des « savanes-roches », fourrés xérophiles et forêt basse des inselbergs, etc. (GRANVILLE, 1991).

De nombreuses espèces présumées endémiques de Guyane sont présentes dans plusieurs quadrats. Plus intéressant est le cas des espèces endémiques d'un seul quadrat - tableau 5 - , remarquables soit par leur extrême rareté, soit par leur aire géographique réduite à un site unique, difficile à expliquer. Soixante-treize espèces, soit environ 45 % des endémiques de Guyane, ont une aire extrêmement limitée (1 ou 2 quadrats) et, dans chaque quadrat, en moyenne 1/4 des espèces endémiques n'existent que dans ce quadrat. A ce titre, deux régions apparaissent particulièrement intéressantes. La première, la région de Saül (quadrats 105 et 106), possède 15 espèces endémiques strictes, encore jamais rencontrées dans d'autres sites. La seconde, plus remarquable encore par son originalité floristique, est la région des monts Saint-Marcel et Belvédère, 2 inselbergs du Sud-Est, proches l'un de l'autre (quadrat 25). Parmi les 19 espèces endémiques recensées dans ce quadrat, 6 (soit près d'un tiers !) sont des endémiques strictes de cette localité : *Alstroemeria* sp. nov., *Asterogyne guianensis*, *Cyclodium rheophyllum*, *Ernestia subglabra*, *Hippeastrum* sp. nov., *Scheelea guianensis*. En outre, certaines de ces espèces sont si remarquables et spectaculaires qu'il est très improbable qu'elles aient pu passer inaperçues au cours de l'inventaire floristique des autres régions de Guyane. Enfin, parmi elles, deux genres, *Alstroemeria* (Liliaceae) et *Asterogyne* (Arecaceae), ne sont pas représentés ailleurs en Guyane, ni même dans les régions frontalières : le genre *Alstroemeria* est répandu essentiellement au Chili, au Pérou, en Argentine et dans le Sud du Brésil ; le genre *Asterogyne* ne comprend que des espèces réparties en Amérique centrale et au Nord du Venezuela.



**Figure 3**

Taux d'endémisme spécifique par quadrat. Le nombre supérieur (petits chiffres) représente le numéro du quadrat. Le nombre inférieur (grands chiffres) correspond au % d'espèces endémiques de Guyane par rapport au nombre d'espèces inventoriées dans chaque quadrat. Les quadrats en blanc correspondent aux zones insuffisamment connues (moins de 100 espèces inventoriées).

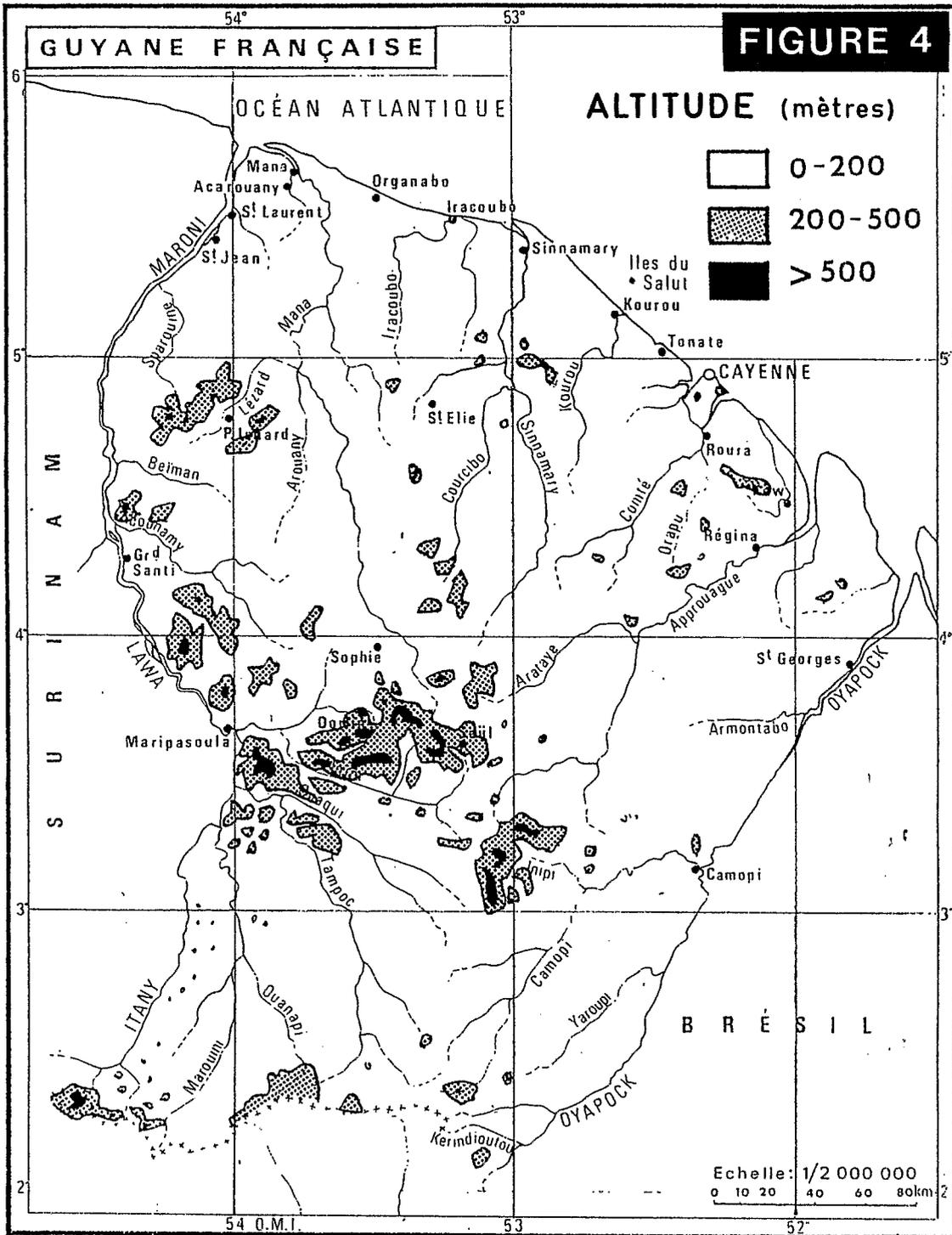


Figure 4  
Carte du relief.

REGIONS	QUADRATS	NOMBRE D'ENDÉMIQUES
SAÛL	105, 106 (89, 121)	15
MTS BELVÉDÈRE & ST-MARCEL	25	6
CAYENNE	182	5
PISTE DE ST-ÉLIE	201, 217	-
PAUL-ISNARD	172, 173 (178)	5
MONT. DE KAW/CACAO	165, 166 (150, 167)	4
MONTAGNES BALENFOIS	135	4
SAINTE-GEORGES	116, 133	4
TROIS-SAUTS	8	4
MONTS ATACHI-BAKKA	92, 93	3
MONTAGNES DE L'ININI	107, 108	3
SOMMET TABULAIRE	73	2
CAMOPI	70, 85, 86	2
SAVANES DE KOUROU	200	2
MASSIF DES EMERILLONS	89	1
MONTAGNES DE LA TRINITÉ	170	1
AUTRES RÉGIONS	90, 125, 183, 184/185, 204, 205	1 chacun

**Tableau 5**

Distribution des espèces endémiques localisées à une seule région de Guyane (espèces endémiques d'un ou deux, exceptionnellement 3, quadrats adjacents).

## Conclusion

Différents centres d'endémisme néotropicaux ont été proposés par les biologistes au cours des deux dernières décennies à partir des inventaires faunistiques et floristiques existants. Un ou deux de ces centres, pour la plupart situés à la périphérie du Bassin Amazonien, concerneraient la région des Guyanes. Par exemple, le centre d'endémisme « Oyapock », défini par BROWN (1977, 1979) dans son étude de l'évolution et de la différenciation de 162 espèces de lépidoptères, recouvre une grande partie de la Guyane française, à l'exclusion des plaines côtières et du Sud, mais s'étend à l'est dans l'état brésilien d'Amapa. Les résultats exposés dans la présente étude à partir des données floristiques confirment l'exclusion de la bande côtière d'un éventuel « centre d'endémisme guyanais ». Par contre, ils suggèrent une fragmentation de ce dernier en « micro-centres d'endémisme » par isolats dans le massif forestier de l'intérieur, appartenant à deux catégories principales : les inselbergs qui sont des refuges actuels de flore xérophile; les forêts submontagnardes à nuages et les forêts marécageuses de l'intérieur qui ont probablement été des refuges de flore forestière humide pendant les épisodes climatiques plus secs du Quaternaire (GRANVILLE, 1982). Ces isolats paraissent jouer un rôle essentiel dans l'endémisme pour les espèces végétales à faible capacité de dispersion ou à multiplication végétative prépondérante, comme en témoignent les premiers résultats de la récente mission du CIRAD sur les inselbergs de Guyane, mettant en évidence la présence d'une variété différente d'ananas dans chacun des sites prospectés (COPPENS, comm. pers.).

## BIBLIOGRAPHIE

- BROWN Jr., K.S., 1977. - Centros de Evolução, refúgios quaternários e conservação de patrimônios genéticos na região neotropical : padrões de diferenciação em Ithomiinae (Lepidoptera : Nymphalidae). *Acta Amazonica* 7 (1) : 75-137.
- BROWN Jr., K.S., 1979. - Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais. Thèse, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brésil, 265 p.
- CABRERA, A.L. & WILLINK, A., 1973. - Biogeografia de America latina (Progr. region. Desarrollo cient. y tecn.), Secr. gen. Org. Estados Americ., Washington, 121 p.
- CREMERS, G., GRANVILLE, J.-J. de & HOFF, M. (en préparation). - Liste des espèces endémiques de Guyane, secrétariat de la Faune et de la Flore. Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- CREMERS, G. & HOFF, M., 1990. - Inventaire taxonomique des plantes de la Guyane française. I - Les Ptéridophytes. Inventaires de Faune et Flore, fasc. 54, secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 133 pp.
- CREMERS, G. & HOFF, M., 1992. - Inventaire taxonomique des plantes de la Guyane française. II - Les Orchidacées. Coll. Patrimoines naturels, vol. 7, secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 143 p.
- DETERMANN, R.O., 1985 - *Degranvillea* - A New Orchid Genus From French Guiana. *Americ. Orchid Soc. Bull.* 54 (2) : 174-176.
- EITEN, G., 1974. - An outline of the vegetation of South America. Symp. 5<sup>th</sup> Congr. intern. Primatological Soc., Nagoya, Japan: 529-545.
- GRANVILLE, J.-J. de 1982. - Rain Forest and Xeric Flora Refuges in French Guiana. *In: Biological Diversification in the Tropics.* G.T. PRANCE Ed. Proc. of the Fifth Intern. Symposium of the Association for Tropical Biology, Macuto Beach, Caracas, Venezuela, 8-13 fév. 1979, Columbia Univ. 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 1991. - Remarks on the montane flora and vegetation types of the Guianas. *Studies on the Flora of the Guianas* 58. *Willdenowia* 21 : 201-213.
- 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.
- HOFF, M. & SASTRE, C., 1991. - Les flores et les écosystèmes forestiers tropicaux des départements et des territoires français d'outre-mer. *Rev. For. Fr.* XLIII, n spp. : 79-85.
- SCHNELL, R., 1987. La flore et la végétation de l'Amérique tropicale. Tome 1. Masson, Paris, 480 p.
- STEYERMARK, J.A., 1982 - Relationships of Some Venezuelan Forest Refuges with Lowland Tropical Floras, p. 182-220. *In: G.T. PRANCE (ed.), Biological diversification in the tropics.* Columbia Univ. Press, New York.



# PHYTOGÉOGRAPHIE DE L'AFRIQUE, UNE APPROCHE ÉCOLOGIQUE

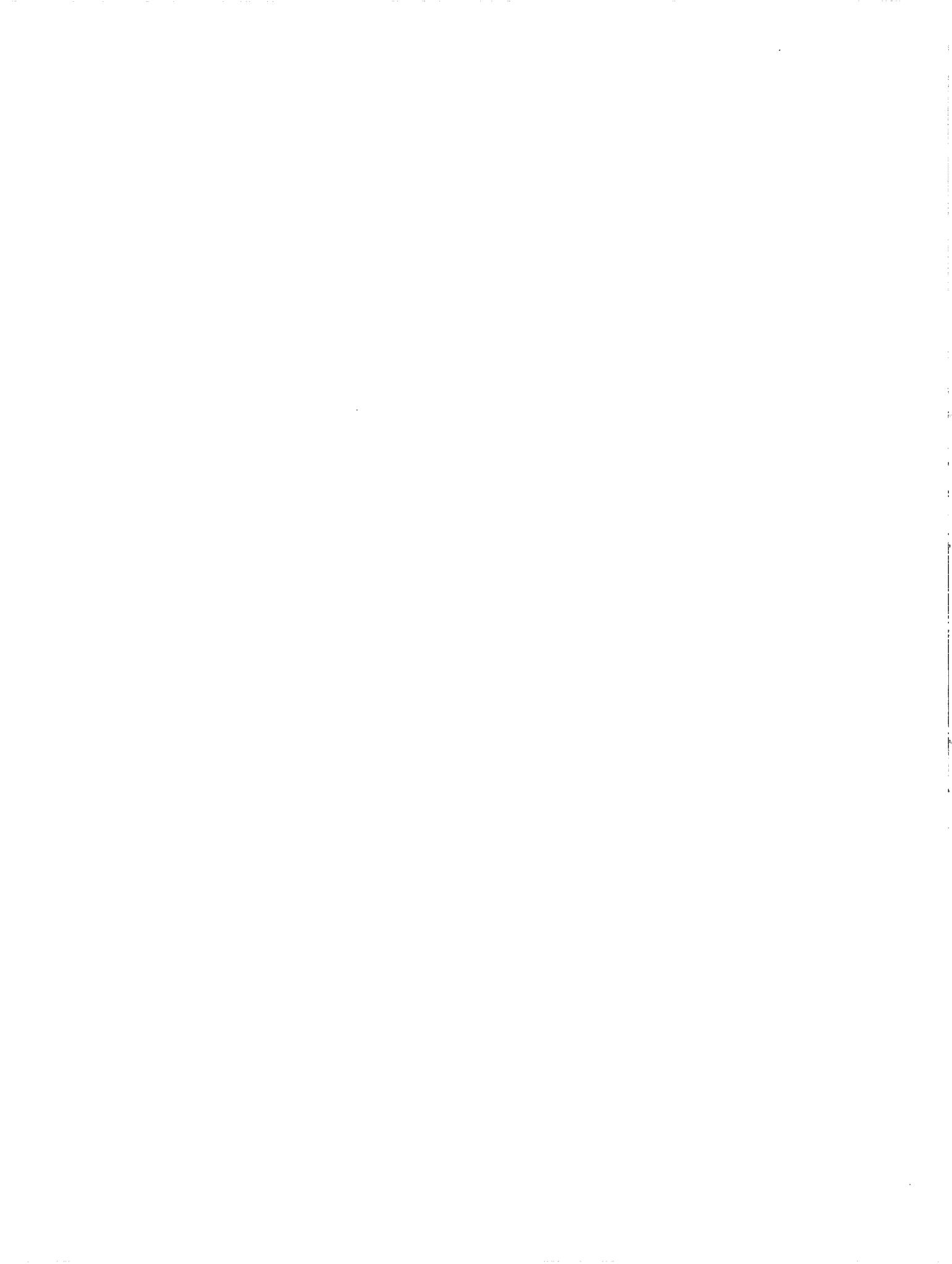
D. GUILLEMYN, H. PUIG ET F. BLASCO  
Institut de la carte internationale de la végétation  
39, allées Jules Guesde - 31062 Toulouse - France.

**Résumé :** Cette étude montre comment l'on peut prendre en compte, au niveau global quelques-uns des principaux facteurs physiques déterminant la distribution des climats et indirectement de la végétation sur l'ensemble du continent africain. Les facteurs choisis sont : la pluviométrie, le rayonnement solaire incident, la température de l'air. Les données sont acquises à partir de stations météorologiques terrestres. Une ouverture est faite vers l'utilisation de données captées par satellite. Ces paramètres sont exprimés sous forme de fichiers image, maillés et combinés par une méthode de cartographie synthétique utilisant un logiciel original. Cette cartographie synthétique constitue en fait un modèle graphique non mathématique. L'introduction de règles liées aux types de végétation rapproche ce procédé des systèmes experts. On aboutit à une représentation qui évoque la végétation potentielle. Les caractéristiques des cartes produites sont examinées. La question de la comparaison avec des expressions cartographiques de la végétation, est posée.

**Mots-clés :** Phytogéographie, bioclimatologie, Afrique, système d'information géographique, télédétection.

**Abstract:** This study shows how it is possible to take in account on a global level some of the main factors that determine the distribution of vegetation on the whole African continent. The selected factors are pluviometry, incoming solar radiation, air temperature. The data are acquired from ground meteorological stations. An ouverture is being made towards using satellite data. These parameters are expressed in the form of rasterized image files and combined by a synthetic cartography method using an original program. The end result being a display that evokes the potential vegetation. This synthetic cartography, in fact constitutes a non mathematical graphic model. The introduction of rules related to the various vegetation types brings this process close to an expert system. The characteristic features of the generated maps are examined. The issue of the comparison with cartographic expressions of vegetation is stated.

**Keywords:** Phytogeography, bioclimatology, Africa, geographic information system, remote sensing.



## Introduction

La présente étude constitue un essai de synthèse bioclimatique au niveau du continent africain. L'approche bioclimatique est vue comme une partie de l'écologie, (DANSEREAU, 1957, MUELLER-DOMBOIS, 1984). C'est une étude qui adopte un point de vue global. L'échelle est très petite. Les données sur l'Afrique sont extraites d'un jeu couvrant le monde entier.

On propose un nouveau mode de représentation des grands biomes africains intégrant, dans cette première phase, un petit nombre de paramètres mésologiques. Ces paramètres sont au nombre de trois. Leur nombre est fixé par la méthode de représentation cartographique. Ces facteurs sont : la température, le rayonnement solaire incident et la pluviométrie (EMBERGER, 1955 ; BUDYKO, 1974).

La méthode utilisée est appelée cartographie synthétique. Elle utilise la combinaison des couleurs de manière à exprimer les caractéristiques des zones représentées. C'est une cartographie des zones bioclimatiques et indirectement de la végétation qui lui est potentiellement associée. Le souhait d'une expression rationnelle des milieux est souvent exprimé (de CURÉ, 1943 à LEEMANS, 1990). On recherche une expression cartographique plus coordonnée et plus en accord avec les autres modes de connaissance. Les progrès récents des techniques d'acquisition et de traitement des mesures, alliés au souhait de structurer, de modéliser les milieux terrestres, appellent ces nouvelles cartographies.

Les nouvelles méthodes cartographiques accompliraient un progrès réel si elles parvenaient à conserver la possibilité d'accès à la totalité de l'information contenue dans les données, tout en adoptant un mode d'expression non équivoque. Les représentations graphiques complexes étant essentiellement polysémiques. La mathématique tend à établir une relation unique entre signifiant et signifié. Il s'agit de conserver l'aspect monosémique de la cartographie, tout en la rendant plus informative. La présente méthode ne passe pas par la mathématique. Le procédé graphique proposé établit une relation unique entre couleur et ensembles bioclimatiques. Cette cartographie synthétique introduit donc un aspect monosémique. Le principe consiste à diriger le choix des limites entre les entités représentées, alliant ainsi l'avantage du graphique sans tomber dans l'imperfection du figuratif. On contribue à régionaliser l'espace avec un minimum de perte d'information par rapport aux données de départ. On montre dans cette étude les voies qui permettent d'éviter d'accroître le domaine des choix possibles et de « définir le niveau utile de réduction » (BERTIN, 1970).

Les approches bioclimatiques de la végétation du monde ou de l'Afrique sont nombreuses. Il est utile d'en citer quelques-unes : CURÉ (1943), KÜCHLER (1963), MEHER-HOMJI (1963), TROLL (1963), CARTER MATHER (1966), HOLDRIDGE (1967), MUELLER-DOMBOIS (1984), EMANUEL *et al.* (1985), LEEMANS (1990), MATTHEWS (1992).

D'autres cartes peuvent servir de référence : écofloristique (BLASCO, 1990), physionomique (LAVENU, 1985).

La méthode peut, en outre, répondre aux changements de niveau de perception en prenant en compte soit un déterminisme bioclimatique au niveau global, synécologique au niveau régional ou encore autoécologique au niveau stationnel. Selon les lieux, les échelles, les strates, ces facteurs se remplacent (GAUSSEN, 1947 ; KÜCHLER, 1963 ; LEEMANS, 1990). Suivant le niveau de perception concerné, il devrait donc être possible de considérer comme constant une bonne partie des facteurs s'exerçant sur des étendues ou des durées plus grandes. Il est permis d'envisager que seul un petit nombre de facteurs sont réellement actifs ou déterminants (limitants par exemple). Ce sont ces facteurs qui déterminent les couleurs et classes de la carte. D'autres facteurs pourront être intégrés dans des études ultérieures. Suivant le thème traité et l'échelle choisie, les facteurs peuvent ne pas toujours être les mêmes.

Une nouvelle expression bioclimatique est proposée à l'attention de la communauté scientifique, afin d'être perfectionnée, validée lors de collaborations. En augmentant la pertinence des caractères choisis, la valeur des règles de représentation, il est notamment envisageable de participer au renouveau de la nomenclature des milieux terrestres souvent encore très inspirée de celle de Yangambi (TROCHAIN, 1957).

## **Les données**

### **Les données météorologiques au sol**

Les données utilisées sont des données météorologiques issues du réseau international et collectées, pour la majorité, durant la période de 1930 à 1960. Ce sont les seules disponibles sur une telle surface et à ce niveau de précision. Malgré toutes les imperfections quant à leur unification et leur calibration, cet ensemble possède les qualités techniques suffisantes pour le niveau de perception que nous choisissons. On pense généralement que des données simples peuvent mieux rendre compte de phénomènes globaux que des données complexes (CARTER & MATHER, 1966). La température est la moyenne annuelle sur la période 1930-1960. Le rayonnement solaire est caractérisé par le pourcentage annuel d'heures sans nuages (sur la période diurne). La pluviométrie est la quantité annuelle. On choisit volontairement une option très globaliste de ces facteurs, proche de la notion de « quantité de chaleur », de la quantité d'énergie reçue et du cumul de pluie. Des travaux ultérieurs, plus détaillés, devant prendre en compte l'aspect diachronique des facteurs. La simplicité de ces données est compensée par certaines caractéristiques. Ce sont des données mesurées. Elles sont issues d'une méthodologie relativement constante dans l'espace et dans le temps. Leur acquisition est indépendante des notions qui nous intéressent. C'est-à-dire que, contrairement à certaines données anciennes, elles ne sont pas complétées par des observations botaniques quand les mesures manquent.

### **Les données météorologiques satellitaires**

Les méthodes d'acquisition de données climatiques satellitaires commencent à présenter un certain intérêt. La durée sur laquelle elles s'étendent devient représentative (souvent plus de dix ans). Aux échelles globales les principaux fournisseurs sont les satellites de type géostationnaire de la série METEOSAT-GOES. Cependant les mesures effectuées nécessitent encore beaucoup de recherches afin de pouvoir être confrontées aux variables classiques ayant une valeur écologique. Les mesures de pluviométrie par satellite doivent progresser. Les mesures du rayonnement solaire incident commencent à être représentatives. Les mesures de température de l'air font encore grandement défaut. Par contre, ces satellites donnent des indications utiles sur l'activité de la végétation. C'est par exemple l'indice de végétation normalisé, une estimation, encore à parfaire, de l'évapotranspiration ou de la température de surface et enfin des vecteurs de vent. Ces mesures sont donc encore difficilement exploitables. Nous montrerons comment l'intégration d'un indice de végétation, bien que pris arbitrairement sur un mois, peut enrichir une cartographie synthétique de paramètres mésologiques globaux.

### **Le choix des facteurs**

Ces paramètres ne sont pas en relation directe avec l'écologie des individus, mais d'une manière générale sont en rapport avec le déterminisme des communautés végétales, au sein desquelles se fait la spéciation, par adaptation aux conditions permanentes du milieu (HOLDRIDGE, 1967 ; LEEMANS, 1990). Le végétal répond à cette longue action du climat par sa physionomie, sa physiologie, sa phylogénie et sa répartition. Notre approche recherche donc son réalisme sur de grandes surfaces et à longue échéance. Elle est en rapport avec l'évolution des espèces, leur répartition et l'évolution de la biodiversité des écosystèmes. Le facteur sol n'est pas pris en compte ici malgré son importance, notamment au niveau régional et local (KUCHLER, 1963 ; LEMÉE, 1967 ; WILSON *et al.* 1985). Il est apparent que les climats déterminent plus les types de végétation que le contraire. En ce qui concerne le sol, il est envisageable que les très grandes divisions lithologiques ont une influence sur les types de végétation mais quand on va dans le détail, la pédogénèse, qui lie type de sol et régime hydrique, montre au contraire une plus grande influence du couvert végétal. Il n'est pas immédiat de constituer une variable caractéristique unique du substrat ayant une signification globale. Ce complément ne peut que suivre la présente étude.

## **Les données utilisées**

Les données utilisées sont essentiellement issues d'un disque optique à lecture seule (CD - ROM) NOAA-EPA-NGDC (1992). On extrait de ce CD ROM des données annuelles de température et de pluviométrie (LEGATES & WILLMOTT, 1992). Les données concernant le rayonnement solaire sont issues de LEEMANS & CRAMER (1992). Les caractéristiques détaillées des données d'origine et des travaux de mise en forme peuvent être trouvées dans ces publications. L'indice de végétation est issu de GALLO (1990). Leurs caractéristiques peuvent être présentées de manière simplifiée.

### *Données d'éclairement solaire*

Les enregistrements sont collectés sur la période 1930-1960. Les données des stations météorologiques sont transformées en fichiers maillés par interpolation. Le pas de la maille des images est le demi-degré. L'extension du fichier d'origine est de 90° N à 90° S et de + 180° (E) à 180° (W). Les fichiers sont composés de 360 lignes et de 720 colonnes. Les données, mensuelles, se trouvent sur 12 fichiers. Chaque valeur correspond à un octet, représentant le pourcentage d'heures de soleil potentiel par mois.

### *Données de pluviométrie et de température*

Les températures sont issues de la compilation des mesures de 24 491 stations terrestres. Les précipitations sont issues de 26 658 stations. Les latitudes couvertes s'étendent de 90° N à 90° S. En longitude, elles vont de + 180 (E) à - 180 (W). Le pas est d'un demi-degré. Les fichiers ont 360 lignes et 720 colonnes. La plupart des mesures s'étend sur une période allant de 1920 à 1980. Les moyennes mensuelles sont transformées en moyennes annuelles par les auteurs de la base de données. Les précipitations sont en mm par an et les températures sont en degrés C x 10 avec une précision de 01 °C. Les données sont binaires et en mots de 16 bits.

### *Indice de végétation*

Il est issu du capteur AVHRR des satellites NOAA 9 et NOAA 11. Les valeurs sont des moyennes sur 1 x 4 km dans le sens du balayage dans des carrés de 4 x 4 km. Les mesures sont quotidiennes. On conserve pour chaque pixel, la valeur maximale mensuelle. On calcule l'indice de végétation normalisé. Ces conditions de sélection font que des pixels peuvent être issus de mesures sous des angles différents, à des dates différentes et à des orientations du soleil différentes.

## **Méthodologie**

Ces données ont été remises en forme pour servir à l'étude présente. Les programmes utilisés sont IDRIS, IDRIS version 3, IDRIS version 4 et INITEL3.

### **Préparation des données**

Les données d'ensoleillement ont été additionnées (12 fichiers, de manière à n'en former qu'un seul), représentant l'année-type sur la période. Un fenêtrage des données est réalisé par l'utilisation d'un masque contenant les océans. Une fenêtre de 160 lignes et 160 colonnes s'étendant de 20° W à 59 5° E et de 40° N à 395° S est extraite. Elle couvre le continent africain. Ces images sont normées et le maximum ramené à 125 (chaque valeur étant cependant mise sur un octet), pour intégration dans le programme de cartographie synthétique. Le fichier résultant est agrandi à 200 lignes par 200 colonnes (facteur de 1,25) par interpolation utilisant la méthode du plus proche voisin.

Les données de température de surface de l'air en 1/10 de degré s'étendent de - 569 à + 299. Les valeurs sont toutes rendues positives par addition de 570. Elles sont normées à 125. On ajoute 1 pour supprimer les valeurs égales à zéro. On réalise le fenêtrage océanique. Les fichiers 16 bits sont alors mis en 8 bits. La fenêtre de 160 x 160 sur l'Afrique est amenée à 200 x 200 puis mise en forme pour le logiciel d'exploitation.

Les données de pluviométrie sont normées à 125 incrémentées de 1 pour supprimer les valeurs nulles, masquées par les océans et mises au même format de 200 x 200 pixels.

L'indice de végétation est celui de juillet 1988. Les valeurs ont été normées, masquées par les océans puis intégrées dans le jeu de données. Le canal indice de végétation vient remplacer l'éclairément incident. La valeur absolue n'est pas importante ici. Par contre, on compte sur les différences relatives.

On obtient trois fichiers composés d'octets. On considère ces fichiers comme des « images » des paramètres. Ils sont superposables géographiquement pixel à pixel. Ils ne représentent plus les variables pluie, température, éclairément telles qu'on les exprime habituellement en valeur absolue, mais sont constitués de valeurs coordonnées entre elles et exploitables par un logiciel s'appliquant à des images de télédétection.

### **Principe de la représentation des données**

Les cartes ne sont pas réalisées selon la méthode habituelle : choix d'une échelle, choix des éléments du thème, choix des valeurs et leur localisation, report sur un fond repère, tracé des courbes réunissant les mêmes valeurs entre elles (ARLÈS, 1977). Le logiciel utilisé est le programme Initel dont quelques fonctions présentent un prolongement dont bénéficie cette problématique. La combinaison des couleurs se fait en mode visualisation huit bits, en 256 couleurs (GUILLEMYN, 1993). Chaque paramètre est affecté à une des trois couleurs rouge, vert ou bleu. Chacune des ces trois couleurs peut recevoir six intensités différentes. On convient d'affecter une intensité proportionnelle à la valeur de la variable représentée. La combinaison par synthèse additive des six intensités pour chaque couleur produit un affichage possédant potentiellement  $6 \times 6 \times 6$ , soit 216 couleurs. Les variables représentées ont une dynamique de 128 niveaux chacune et non de 6 niveaux. Il faut donc les « segmenter » en plages d'intensité. Ceci se fait à l'aide de « bornes » que l'on dispose selon certaines lois. Ce procédé très proche de certains programmes de traitement d'images est appelé classement cubique. Le programme possède une interface particulière rendant cette segmentation très souple. La méthode cubique est différente de la méthode du triangle de Holdridge dans laquelle les trois variables sont considérées comme ayant une somme constante.

### **Résultats**

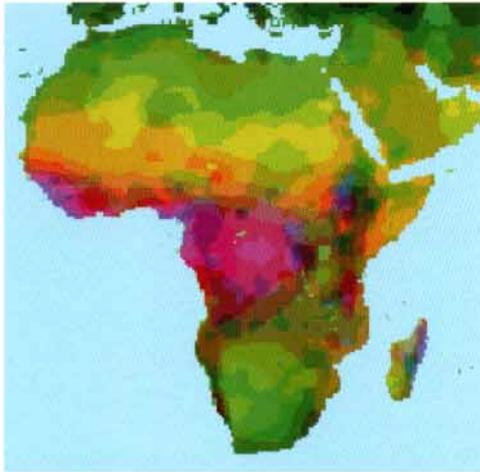
Seuls quelques exemples statiques peuvent être montrés dans cette publication.

**1.** La représentation bioclimatique de l'Afrique par segmentation manuelle visuelle combine trois paramètres (fig. 1). La segmentation est manuelle, guidée par l'aspect visuel de l'histogramme des fréquences de chaque paramètre.

Cette méthode est rapide et ergonomique. Elle permet de combiner des paramètres n'ayant pas de relation entre eux. Elle permet de produire de nombreuses représentations en très peu de temps. Un effort de structuration de la production est souhaitable sinon les représentations obtenues n'auront pas de valeur scientifique. On peut représenter des palettes où la surface de chaque couleur est sensible. Le regroupement des couleurs est envisagé. Il y a un inconvénient à rattacher les petites classes aux grandes. On perd alors en richesse d'information. Un travail de détail fait sur Madagascar montre une grande richesse de la représentation malgré la très faible résolution des données. Il est probable que ces données globales soient plus riches en information qu'on ne pouvait le prévoir.

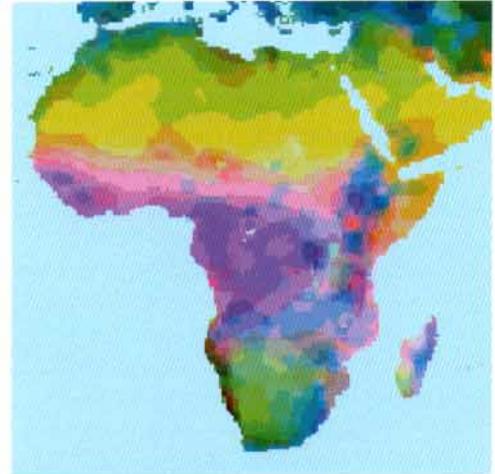
La figure 1 montre des couleurs très voisines de la carte synthétique du monde réalisée par GAUSSEN (1968). Les grandes zones sont disposées de la même manière que dans bon nombre de représentations bioclimatiques ou de cartographie de la végétation. La disposition des zones est dans une succession nord-sud, un effet de continentalité est observable, les parties est des limites étant plus au sud que leurs parties ouest. Les comparaisons se font actuellement visuellement. La superposition pixel à écart pixel par matrice de corrélation est prévue suite à une correction géométrique des représentations et une mise en concordance des légendes.

**2.** La représentation bioclimatique par segmentation manuelle et simulation d'augmentation de la pluviométrie montrée figure 2 fait apparaître une plus grande extension des zones violettes, de la zone équatoriale. La partie est de Madagascar est aussi soulignée. L'ensemble du continent conserve une allure normale.



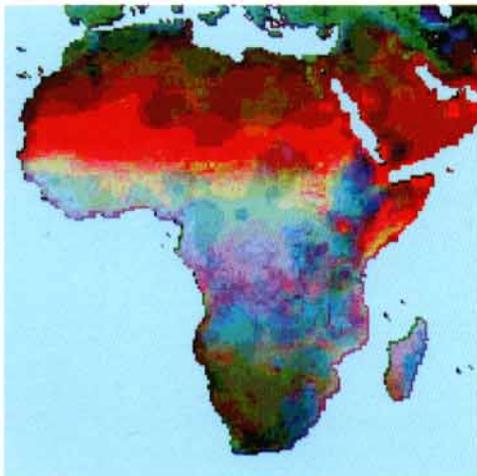
**Figure 1**

Représentation bioclimatique colorée de l'Afrique, à partir de la température annuelle moyenne, du rayonnement solaire incident annuel, de la pluviométrie annuelle. La segmentation est manuelle.



**Figure 2**

Représentation bioclimatique colorée de l'Afrique sur laquelle on a simulé une augmentation de la pluviométrie.



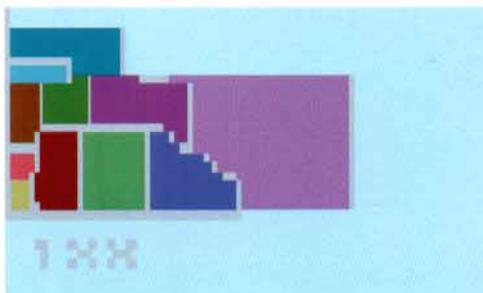
**Figure 3**

Représentation bioclimatique colorée de l'Afrique générée à partir de la température annuelle moyenne, d'un indice de végétation et de la pluviométrie annuelle. La segmentation est manuelle.



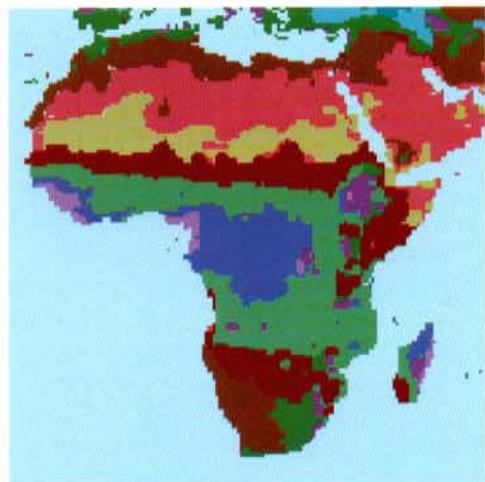
**Figure 4**

Histogramme bidimensionnel entre la pluviométrie annuelle et la température annuelle moyenne de l'Afrique. L'origine est en haut à gauche. La pluviométrie se trouve sur les abscisses et augmente vers la droite. La température est sur l'axe des ordonnées et augmente vers le bas du schéma.



**Figure 5**

Segmentation de l'histogramme bidimensionnel formé avec la pluviométrie annuelle et la température annuelle moyenne de l'Afrique. Il y a 10 classes.



**Figure 6**

Carte d'Afrique obtenue par segmentation non dirigée d'un histogramme bidimensionnel établi sur la température moyenne annuelle et la pluviométrie annuelle.

3. La représentation bioclimatique de l'Afrique en utilisant des limites bioclimatiques simplifiées n'a pas donné de résultats plus expressif que les cartes précédentes. Probablement parce que les données trouvées (BOX *in* PRENTICE, 1992) concernent le plus souvent des espèces. Les données concernant la tolérance écologique des formations végétales qui seraient utiles ici sont moins nombreuses encore.

4. Une représentation bioclimatique de l'Afrique intégrant pluviométrie annuelle, indice de végétation et température moyenne annuelle est montrée dans la figure 3. Il y a ici utilisation d'une donnée satellitaire. Le NDVI joue le rôle d'un troisième canal d'information. Il augmente la variabilité locale de la carte. Cette méthode mieux dirigée, par un choix judicieux de l'indice de végétation, devrait rapprocher la carte bioclimatique potentielle d'une carte de la végétation réelle.

5. Une représentation bioclimatique de l'Afrique à l'aide de la pluviométrie et de la température est montrée figure 6. Cet essai a été tenté car on constate que, le plus souvent, les formules climatiques contiennent un dénominateur qui se rapproche d'une fonction de la température. Il est intéressant de noter que l'histogramme bidimensionnel des données (figure 4) possède l'allure générale du diagramme réalisé par БУДЬКО (1974, p. 348). La carte obtenue par l'histogramme segmenté (figure 5), bien que simple, possède un réalisme correct. C'est un exemple de carte automatique. Elle peut être améliorée par un positionnement plus judicieux des limites de segmentation.

6. Des animations permettent de tenter des simulations :

- animation où les facteurs sont indépendants et varient un à la fois ;
- animation par variation indépendante des trois facteurs ;
- animation par variation liée des facteurs.

Ces animations, tout en produisant des variations réalistes montrent un simple continuum (les déplacements des couleurs et donc les zones cartographiées sont directement liées aux variations des paramètres). On a une variation progressive, continue des limites séparant toutes les zones.

Un aspect plus biologique est donc prévu. Il permet de gérer la position des bornes en fonction de la tolérance écologique des formations concernées. Une telle simulation devrait montrer le remplacement des formations végétales les unes par les autres en fonction des changements de paramètres bioclimatiques. On conçoit la difficulté de représenter de telles modifications dans une publication sur papier. Une solution de présentation assistée par ordinateur est en cours de réalisation.

## Conclusion

La méthode produit des documents assimilables à des cartes, elle peut s'appliquer à une grande variété de données. La signification des paramètres présentés ici (moyennes annuelles) n'est valable que pour une approche très globale, des approches plus locales faisant intervenir des facteurs supplémentaires. Des études limitées à trois facteurs amènent à remplacer les facteurs par ceux qui semblent significatifs au niveau de perception choisi.

Cette méthode s'intègre dans le domaine de l'information géographique. Elle combine plusieurs sources de données ainsi que des règles de représentation. Elle facilite la reproductibilité des travaux et retarde l'intervention de l'interprétation dans la réalisation cartographique. C'est une forme de cartographie automatique intégrant un des aspects des systèmes experts. Elle se rapprochera de la cartographie écologique en recevant progressivement des lois concernant la synécologie et l'autoécologie des milieux cartographiés. Son informatisation lui permet d'intégrer sans modification, des mesures notamment celles effectuées par télédétection satellitaire. Les cartes produites seront sans doute nouvelles mais le croisement avec des données cartographiques classiques devrait permettre de faire progresser la classification de la végétation. Enfin, cette méthode, susceptible de fonctionner à différentes échelles, pourrait faire apparaître l'intérêt d'études et de mesures plus détaillées, considérées à tort comme simplement descriptives. BERTIN n'avait-il pas suggéré en 1970, que l'avenir serait à celui qui, sans commettre la moindre erreur dans l'analyse des composantes de l'information et de leur transcription, saurait dans ce cadre étroit donner à ses images la plus grande efficacité et faire l'objet de comparaisons innombrables.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARLÈS C. - 1977 - Méthode analogique de cartographie de l'ensoleillement théorique journalier. *Bull. Ecol.* 8 (3) : 243-250.
- AUBRÉVILLE A. - 1956 - Conceptions modernes en bioclimatologie et classification des formations végétales. *Adansonia*, 5 (3) : 297-306.
- BERTIN J. - 1970 - La cartographie dans la civilisation de l'informatique. Internationales Jahrbuch für Kartographie, Kartographisches Inst. Bertelsmann, Gütersloh.
- BLASCO F. et AIZPURU M. - 1992 - Carte de la végétation potentielle de l'Afrique ; carte de la végétation réelle de l'Afrique. Documents internes, Institut de la carte internationale de la végétation, Toulouse, France.
- BUDYKO M.I. - 1974 - Climate and Life. Ed. D. H. Miller, Academic Press, N.Y., S. Francisco, London, 1 vol., 508 p.
- CARTER D.B. and MATHER J.R. - 1966 - Climatic Classification for Environmental Biology. Publ. in Climatology, vol. XIX, n° 4, 395 p., Ed. C.W. Thornthwaite associate. Lab. of Climatology, Elmer N.J. USA, 1 Map.
- CURÉ P. - 1943 - Les essais de représentations synthétiques des climats pour la géographie botanique. Documents pour les cartes des productions végétales, série Généralités, tome III, 54 p., Cartographie des limites écologiques, Toulouse, France.
- DANSEREAU P. - 1957 - Biogeography, an Ecological Perspective. 394 p., Ronald Press Company, N. Y., USA.
- EMANUEL W.R., SHUGART H.H. and STEVENSON M.P. - 1985 - Climatic change and the broad scale distribution of terrestrial complexes. *Climatic Change*, 7 : 29-43.
- EMBERGER L. - 1955 - Une classification biogéographique des climats. Recueil des travaux du laboratoire de Botanique, Géologie et Zoologie, Fasc. 7, pp. 3-43, université de Montpellier. France.
- GALLO K.P. - 1990 - Bi-weekly Global Vegetation Index computed from the NOAA Weekly AVHRR product; in "experimental calibrated vegetation index from NOAA AVHRR", 1985-1991, NGDC, Boulder CO., USA.
- GAUSSEN H. - 1947 - L'emploi des couleurs en cartographie. *C. R. Acad. Sci.*, 224 (1) : 450-452.
- GAUSSEN H. - 1968 - Article Végétation. *Encyclopedia Universalis*. 16 : 660-662.
- GUILLEMYN D.R. - 1993 - Traitement d'images de télédétection : réflexion sur une approche le rendant plus accessible. In Outils micro-informatiques et télédétection de l'évolution des milieux. Troisièmes journées scientifiques du réseau télédétection de l'UREF, 13-16 novembre 1990, Toulouse, France.
- HOLDRIDGE L.R. - 1967 - Life Zone Ecology, 1 vol., 207 p., Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica.
- KÜCHLER A.W. - 1963 - Vegetation Maps as Climatic Records. Biometeorology II, Proc. of the Third International Biometeorological Congress Held at Pau, France, 1-7 sept. 1963, pp. 953-964.
- LAUVEN F., I.C.I.V. - 1985 - Carte digitalisée de la végétation de l'Afrique, et notice sommaire destinée au système d'information géographique de la FAO, ICIV, Toulouse, France.
- LEEMANS R. - 1990 - Possible changes in natural vegetation patterns due to a global warming. Publ. n° 108 of the Biosphere Dynamics Project, Int. Inst. for Appl. Syst. analysis, Laxenburg, Austria.
- LEEMANS R. and CRAMER W.P. - 1992 - The IIASA Database for Mean Monthly Values of Temperature, Precipitation and Cloudiness on a Global Terrestrial Grid. Digital Raster Data, on a 30 minute Geographic (lat/long) 360 x 720 grid. In Global Ecosystems Database, Version 1.0: Disc A. Boulder, CO: NOAA National Geophysical Data Center, 36 single attribute spatial layers on CDROM, 15.6 MB., (first published in 1991).
- LEGATES D.R. and WILLMOTT C.J. - 1992 - Monthly Average Surface Air Temperature and Precipitation. Digital Raster Data on a 5-degree Geographic (lat/long) 360 x 720 grid. In Global Ecosystems Database, Version 1.0: Disc A. Boulder, CO: NOAA, National Geophysical Data Center, 48 plus 4 single attribute spatial layers on CD ROM, 47.2 MB., (first published in 1989).
- LEMÉE G. - 1967 - Précis de biogéographie. 358 p., 121 fig., Masson et Cie., Paris, France.
- MATTHEWS E. - 1992 - Global Vegetation, Land-Use and Seasonal Albedo. Digital Raster Data on a 1 degree Geographic (lat/long) 180 x 360 grid. In Global Ecosystems Database, Version 1.0: Disc A. Boulder, CO: NOAA National Geophysical Data Center, 6 independent single-attribute spatial layers on CD ROM, 1.6 MB., (first published in 1983).
- MEHER-HOMJI V.M., BAGNOULS F. - 1963 - Les bioclimats du monde, au 1/50 000 000, in : Les climats du sub-continent indien et leurs types analogues dans le monde. Meher-Homji V.M., Thèse, 1 vol., 254 p., 4 cartes, univ. de Toulouse, France.
- MUELLER-DOMBOIS D. - 1984 - Classification and Mapping of Plant Communities: a review with emphasis on tropical vegetation ecology. in The Role of Terrestrial Vegetation in the Global Carbon Cycle: measurement by remote sensing. pp. 21-65., G.M. WOODWELL Edit., John WILEY and Sons, N.Y., USA.
- NOAA-EPA-NGDC - 1992 - Global Ecosystems Database Project, CD ROM, Version 1.0: Disc A., User's Guide. National Geophysical Data Center, Boulder, CO., USA.
- PRENTICE C., CRAMER W., HARRISSON S.P., LEEMANS R., MONSERUD R.A. & SOLOMON A.M. - 1992 - A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *J. Biogeogr.*, 19: 117-134.
- TROCHAIN J.L. - 1957 - Accord Inter-africain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. (Yangambi), *Bull. Inst. Etudes Centrafricaines, N° 13-14* : 95-93.
- TROLL C., PAFFEN H. - 1963 - Seasonal Climates of the world. 1 map 1:54.000.000, in World Maps of Climatology, LANDSBERG H.E., LIPPMANN H., Paffen H. and Troll C., 28 p. 5 maps, Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg. Germany.
- WILSON M.F. and HENDERSON-SELLERS A. - 1985 - A global archive of Land Cover and Soil Data for use in General Circulation Climate Models. *J. Climatology*, 5: 119-143.



## SUR LA FLORE ET LA VÉGÉTATION DU MONT LOMA, SIERRA LEONE

P. JAEGER

25, quai Rouget de l'Isle. F-67000 Strasbourg, France.

**Résumé** : La chaîne du Loma se situe dans la partie NE du Sierra Leone, à l'extrémité W de la dorsale guinéenne. Orientée SSW - NNE, longue d'une trentaine de km, elle culmine au pic Bintumane à 1 924 m. Le sou-bassement granitique conditionne un relief, lourd et massif, de vastes pentes arrondies en ballon (konko).

L'opposition des versants est manifeste. Les versants W et SW soumis à la mousson sont le domaine de la forêt dense humide caducifoliée qui, en altitude, passe à la forêt montagnarde à *Parinari excelsa*. Sur le versant est, soumis à l'harmattan, la forêt est réduite à des lambeaux ménageant entre eux des couloirs herbeux permettant le passage des feux. La prairie couvre de vastes étendues en altitude : ravagée périodiquement par les feux, les orophytes y sont en régression alors que les planitiaires, favorisés, y prennent le dessus. Il en résulte une savanisation et une mise en péril de la flore primitive. Des mesures de protection s'imposent.

**Mots-clés** : Forêt dense humide caducifoliée, forêt de montagne, *Parinari excelsa*, savanisation, protection, monts Loma (Sierra Leone).

**Abstract**: The Loma mountains stand in the North-East part of the Sierra Leone, at the Western end of the Guinean Height. They are oriented SSW-NNE, have a length of thirty kilometers and reach their highest point with Bintumane Peak, at 1 924 m. The granite bedrock produces a heavy and massive relief and immense balloonlike slopes (konko).

The opposition between the two sides is obvious. The Western and SW slope, exposed to the monsoon is covered with a high and deciduous forest which, in altitude, changes into a mountain forest, with *Parinari excelsa*. On the Eastern slope, exposed to the harmattan wind, the forest is reduced to fragments, separated by herbaceous tracks exposed to fire. In altitude, the mountain grassland covers huge areas. Periodically devastated by fires, the orophytes are regressing, to the advantage of savannah species which become predominant. The result is a savanisation, and primitive flora is jeopardized. Protection measures are imperative and urgent.

**Keywords**: High deciduous forest, mountain forest, *Parinari excelsa*, savanisation, protection, monts Loma (Sierra Leone).



## Introduction

A environ 250 km de la côte du golfe de Guinée et parallèlement à elle, une ligne de hauts reliefs s'étire d'une façon continue depuis les contreforts orientaux du Fouta Djallon jusqu'aux montagnes de Man en Côte d'Ivoire, soit une distance de 350 à 400 km (fig.1). Il s'agit de la dorsale Loma-Man ou dorsale guinéenne, formée d'une succession de plateaux et de massifs sans direction orographique prédominante où « *au premier abord l'observateur ressent une impression de confusion et de désordre* » (46). Cette chaîne, qui s'inscrit en totalité à l'intérieur du bouclier libérien d'âge précambrien, culmine en Sierra Leone au Pic Bintumane à 1 924 m <sup>(1)</sup>. Parmi les divers massifs qui la jalonnent, le Nimba, à cheval sur la Guinée, la Côte d'Ivoire et le Libéria, culmine au mont Richard-Molard à 1 752 m ; il fut, dès 1952, l'objet d'une étude remarquable de la part de R. SCHNELL (59).

En raison de l'inclinaison NW-SE de l'axe de la dorsale, ses deux extrémités se trouvent décalées quant à la latitude. Alors que le Loma s'étire entre 9° 00' et 9° 17' N, la localité de Man se trouve à 7° 24' N. Il en résulte, en direction SE, un gradient de pluviosité croissante. De plus, alors que le Loma et le Fo-Simandou se situent au nord de la limite actuelle de la forêt dense, le Ziam, le Nimba et le massif des Dans se placent au sud de cette limite, en région forestière (fig. 2).

## Le modelé

Orientée SSW-NNE, parallèlement par rapport au Nimba et au Fon-Simandou (fig. 3), la chaîne du Loma est longue d'une trentaine de kilomètres et large, dans sa partie septentrionale, de 18 à 20 km. Contrairement au Nimba, constitué essentiellement de schistes et quartzites redressés, le Loma, quelques venues doléritiques mises à part, est d'une ossature essentiellement granitique. Aussi, son relief, par sa silhouette lourde et massive, par ses hautes pentes arrondies en ballons (konko), s'avère-t-il particulièrement propice au développement de ces vastes étendues herbeuses qui constituent la prairie d'altitude. Le massif du Loma comprend quatre blocs montagneux alignés N-S, séparés les uns des autres par des cassures souvent drainées par des cours d'eau torrentiels. (fig. 4)

Le bloc septentrional, de beaucoup le plus élevé et le plus massif, est constitué principalement par le pic Bintumane, une puissante pyramide à quatre faces d'où essaiment des torrents : le Denkali, le Sonfon, le Néyi et le Kongbundu (fig. 5). L'entaille, drainée en sens inverse par ces deux derniers, constitue la limite sud du bloc.

En direction méridienne, un vaste plateau d'allure quadrangulaire (5 à 6 sur 4 à 5 km) y fait suite, doucement incliné vers le sud et défendu à l'est comme à l'ouest par des pentes abruptes ; il est drainé dans le sens N-S par une série de ruisselets, grossièrement parallèles entre eux, dont le Miramira est le plus proche du bord oriental. Le plateau est le domaine d'élection de la prairie d'altitude.

La région la plus accidentée du massif lui fait suite ; là se dressent divers hauts sommets granitiques (fig. 6) qui émergent largement du couvert forestier, tels le Da-Oulen (1 470 m), le Serelen-Konko (1 480 m), le Sarabaldou (1 330 m).

Enfin, le massif s'achève au sud, au-delà de la profonde entaille du Wuliko, par un haut plateau orienté SW-NE qui, vers son extrémité occidentale, est dominé par la coupole granitique du Peran-Koko (860 m).

---

(1) Valeur obtenue à la suite de neuf lectures du point d'ébullition de l'eau bidistillée, effectuées à plusieurs jours d'intervalle, en octobre-novembre 1944, au sommet même du pic Bintumane qui, de ce fait, est le sommet le plus élevé de l'Afrique occidentale à l'ouest de la chaîne camerounaise.

## Le peuplement humain

Le massif du Loma est, du moins à l'heure actuelle, complètement inhabité ; villages et hameaux s'égrènent à la périphérie de la montagne en pays de piedmont. Tout au plus, l'homme se contente-il parfois de cultiver quelques basses pentes jusqu'à 700 ou 800 m, tandis que quelques rares chasseurs ou récolteurs de miel sillonnent la montagne.

Par crainte des esprits - mais en réalité rebuté par les rigueurs du climat montagnard particulièrement inhospitalier en saison pluvieuse -, l'homme a refusé de s'installer en altitude où les riches alpages du plateau auraient cependant fourni à ses troupeaux une nourriture substantielle. Néanmoins des vestiges de villages disparus parlent en faveur d'une ancienne présence humaine ; traqué par ses ennemis, l'homme a dû, jadis, chercher refuge en montagne. Ainsi, non loin de Kimadugu, en pleine façade septentrionale, le tracé d'anciennes pistes et la présence d'un tapis végétal profondément modifié permettent de situer l'emplacement d'une ancienne agglomération humaine. Au sein de la forêt primitive, une enclave, peuplée de robustes fromagers, de rosettes d'ananas, de citronniers - et surtout la présence de bambous géants (*Bambusa vulgaris*) inconnus dans la région - attirent l'attention, d'autant plus que les chaumes de la Poacée, hauts de 15 à 20 m et mesurant jusqu'à 10 cm de diamètre à la base, sont, à l'heure actuelle encore, l'objet d'une exploitation intense de la part des habitants de la plaine voisine.

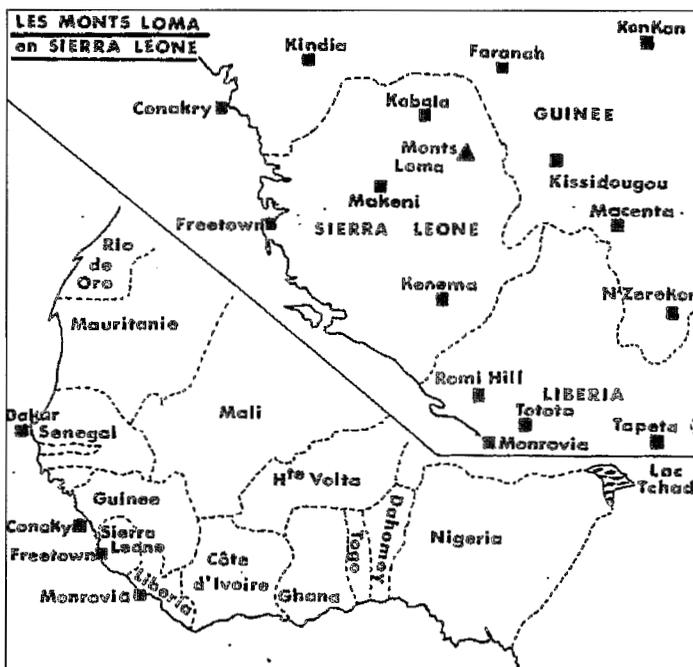


Figure 1

Les monts Loma (Sierra Leone) dans le cadre géographique ouest-africain.

puissants contreforts ailés, se remarquent vers l'extrémité S du massif sur les basses pentes du Peran Konko, dans un milieu rendu chaotique par de volumineux blocs granitiques ; cette Sterculiacée est associée à *Terminalia superba*, *Cola maclaudi* et *Milicia excelsa*.

Il en va différemment du versant E balayé par l'harmattan, ce vent chaud et sec qui, de novembre à avril, vient le battre de plein fouet, particulièrement le secteur N-E, le plus élevé du massif. Là, le couvert forestier a été disloqué en lambeaux d'étendue variable, séparés les uns des autres par des couloirs herbeux plus ou moins larges, autant de voies de pénétration des feux de brousse montant

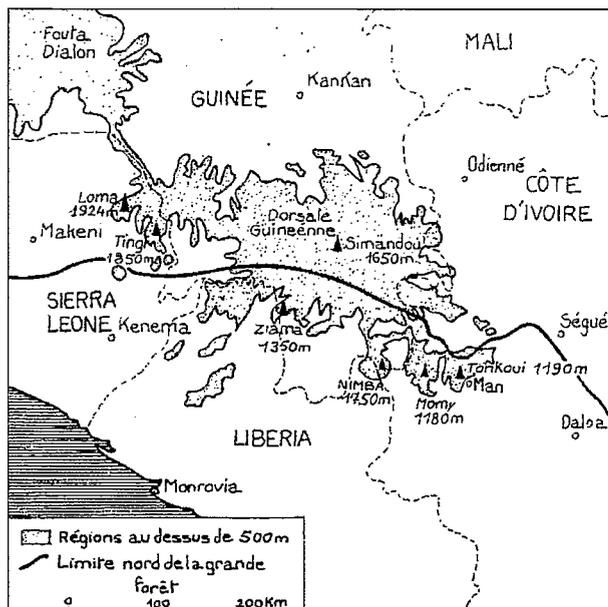
## Le tapis végétal

### La forêt dense

Connaissant l'orientation du massif et, en conséquence, son exposition aux vents dominants que sont la mousson et l'harmattan, on peut s'attendre à voir la forêt couvrir l'ensemble des versants W et S-W. C'est là que la forêt dense humide caducifoliée possède son extension la plus vaste et, parmi ses nombreuses variantes, citons la forêt à Méliacées et Sapotacées, particulièrement développée sur le versant W entre 600 et 800 m.

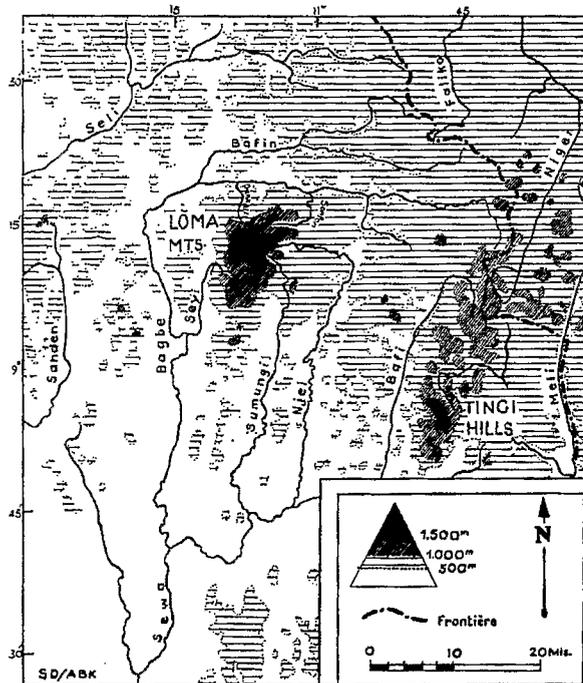
Très disséminé à l'intérieur du massif, le samba, *Triplochiton scleroxylon*, une Sterculiacée, forme aux extrémités N-S des peuplements peu étendus mais nettement circonscrits. Des exemplaires spectaculaires, hauts de 30-40 m et soutenus à leur base par de

de la base jusqu'au sommet de la montagne. Ils sont occupés, suivant l'altitude, par la savane guinéenne à *Mana*, la savane submontagnarde à *Kotschya lutea* ou par la prairie d'altitude.



**Figure 2**

Situation géographique de la dorsale guinéenne avec indications des principaux sommets et de la limite nord de la forêt dense (d'après R. Roy, modifié).



**Figure 3**

Emplacement géographique des monts Loma, Sierra Leone (d'après S. DAVEAU, modifié).

### La forêt montagnarde

Entre 1 000 m et 1 200 m, on passe imperceptiblement de la forêt dense humide caducifoliée des basses pentes à la forêt montagnarde à *Parinari excelsa*, une Chrysobalanacée. La forêt montagnarde se présente sous la forme de véritables galeries forestières d'altitude, localisées dans le thalweg humide des vallées et des ravins. Disposées en éventail, elles escaladent les pentes herbeuses les plus raides pour finalement disparaître dans la prairie d'altitude avant d'avoir atteint les sommets.

Par leur structure et leur composition floristique, les galeries forestières d'altitude du Loma s'apparentent étroitement à celles que R. SCHNELL nous a fait connaître du Nimba. Ce sont des forêts multistrates où, dans la strate arborescente supérieure, le *Parinari* est largement dominant : surchargé d'épiphytes, il se distingue à ses vastes couronnes hémisphériques qui confèrent à la voûte une allure moutonnante déjà remarquée par TROLL dans l'Est africain, dans les monts Ulugun : « Immergrüne Kugel Schirmbaume ».

Là, viennent fleurir et fructifier des lianes comme *Leptoderris brachyptera* (Papilionacées), *Securidaca welwitschii* (Polygalacées) et *Baiassa leonensis* (Apocynacées). À ce niveau, peu de ligneux s'associent au *Parinari* ; citons *Syzygium staudtii* (Myrtacée), *Polyscias ferruginea* (Araliacée) et *Ficus saussureana* (Moracée). Alors que ces deux derniers perdent, pour peu de temps, leurs feuilles en saison sèche, le *Parinari* et la Myrtacée se distinguent par leur feuillage persistant, ce qui peut surprendre quand on sait l'impétuosité du souffle de l'harmattan.

Au-dessous de la voûte de verdure formée par les couronnes du *Parinari*, s'étalent les strates arborescentes moyenne et inférieure, hautes de 5 à 15 m. Pauvres en espèces comme la précédente, elles se distinguent par l'absence d'espèces dominantes et par l'importance moindre des épiphytes.

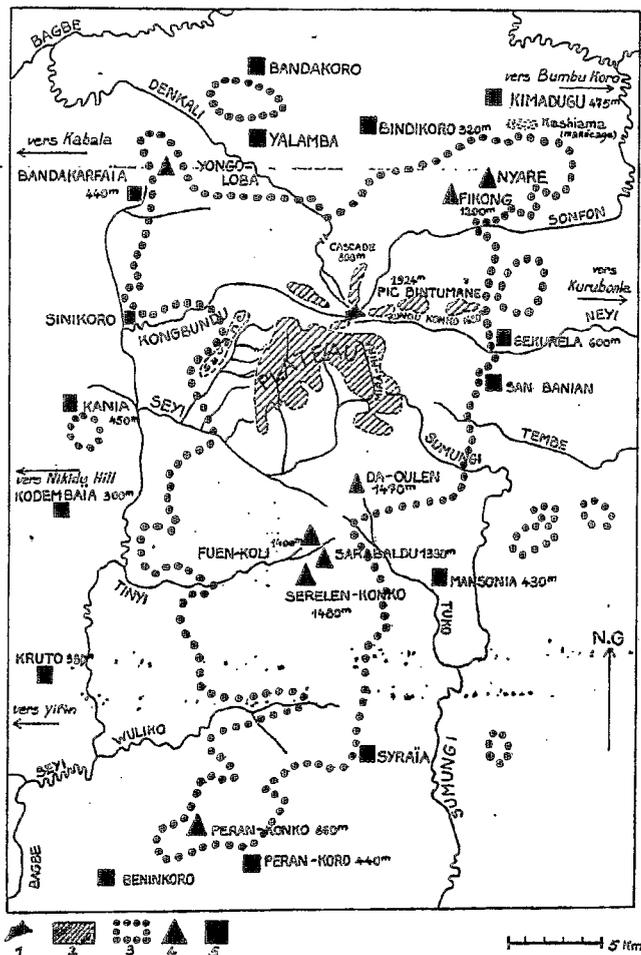


Figure 4

Le massif des monts Loma (dessin semi-shématique d'après S. DAVEAU, modifié). 1. Pic Bintumane. 2. Eperons du pic Bintumane. 3. Limite du massif. 4. Sommets. 5. Villages.

emplacements où l'ombre est moins épaisse, on voit s'installer une strate herbacée constituée essentiellement par une Graminée aux chaumes couchés-ascendants prenant racine aux nœuds, *Oplismenus hirtellus*, des herbacées comme *Malaxis maclaudii*, une Orchidée grégaire, humicole, sciaphile, aux fleurs épanouies en saison pluvieuse, et *Mikaniopsis tedlei*, une Composée sarmenteuse peu connue dans l'Ouest africain.

### La prairie d'altitude

C'est une nappe herbacée essentiellement composée de Graminées, qui couvre la presque totalité du plateau ; de là, elle s'étend aux pentes du pic Bintumane et, vers le sud, à celles des versants des dômes granitiques exposés au vent d'est. Périodiquement, dès le début de la saison sèche (novembre-décembre), elle devient la proie des feux de brousse. La prairie d'altitude du Loma, où 248 espèces, sous-espèces ou variétés ont pu être dénombrées, s'avère d'une véritable complexité à la fois pour la composition floristique et l'origine des taxons. Comme celui du Nimba (63), le peuplement végétal de l'étage culminant du Loma se distingue par une remarquable dualité : aux orophytes, inféodés aux massifs montagneux, s'oppose un lot d'espèces banales, originaires des pays de piedmont, les planitiaires.

Parmi les espèces les plus représentatives de cette strate, citons *Ochna membranacea*, un petit arbre montagnard fréquent dans le sous-bois des forêts montagnardes de la dorsale mais qui se retrouve ailleurs : Bénin, Togo, République centrafricaine, Congo. Il est remarquable par son tronc couleur cannelle dont le rhytidome s'exfolie en plaques à l'exemple du platane et du goyavier. R. SCHNELL s'est servi de ce taxon pour nommer l'association des forêts montagnardes du Nimba *Parinarieto-Ochnetum membranacea*.

Toujours verte, haute de 1 à 4 m, la strate buissonnante et arbustive, au degré de recouvrement faible, forme un sous-bois clair où l'on circule sans entrave ; elle comporte une série d'espèces parmi lesquelles les Rubiacées se signalent par leur abondance. Ce sont essentiellement des représentants de la tribu des Psychotriées dont la systématique, fort embrouillée, a été mise au clair par R. SCHNELL.

La strate herbacée est pratiquement inexistante : le sol nu peut affleurer sur des étendues souvent appréciables. En saison sèche, il est souvent masqué par une lisière, d'ailleurs peu épaisse, de feuilles mortes mêlées à des débris divers - bois mort, brindilles. Cependant aux

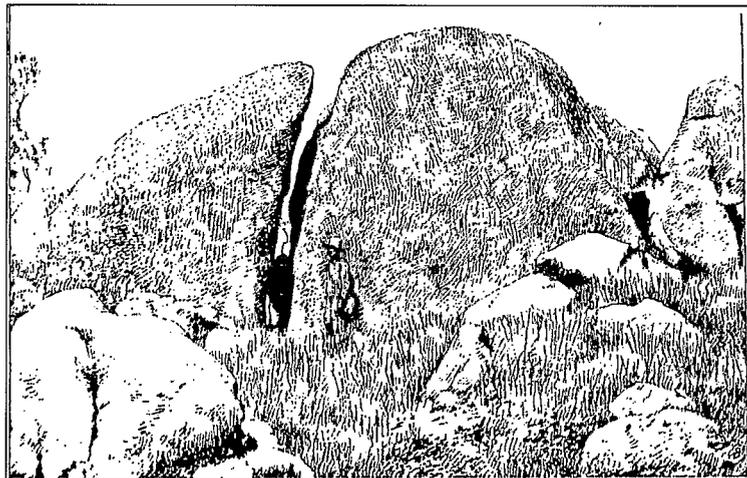


**Figure 5**

Vue prise du versant S.W. du pic Bintumane sur la tête de vallée du Kongbundu, se dirigeant vers l'ouest, en direction du Sini Koro. A gauche : extrémité N.W. du plateau (dess. J.G. ADAM, oct. 1944).

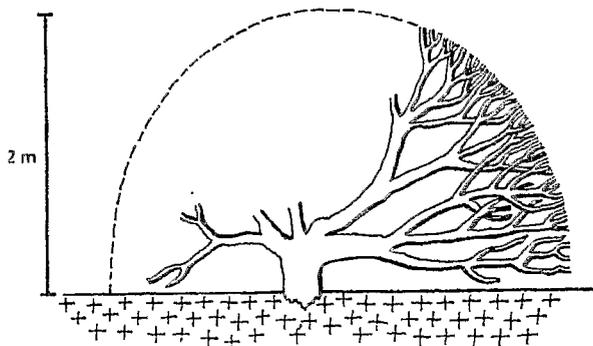
mètres de là. Les espèces endémiques appartenant en propre au Loma sont au nombre réduit de neuf. Ce chiffre, apparemment très faible, risque de varier, en plus comme en moins, au hasard des récoltes. Ces espèces sont : *Afrotrilepis jaegeri* J. Raynal (Fig. 8), *Digitaria phaetricha* var. *patens* W.D. Clayton, *Dissotis sessilis* Hutch. ex Brenan & Keay, *Gladiolus leonensis* W. Marais, *Ledermaniella jaegeri* C. Cusset (Fig. 10), *Loudetia jaegeriana* A. Camus (Fig. 9), *Loxodera strigosa* (Gledhill) W.D. Clayton, *Schizachyrium minutum* Gledhill (= *S. brevifolium*), *Scleria monticola* Napper. *Dissotis sessilis* mis à part, les endémiques du Loma sont toutes des herbacées. Les Monocotylédones sont prédominantes (7 sur 9) et près de la moitié sont des Graminées.

Ces endémiques se distinguent aussi entre elles par leurs exigences écologiques. Si *Loxodera strigosa* et *Scleria monticola* sont des prairiales typiques, la vocation saxicole de *Afrotrilepis jaegeri* ne saurait être mise en doute. *Gladiolus leonensis* a été observée sur la tourbe édiflée par *Afrotrilepis pilosa* et les affinités de *Schizachyrium minutum* pour les sols marécageux et tourbeux semblent manifestes au même titre que celles de *Ledermaniella jaegeri* pour les eaux agitées et oxygénées des cascades et cascadelles. *Dissotis sessilis*, par contre, jalonne les ruisselets dévalant les pentes herbeuses du pic Bintumane et *Loudetia jaegeriana* s'installe sur les mousses accrochées aux parois rocheuses des dômes granitiques. Peu nombreux sont les orophytes endémiques de l'Ouest africain dont l'aire s'étend du Fouta Djallon aux massifs camerounais et parfois même au-delà (Gabon). En raison du cachet étrange que ses touradons impriment au paysage, citons *Afrotrilepis pilosa*, une cypéracée saxicole et héliophile.



**Figure 6**

Blocs granitiques fracturés de part en part. Prairie d'altitude vers 1 600 m. Monts Loma (K. WATRÉ dessin d'après photo P. JAEGER).



**Figure 7**

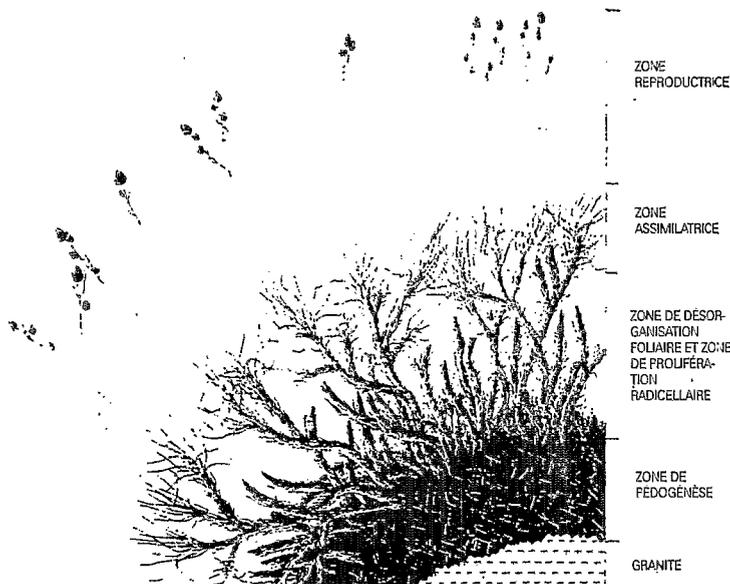
Dessin schématique d'un pied isolé de *Dissotis leonensis* Hutch & Dalz. (Mélastomatacées). Observé sur la crête du Da-Oulen (monts Loma) vers 1 470 m en novembre 1944. Remarquer la conformation de l'appareil aérien en boucle hémisphérique, posée à même la dalle granitique.

*Drosera pilosa*, *Euphorbia depauperata*, *Gynura miniata*, *Helichrysum mehovianum*. Un cas comparable se retrouve dans le domaine de la faune orophile : *Nectophrynoide occidentalis* Angel, batracien vivipare découvert par M. LAMOTTE sur les crêtes du Nimba, se rattache à des formes qui vivent sur les sommets est-africains (monts Usambara et Uluguru). Il n'a pas été observé au Loma.

### Les planitiaires

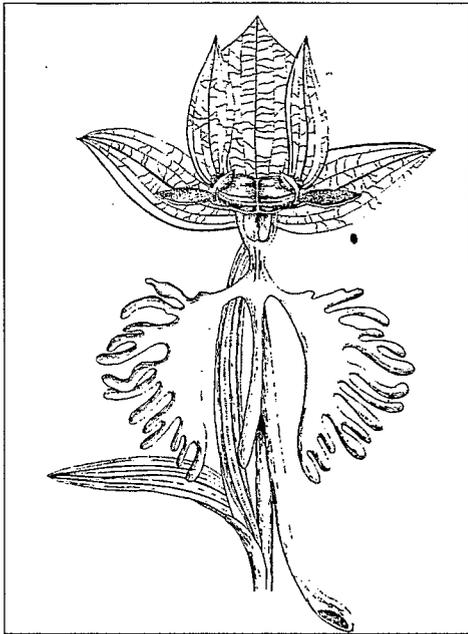
Un cortège d'herbacées, essentiellement des graminées, hautes de 1,50 à 1,75 m, qui mérite attention et dont la pénétration en montagne est incontestablement l'œuvre des feux. En prairie d'altitude du Loma, ces plantes occupent de vastes étendues sur sols profonds, non concrétionnés, à texture sableuse et à vocation indéniablement forestière. Ce sont des espèces connues des savanes de piedmont, à aire de répartition généralement très vaste (Afrique tropicale).

Citons, entre autres : *Andropogon gayanus*, *A. schirensis*, *Hyparrhenia diplandra*, *H. rufa*, *Loudetia kagerensis*, *Panicum praealtum*. Il semble qu'il en soit de même des Cypéracées de la prairie altimontaine dont plus de la moitié (17 sur 31) couvrent des aires très vastes dans les savanes de l'Afrique tropicale et australe : *Ascolepis protea*, *Bulbostylis oritrephe*, *Cyperus angolensis*, *Fuirena stricta*, *Fimbristylis schweinfurthiana*. Les orophytes, sans être absents, ont en grande partie succombé dans la lutte contre la poussée envahissante de ces herbacées très compétitives, et grandement favorisées dans leur progression par la vague ignée.



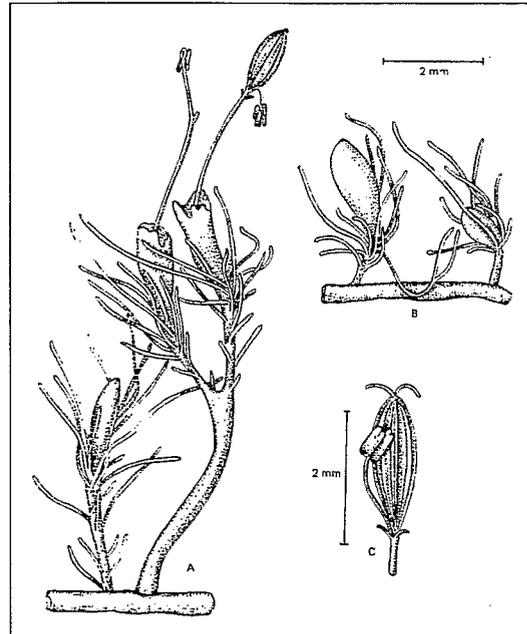
**Figure 8**

*Afrotrilepis jaegeri* J. RAYNAL (Cypéracées). Orophyte saxicole endémique des monts Loma-Tingi ; coupe semi-schématique à travers une motte montrant la spécialisation de diverses zones disposées concentriquement. Herbarier P. JAEGER (dessin K. VATRE).



**Figure 9**

*Habeneria jaegeri* Summerh. (Orchidacées). Fleur vue de face montrant le labelle lacinié-pectiné ; fleurit en saison pluvieuse en prairie d'altitude ; endémique (Loma, Fon). Herbar P. JAEGER 976 (dessin K. WATRÉ).



**Figure 10**

*Ledermanniella jaegeri* Cusset (Podostemonacées). A - à gauche : individu jeune ; à droite : individu en fleurs. B - individu avec boutons floraux. C - fleur.

## Origine de la prairie montagnarde

À propos du Nimba, R. SCHNELL déclare « qu'une origine naturelle de la prairie des crêtes ne nous paraît pas devoir être envisagée ». De même, pour le Loma, on peut penser que la prairie montagnarde, au même titre que la savane de piedmont, n'est pas une formation climacique mais un paraclimax lié aux feux. Localisée dans l'étage culminant du massif, cette prairie s'est substituée imperceptiblement à une forêt climacique primaire, interrompue par des clairières, parsemée d'orophytes, mais très fragile et incapable de résister aux feux. C'est le cas du bush montagnard à *Dissotis leonensis* (fig. 7) dont il ne subsiste plus au Loma que quelques lambeaux résiduels, la nappe herbacée ayant pris le dessus grâce au déferlement périodique des feux.

## Conclusion

Le massif du Loma, isolé en pays de savane au-delà des limites actuelles du bloc forestier guinéo-occidental, est exposé à une savanisation dont la rapidité et l'ampleur sont commandées en grande partie par les actions anthropiques. L'intensification des feux, encore attisée par le souffle de l'harmattan, favorise l'irruption en altitude de tout un cortège herbacé, surtout graminéen, originaire des savanes de piedmont. Ces plantes envahissantes et très compétitives risquent fort de mettre en péril la flore orophile déjà ancienne et d'effacer ainsi les derniers vestiges d'une documentation susceptible de nous renseigner sur l'histoire du peuplement végétal de ce massif.

Aussi, alertée par la menace d'une disparition proche de tout un patrimoine floristique, l'association internationale de Phytosociologie, réunie en mars 1972 à Rinteln (Allemagne occidentale), sous la haute présidence du professeur R. TÜXEN a proposé, à l'unanimité des 150 membres présents appartenant à 17 nations, que le massif des monts Loma soit déclaré « Réserve intégrale » de toute urgence. Ainsi serait conservé aux générations futures un haut lieu, remarquable par son immense intérêt scientifique, mais aussi par ses paysages ; l'un des joyaux les plus prestigieux de l'Ouest africain.



## BIBLIOGRAPHIE

- ADAM, J.G. - 1958 - Éléments pour l'étude de la végétation des hauts plateaux du Fouta Djallon (secteur des Timbis), Gouv. Gén. AOF, Sc. Econom. Bureau des sols pp. 1-80.
- ADAM, J.G. - 1971 - Flore descriptive des monts Nimba (Côte d'Ivoire, Guinée, Libéria). 6 tomes, Edit. Muséum d'hist. nat. Paris et CNRS 20 (1971), 22(1971), 24(1975), 25(1975).
- ADJANOHOUN, E. - 1963 - Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte-d'Ivoire centrale. Thèse fac. sciences Paris.
- AKÉ-ASSI, L. - 1963 - Étude floristique de la Côte d'Ivoire. Encyclopédie biologique LXI. P. Lechevalier Paris.
- ALSTON, A.H.G. - 1959 - The ferns and fern-allies of West Tropical Africa. Suppl. to 2<sup>nd</sup> edit. F.W.T.A. Millbank, London.
- AUBRÉVILLE, A. - 1949 - Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale. Soc. d'Et. géographiques, maritimes et coloniales, Paris.
- AUBRÉVILLE, A. - 1949 - Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale, Larose, Paris. Soc. d'Et. géographiques, maritimes et coloniales, Paris.
- AUBRÉVILLE, A. - 1959 — La flore forestière de la Côte-d'Ivoire. 3 vol. 2<sup>e</sup> éd. Nogent-sur-Marne.
- AUBRÉVILLE, A. - 1962 - Savanisation tropicale et glaciations quaternaires, *Adansonia*, sér. 2,2 : 16-84.
- AUBRÉVILLE, A. - 1975 — Essais sur l'origine et l'histoire des flores tropicales africaines. *Adansonia*, sér.2,15 ; 31-56.
- BERHAUT, J. - 1971 - Flore illustrée du Sénégal. Gouvernement du Sénégal, Dakar.
- CAMUS, A. - 1954 - Graminées nouvelles du mont Loma (Sierra Leone). *Journal d'Agric. tropicale et de Bot. appl.* 5-6, 1 : 210-213.
- CHEVALIER, A. - 1909 - Les tourbières de rochers de l'Afrique tropicale. *C.R.AC.Sc., Paris* 149:134-136.
- CHEVALIER, A. - 1909 - Les Hauts Plateaux du Fouta-Djallon. *Annales Géographie* XVIII, 253-261.
- CHEVALIER, A. - 1909 - Les massifs montagneux du Nord-Ouest de la Côte-d'Ivoire. *Bull. de la Soc. de Géographie* . 20 :209-224.
- CHEVALIER, A. - 1909 - L'extension et la régression de la forêt vierge de l'Afrique tropicale. *C.R. AC. Sc. Paris*, 149 : 458-461.
- CHEVALIER, A. - 1928 - Le peuplement végétal des montagnes de l'Ouest africain. *Mém. Soc. Biogéographique*, Paris, 2 :221-229.
- CHEVALIER, A. - 1928 - Sur l'origine des campos brésiliens et sur le rôle des *Imperata* dans la substitution des savanes aux forêts tropicales. *C.R.A.C. Sc.*, 187 : 997.
- CHEVALIER, A. - 1929 - Sur la dégradation des sols tropicaux causés par les feux de brousse et sur les formations végétales régressives qui en sont la conséquence. *C.R.Ac.Sc.*,188 : 84.
- CHEVALIER, A. - 1933 - Deux Cypéracées arbustiformes remarquables de l'Ouest africain. *La terre et la vie*, 3 : 132.
- CHEVALIER, A. - 1933 - Le territoire géobotanique de l'Afrique tropicale nord-occidentale et ses subdivisions. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 80 : 4-26.
- CHEVALIER, A. - 1933-34 - Étude sur les prairies de l'Ouest africain. *Rev. Bot. Appl.* 13 (148) : 845-892 ; 14(149) : 17-48, 109-137.
- COLE, N.H.A. - 1967 - Ecology of the montane community at the tingi Hills in Sierra Leone. *Bull IFAN*. 29 : 904-924.
- DAVEAU, S. - 1971 - Les monts Loma dans la dorsale guinéenne. In : Le massif des monts Loma (Sierra Leone). *Mém. IFAN* Dakar, 86 :13-23.
- ENGL. A. - 1891 - Uber die Hochgebirgsflora des tropischen Africa. Abhandl. d. Königl. Akad. d. Wissenschaften. Physikal. - mathem. Classe, Berlin, : 1-461.
- GLEDHILL, D. - 1967 - On the taxonomy of Tripogon in West Africa. *Bol. Soc. Brot. sér/2,41* : 165-166.
- GODARD, A. - 1977 - Pays et paysages du granite. Presses universitaires de France.
- HEDBERG, I. & HEDBERG, O. - 1979 - Tropical alpine life forms of vascular plants. *Oikos* 33 : 297-307.
- HUMBERT, H. - 1931 - Types de végétation primaire et secondaire en Afrique équatoriale. C.R. congrès internat. Géographie, Paris, cité d'après R. SCHNELL.
- HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J.M. - 1954 - Flora of West Tropical Africa. 2<sup>nd</sup> ed. by R.W.J. Keay, Millbank - London S.W.
- JACQUES-FÉLIX, H. - 1947 - Le genre *Mesanthemum*. *Bull soc. Bot. France*, 94 : 143-151.
- JACQUES-FÉLIX, H. - 1950 - Notes sur les Graminées d'Afrique tropicale . *Rev. Bot. Appl.* 30 : 418-424.
- JACQUES-FÉLIX, H. - 1955 - Mélastomatacées. In : Icones Plantarum Africanarum 3. IFAN-Dakar.
- JACQUES-FÉLIX, H. - 1961 - Caractères des prairies d'altitude en A.O. *J. Agric. Trop. Bot. Appl.* 8 ; 6-7 : 229-235.
- JACQUES-FÉLIX, H. - 1962 - Les graminées d'Afrique tropicale. I. Généralités, classification, description des genres. IRAT, Paris.
- JAEGER, P. - 1966 - La prairie d'altitude des monts Loma (Sierra Leone). Distribution et structure. *C.R.Ac. Sc. Paris* 263 : 1089-1091.

- JAEGER, P. - 1971 - Le massif des monts Loma (Sierra Leone). Observations climatologiques, fasc. 1-4. Mém. IFAN : 74 -112.
- JAEGER, P. - 1971 - Étude sur l'écologie et la signification phytogéographique de l'*Afrotrilepis jaegeri* J. Raynal, Cypéracée saxicole endémique des monts Loma (Sierra Leone). *Mitt. Bot. Staatsamml. München* 10 : 618-621.
- JAEGER, P. - 1979 - La forêt montagnarde des monts Loma en Sierra Leone. *Documents phytosociologiques* Lille N.S. 4 : 487-509.
- JAEGER, P. et ADAM, J.G. - 1980 - Recensement des végétaux vasculaires des monts Loma (Sierra Leone) et ses pays de pied-mont. *Boissiera* 32 et 33 : 698 p.
- JAEGER, P. et ADAM, J.G. - 1981 - La prairie montagnarde des monts Loma (Sierra Leone). *Bol. Soc. Broteriana* Vol. L III (2<sup>e</sup> ser.) : 1341-1396.
- JAEGER, P. HALLÉ, N. ADAM, J.G. - 1968 - Contribution à l'étude des Orchidacées des monts Loma (Sierra Leone). *Adansonia*, sér. 2, 8 (3) : 265-310.
- JAEGER, P., LAMOTTE, M., ROY R. - 1966 - Les richesses floristiques et faunistiques des monts Loma (Sierra Leone). Urgence de leur protection intégrale. *Bull. IFAN* 28/3 : 1149-1190.
- LEBRUN, J.P. - 1958 - Les Orophytes africains Conférence internat. des Africanistes Occidentaux. (CIAO, 6<sup>e</sup> sess. San Tomé) 1956, vol. 3. : 121-131. Atica (Portugal).
- LEBRUN, J.P. et STORK, A.L. - 1997 - Index 1935-1976 des cartes de répartition des plantes vasculaires d'Afrique. Conservatoire botanique, Genève.
- LECLERC, J.CH. - 1955 - Les traits généraux du relief de la dorsale guinéenne. In : La chaîne du Nimba. Essai géographique. *Mémoires IFAN* 43 : 247-268. (Dakar).
- LEMÉE, G. - 1967 - Précis de biogéographie. Masson, Paris.
- MALEY, J. et LIVINGSTONE, D.A. - 1983 - Extension d'un élément montagnard dans le Sud du Ghana au Pléistocène supérieur et à l'Holocène inférieur ; premières données polliniques. *C.R.Ac.*, 296 : 761.
- MANGENOT, G. - 1955 - Étude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. *Etudes éburnéennes* 4: 5-61.
- MENANT, J.C. - 1983 - The vegetation of African savannas. *Tropical Savannas*: 109-149.
- MIÈGE, J., 1955 - Les savanes et les forêts claires de la Côte-d'Ivoire. *Etudes éburnéennes* 4 : 62-81.
- MONOD, TH. - 1957 - Les grandes divisions chronologiques de l'Afrique (CSA). CCTA Publi. n° 28 Londres, 24 : 1-147.
- MORTON, J.K. - 1961 - The upland floras of West Africa. Their composition, distribution and significance in relation to climate changes. C.R. IV<sup>e</sup> réunion AETFAT. Lisboa : 391-409.
- POTIER de la VARDE, R. - 1948 - Contribution à la flore bryologique de Sierra Leone. *Rev. Bryologique et Lichénolog.* 17, fasc. 1-4 : 16-23.
- RAYNAL, J. - 1963 - Notes cypérologiques I. *Afrotrilepis*, nouveau genre africain. *Adansonia*, sér. 2,3 : 250-265.
- SCAËTTA, H. - 1941 - Les prairies pyrophiles de l'Afrique-Occidentale Française. Les clairières à Graminées de la forêt sèche tropicale. *Rev. Bot. appl. et Agronomie tropic.* 21 : 221-240.
- SCHNELL, R. - 1948 - Note sur la flore montagnarde de l'Ouest africain. *C.R.Ac. Sc. Paris*, 227 : 566-568.
- SCHNELL, R. - 1951 - Végétation et flore des monts Nimba. *Vegetatio*. III (fasc. 6 : 350-406.
- SCHNELL, R. - 1952 - Végétation et flore de la région montagneuse du Nimba. *Mém. IFAN*, Dakar. 22 : 1-604, 42 fig. 50 photos.
- SCHNELL, R. - 1953 - *Icones plantarum africanarum*. Fasc. I ; II ; V ; IFAN-DAKAR.
- SCHNELL, R. - 1957 - Remarques sur les forêts des montagnes ouest-africaines (Guinée et Côte d'Ivoire) et leur individualisation floristique. *Bull. Jard. Bot. Bruxelles* 27: 279-287.
- SCHNELL, R. - 1957 - Notes sur les Psychotriées (Rubiacées) de l'Ouest africain. Dakar, *Mém. IFAN* 50 : 53-93.
- SCHNELL, R. - 1970 - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. 2 vol., 951 p. Gauthier-Villars, Paris.
- SCHNELL, R. - 1976 - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. La flore et la végétation de l'Afrique Tropicale. 2 vol., 837 p. Gauthier-Villars, Paris.
- SCHNELL, R. - 1987 - Les formations herbeuses montagnardes des monts Nimba (Ouest africain). *Bull. Mus. hist. nat. Paris*, section B, *Adansonia* n° 2 : 137-151.
- TRICART, J. et CAILLEUX, A. - 1965 - Le modelé des régions chaudes. Forêts et savanes. Sedes, Paris.
- TROLL, C. - 1966 - Oekologische landschaftsforschung und vergleichende hochgebirgsforschung. *Erdkundliches Wissen* 11 : 1-366. Fr. Steiner, Wiesbaden.

# ÉTUDE COMPARATIVE DES FORMATIONS VÉGÉTALES ET DES FLORES DES ROCHES ULTRAMAFIQUES DE NOUVELLE-CALÉDONIE ET D'AUTRES RÉGIONS TROPICALES DU MONDE

T. JAFFRÉ

Laboratoire de botanique  
ORSTOM, BP A5, Nouméa - Nouvelle-Calédonie

**Résumé :** L'adaptation de la végétation aux substrats ultramafiques de Nouvelle-Calédonie se traduit par des caractéristiques physiologiques et floristiques qui sont analysées et comparées à celles des végétations sur le même type de roches dans d'autres régions tropicales du monde. Les contrastes de végétation sont plus marqués sous climat sec que sous climat humide de plaine. Ils sont largement accentués par les actions anthropiques destructrices comme les incendies et les défrichements. Les forêts denses humides sont bien représentées sous climat tropical humide, mais le caractère sclérophylle de la végétation apparaît à des altitudes inférieures sur roches ultramafiques que sur substrats différents. Ceci semble lié aux conditions d'aridité édaphiques aggravées et parfois à la nature des composés organiques du sol sur roches ultramafiques. Les formations arbustives sclérophylles ainsi que les steppes et les savanes sont associées à des climats plus secs, à des altitudes plus élevées, mais résultent aussi souvent de la destruction de la couverture forestière ou arbustive initiale. La flore des roches ultramafiques n'apparaît pas systématiquement plus ou moins riche que celle des substrats voisins, par contre elle possède souvent un taux d'endémisme supérieur. Bien que la flore des roches ultramafiques des différentes régions du monde soit très différente, on observe une prédominance de certains groupes floristiques mieux adaptés que d'autres à ces substrats (Myrtacées, Casuarinacées, Euphorbiacées, Protéacées, conifères...). Les substrats ultramafiques agissent, d'une part sur la flore par une action sélective, conservatrice et diversificatrice, directement sous l'influence des conditions chimiques du sol, d'autre part sur la physiologie et la structure de la végétation par une aggravation des facteurs limitants hydriques et altitudinaux. Les facteurs anthropiques doivent aussi être largement pris en compte pour comprendre les différences physiologiques et floristiques observées.

**Mots-clés :** Nouvelle-Calédonie, végétation, flore, roche ultramafique, tropiques.

**Abstract:** The physiognomic and floristic features which in New Caledonia characterize the adaptation of the vegetation to ultramafic substrates are analyzed and compared to those observed on this type of rock in other tropical regions of the world. Contrasts in vegetation are more marked under dry than under moist conditions. They are much increased by destructive human activities such as fire and clearing. Thick rain forest is well represented under moist tropical climates, but sclerophyll vegetation appears at lower altitudes on ultramafic rocks than on other substrates. This seems to be associated with aggravated conditions of edaphic aridity, and sometimes with the nature of organic soil compounds on ultramafic rocks. Shrubby sclerophyll formations, and also steppe and savanna, are associated with drier climates, at higher altitudes, but often result from destruction of the original forest cover. The flora of ultramafic rocks, neither richer nor poorer in general than that on neighbouring substrates, has however often a higher level of endemism. Although the floras on ultramafic rocks in various regions of the world are very different, some floristic groups (Myrtaceae, Casuarinaceae, Euphorbiaceae, Proteaceae, Coniferae) appear as particularly well adapted. The chemical composition of soils on ultramafic substrates has direct selective, conservative and diversifying effects on the flora physiognomy and structure of vegetation are also influenced by aggravation of limiting factors of moisture and altitude. Anthropogenic factors are also much involved for an understanding of the observed physiognomic and floristic differences.

**Keywords:** New Caledonia, Vegetation, Flora, Ultramafic substrates, Tropics.



## Introduction

Les roches ultramafiques (serpentinites et péridotites) comme les sols qui en sont dérivés, sont caractérisées par leur grande pauvreté en calcium, potassium, phosphore et aluminium, par leur richesse en fer et en magnésium et par leurs teneurs relativement élevées en nickel, chrome, cobalt et manganèse. Bien qu'ils n'occupent que 1 % de la surface du globe, les milieux sur roches ultramafiques ont, en raison de leur caractère original, suscité l'intérêt de nombreuses disciplines concernées par les relations sol-plante. Toutefois, les études approfondies de leur végétation en zone tropicale demeurent peu nombreuses. Il sera ici tenté d'en cerner les caractères à travers un examen des formations végétales et des flores des roches ultramafiques de différentes régions, comparées à celles de la Nouvelle-Calédonie qui possède l'un des plus importants ensemble de roches ultramafiques sous climat tropical.

## Les formations végétales sur roches ultramafiques

L'existence des roches ultramafiques se traduit souvent par un contraste dans le couvert végétal, mais alors qu'en zone tempérée la végétation de ces substrats est très généralement ouverte, souvent basse, ou dominée par une strate lâche de conifères, en zone tropicale elle est beaucoup plus variée.

### 1. Les contrastes de végétation au contact des roches ultramafiques

Au Zimbabwe, sous climat-semi sec (WILD, 1965), les roches ultramafiques portent, hormis en zone rivulaire, une végétation principalement herbacée ou arbustive, plus basse et plus ouverte que celle des granites.

A Cuba, BORHIDI (1991) signale, sur roches ultramafiques, des forêts sclérophylles en zone de forêt dense humide et des formations arbustives en zone de forêt sclérophylle.

Des contrastes marqués par le passage sur roches ultramafiques à une végétation basse et ouverte ont été également signalés sous climat tropical humide en Malaisie. Ainsi sur l'île de Talaud (Indonésie), LAM (*in* BROOKS, 1987) décrit à 150 m d'altitude, à proximité d'une forêt dense humide, une formation herbacée rase à caractère montagnard. De même, en Nouvelle Guinée, VAN ROYEN (*in* PROCTOR, 1992) note la présence d'une végétation ouverte plus ou moins buissonnante à la place d'une forêt dense humide et PODZORSKI *et al.* (*in* BROOKS 1987) sur le Mont Bloomfield à Palawan (Philippines) le remplacement de la forêt dense par une formation arbustive sclérophylle de 2 à 3 m de haut. Des contrastes physiologiques moins tranchés, souvent dus à quelques changements floristiques, ont été aussi signalés au Sabah (MEIJER, 1965) et aux Célèbes (VAN BALGOOY et TANTRA 1986).

En Nouvelle-Calédonie, à basse altitude (en dessous de 500 m), la savane sur basaltes ou schistes cède la place à une formation sclérophylle ou « maquis minier ». Les zones de transition sont marquées par la disparition des Graminées et de *Melaleuca quinquenervia* (Myrtacées) et par une progression concomitante d'espèces arbustives endémiques. Lorsque le contact des roches ultramafiques avec un substrat différent s'effectue en forêt dense humide, la physiologie de la végétation ne varie pas de manière aussi spectaculaire. Ainsi le contact des péridotites et des schistes dans le massif des Koghis, vers 500 m d'altitude, passe inaperçu si l'on n'y prête pas attention. Les contrastes sont plus nets dans les ouvertures de la forêt ou les espèces secondaires, bien différentes d'un substrat à l'autre, entraînent un changement dans l'aspect du couvert végétal. On note la quasi-disparition sur péridotites de certaines fougères (*Dipteris conjugata*, *Angiopteris erecta*, et des espèces rudérales. A plus haute altitude, les zones de contact sont peu fréquentes. Toutefois, sur Table Unio à 1 000 m d'altitude, ce passage se traduit par le remplacement de la forêt dense de 15 à 20 m de hauteur par un maquis arbustif sommital de composition floristique complètement différente.

## 2. Les forêts sur roches ultramafiques

### En Malaisie

Des forêts denses humides sempervirentes d'environ 50 m de hauteur, semblables aux autres forêts denses de basse altitude, ont été signalées sur roches ultramafiques par WHITMORE (1976) en Malaisie, par FOX et TAN (*in* PROCTOR, 1992) et par PROCTOR *et al.* (1988) au Sabah, par VAN ROYEN (*in* PROCTOR, 1992) en Nouvelle-Guinée. Beaucoup d'auteurs, toutefois, décrivent des forêts tout à fait différentes sur roches ultramafiques. Ainsi KITAYAMA (1991) a cartographié entre 900 et 2 000 m d'altitude sur le mont Kinabalu au Sabah une forêt sempervirente à microphylls de 15 m de hauteur, dominée par *Tristania elliptica* (Myrtacées), bien distincte des forêts denses de 20 à 40 m de hauteur sur grès. FOX *in* WHITMORE (1976) signale aussi au Sabah, à basse altitude cette fois, particulièrement sur des sols peu profonds, une forêt basse (« heath forest ») habituellement rencontrée à des altitudes supérieures. PROCTOR *et al.* (1988) ont décrit sur les pentes du Gunung Silam entièrement sur roches ultramafiques, une forêt dense classique à Diptérocarpacées relayée à partir d'environ 610 m par une forêt rabougrie à Myrtacées. L'étude structurale de ces deux forêts montre qu'avec des densités moyennes de tiges, d'un diamètre  $\geq 10$  cm, de 686 entre 280 et 540 m d'altitude, et de 1 191 entre 610 et 870 m, et des surfaces terrières respectives de 41,8 et 33,3 m<sup>2</sup>/ha, ces forêts ont des densités de tiges élevées mais des surfaces terrières du même ordre de grandeur que celles observées dans des forêts sur substrats différents au Sarawak (PROCTOR *et al.*, 1983; CHIN et CHUA, 1984).

Aux Célèbes, VAN BALGOOY et TANTRA (1986) décrivent sur roches ultramafiques près de Soroako une forêt dense humide jadis surcimée par *Agathis* (Araucariacées), caractérisée par une forte densité de tiges de petits diamètres. Ces auteurs ont comparé la végétation de deux parcelles à des altitudes voisines, sur roches ultramafiques et sur calcaire. Avec une densité de tiges, d'un diamètre  $\geq 10$  cm, de 1 170 à l'hectare et une voûte de 30 et 35 m, la première a une structure bien différente de la seconde qui atteint 45 m de hauteur et compte seulement 715 tiges à l'hectare. En bordure du lac Matano proche de Soroako, ces auteurs ont décrit une forêt de 15 m de hauteur largement dominée par des Myrtacées et localement par *Gymnostoma sumatrana* (Casuarinacées).

PAIJMAN (1976) rapporte aussi qu'en Nouvelle-Guinée les forêts associées à des sols instables peu profonds de pentes sur roches ultramafiques sont généralement basses, à forte densité de tiges de petits diamètres et souvent dominées par *Casuarina papuana*. Cette espèce est également dominante sur roches ultramafiques aux îles Salomon (WHITMORE, 1975).

### En Amérique tropicale

Des forêts sur sols ultramafiques existent aussi à Cuba entre 400 et 900 m d'altitude dans les montagnes du Nord-Est de l'île (BORHIDI, 1991). Ce sont des forêts denses sclérophylles de 15 à 22 m de hauteur aux allures de forêts montagnardes en dépit de l'altitude modeste et des précipitations élevées (1 800-3 200 mm par an) et de l'absence de saison sèche. La strate arborescente est composée d'espèces variées appartenant notamment aux Guttifères, Podocarpacees, Euphorbiacées, Sapotacées, Lauracées et Bignoniacées. Elle comprend aussi *Pinus cubensis* qui, tout comme *Pinus caribaea* au nord-ouest-est l'espèce dominante des forêts de pins qui constituent des paraclimax forestiers plus ou moins ouverts.

### En Afrique

Au Zimbabwe, les forêts sur roches ultramafiques (WILD, 1965; PROCTOR et COLE, 1992) sont essentiellement rivulaires. Elles ont entre 12 et 20 m de hauteur, sont dominées par *Syzygium guineensis* (Myrtacées) et ne se distinguent pas des forêts sur granites. PROCTOR et COLE (1992) soulignent à ce propos l'importance du facteur hydrique, intervenant directement mais aussi indirectement par modification des conditions de toxicité du milieu, dans la différenciation de la végétation.

### En Nouvelle-Calédonie

Les forêts denses sur roches ultramafiques (MORAT *et al.*, 1986) couvrent une superficie de 600 km<sup>2</sup>. Elles occupent plus fréquemment que les forêts sur substrats sédimentaires des pentes

fortes érodées parsemées d'éboulis rocheux. En dessous de 300 m d'altitude, on ne les trouve plus que dans quelques secteurs privilégiés exposés aux alizés qui maintiennent des précipitations annuelles moyennes supérieures à 1 500 mm, ou en frange étroite le long des cours d'eau. Elles paraissent très souvent moins hautes et plus denses que les forêts sur schistes et sont couramment surcimées par des *Araucaria* ou dominées par des espèces grégaires, (*Nothofagus* spp., *Arillastrum gummiferum*, *Gymnostoma* spp.), qui créent des faciès originaux moins fréquents en dehors du domaine ultramafique. C'est aussi uniquement sur roches ultramafiques que l'on observe sous sa forme typique le faciès à Lichens, Bryophytes et Hyménophyllacées de la forêt humide d'altitude.

Les études structurales de quelques forêts de Nouvelle-Calédonie (tableau 1) montrent qu'elles ont des densités de tiges  $\geq 10$  cm relativement élevées. Celles de la forêt sur schistes sont intermédiaires entre celles des deux forêts sur roches ultramafiques, les valeurs les plus élevées étant observées sur pentes. Les tiges de diamètres supérieurs à 40 cm et à 80 cm sont plus abondantes dans la forêt sur schistes que dans celle sur roches ultramafiques. Toutefois, des arbres de très gros diamètres, supérieurs à 130 cm, sont observés par ailleurs sur roches ultramafiques chez plusieurs espèces de la voûte *Montrouziera cauliflora*, *Calophyllum caledonicum* (Guttifères), *Bureavella wakere* (Sapotacées), *Hernandia cordigera* (Hernandiaceées), *Syzygium* spp. (Myrtacées).

Localités (surf. d'étude)	Conditions de milieu		Classes de diamètres (cm)			
			$\geq 10$	10-40	40-80	$\geq 80$
<b>Rivière Bleue</b> (2,79 ha)	Pentes sur péridotites	tiges/ha	1 533	1 469	63,8	0,72
		%		95,8	4,10	0,05
(2,68 ha)	Alluvions sur péridotites	tiges/ha	1 183	1 109	71,22	2,98
		%		93,76	6,01	0,25
<b>Col d'Amieu</b> (3 ha)	Pentes sur schistes	tiges/ha	1 256	1 168	82	5,7
		%		92,99	6,53	0,45

**Tableau 1**

Densité des tiges rapportées à l'hectare dans différentes forêts de Nouvelle-Calédonie (d'après JAFFRÉ et VEILLON (1990) et JAFFRÉ et VEILLON (en préparation) pour la forêt du col d'Amieu).

### 3. Les formations non forestières sur roches ultramafiques

En Malaisie

Sous climat humide les formations non forestières les plus insolites ont été décrites, comme on l'a vu précédemment, sur l'île Talaud en Indonésie (LAM *in* BROOKS, 1987) et sur l'île de Palawan aux Philippines (PODZORSKI *et al.* *in* BROOKS, 1987). Dans le premier cas, une formation ouverte composée principalement de touffes de *Themeda gigantea* (Graminées), de quelques fougères, Cypéracées et Orchidées, ainsi que de quelques buissons ou arbres rabougris se développe à partir de 150 m d'altitude sur un sol squelettique, parsemé de blocs rocheux. Sur le mont Bloomfield à Palawan, PODZORSKI (*in* BROOKS, 1987) décrit à partir de 100 m d'altitude une formation arbustive sclérophylle de 2 à 3 m de hauteur composée d'espèces habituellement représentées à plus de 500 m d'altitude et de quelques espèces endémiques des roches ultramafiques. A propos de cette formation, BAKER *et al.* (sous presse) font remarquer que l'aridité du substrat pourrait être ici la cause principale de l'aspect rabougri de la végétation.

Des formations basses et ouvertes à caractère nettement secondaire ont été décrites en Nouvelle-Guinée et aux îles Salomon sur sols érodés. Il s'agit de formations dégradées à strate herbacée dominée par *Gleichenia* (*s.l.*) et *Lycopodium cernuum* interrompue par quelques espèces arbustives éparses.

Au Sabah (KITAYAMA, 1991; MEYER, 1965), les formations arbustives sur roches ultramafiques sont des groupements montagnards qui se différencient principalement de la végétation voisine par des changements floristiques. Ainsi à 2 450 m sur le Kinabalu, les roches ultramafiques portent une végétation de 2 à 6 m de haut différente de celle des grès par l'absence de *Dipteris* (Diptéridacées), la

présence de *Leptospermum recurvum* (Myrtacées) qui remplace *L. flavescens* et de *Dacrydium gibbisiae* (Podocarpaceés) qui supplante *D. beccarii*.

#### En Amérique tropicale

A Cuba, BORHIDI (1992) décrit trois catégories de formations arbustives sur ce type de substrat. La première est une formation climacique semi-aride de montagne qui se développe entre 650 et 1 300 m d'altitude sous un climat tropical humide propice à la forêt dense humide. Il s'agit d'une formation sclérophylle arbustive de 4 à 6 m de hauteur surcimée par quelques arbres épars de 7 à 10 m comprenant de nombreuses espèces endémiques. Les deux autres formations se développent à basse altitude. L'une qualifiée « d'arbustive sèche » se trouve sur sol ferrallitique sous climat sec (1 000 à 1 600 mm de pluie par an et période sèche de 2 à 6 mois). La formation équivalente sur calcaire ne reçoit que 600 à 1 000 mm de pluie par an. L'autre qualifiée « d'arbustive semi-sèche » se trouve sous climat plus humide (1 400 à 1 900 mm de pluie et 1 à 2 mois secs par an). Ce sont des groupements arbustifs denses de 2 à 4 m, dominés par des palmiers nains. La formation sèche, interrompue par des surfaces herbeuses, compte 30 % d'espèces épineuses contre seulement 10 % pour la formation plus humide.

#### En Afrique

Au Zimbabwe, sous climat relativement sec (450 à 880 mm de pluie par an et saison sèche marquée) la végétation des roches ultramafiques est constituée de steppes plus ou moins buissonnantes ou arborées (WILD, 1965; PROCTOR et COLE, 1992). Sur les crêtes exposées à sol rocheux se trouve une formation buissonnante très ouverte à *Setaria* (Graminées) et *Euphorbia*. La strate ligneuse de 1,0 à 1,5 m de haut, très lâche, comprend des Euphorbiacées succulentes, des arbustes rabougris et des arbrisseaux des familles des Acanthacées, des Protéacées, des Anacardiées et des Velloziacées. La strate herbacée est composée de Graminées diverses (*Cymbopogon*, *Digitaria*, *Loudetia*, *Setaria*). Sur les pentes (> 5°) se développe une formation herbacée avec quelques buissons et petits arbres, caractérisée par *Dicoma nicolifera* (Composées) et *Loudetia simplex* (Graminées). La strate basse comprend plusieurs Graminées, quelques Cypéracées et Acanthacées. La strate arbustive est formée d'espèces des genres *Combretum*, *Protea*, *Albizia*. Au pied et au sommet des collines sur sols mal drainés pousse une formation herbacée à *Allopteropsis semialata* et *Loudetia simplex* (Graminées) de 0,8 m de haut, çà et là surcimée par quelques espèces du groupe précédent.

#### En Nouvelle-Calédonie

En Nouvelle-Calédonie (JAFFRÉ, 1980; MORAT et al., 1986), les formations ouvertes sur roches ultramafiques sont appelées « maquis miniers ». Il s'agit de formations sclérophylles semperviventes héliophiles, arbustives plus ou moins buissonnantes ou ligno-herbacées à strate cypéracéenne dense. Elles peuvent être dominées localement par une strate lâche d'*Araucaria* spp. ou d'*Agathis ovata*. On est donc en présence d'un ensemble d'une grande variété physiologique et structurale qui comprend en outre de nombreuses formes de transition vers la forêt.

L'action des feux explique en grande partie l'étendue et la configuration physiologique actuelles des maquis miniers. On se trouve le plus souvent en présence de maquis secondaires résultant de la destruction par les feux de maquis climaciques préexistants ou de forêts. Il en est ainsi pour les maquis ligno-herbacés sur sols ferrallitiques érodés de pentes et pour les maquis buissonnants sur sols ferrallitiques, à des altitudes variées, sous des précipitations annuelles moyennes de 1 500 à plus de 2 500 mm. Ces formations sont soumises à une telle action répétée des feux qu'il est difficile de savoir dans bien des cas s'il s'agit de formations secondaires résultant de la destruction de la forêt ou de celle de formations climaciques arbustives. Les maquis ligno-herbacés se distinguent par une strate cypéracéenne dense. La strate arbustive est formée d'espèces des genres *Codia*, *Pancheria* (Cunoniacées), *Austromyrtus*, *Uromyrtus* (Myrtacées), *Hibbertia* (Dilléniacées), *Styphelia*, *Dracophyllum* (Epacridacées). Les maquis buissonnants ont une strate arbustive discontinue, de 1 à 4 m en moyenne, le plus souvent dominée par des espèces grégaires des genres *Tristaniopsis*,

*Carpolepis* (Myrtacées), *Codia* (Cunoniacées), *Gymnostoma* (Casuarinacées). La strate herbacée très réduite est composée principalement de Cypéracées et de Lichens (*Cladonia retipora*, *Cladina pycnoclada*).

Les maquis arbustifs de basse altitude ainsi que les maquis arbustifs et paraforestiers d'altitude sont des formations arbustives à caractère climacique (JAFFRÉ, 1980). Les maquis arbustifs de basse altitude ont 1 à 6-8 m de haut, ils se trouvent en dessous de 500 m d'altitude (précipitations annuelles < 1 300 mm) sur des sols bruns hypermagnésiens. Sur substrat différent, la formation climacique est la forêt sclérophylle dont quelques espèces se retrouvent sous une forme naine ou buissonnante dans le maquis. La flore est toutefois sur roches ultramafiques dominée par des espèces endémiques appartenant principalement aux familles des Myrtacées, des Protéacées, des Apocynacées, des Rubiacées, des Euphorbiacées, des Dilléniacées, des Epacridacées et des Casuarinacées. Les maquis climaciques d'altitude occupent des crêtes exposées au-dessus de 1 000 m. Sous leur forme typique, ce sont des maquis arbustifs denses de 1 à 5 m de haut constitués d'arbres rameux à feuilles coriaces souvent petites et imbriquées. Leur composition floristique est marquée par la prédominance d'espèces orophiles endémiques des roches ultramafiques comptant de nombreuses Cunoniacées, Myrtacées, Escalloniacées, Gymnospermes.

## La flore des roches ultramafiques

Les variations de la flore sur roches ultramafiques par rapport à d'autres substrats concernent la richesse floristique, l'endémisme et l'importance relative de certains taxons.

### 1. La richesse floristique

Les observations, encore peu nombreuses, permettent néanmoins quelques comparaisons tant à l'échelon stationnel que régional.

#### a) Richesse floristique à l'échelon stationnel

Si les variations de composition floristique entre la végétation des roches ultramafiques et celle des autres substrats ont été souvent soulignées, il n'existe que peu de données chiffrées. Les descriptions des groupements végétaux montrent cependant que dans les zones de contacts tranchés, la végétation basse et ouverte sur roche ultramafique est floristiquement appauvrie par rapport à la végétation forestière.

En milieu forestier sur les pentes ultramafiques du Gunung Silam au Sabah, PROCTOR *et al.* (1988) ont recensé, dans deux parcelles de 0,24 ha à 610 et 700 m d'altitude, 91 espèces d'un diamètre  $\geq$  10 cm par parcelle. Ces valeurs sont parmi les plus élevées observées en forêt dense humide. Elle sont supérieures aux valeurs moyennes (69 et 58) obtenues pour deux forêts sur péridotites en Nouvelle-Calédonie (JAFFRÉ et VEILLON, 1990). La comparaison de ces valeurs avec celles obtenues pour une forêt sur schistes, 59 espèces en moyenne pour 12 parcelles de 0,25 ha, (JAFFRÉ et VEILLON, en préparation) indique que la richesse des forêts sur roches ultramafiques peut être aussi bien supérieure qu'inférieure à celle de forêts sur d'autres substrats.

De manière analogue, la richesse floristique des maquis miniers de Nouvelle-Calédonie varie beaucoup. Ainsi sur des surfaces de 0,1 ha, 35 espèces ont été dénombrées dans un maquis buissonnant dominé par *Tristaniopsis guillainii* (Myrtacées) et 118 dans un maquis paraforestier sur sol brun hypermagnésien (JAFFRÉ, 1992). Cette dernière valeur est tout comme celles observées en forêt, relativement élevée. Il ressort ici que la végétation des sols ultramafiques n'est pas constamment appauvrie, comme c'est généralement le cas en pays tempérés.

L'appauvrissement spectaculaire de la flore qu'on observe dans certains cas serait lié à une secondarisation extrême du milieu ou à la forte dominance d'une espèce grégaire. C'est le cas pour les peuplements denses à Casuarinacées en Nouvelle-Calédonie et aux îles Salomon.

#### b) Richesse floristique régionale

Les données disponibles portent sur le Zimbabwe (WILD, 1965), Cuba (BORHIDI, 1991, 1992) et la Nouvelle-Calédonie (JAFFRÉ *et al.*, 1987).

Au Zimbabwe, la flore des roches ultramafiques du « Great Dyke » est très nettement appauvrie par rapport à celle des substrats voisins. Ainsi WILD (1965) a recensé 322 phanérogames sur une superficie de 3 000 km<sup>2</sup> de roches ultramafiques et seulement 859 sur 400 km<sup>2</sup> d'un substrat différent. Cette variation tient au caractère essentiellement herbacé (parsemé de quelques buissons épars) de la végétation de la première zone. Elle est due également comme le souligne WILD, à la relative pauvreté de la flore graminéenne, sur sol ultramafique. En effet, en dépit de son extension le tapis graminéen sur ce sol ne compte que 51 espèces pour l'ensemble du « Great Dyke » alors qu'on dénombre 136 espèces pour 30 km<sup>2</sup> sur granites.

Bien que les caractéristiques de la flore des affleurements ultramafiques du Zimbabwe puissent être, comme le souligne WILD (1965), largement tributaires de la nature géologique du substrat, elles dépendent aussi très largement sans doute de l'action anthropique et notamment de l'action répétée des feux. On peut penser que cette action serait, d'ailleurs d'une manière assez générale, aggravée sur roches ultramafiques en raison de conditions édaphiques plus arides, et de la présence concomitante d'espèces sclérophylles sensibles aux feux. En outre, la pauvreté du sol en éléments minéraux constitue certainement une entrave au développement du processus de la succession secondaire qui s'accompagne généralement d'un enrichissement en espèces en liaison avec l'accroissement de la complexité du couvert végétal.

L'ouvrage de BORHIDI (1991) sur Cuba témoigne de la richesse de la flore des roches ultramafiques (920 espèces endémiques en propre sur les 6 700 phanérogames de l'île).

En Nouvelle-Calédonie, sur un total de 3 000 à 3 100 phanérogames autochtones, environ 1 850 se développent sur ce substrat, soit plus de 60 % de la flore totale pour un peu moins du tiers de la superficie de l'archipel.

Si la richesse floristique des affleurements de roches ultramafiques de Cuba et de Nouvelle-Calédonie peut être mise en relation avec la richesse floristique totale de ces régions, force est aussi de constater que la présence de ces substrats particuliers constitue un facteur d'enrichissement floristique non négligeable (JAFFRÉ, 1980).

## 2. L'endémisme

Au Zimbabwe, 14 espèces seulement sont endémiques des roches ultramafiques.

A Cuba, 920 espèces et 29 genres endémiques sont exclusifs aux roches ultramafiques, soit un peu moins qu'en Nouvelle-Calédonie qui compte 1 153 espèces et 49 genres dans ce cas (tableau 2). Les différences observées tiennent à ce que les roches ultramafiques n'occupent que 7 % de la superficie de Cuba (7 500 km<sup>2</sup>) et près de 30% de la Nouvelle-Calédonie. (5 500 km<sup>2</sup>). Il a été montré pour cette dernière (JAFFRÉ, 1980; JAFFRÉ *et al.*, 1987) que la richesse floristique et le fort taux d'endémisme étaient dus à la taille et à l'importance relative des affleurements ultramafiques, à leur fragmentation en massifs isolés, à la diversité des conditions de milieux et à leur ancienneté.

	Flore endémique totale		Flore endémique des roches ultramafiques	
	Nombre d'espèces (Nombre de genres)	% du total	Nombre d'espèces (Nombre de genres)	% de la flore endémique tot.
CUBA	3 153 (72)	50 %	920 (24)	29 (33)
NOUVELLE- CALÉDONIE	2 362 (107)	78 %	1 153 (38)	49 (36)

**Tableau 2**

Comparaison des flores phanérogamiques des roches ultramafiques de Cuba et de Nouvelle-Calédonie (Cuba : d'après BORHIDI, 1992 - Nouvelle-Calédonie : d'après JAFFRÉ *et al.*, 1987).

Le rôle du facteur temps sur la richesse et l'endémisme de la flore des roches ultramafiques est parfaitement illustré à Cuba (BORHIDI, 1992). En effet, les affleurements les plus anciens (10 à 30 mil-

lions d'années), représentant 64 % de la surface totale, rassemblent 750 espèces et 22 genres endémiques exclusifs (soit respectivement 81 et 91,7 % du total de cette flore) tandis que les affleurements exondés il y a seulement 1 million d'années, représentant 36 % de la surface totale, ne comptent en propre que 128 espèces (14 %) et aucun genre exclusif.

L'endémisme de la flore des affleurements ultramafiques de Malaisie est peu important, même si quelques espèces endémiques ont été signalées çà et là, mais beaucoup d'espèces restent encore à décrire.

En Nouvelle-Calédonie, les forêts denses, bien que très riches, possèdent moins d'espèces exclusives que les maquis, respectivement 30 % et 47 %. Ce phénomène lié à une homogénéisation des substrats édaphiques sous forêts, par atténuation des facteurs chimiques extrêmes du sol, pourrait fournir un élément d'explication au faible taux d'endémisme de la flore de ces sols en Malaisie où la forêt demeure la principale formation climacique.

Au Zimbabwe, la pauvreté floristique et le faible taux d'endémisme sont à mettre en relation avec l'uniformité des formations végétales, la faible extension des forêts et une forte anthropisation par des feux répétés.

Par rapport aux autres régions citées, Cuba et la Nouvelle-Calédonie constituent des milieux insulaires à flore riche et originale (taux d'endémisme respectivement d'environ 50 et 78 %).

### 3. Importance des différents groupes floristiques

L'importance des différents groupes dans la flore des roches ultramafiques des différents pays de la Malaisie n'ayant pas été chiffrée, il est difficile de comparer leurs flores avec celles d'autres régions. On peut constater toutefois, comme c'est le cas en Nouvelle-Calédonie, une abondance des Myrtacées et des Casuarinacées, dont plusieurs espèces dominent des formations forestières, et la présence assez fréquente de conifères.

Au Zimbabwe (WILD 1965), les familles les mieux représentées sur roches ultramafiques sont les Graminées, les Légumineuses suivies des Composées et des Euphorbiacées. Les familles qui possèdent le plus grand pourcentage d'espèces sur substrats ultramafiques sont les Protéacées, les Polygalacées, les Santalacées et les Euphorbiacées, chacune ayant au moins 25 % de leurs espèces sur ce substrat. Parmi ces familles, les trois dernières paraissent aussi en Nouvelle-Calédonie bien adaptées à ces substrats car elles y comptent respectivement 84, 100 et 69 % de leurs espèces (tab. 3).

Familles	ZIMBABWÉ (SUD)		NOUVELLE-CALÉDONIE	
	Nbre total d'espèces	% sur RU	Nbre total d'espèces	% sur RU
Protéacées	14	35,7	43	83,7
Polygalacées	23	30,4	1	100
Santalacées	16	25,0	11	100
Euphorbiacées	52	25,0	207	69,6
Combrétacées	37	18,9	8	37,5
Graminées	413	11,5	120	14,2
Légumineuses	472	8,7	101	38,6
Scrophulariacées	108	7,4	4	0
Composées	367	6,5	31	22,3
Acanthacées	148	6,08	12	50,5
Rubiacees	287	3,1	218	57,8

**Tableau 3**

Importance des familles de la flore du Sud du Zimbabwe ayant les plus forts pourcentages d'espèces sur roches ultramafiques (R.U.) (d'après WILD, 1965) comparée à celle des mêmes familles dans la flore de la Nouvelle-Calédonie (JAFFRÉ *et al.*, 1987, données réactualisées).

Une comparaison du nombre d'espèces de différentes familles dans la flore des substrats ultramafiques de Cuba et de Nouvelle-Calédonie (tableau 4) montre que parmi les familles importantes à

Cuba, celles à forte proportion d'espèces exclusives à ces substrats ont aussi, hormis les Mélastomatacées et les Buxacées absentes et les Composées relativement mal représentées, un fort pourcentage (40 à 50 %) d'espèces exclusives dans la flore ultramafique de Nouvelle-Calédonie. A ces familles s'ajoutent, en Nouvelle-Calédonie, les Cunoniacées, les Sapotacées, les Protéacées, les Dilléniacées, les Epacridacées et l'ensemble des conifères, avec plus de 60 % d'espèces strictement liées aux roches ultramafiques.

Familles	CUBA			NOUVELLE-CALÉDONIE		
	Flore totale	Flore exclusive des RU		Flore totale	Flore exclusive des RU	
	Nombre d'esp.	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	Nombre d'espèces	%
<i>À fort taux d'espèces exclusives</i>						
Rubiacées	426	158	37	228	91	40
Composées	367	105	29	37	3	8
Euphorbiacées	347	129	37	208	103	50
Myrtacées	260	117	45	231	113	49
Mélastomacées	198	72	36	1	0	0
Guttifères	24	13	54	23	10	43
Buxacées	34	26	76	0	0	0
Rutacées	57	25	44	89	45	51
<i>À faible taux d'espèces exclusives</i>						
Graminées	413	22	5	124	8	6
Orchidacées	291	27	9	197	44	22
Cypéracées	242	14	6	95	25	26
Légumineuses	213	28	13	97	29	30

**Tableau 4**

Importance sur roches ultramafiques (RU) de quelques familles de la flore de Cuba, comparée à celle des mêmes familles dans la flore de Nouvelle-Calédonie.

## Conclusion

La présence de roches ultramafiques n'empêche pas, si les autres facteurs du milieu sont favorables, le développement de gros arbres et de forêts denses. Les différences physiologiques de la végétation, sur roches ultramafiques et sur les autres substrats peuvent être mises en relation avec les conditions d'alimentation hydrique, l'altitude ou la secondarisation. Ainsi, la présence d'une végétation moins haute sur roches ultramafiques résulte d'une aggravation des phénomènes d'aridité liés à la topographie généralement pentue, au sol érodé et au sous-sol très filtrant. De même, l'apparition de formations rabougries à caractère montagnard à des altitudes relativement basses sur roches ultramafiques pourrait être liée aux propriétés, défavorables au développement des plantes, d'un humus riche en composés phénoliques (BRUIJNZEEL *et al.*, 1993) qui se formerait ici, en raison des caractéristiques chimiques du substrat, à une plus basse altitude qu'à l'ordinaire. Ce même effet aggravant des conditions écologiques sur roches ultramafiques peut être retenu pour expliquer les différences de végétation en zones secondarisées. En effet, la croissance des plantes et la reconstitution du couvert végétal y sont plus lentes en raison des faibles teneurs en éléments minéraux majeurs du sol et des conditions d'alimentation hydrique moins favorables que sur d'autres substrats.

Les variations floristiques sur roches ultramafiques en milieux tropicaux sont beaucoup plus constantes et plus significatives que les variations physiologiques. Elles sont toutefois atténuées lorsque l'on se trouve en forêt dense humide de plaine ou en zone très fortement anthropisée. En effet, l'accumulation de matière organique en milieu forestier comme l'eutrophisation du sol consé-

cutive à une action humaine importante tendent à homogénéiser le milieu et la flore. Bien que celle-ci varie beaucoup d'une région à l'autre, on constate que certains groupes comme les Myrtacées, les Protéacées, les Euphorbiacées, les Casuarinacées et les conifères ont des taux d'espèces associées aux roches ultramafiques plus élevés que la plupart des autres groupes de la flore de la région. Le rôle protecteur des roches ultramafiques à l'égard des espèces peu compétitives, le rôle diversificateur de la flore, dû à la variété des conditions de milieu et à l'isolement édaphique sont autant de facteurs favorables à l'installation d'une flore riche et à la présence d'espèces endémiques. Toutefois la flore peut être considérablement appauvrie lorsqu'elle a subi l'influence de variations climatiques (glaciations, périodes sèches) ou celle de perturbations anthropiques récentes.

« L'effet ultramafique » se caractérise donc en milieu tropical par deux types d'action. L'une directe, à caractère chimique dominant : rôle sélectif, conservateur et de diversification de la flore. L'autre, indirecte, s'exerce sur la physionomie du couvert végétal, à travers la flore, mais aussi par aggravation des facteurs limitants, physiques, hydriques et altitudinaux.



## BIBLIOGRAPHIE

- BORHIDI A. - 1991 - Phytogeography and Vegetation. Ecology of Cuba. Akadémiai Kiado. Budapest.
- BORHIDI A. - 1992 - The serpentine flora and vegetation of Cuba. *in* The Vegetation of Ultramafic (Serpentine) Soils. Pages: 83-95. Intercept Ltd Andover, UK.
- CHIN S. C., CHUA T. H. - 1984 - The impact of man on a southeast Asian tropical forest. *Malay Nat. J.* 36: 253-269.
- BROOKS R.R. - 1987 - Serpentine & its vegetation. A Multidisciplinary Approach. Dioscorides Press. Portland, Oreg.
- BRIJNZEEL L.A., WATERLOO M.J., PROCTOR J., KUITERS A.T., KOTTERINK B. - 1993 - Hydrological observations in montaine rain forest on Gunung Silam, Sabah, Malaysia, with special reference to "Massenerhebung" effect. *J. Ecol.* 81: 145-167.
- JAFFRÉ T. - 1980 - Végétation des roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. Trav.& Doc. 124, ORSTOM, Paris.
- JAFFRÉ T. - 1992 - Floristic and ecological diversity of the vegetation on ultramafic rocks in New Caledonia. *In* The vegetation of ultramafic (serpentine soils) Ed. BAKER A., PROCTOR J., REEVES R. p. 101-7 Intercept, Andover.
- JAFFRÉ T., MORAT PH., VEILLON J.M., MAC KEE H.S. - 1987 - Changements dans la végétation de la Nouvelle-Calédonie au cours du tertiaire : la végétation et la flore des roches ultramafiques. *Bull. Mus. natn. hist. nat.*, Paris, 4<sup>e</sup> sér., sect. B., *Adansonia*, 4 : 365-391.
- JAFFRÉ T., VEILLON J.M. - 1990 - Étude floristique et structurale de deux forêts denses humides sur roches ultrabasiques de Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, 12 : 243-273.
- KITAYAMA K. - 1991 - Vegetation of Mount Kinabalu Park, Sabah, Malaysia. Dpt. of Botany, Univ. Hawaii, Honolulu.
- MEIJER W. - 1965 - A botanical guide to the flora of Mount Kinabalu. Symposium on Ecological Research on Humid Tropical Vegetation, Kuching 1963 : 325-366.
- MORAT PH., JAFFRÉ T., VEILLON J.M., MAC KEE H.S. - 1986 - Affinités floristiques et considérations sur l'origine des maquis miniers de Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, 2 : 133-182.
- MORAT PH., VEILLON J.M., MAC KEE H.S. - 1986 - Floristic relationship of New Caledonian rain forest phanerogams. *Telopea* 2 : 631-679.
- PAIJMANS K. - 1976 - New Guinea Vegetation. Elsevier Amsterdam.
- PROCTOR J., ANDERSON J.M., CHAI P., WALLACK H.W. - 1983 - Ecological studies in four contrasting lowland rain forest in Gunung Mulu National Park Sarawak. I Forest envir. struct. & floristics. *J. Ecol.* 71 : 237-260.
- PROCTOR J., COLE M.M. - 1992 - The ecology of ultramafic areas in Zimbabwe. *In* : The Ecology of Areas with Serpentinized Rocks : a World Review, pages 313-331. Dordrecht : Kluwer.
- PROCTOR J. - 1992 - The vegetation over ultramafic rocks in the tropical Far East. *In* : The Ecology of Areas with Serpentinized Rocks: a World Review, pages 249-270. Dordrecht : Kluwer.
- PROCTOR J., LEE Y.F., LANGLEY A.M., MUNRO W.R.C., NELSON T. - 1988 - Ecological studies on Gunung Silam, a small ultrabasic mountain in Sabah, Malaysia. *J. Ecol.* 76 : 320-340.
- WHITMORE T.C. - 1975 - Tropical rain forest of the Far East. Oxford: Clarendon Press.
- WILD H., - 1965 - The flora of the Great Dyke of southern Rhodesia with special reference to the serpentine soils. *Kirkia* 5 : 49-86.
- VAN BALGOOY M.M.J., TANTRA I.G.M. - 1986 - The vegetation in two areas in Sulawesi, Indonesia. Forest Research Bull. Bogor. Indonesia.



# RICHESSE EN GENRES ET EN ESPÈCES DE PALMIERS DES FORÊTS AMAZONIENNES : PHYTOGÉOGRAPHIE, DIVERSITÉ ET ÉVOLUTION

F. KAHN

ORSTOM, CP 09747, 70001-970 Brasilia, Brésil

**Résumé :** Pourquoi les forêts de terre ferme sont-elles aussi riches en espèces végétales ? L'exemple des palmiers amazoniens corrobore l'idée que les hautes diversités des sous-bois résulteraient de la stabilité des conditions microclimatiques au cours du temps.

Cette stabilité est cependant plus ou moins marquée selon les types architecturaux forestiers. Elle sera d'autant moins affectée par les microperturbations sylvigénétiques que les arbres auront des dimensions plus modestes.

La constance du microclimat du sous-bois induit une évolution par divergence qui ne se déroule pas ou peu selon le mécanisme darwinien de sélection naturelle ; les espèces qui ne s'éliminent pas mutuellement deviennent fort nombreuses ; la diversité est élevée.

Dans les sites fortement perturbés, les contraintes écologiques entraînent la dominance de quelques espèces et la disparition des autres par le jeu de la sélection naturelle ; la diversité y reste modérée.

Les sites de plus haute diversité correspondraient aux forêts de terre ferme qui, depuis leur mise en place, ont été les moins soumises aux perturbations climatiques, géomorphologiques, écologiques et anthropiques, et dont la canopée, dominée par des méso-macrophanérophytes, maintient, par sa dynamique, des conditions microclimatiques stables dans le sous-bois.

**Mots-clés :** Palmae, Amazonie, forêts de terre ferme, forêts inondées, diversité biologique, évolution.

**Abstract:** Why are terra firme forests so rich in plant species? The case of Amazonian palms corroborates the idea that high diversities in tropical forest understory would arise from the microclimatic stability. This, however, is a function of forest structure and dynamics. Understory forest will be less disturbed if canopy is composed of small to medium-sized trees.

Microclimatic stability in the understory induces a divergent evolution which differs from natural selection, i.e. there is no exclusion of species. Plant diversity increases as a result.

The Darwinian mechanism works under high disturbance; some species become dominant, others are excluded as a result of competition due to extreme ecological constraints. Plant diversity remains low to medium.

The highest diversity should be found in the terra firme forests (1) located in regions which have been less disturbed (climatic, geomorphological change, human activities) since their installation, and (2) whose canopy structure, dominated by small to medium-sized trees, and dynamics maintain microclimatic stability in the understory.

**Keywords:** Palmae, Amazonia, terra firme forests, flooded forests, biodiversity, evolution.



## Introduction

"...my impression is that Darwinian idea of competition, of survival of the fittest, as the mechanism of evolution, fades away in the tropical rain forest" (VAN STEENIS, 1969, p. 104).

Tous les inventaires floristiques dont nous disposons aujourd'hui montrent clairement que les forêts de terre ferme sont les sites de plus haute diversité en espèces végétales de l'Amazonie (voir entre autres : BLACK *et al.*, 1950 ; LECHTHALER, 1956; RODRIGUES, 1961 ; PRANCE *et al.*, 1976 ; REVILLA, 1981 ; CAMPBELL *et al.* 1986 ; GENTRY, 1986 ; BALSLEV *et al.*, 1987 ; VALENCIA *et al.*, 1994).

Les réflexions développées ici visent à répondre à cette question qui nous semble essentielle d'un point de vue évolutif : pourquoi les forêts de terre ferme sont-elles aussi riches en espèces végétales? La question a certes déjà été posée, plus largement pour la forêt tropicale, et ses implications ont été discutées par ASHTON (1969, 1977), RICHARDS (1969), VAN STEENIS (1969), OLDEMAN (1974).

Une synthèse publiée récemment (KAHN & GRANVILLE, 1992) compare la richesse en genres et en espèces, la densité, la distribution verticale et la diversité en formes biologiques des communautés de palmiers pour chaque écosystème forestier amazonien et dans diverses régions distribuées d'est en ouest et du nord au sud du bassin. Nous retiendrons ici quatre des principales conclusions pour amorcer une discussion sur les mécanismes évolutifs en forêt tropicale et leurs conséquences sur la diversité en plantes de ces végétations.

## Les palmiers dans les écosystèmes forestiers amazoniens

1) Les forêts de terre ferme sur sol bien drainés sont plus riches en genres et en espèces de palmiers que les forêts inondées (pour la définition des forêts inondées voir KLINGE *et al.*, 1990). Cette assertion est vraie pour une région donnée du bassin amazonien.

	OUEST CENTRE			EST					
	BU	BU	BRN	BT	MG	BW	P1	P2	S
(Ha)	0.71	0.5	0.72	3.84	1.26	0.18	0.5	0.25	1.5
Espèces	29	34	26	12	10	9	14	13	9
Genres	16	21	9	8	6	6	8	7	7

**Tableau 1**

Richesse en genres et en espèces de palmiers des forêts de terre ferme (voir sources *in* KAHN & GRANVILLE, 1992).

Ouest Amazonien - BU : Bas Ucayali, près de Jenaro Herrera, Pérou. Amazonie centrale - BRN : Bas Rio Negro, près de Manaus, Brésil. Est Amazonien - BT : Bas Tocantins, près de Tucuruí, Brésil ; MG : Mont Galbao, Guyane française; BW : Bas Waki, Guyane française ; P1, P2 : Piste de Saint Elie, Guyane française; S : Surinam.

2) Les forêts de terre ferme de la région orientale sont plus pauvres en espèces de palmiers que celles des régions centrale et occidentale (tableau 1). La grande majorité des espèces de terre ferme sont des petits palmiers du sous-bois (tableau 2).

3) La diversité en espèces de palmiers varie d'une forêt inondée à l'autre dans une même région (tableau 3). Elle est d'autant plus faible que les contraintes écologiques sont fortes. Les forêts périodiquement inondées par les eaux noires (igapos) sont plus pauvres que celles situées sur les dépôts alluvionnaires périodiquement inondés par les eaux blanches (varzeas) ou que les marécages d'inondation permanente ou temporaire.

4) Les forêts de terre ferme des régions orientale et centrale du bassin sont plus pauvres en genres de palmiers que celles de la région occidentale. Cela est également vrai pour les forêts marécageuses inondées temporairement.

La haute richesse générique des forêts de terre ferme de la région occidentale résulte du recouvrement des flores amazonienne et subandine. On y rencontre en effet des genres du domaine subandin, comme *Aiphanes*, *Ammandra*, *Aphandra*, *Catoblastus*, *Chamaedorea*, *Chelyocarpus*, *Dictyocaryum*, *Iriarteia*, *Wettinia*.

Ce dernier point trouvant réponse, il nous reste à discuter les trois premiers.

	Espèces du sous-bois (adultes < 10 m)	Espèces arborescentes (adultes > 10 m)
Est		
0,25 ha1	10	3
0,50 ha1	9	5
1,26 ha1	8	2
3,84 ha2	8	4
Centre 3		
0,12 ha	14-17	2-3
Ouest 4		
0,71 ha	26	3
0,50 ha	27	7

**Tableau 2**

Richesse en espèces de palmiers du sous-bois et en espèces arborescentes des forêts de terre ferme (voir sources in KAHN & GRANVILLE, 1992). 1. Guyane française ; 2. Bas Tocantins, Brésil ; 3. Bas Rio Negro, Brésil ; 4. Bas Ucayali, Pérou.

Forêts périodiquement inondées par les eaux noires (1 ha)	2-5 espèces	2 genres
Forêts périodiquement inondées par les eaux blanches (0.4 ha)	11-15 espèces	9-13 genres
Marécages d'inondation permanente (1 ha)	11 espèces	9 genres
Marécages d'inondation temporaire et irrégulière (0,8 à 1 ha)	15-18 espèces	11-12 genres

**Tableau 3**

Richesse en genres et espèces de palmiers des forêts inondées de l'ouest amazonien (KAHN & MEJIA, 1990).

## Évolution dans les forêts amazoniennes

Les différences de richesse en espèces de palmiers qui existent entre les forêts inondées et les forêts de terre ferme peuvent s'expliquer par des mécanismes d'évolution différents.

1) Les forêts inondées sont des milieux où les conditions extrêmes sont imposées par des facteurs externes à la végétation (crues des rivières, pluies). Ces contraintes écologiques augmentent la pression de sélection. Le mécanisme évolutif est darwinien. Les contraintes imposées par le milieu sélectionnent les caractères les plus tolérants en favorisant la reproduction différentielle des individus qui les possèdent ; ceux qui ne les possèdent pas sont condamnés à disparaître à plus ou moins long terme. Il en résulte la dominance de quelques espèces et une diversité relativement faible.

2) Les forêts de terre ferme sont des milieux stables, résultat de leur dynamique interne qui régule les conditions microclimatiques du sous-bois et protège les végétaux des changements externes brutaux (voir la notion d'homéostasie in HALLÉ *et al.*, 1978). Les niches écologiques se multiplient à l'extrême. Les contraintes imposées par le milieu et la pression de sélection sont faibles.

VAN STEENIS (1969, p. 103) a largement disserté sur ce point ; son sous-titre reste éloquent : « The tropical rain forest, an environment of low competition intensity ». Toutes les potentialités génétiques de l'espèce s'expriment y compris les monstres comme l'a aussi souligné cet auteur ; elles ne sont plus filtrées par le jeu de la reproduction différentielle. Le milieu n'oriente plus la spéciation. Cette évolution divergente [au sens de LOEVTRUP (1988), lorsqu'il écrit (p. 53) «... ce n'est pas la pression de sélection mais le manque de celle-ci qui favorise la divergence taxonomique »] aboutit aux fortes diversités observées.

Les différences de richesse spécifique entre les forêts de terre ferme de l'Est et celles du centre et de l'Ouest du bassin peuvent être reliées aux variations climatiques ou autres perturbations de ces régions qui ont influé sur les mécanismes de l'évolution. Les sites de plus haute diversité correspondraient alors aux forêts de terre ferme qui ont été les moins perturbées depuis leur mise en place.

## **Sur la nature des perturbations et leur impact sur la diversité des forêts tropicales**

Les perturbations du milieu forestier se produisent à différentes échelles d'espace et de temps. Nous distinguerons les macro des microperturbations.

### **Les macroperturbations**

Les variations climatiques durant le Quaternaire ont particulièrement touché l'Est et le Sud du bassin amazonien durant le Pléistocène et l'Holocène (TRICART, 1974 ; SOUBIÈS, 1980 ; SERVANT *et al.*, 1981). Ces périodes sèches auraient transformé de vastes régions forestières en savanes. De là est née la théorie des refuges (HAFFER, 1969). CAMPBELL & FRAILEY (1984) et COLINVAUX *et al.* (1985) ont mis en relation les perturbations dues à des inondations catastrophiques de l'Ouest amazonien, durant l'Holocène, avec la diversité biologique de cette région. SALO *et al.* (1986) et RÄSÄNEN *et al.* (1987) attribuent les hautes diversités en espèces végétales de l'Ouest amazonien aux perturbations dues à la migration latérale des rivières.

Ces macroperturbations détruisent les écosystèmes en place, mais engendrent des mosaïques de nouveaux écosystèmes dont les évolutions propres et leurs interactions conduiraient à une augmentation de la diversité.

La macroperturbation du milieu forestier, si elle favorise la diversité en espèces végétales au niveau régional, en cumulant les diversités de chacun des écosystèmes, ne saurait expliquer les hautes diversités des forêts de terre ferme.

Par exemple, les végétations les plus diversifiées en espèces de l'Ouest amazonien sont les forêts de terre ferme de la bordure occidentale du craton brésilien; elles n'ont probablement pas été affectées par la migration latérale des rivières (DUMONT *et al.*, 1990).

De plus, la perturbation ne peut favoriser que l'apparition de taxons pionniers selon un mécanisme darwinien qui aboutira à un nombre réduit d'espèces très spécialisées et fort compétitives - la plante rudérale est l'achèvement d'une telle évolution (RICHARDS, 1969 ; PICKETT, 1976 ; KAHN, 1982). Force est de constater que les hautes diversités en plantes des forêts de terre ferme ne sont pas dues à leurs espèces pionnières.

### **Un antagonisme, source de confusion : microperturbations sylvigénétiques et stabilité micro-climatique des sous-bois**

A considérer les palmiers, il est clair que les différences de diversité entre les forêts de terre ferme de l'Est amazonien et celles du Centre et de l'Ouest tiennent essentiellement au nombre des espèces du sous-bois, le nombre des espèces arborescentes restant faible dans tous les cas (tableau 2). D'une manière plus générale, les hautes diversités des forêts de terre ferme tiennent plus à la diversité de leurs arbustes ligneux qu'à celle de leurs arbres (CHRISTENSEN et BALSLEV, en préparation). La dynamique des forêts de terre ferme a été très étudiée dans les vingt dernières années (voir entre autres : OLDEMAN, 1974 ; HALLÉ *et al.*, 1978 ; HARTSHORN, 1978 ; DENSLOW, 1980 ; WHITMORE, 1982 ; BROKAW, 1985 a, b). Elle procède par chute d'arbres et cicatrization des trouées ainsi créées.

Selon la dimension des arbres de la canopée, elle conduit à des architectures très différentes qui, d'une forêt à l'autre, imposent des conditions microclimatiques bien contrastées dans les sous-bois.

Certaines forêts sont dominées par de très grands arbres qui dépassent fréquemment les cinquante mètres en hauteur. Dans d'autres, les arbres les plus hauts ne plafonnent qu'à une trentaine de mètres. Ces forêts qui développent des architectures bien différentes ont néanmoins des surfaces terrières similaires. Les grands arbres sont espacés et forment un voûte discontinue. Les arbres de dimensions moyennes sont en plus forte densité et forment une voûte continue (KAHN, 1986a).

La trouée créée par la chute d'un arbre est d'autant plus large que l'arbre est grand. De plus, la mort d'un grand arbre se traduit par une succession de chutes de branches puis finalement par celle du tronc. Le sous-bois est perturbé sur une longue période ; il est dominé par des plantes pionnières et des lianes héliophiles. Les espèces sciaphiles ne peuvent survivre. La diversité en espèces pionnières n'augmente pas pour autant puisqu'elles sont déjà présentes sous forme de semences dans le sol (PRÉVOST, 1981). La diversité globale chute.

La mort d'un arbre de dimensions moyennes perturbe relativement peu le sous-bois. La croissance des couronnes des arbres situés à la périphérie du chablis atténue l'effet de la perturbation en réduisant la surface de la trouée. Les conditions microclimatiques du sous-bois sont restituées par le rétablissement rapide d'une voûte forestière continue. Dans ce cas, seules sont affectées la régénération et la croissance des espèces du sous-bois qui conserve sa composition floristique (RICHARDS & WILLIAMSON, 1975 ; CHAZDON, 1986 ; DE STEVEN, 1986 ; PINERO *et al.*, 1986).

La dynamique forestière détruit et reconstruit. Par ses perturbations, elle n'accroît pas la diversité en espèces végétales ; elle peut même la diminuer. Par contre, son rôle dans le rétablissement rapide et le maintien des conditions microclimatiques du sous-bois est un facteur essentiel qui favorise la divergence taxonomique.

Les inventaires de palmiers de l'Est amazonien ont été effectués dans des forêts ouvertes à très grands arbres. Le nombre d'espèces du sous-bois y est faible. Ceux du Centre et de l'Ouest l'ont été dans des forêts fermées où les arbres ont des dimensions plus modestes. Le nombre d'espèces de palmiers y est considérablement plus élevé. Les types biologiques des palmiers du sous-bois diffèrent également en fonction de l'architecture forestière (KAHN, 1986b).

Les types architecturaux forestiers se transforment en fonction du type biologique des arbres les plus abondants (KAHN et GRANVILLE, 1992, pp. 111-114). La transformation d'un type architectural forestier en un autre s'effectuera par un nombre considérable de cycles sylvigénétiques. La durée d'une telle transformation - un ou plusieurs milliers d'années, en considérant que la longévité des grands arbres est de l'ordre du siècle ou plus - pourrait correspondre au temps nécessaire à la genèse d'un taxon. Le passage d'une forêt dominée par les mégaphanérophytes à une forêt dont la canopée est surtout composée de méso-macrophanérophytes se traduira, dans le sous-bois, par une plus grande stabilité microclimatique qui peut engendrer une divergence taxonomique, donc une augmentation de la diversité en espèces végétales. L'évolution inverse résulterait en une diminution de cette diversité.

## Conclusion

La richesse spécifique en palmiers dans les forêts de terre ferme - et nous avons vu qu'il s'agit essentiellement des espèces du sous-bois - est d'autant plus forte :

1) que ces forêts sont situées dans des régions où les perturbations climatiques du Pléistocène et de l'Holocène ont été moins sensibles - cas du Centre Nord et de l'Ouest du bassin ;

2) que ces forêts sont également situées dans des sites qui n'ont pas subi les perturbations dues à la migration latérale des rivières durant l'Holocène ;

3) que ces forêts sont dominées par des arbres de dimensions moyennes qui constituent une voûte dense et continue et dont la mort n'altère que peu le microclimat du sous-bois.

L'exemple des palmiers amazoniens corrobore l'idée que les hautes diversités des sous-bois des forêts de terre ferme résultent de la stabilité des conditions microclimatiques au cours du temps. Cette stabilité induit une évolution par divergence qui ne se déroule pas ou peu selon le mécanisme darwinien de sélection naturelle; les espèces qui ne s'éliminent pas mutuellement deviennent fort nombreuses. Dans les sites régulièrement perturbés, les contraintes écologiques entraînent la dominance de quelques espèces et la disparition des autres par le jeu de la sélection naturelle.

L'évolution par divergence dans un milieu stable sur une longue période engendre non seulement la haute diversité des sous-bois forestiers, mais aussi la débauche de formes et de stratégies de croissance qui les caractérise (VAN STEENIS, 1969 ; HALLÉ *et al.*, 1978 ; BLANC, 1989). A l'opposé, le mécanisme darwinien de sélection naturelle favorise la convergence des formes (STEBBINS, 1950); l'extravagance n'y a guère de place.

Combien de temps faut-il pour qu'apparaisse un nouveau taxon en forêt tropicale ? C'est là une question difficile. LOEVTRUP (1988, p. 53-54), défendant une théorie macromutationniste, en esquisse un élément de réponse : « Diverses sortes d'évidences, mais surtout des données paléontologiques ont montré que, quand une nouvelle forme apparaît qui peut coloniser une division majeure de la biosphère, alors elle se répandra, en occupant des compartiments mineurs de l'environnement par des formes supposées être spécialement adaptées à leur habitat particulier. Ce phénomène, nommé 'radiation adaptative' est ainsi associé à une divergence taxonomique considérable. L'évolution divergente associée à la radiation adaptative est souvent extraordinairement rapide, en termes géologiques du moins. Afin d'expliquer ce fait, les darwiniens invoquent habituellement une « pression de sélection » forte. Ceci est un expédient *ad hoc* pour lequel il n'y a aucun soutien du tout. »

L'isolement du taxon sur lequel LOEVTRUP (l.c.) fonde sa démarche, comme d'ailleurs VAN STEENIS (1969) l'a fait, est une condition *sine qua none* pour qu'une évolution divergente puisse se dérouler sans sélection naturelle. Il élimine toute compétition dans un milieu où la pression de sélection est faible.

VAN STEENIS (1969, p. 117) ne considère une telle évolution qu'au niveau supraspécifique. « The 'aleness' of so many tropical genera and species has led me to support the evolutionary theory of saltation, that is sudden changes by which plants attain another structure of supraspecific level ». Cela n'est certes pas contredit par les palmiers. Des 39 genres amazoniens, 6 sont monotypiques, 14 ne sont représentés que par une seule espèce dans la région et, au total, 25 genres ont 4 espèces au plus.

LOEVTRUP va plus loin ; il reste cependant ambigu : d'un côté il rejette la sélection naturelle comme source de la divergence taxonomique, de l'autre il en appelle à la radiation adaptative. Dans le sous-bois des forêts de terre ferme, la radiation n'est adaptative que dans certains cas qui doivent être minutieusement analysés (KAHN, 1986b, c). Il faut épurer le concept d'adaptation pour le ramener aux limites clairement définies par DARWIN, le résultat de la reproduction différentielle induite par le milieu. Il est préférable de ne parler que de divergence taxonomique.

Les considérations qui ont été développées ci-dessus sont fondées sur l'étude d'une seule famille, les palmiers, et ne valent que pour elle.

Notre approche de l'évolution en forêt amazonienne et de ses implications sur la diversité, qui procède par l'inventaire systématique de tous les représentants d'une même famille dans tous les écosystèmes forestiers sur l'ensemble du bassin, prendra tout son relief lorsque nous disposerons d'études similaires, aussi complètes, pour d'autres familles végétales. Que ces études confirment les tendances observées chez les palmiers ou bien qu'elles révèlent des tendances opposées ou différentes, nous aurons enfin des éléments pour analyser, par la comparaison des divergences taxonomiques, les mécanismes évolutifs qui ont conduit aux hautes diversités en espèces végétales des forêts de terre ferme, en particulier de leur sous-bois. Nous pourrions alors tenter l'ébauche d'une théorie.

**Remerciements** : Je tiens à remercier Jean-Paul LESCURE pour ses critiques et commentaires qui m'ont permis d'améliorer la présentation de ces idées.



## BIBLIOGRAPHIE

- ASHTON P.S. - 1969 - Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* 1 : 155-196.
- ASHTON P.S. - 1977 - A contribution of rain forest research to evolutionary theory. *An. Mis. Bot. Gard.* 64: 694-705.
- BALSLEV H., LUTEYN J., OLLGAARD B., HOLM-NIELSEN L.B. - 1987 - Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Bot.* 92 : 37-57.
- BLACK G.A., DOBZHANSKY T., PAVAN C. - 1950 - Some attempts to estimate species diversity and population density of trees in Amazonian forests. *Bot. Gaz.* 111 : 413-425.
- BLANC P. - 1989 - Biologie des plantes de sous-bois tropicaux. Thèse d'Etat, univ. Pierre et Marie Curie, Paris.
- BROKAW N.V.L. - 1985a. - Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: Pickett S.T.A., White P.S. (eds) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York, pp. 53-69.
- BROKAW N.V.L. - 1985b - Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66 : 682-687.
- CAMPBELL D.G., DALY D.C., PRANCE G.T., MACIEL U.N. - 1986 - Quantitative ecological inventory of terra firme and varzea tropical forest on the Rio Xingù, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38 : 369-393.
- CAMPBELL K. Jr., FRAILEY C.D. - 1984 - Holocene flooding and species diversity in southwestern Amazon. *Quat. Res.* 21 : 369-375.
- CHAZDON R.L. - 1986 - Physiological and morphological basis of shade tolerance in rain forest understory palms. *Principes* 30 : 92-99.
- COLINVAUX P.A., MILLER M.C., LIU K., STEINITZ-KANNAN M., FROST I. - 1985 - Discovery of permanent Amazon lakes and hydraulic disturbance in the upper Amazon basin. *Nature* 313 : 42-45.
- DE STEVEN D. - 1986 - Comparative demography of a clonal palm (*Oenocarpus mapora* subsp. *mapora*) in Panama. *Principes* 30: 100-104.
- DENSLOW J.S. - 1980 - Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica suppl.* 12 : 47-55.
- DUMONT J-F, LAMOTTE S., KAHN F. - 1990 - Wetland and upland forest ecosystems in Peruvian Amazonia: Plant species diversity in the light of some geological and botanical evidence. *For. Ecol. Manage.*, 33/34 (1-4): 125-139.
- GENTRY A.H. - 1986 - Sumario de patrones fitogeográficos neotropicales y sus implicaciones para el desarrollo de la Amazonia. *Rev. Acad. Colombiana Ciencias Exactas Físicas y Natur.* Vol. XVI 61 : 101-116.
- HAFFER J. - 1969 - Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165 : 131-137.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B. - 1978 - Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- HARTSHORN G.S. - 1978 - Tree falls and tropical forest dynamics. In: TOMLINSON P.B., ZIMMERMANN M.H. (eds) Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 617-638.
- KAHN F. - 1982 - La reconstitution de la forêt tropicale humide (S-O Côte d'Ivoire). Mémoires 97, ORSTOM, Paris.
- KAHN F. - 1986a - L'organisation comparée de deux forêts d'Amazonie brésilienne. *Mém. Mus. hist. nat., N.S., sér., A, Zool.*, Tome 132 : 19-24.
- KAHN F. - 1986b - Life forms of Amazonian palms in relation to forest structure & dynamics. *Biotropica* 18: 214-218.
- KAHN F. - 1986c - Adaptation en forêt tropicale humide : le cas des palmiers amazoniens. *Naturalia monspeliensia* n° HS - colloque international sur l'arbre : 171-189.
- KAHN F., GRANVILLE J.J. de - 1992 - Palms in forest ecosystems of Amazonia. Springer Verlag, Ecological studies 95, Berlin, Heidelberg, New York.
- KAHN F., MEJIA K. - 1990 - Palm communities in wetland forest ecosystems of Peruvian Amazonia. *For. Ecol. Manage.* 33/34 : 169-179.
- KLINGE H., JUNK W.J., REVILLA C.J. - 1990 - Status and distribution of forested wetlands in tropical South America. *For. Ecol. Manage.* 33/34 : 81-101.
- LECHTHALER R. - 1956 - Inventário das arvores de um hectare de terra firme da Reserva Florestal Ducke, Município de Manaus, Amazonia. *Rio de Janeiro Bot.* 3 : 1-10.
- LOEVTRUP S. - 1988 - La systématique et l'évolution. De Lamarck aux théoriciens modernes (Conférences données en automne 1987 au Muséum national d'histoire naturelle). *Biosystema* 3, Soc. fra. Systé. Paris.
- OLDEMAN R.A.A. - 1974 - L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoires 73, ORSTOM, Paris.
- PICKETT, S.T.A. - 1976 - Succession: an evolutionary interpretation. *Am. Nat.* 110 : 107-119.
- PIIERO D., MARTINEZ-RAMOS M., MENDOZA A., ALVAREZ-BUYLLA E., SARUKHĀN J. - 1986 - Demographic studies in *Astrocaryum mexicanum* and their use in understanding community dynamics. *Principes* 30 : 108-116.

- PRANCE G.T., RODRIGUES W.A., SILVA M.F. - 1976 - Inventário florestal de um hectare de mata de terra firme km 30 da Estrada Manaus-Itacoatiara. *Acta Amazonica* 6 : 9-35.
- PRÉVOST, M.F. - 1981 - Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire en Guyane. *Turrialba* 31 : 121-127.
- RÄSÄNEN M.E., SALO J.S., KALLIOLA R.J. - 1987 - Fluvial perturbation in the western Amazon river basin: Regulation by long-term sub-Andean tectonics. *Science* 238: 1398-1401.
- REVILLA J.C. - 1981 - Aspectos florísticos e fitossocioecológicos da floresta inundável (igapo) Praia Grande, Rio Negro, Amazônia, Brasil. Thesis INPA-FUA, Manaus.
- RICHARDS P.W. - 1969 - Speciation in the tropical rain forest and the concept of the niche. *Biol. J. Linn. Soc.* 1 : 149-153.
- RICHARDS P., WILLIAMSON G.B. - 1975 - Treefalls and patterns of understory species in a wet lowland tropical forest. *Ecology* 56: 1226-1229.
- RODRIGUES W.A. - 1961 - Estudio preliminar de mata de várzea alta de um ilha do baixo Rio Negro de solo argiloso e umido. *INPA (Botânica)* 10: 1-50.
- SALO J., KALLIOLA R., HÄKKINEN I., MÄKINEN Y., NIEMELA P., PUHAKKA M., COLEY P.D. - 1986 - River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* 322 : 254-258.
- SERVANT M., FONTES J-C., RIEU M, SALIÈGE J-F - 1981 - Phases climatiques arides holocènes dans le Sud-Ouest de l'Amazonie (Bolivie). *C.R. Acad. Sci. Paris* 292 : 1295-1297.
- SOUBIÈS F. - 1980 - Existence d'une phase sèche en Amazonie brésilienne datée par la présence de charbon dans les sols (6000-3000 ans BP). *Cah. ORSTOM, sér. Géol.* 2 : 133-148.
- STEBBINS G.L. - 1950 - Variation and evolution in plants. Columbia University press, New York.
- TRICART J. - 1974 - Existence de périodes sèches au Quaternaire en Amazonie et dans les régions voisines. *Rev. Géomorphol. Dyn.* 223 : 145-158.
- VALENCIA, R., BALSLEV, H., PAZ Y MIO, G. - 1994 - High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3(1): 21-29.
- VAN STEENIS C.G.G.J. - 1969 - Plant speciation in Malesia, with special reference to the theory of non-adaptative saltatory evolution. *Biol. J. Linn. Soc.* 1 : 97-133.
- WHITMORE T.C. - 1982 - On pattern and process in forests. In: Newman E.I. (Ed) The plant community as a working mechanism. Blackwell Scient. Publ., Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, pp. 45-59.

# EXISTE-T-IL UNE DIVERGENCE DE FORMES ET DE PROCESSUS ENTRE L'ÉQUATEUR ET LES HAUTES LATITUDES ? REGARD SUR LA GÉOMORPHOLOGIE ET LA VÉGÉTATION DES MILIEUX ALLUVIAUX

S. LAMOTTE

Laboratoire de botanique, USTL Montpellier II, CNRS URA 327 - Institut de botanique,  
163, rue Broussonnet - 34000 MONTPELLIER - FRANCE

**Résumé :** La spécificité des milieux inondables est envisagée dans la continuité d'une réflexion générale sur les systèmes alluviaux tropicaux et tempérés.

Les contraintes climatiques des hautes latitudes ont des conséquences sur la forêt comparables aux contraintes édaphiques et hydriques qui s'exercent sur la forêt tropicale humide.

On a privilégié la dimension longitudinale des cours d'eau dans l'analyse des systèmes alluviaux des hautes latitudes. L'étude des milieux alluviaux tropicaux montre au contraire une continuité entre la plaine et ses bordures, et des échanges écologiques constants entre les deux.

Les formes sont diverses et répondent, en fonction de rythmes climatiques, géodynamiques et biologiques variables et combinés, aux mêmes processus évolutifs fondamentaux.

**Mots-clés :** Ecologie, plaines alluviales, latitudes, dynamique fluviale, forêts inondées, cours d'eau, structure des végétations, biodiversité.

**Abstract:** Specificity of alluvial media is approached following a general reflexion about alluvial tropical and temperate systems.

Climatic constraints at high latitudes have consequences on forests which can be compared to edaphic and hydric constraints on tropical rain forest.

Longitudinal dimensions of streams have been emphasized in the analysis of alluvial systems at high latitudes. Studies of alluvial tropical media show a continuity between alluvial plains and their edges, and constant ecological exchanges between them.

Forms are varied, as a function of climatic, geodynamical and biological rhythms, which are variable and combined. These forms respond to the same fundamental evolutionary processes.

**Keywords:** Ecology, alluvial plains, latitudes, fluvial dynamics, wetlands, streams, vegetation structure, biodiversity.



## Introduction

La spécificité écologique des milieux inondables (GOPAL *et al.*, 1980 ; DECAMPS & NAIMAN, 1989), périodiquement submergés ou saturés d'eau et situés à la frontière entre les milieux aquatiques et terrestres, par la rencontre qu'ils impliquent entre les méthodes et les concepts de la limnologie et de l'écologie terrestre, était soulignée par JUNK (1980, 1989), et perceptible notamment à travers les travaux de NOIRFALISE & SOUGNEZ (1961), HARTOG & SÉGAL (1964) pour les végétations alluviales de climat tempéré.

La spécificité des écosystèmes alluviaux amazoniens, par l'étendue des espaces géographiques qu'ils concernent, ont conduit à considérer ces zones inondables comme un écosystème spécifique, ni terrestre, ni aquatique, et à l'étudier en tant que tel (JUNK 1980, 1986, 1989). En réponse à une réflexion sur le continuum fluvial à propos des cours d'eau de climat tempéré (VANNOTE *et al.*, 1980) et sur les écosystèmes liés aux cours d'eaux en milieu tempéré et arctique (HYNES, 1975 ; MINSHALL *et al.*, 1985 ; NAIMAN *et al.*, 1987), JUNK *et al.* proposaient, à la lumière de leurs observations en milieu tropical mettant en relief les larges dimensions des reliefs «The flood-pulse concept in river-floodplain systems» (1989), basé sur l'idée d'un écosystème de transition entre le milieu aquatique et le milieu terrestre, et où la masse d'eau qui transite annuellement dans les artères du réseau hydrographique, serait la principale force contrôlant la vie des plaines alluviales inondables.

L'étude botanique et géomorphologique de la plaine alluviale de Haute Amazonie apporte quelques éléments de réflexion sur la spécificité de ce milieu, et sur le rôle joué par les contraintes annuelles, climatiques et hydriques, sur la dynamique et la structure de la végétation des plaines inondables.

## Dynamique fluviale et successions de végétations

La géomorphologie des plaines alluviales se caractérise sous toutes les latitudes par l'existence de levées longitudinales relativement bien drainées parallèles au cours du fleuve, séparées par des dépressions argileuses plus longuement inondées et à drainage déficient (STERNBERG, 1957, 1960 ; MICHEL, 1963 ; HICKIN, 1974 ; HICKIN & NANSON, 1975 ; NANSON, 1980 ; MICHEL & SALL, 1984 ; KALLIOLA & PUHAKKA, 1988 ; LAMOTTE, 1990). Du fait de la migration latérale des méandres, les reliefs sont de plus en plus anciens au fur et à mesure que l'on pénètre à l'intérieur des terres le long de l'axe des méandres.

Sous les hautes latitudes, les variations à grande échelle de la végétation sont également contrôlées par un complexe de gradients associés au temps et à l'élévation (KALLIOLA & PUHAKKA <sup>(1)</sup> *op. cit.* citent plusieurs références à ce sujet). Les levées et les dépressions sont suffisamment contrastées pour donner lieu au développement en bandes distinctes de communautés de plantes repérables sur photographie aérienne. Cependant, la construction des levées est lente, les dépôts peu volumineux, et effectués au sein d'une dynamique fluviale peu active (courants et charge sédimentaire faibles). Les reliefs sont étroits, la durée de leur formation puis de leur évolution est longue, la durée d'inondation peu contrastée d'un site à l'autre. Ils sont progressivement masqués par le développement d'une végétation peu différenciable sur le terrain (NANSON, *op. cit.*). Les dépressions sont identifiées par leur drainage déficient caractéristique, mais les levées ne sont plus mentionnées en tant que telles, et seulement qualifiées de « well-drained floodplain areas » (KALLIOLA & PUHAKKA, *op. cit.*).

Le long d'un transect perpendiculaire à l'axe d'un méandre de la rivière Ucayali, à 200 km en amont d'Iquitos (Amazonie péruvienne), l'étude de la structure des végétations ligneuses montre l'existence sur les reliefs jeunes de deux grands types de végétations bien distincts structurellement et floristiquement, correspondant à l'alternance des levées et des dépressions (LAMOTTE, 1993).

---

(1) Laboratoire de Biologie, université de Turku, Finlande.

On rencontre, sur les jeunes levées inondées occasionnellement pendant une durée maximale de trois mois, la succession d'un stade graminéen à *Gynerium sagittatum* (Aubl.) Beauv. (Poaceae), d'un stade arbustif pionnier à *Cecropia membranacea* Trécul (Cecropiaceae), et d'un stade arborescent dominé par cinq espèces : *Ficus insipida* ssp. *insipida* Willd. (Moraceae), *Maquira coriacea* (Karst.) C.C. Berg (Moraceae), *Calycophyllum spruceanum* Benth. (Rubiaceae), *Guarea guidonia* (L.) Sleum. (Meliaceae), et *Sloanea* sp. (Elaeocarpaceae) (Fig.1). *F. insipida*, *C. spruceanum* et *M. coriacea* atteignent le statut d'émergents dans l'ensemble des forêts alluviales amazoniennes (HUBER, 1910 ; DUCKE & BLACK, 1953).

La durée d'inondation dans les dépressions oscille, pour la région considérée, entre 3 et 7 mois par an. Les dépressions profondes et parcourues de courants sont colonisées après chaque crue par *Paspalum fasciculatum* Willd. ex Flügge (Poaceae). La succession est stoppée dans le cas de forts courants car la végétation est déracinée chaque année par les eaux. *Cecropia latiloba* Miquel (Cecropiaceae) et *Echinochloa polystachya* (HBK) Hitchc. var. *spectabilis* (Poaceae) prospèrent dans les dépressions suffisamment profondes ou proches des chenaux principaux, où les courants sont modérés : les graines de ces deux espèces sont dispersées par l'eau, ainsi que par les poissons pour *C. latiloba* (RANKIN & MERONA, 1988 ; LAMOTTE, *op. cit.*). *Maclura tinctoria* (L.) D. Don ex Steud. s'installe conjointement avec *C. latiloba*, et ces deux espèces constituent une végétation ligneuse pionnière dans les dépressions anciennes isolées des courants. Si le taux de sédimentation est faible, l'évolution de la végétation est stoppée. Les populations pionnières se régénèrent alors sur place.

Ces arbres pionniers, par la prolifération de leurs axes due à la fois à une capacité réitérative marquée (LAMOTTE, 1993) et à la présence des racines-échasses chez *C. latiloba*, contribuent à la rétention des débris et sédiments transportés par les hautes eaux. Ils participent donc au processus de sédimentation, qui permet à long terme à des espèces moins tolérantes à l'inondation de s'implanter : *Annona hypoglauca* Mart. (Annonaceae), *Nectandra inundabilis* Rohwer (Lauraceae), *Laetia corymbulosa* Spruce ex Benth. (Flacourtiaceae)...

Dans les zones d'inondation annuelle et moyenne (3 à 5 mois), le schéma successional est divers en fonction des conditions du drainage. *Gynerium sagittatum* se développe dans les dépressions peu profondes isolées des courants, où le drainage est suffisant. L'espèce n'est remplacée ni par *C. membranacea*, dont les semis ne résistent pas à la submersion et ne subsistent pas sur les sites d'inondation annuelle, ni par *C. latiloba*, qui ne s'implante que là où les poissons disséminateurs peuvent circuler. Elle peut être remplacée par un stade de Graminées semi-aquatiques : *Echinochloa polystachya* et *Paspalum fasciculatum*. La dégénérescence du stade graminéen laisse place au développement de semis héliophiles variés, parmi lesquels les plus nombreux sont *Ficus insipida*, *Annona hypoglauca*, *Nectandra inundabilis*, *Laetia corymbulosa*, *Maquira coriacea*, et *Maclura tinctoria*. *Ficus insipida*, grégaire et de croissance rapide, constitue ensuite un stade pionnier arborescent. Si le drainage interne est bon, *Calycophyllum spruceanum* s'installe abondamment sous le couvert des *Ficus*. Si le drainage interne est déficient, *F. insipida* se développe avec *Maquira coriacea*. En outre, *Guarea guidonia*, *Sloanea* sp., et *Pseudobombax munguba* (Mart. & Zucc.) Dugand sont présentes ponctuellement.

La colonisation, puis le développement de la végétation dans les zones d'inondation annuelle sont donc soumis à l'influence des facteurs hydro-géomorphologiques suivants : durée d'inondation, circulation des courants, drainage, taux de sédimentation.

## Structure verticale des forêts alluviales en milieu tropical humide

L'observation des végétations alluviales de Haute Amazonie (LAMOTTE, *op. cit.*) permet de mettre en relief trois situations caractéristiques (Fig.1).

1. Les processus successionnels, dans les végétations des levées occasionnellement inondées, aboutissent à la constitution d'une forêt stratifiée composée d'émergents (jusqu'à 45-50 m dans les forêts âgées), d'une strate moyenne dense (20-30 m), et d'un sous-bois.

2. Ces processus sont perturbés pour les levées basses inondées chaque année, où ils se traduisent notamment par le caractère compétitif et grégaire d'espèces arborescentes par ailleurs

émergentes dans les forêts anciennes de la plaine alluviale amazonienne. Ces espèces jouent le rôle de pionniers par leur abondance et leur compétitivité. Il n'y a pas d'émergents dans ce type de forêt, dont la canopée est une strate continue de hauteur moyenne (20-30 m).

3. Les processus successionnels sont ralentis, voire indiscernables dans les zones longuement inondées. Les espèces pionnières se régénèrent faute de compétiteurs à croissance suffisamment rapide. Les émergents sont absents, le sous-bois est inexistant. La hauteur est réduite à moins de 20 m.

En résumé, suivant un gradient d'inondation parallèle au gradient d'intensité des facteurs abiotiques, les grandes espèces arborescentes disparaissent, supplantées par des forêts de plus en plus basses, où les niveaux du sous-bois sont de moins en moins fournis, puis enfin la végétation ligneuse ne se développe plus (Fig. 2).

La différenciation structurale des forêts en fonction de conditions édaphiques et hydriques contraignantes est confirmée par les travaux d'OLDEMAN (1974), JENIK (1976), KAHN (1983) et LAUMONIER (1991) pour les Tropiques humides, et peut être interprétée comme l'expression d'un contexte écologique précis (LAMOTTE, *op. cit.*) dans lequel les contraintes édaphiques entraînent une simplification de la structure et la réduction de la biodiversité, d'une façon comparable au rôle des contraintes climatiques sur les forêts des hautes latitudes (RICHARDS, 1952).

## Structure horizontale des forêts amazoniennes

La dynamique fluviale est particulièrement active en Haute Amazonie du fait de sa position au pied des Andes, et du fait de la pulsation annuelle, unique et concentrée dans le temps des eaux drainées sur un bassin-versant situé dans l'hémisphère sud mais proche de l'Equateur. Le milieu est une mosaïque d'unités géomorphologiques, tributaire des dimensions des reliefs, dont l'organisation est subordonnée à la combinaison de divers facteurs : direction et force des courants, rythme et ampleur des crues, drainage, nature et répartition des dépôts sédimentaires, proximité des chenaux.

Il y a théoriquement autant de successions possibles que de situations géomorphologiques et historiques différentes, et l'influence de la dynamique fluviale, qui se fait d'autant plus sentir que les reliefs sont jeunes et proches des axes de passage des courants, exerce une pression sur la diversité spécifique et structurale des végétations.

Par contre, les forêts d'interfluves sont organisées en une mosaïque forestière gouvernée par les processus dynamiques inhérents à la forêt elle-même. La maille de cette mosaïque est relative à la dimension des chablis (OLDEMAN, *op. cit.* ; HALLÉ *et al.*, 1978 ; TORQUEBIAU, 1985). C'est également dans ces forêts, au développement principalement contrôlé par des interactions biotiques librement exprimées, que la diversité spécifique est la plus importante, comme cela a été démontré par l'ensemble des inventaires floristiques comparatifs entre les zones non inondables, et inondables, y compris les végétations inondables d'interfluves (DUMONT *et al.*, 1990 ; KAHN, *ce vol.*).

Entre ces deux schémas existe une infinité de situations possibles.

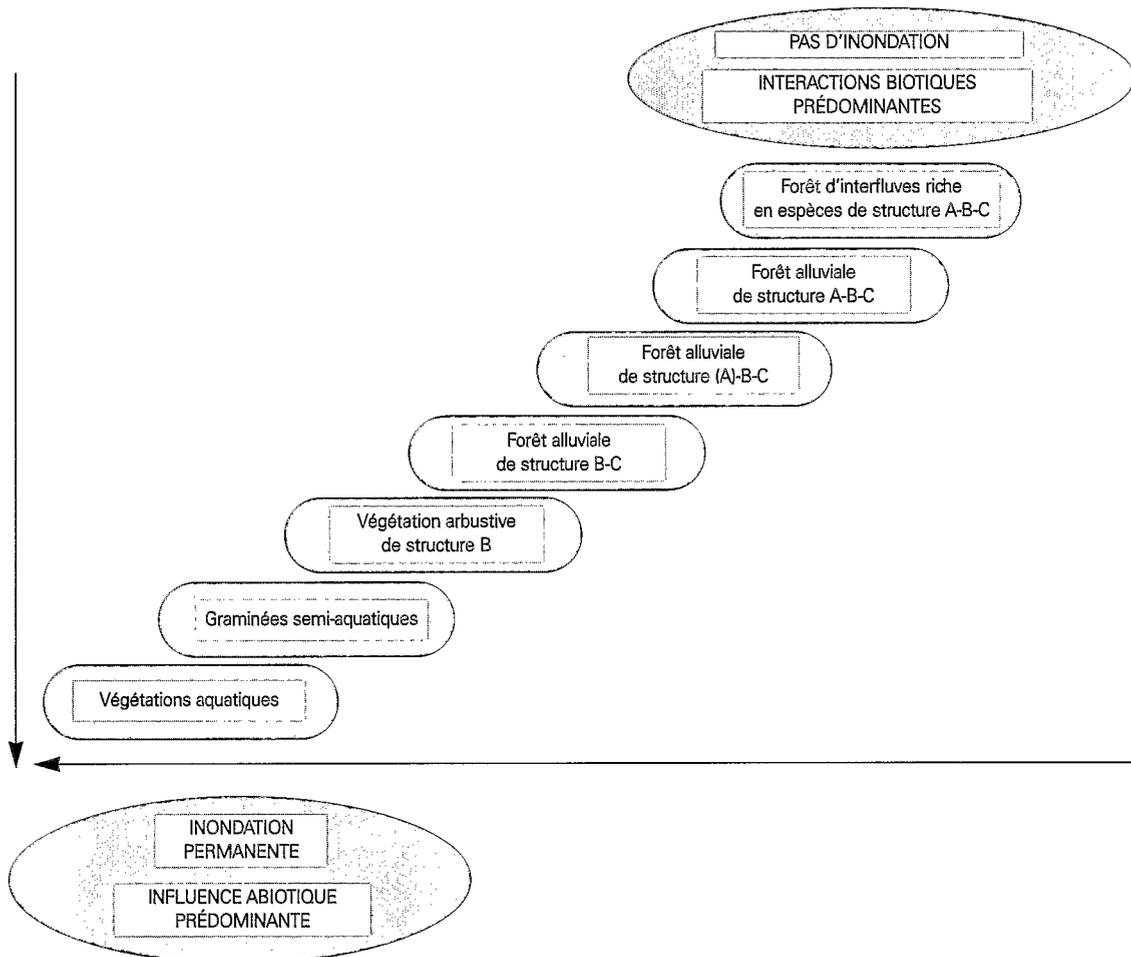
## Forêt alluviale - Forêt d'interfluve

L'étendue de l'inondation varie d'une année à l'autre, et il existe une zone intermédiaire, un « littoral mobile » (JUNK 1989) où se trouvent en mélange les espèces de la plaine alluviale, et celles des zones non inondables. Hormis le fait qu'il existe des plantes particulièrement tolérantes à l'inondation, et d'autres totalement intolérantes, certaines espèces moyennement tolérantes germent à la faveur d'une succession d'années « sèches » dans des secteurs d'où elles seraient absentes en cas d'inondation régulière, tandis que des plantes disséminées par l'eau sont absentes de ces sites où leurs graines n'ont pu être déposées. Il existe de ce fait un gradient dans la répartition des espèces, parmi lesquelles il est bien difficile de séparer nettement les espèces d'affinité ripicole des autres. HUBER (1910), DUCKE & BLACK (1953), AUBREVILLE (1965), séparaient nettement la flore alluviale de la

flore d'interfluves, tandis que GENTRY (1986, 1992) démontre un net clivage entre les flores par type d'habitat (forte diversité  $\beta$ ), et que certains inventaires recensent des espèces communes aux interfluves et à la plaine inondable (PIRES, 1978 ; KLINGE *et al.*, 1990).

## Le système fluvial : gradient linéaire ou aréolaire ?

L'extension latérale généralement réduite des plaines alluviales sous les hautes latitudes a conduit à privilégier la dimension longitudinale des cours d'eau dans l'analyse de ces systèmes (VANNOTE *et al.*, 1980 ; MINSHALL *et al.*, 1985). L'évolution des paysages alluviaux y est freinée par le stockage saisonnier de l'eau sous forme de neige ou de glace, simultanément à la baisse des températures et au raccourcissement de la photopériode. Le climat peu agressif pour les sols, la charge sédimentaire et le volume des eaux en circulation généralement relativement réduits, se combinent pour engendrer une dynamique fluviale comparativement peu active. Par contre, la géodynamique des milieux alluviaux se traduit dans le cas des grands fleuves tropicaux par des reliefs de dimensions plus importantes, naturellement engendrée par les mêmes lois physiques que sous les hautes latitudes (LEOPOLD & LANGBEIN, 1966 ; STERNBERG, 1957).



**Figure 1**

Schémas successionnels variables selon les conditions du drainage et la durée d'inondation. Les noms soulignés correspondent aux espèces particulièrement tolérantes à l'inondation.

Les vastes dimensions de la plaine alluviale amazonienne et l'absence de limite entre les forêts d'interfluves et les végétations alluviales, le long d'un gradient qui s'étend des forêts non inondables jusqu'aux populations d'espèces dont l'écologie est étroitement liée à la présence de l'eau, tendent à montrer que ce cours d'eau et ses bordures constituent un système ouvert et dépendant des échanges latéraux avec les milieux adjacents. La forte productivité primaire des eaux stagnantes (FITTKAU *et al.*, 1975 ; HOWARDS-WILLIAMS & JUNK, 1976, 1977 ; RAI & HILL, 1984 ; FISHER *et al.*, 1991), et les échanges constants qui ont lieu entre ces dernières et les eaux courantes (IRMLER, 1979 ; NORTCLIFF & THORNES, 1988) renforcent l'idée d'une continuité entre les deux types de milieux.

## Contraintes abiotiques et biodiversité

Des mesures permettraient probablement de montrer que le rapport de l'extension latérale de la frange active des grands fleuves à méandres, sur l'ampleur des reliefs de leurs plaines alluviales, est plus important dans les régions proches de l'Equateur que sous les hautes latitudes. Ce rapport peut revêtir une importance déterminante sur les gradients spatiaux d'inondation, dont la variation sur une même distance sera plus ténue aux basses latitudes, et susceptible de favoriser la diversité biologique propre à ces régions, même face aux conditions imposées par la dynamique fluviale. En outre, l'amplitude des reliefs alluviaux des grands fleuves tropicaux permet l'existence d'habitats divers colonisés par des espèces qui leur sont adaptées, soit qu'elles aient évolué au sein de ce milieu, soit qu'elles se soient introduites à partir de biotopes extérieurs aux bassins-versants (LAMOTTE, *op. cit.*).

La limite des plaines alluviales perçue le long des cours d'eau sous les hautes latitudes devient indiscernable en milieu tropical. Il s'agit d'une limite spatiale, et non conceptuelle, qui s'imprime dans le paysage à la faveur d'une rupture dans la topographie rendue perceptible par les dimensions réduites des reliefs sous les hautes latitudes, tandis que les dimensions des végétaux restent globalement constantes.

Contrairement à ce qui se passe sous les hautes latitudes, l'activité des rivières tropicales n'englobe pas le remaniement de dépôts glaciaires ou périglaciaires. Les paysages tropicaux sont l'aboutissement d'une évolution ininterrompue de longue date, et les tropiques humides constituent un environnement au sein duquel l'action des eaux courantes sur le modelé du paysage atteint son développement maximal (DOUGLAS, in WHITMORE *et al.*, 1982).

On peut cependant émettre l'hypothèse que les contraintes géomorphologiques et hydriques annuelles qui s'exercent sur les végétations alluviales des milieux tropicaux, tandis que la composante climatique à long terme fluctue lentement, soient comparables dans leurs conséquences aux contraintes d'un climat sec ou tempéré au sein duquel la sécheresse, le froid, ou les contrastes de température et de photopériode, limitent le développement des végétations à un stade d'équilibre avec le milieu, tandis que c'est la composante pédologique qui évolue lentement.

L'influence de contraintes rythmées annuelles conditionnerait dans les deux cas l'existence d'une moindre diversité spécifique, de taxons plus spécialisés, d'un mode végétatif de reproduction plus fréquent, etc. Il est intéressant de noter que les forêts périodiquement inondées des plaines alluviales tropicales ont une croissance annuellement rythmée induite par l'alternance de périodes végétatives et de périodes de repos, qui se traduit, comme pour les arbres des hautes latitudes, par la présence de cernes de croissance chez les espèces ligneuses (WORRES, 1985 ; 1986, 1989).

## Conclusion

"Are the differences in evolutionary and ecological processes and forms between the tropics and the extra-tropics differences of degree only, or are they differences in basic principles which must be of deep concern to all interested in biogeographical and ecological theory ?" (WHITMORE *et al.*, 1982).

Depuis les zones équatoriales jusqu'aux latitudes élevées, les phénomènes géodynamiques et biologiques se déroulent à des échelles de temps et d'espace différentes : dimensions spatiales réduites et lente évolution pour les premiers sous les hautes latitudes, vitesse d'évolution accélérée

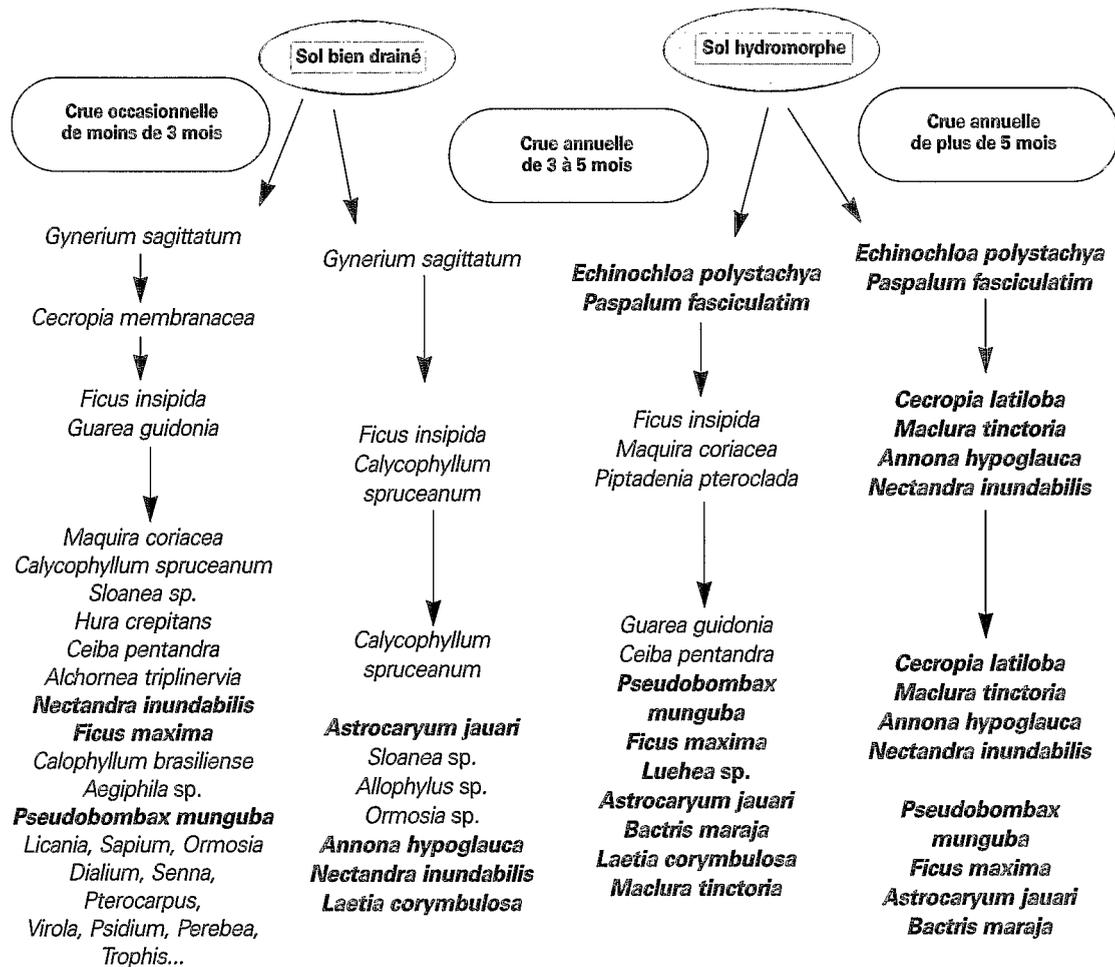


Figure 2

Structure des végétations alluviales, conditionnée par l'intensité des contraintes abiotiques. A : canopée 30-50 m, B : strate arborescente 20-30 m, C : strate arbustive de sous-bois.

pour les seconds en climat équatorial. Ce gradient latitudinal se traduit sur la diversité, la structure et le mode de reproduction des végétaux. Or, s'il varie avec la distance à l'Equateur, il s'exprime aussi sous les tropiques humides depuis la forêt tropicale dense jusqu'aux végétations alluviales inondées annuellement. Il n'est donc pas inhérent à la latitude.

Par ailleurs, la disparité des dimensions des reliefs alluviaux entre basses et hautes latitudes n'existe peut-être pas chez les végétaux : les plantes n'ont-elles pas des caractéristiques biologiques (dimensions, durée de vie par type biologique) généralement comparables d'une région à l'autre ?

La disparité des milieux alluviaux en fonction de la latitude ne serait pas inhérente à l'essence des phénomènes en mouvement, mais résulterait de la variabilité des dimensions spatiales et temporelles des phénomènes géodynamiques, combinée avec l'uniformité relative des caractères biologiques fondamentaux.

Les formes, diverses, répondraient en fonction de rythmes climatiques, géodynamiques et biologiques variables et combinés, aux mêmes processus évolutifs.

**Remerciements :** Ministère de la Recherche et de la Technologie (France), ORSTOM-MAA, IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana, Iquitos, Pérou), laboratoire de Botanique USTL Montpellier, laboratoire de Biotechnologie ORSTOM-Montpellier. Je remercie vivement Michel GODRON, Francis HALLÉ et Sevastianos Roussos pour leurs critiques et suggestions.

## BIBLIOGRAPHIE

- AUBRÉVILLE A. - 1965 - Principes d'une systématique des formations végétales tropicales. *Adansonia*, 5 (2) : 153-169.
- DECAMPS H., NAIMAN R.J. - 1989 - L'écologie des fleuves. *La Recherche*, 20 (208) : 310-319.
- DUCKE A., BLACK G.A. - 1953 - Phytogeographical notes on the Brazilian Amazon. *Anais Acad. Bras. Cienc.*, 25 (1) : 1-46.
- DUMONT J.-F., LAMOTTE S., KAHN F. - 1990 - Wetland and upland forest ecosystems in Peruvian Amazonia: Plant species diversity in the light of some geological and botanical evidence. *Forest Ecology and Management*, 33/34 : 125-139.
- FISHER T.R., LESACK L.F.W., SMITH L.K., - 1991 - Input, recycling, and export of N and P on the Amazon floodplain at Lake Calado. In: Phosphorus cycles in terrestrial and aquatic ecosystems. H. TESSEN, D. LÓPEZ-HERNANDEZ & I.H. SALCEDO (eds.). Scope Reg. Workshop Proc.
- FITTKAU E.J., IRMLER U., JUNK W.J., REISS F., SCHMIDT G.W. - 1975 - Productivity, biomass, and population dynamics in Amazonian water bodies. In: Tropical Ecological Systems. F.B. Golley & E. Medina (eds.), New-York : 289-311.
- GENTRY A. H. - 1986 - An overview of neotropical phytogeographic patterns with an emphasis on Amazonia. 1° Simp. do Trópico Umido, Belém, 12-17 Nov. 1984, vol. II : 19-35.
- GENTRY A.H. - 1992 - Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos*, 63 : 19-28.
- GOPAL B., TURNER R.E., WETZEL R.G., WHIGHAM D.F. - 1980 - (EDS.) - Wetlands Ecology and Management, N.I.E., I.S.P., New-Dehli.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B. - 1978 - Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer Verlag (ed.), 441 p.
- HARTOG G. DEN, SEGAL S. - 1964 - A new classification of the water-plant communities. *Acta Bot. Neerl.*, 13 : 367-393.
- HICKIN E.J. - 1974 - The development of meanders in natural river-channels. *Amer. J. of Sciences*, 274 : 414-442.
- HICKIN E.J., NANSON G.C. - 1975 - The character of channel migration on the Beatton River, Northeast British Columbia, Canada. *Geol. Soc. of Am. Bull.*, 86 : 487-494.
- HOWARDS-WILLIAMS C., JUNK W.J. - 1976 - The decomposition of aquatic macrophytes in the floating meadows of a Central Amazonian várzea lake. *Biogeographica*, 7 : 115-123.
- HOWARDS-WILLIAMS C., JUNK W.J. - 1977 - The chemical composition of Central Amazonian aquatic macrophytes with special reference to their role in the ecosystem. *Arch. Hydrobiol.*, 79 (4) : 446-464.
- HUBER J. - 1910 - Mattas e madeiras amazônicas. *Bol. Mus. Para. Hist. Nat. E. Goeldi*, 6 : 91-225.
- HYNES H.B.S. - 1975 - The stream and its valley. *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh.*, 19 : 1-15.
- IRMLER U. - 1979 - Considerations on structure and function of the "Central Amazonian inundation forest ecosystem" with particular emphasis on selected soil animals. *Oecologia* (Berl.), 43 : 1-18.
- JENIK J. - 1976 - Root and root systems in tropical trees: morphologic and ecologic aspects. In : Tropical trees as living systems. TOMLINSON P.B. & ZIMMERMANN M.H. (eds.), Cambridge Univ. Press : 323-349.
- JUNK W.J. - 1980 - Areas inundáveis : Um desafio para limnologia. *Acta Amazonica*, 10 (4) : 775-795.
- JUNK W.J. - 1986 - Aquatic plants of the Amazon system. In: The Ecology of River Systems. B.R. DAVIES & K.F. WALKER (eds.), W. Junk (Publ.), Dordrecht : 319-337.
- JUNK W.J. - 1989 - Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. In : Tropical Forests : Botanical dynamics, Speciation and Diversity. M.B. HOLM-NIELSEN, I.C. NIELSEN, H. BALSLEV (eds.), Academic Press : 47-63.
- JUNK W.J., BAILEY P.B., SPARKS E. - 1989 - The flood-pulse concept in river-floodplain systems. In: D.P. Dodge (ed.), Proc. Internat. Large River Symp., *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* : 110-127.
- KAHN F. - 1983 - Architecture comparée de forêts tropicales humides et dynamique de la rhizosphère. Thèse d'Etat USTL Montpellier II, 426 p.
- KAHN F. - 1996 - Richesse en genres et en espèces de Palmiers des forêts amazoniennes : phytogéographie, diversité et évolution. Act. Coll. Internat. Phytogéo. Trop. Paris, juin 1993. (le présent volume).
- KALLIOLA R., PUHAKKA M. - 1988 - River dynamics and vegetation mosaicism: a case study of the River Kamajohka, Northernmost Finland. *J. of Biogeography*, 15 : 703-719.
- KLINGE H., JUNK W.J., REVILLA C.J. - 1990 - Status and distribution of forested wetlands in tropical South America. *For. Ecol. Manag.*, 33/34 : 81-101.
- LAMOTTE S. - 1990 - Fluvial dynamics and succession in the Lower Ucayali River Basin. *Forest Ecology and Management*, 33/34 : 141-156.
- LAMOTTE S. - 1993 - Essai d'interprétation dynamique des végétations en milieu tropical inondable : la plaine alluviale de Haute Amazonie. Doctorat, USTL Montpellier II, Orstom (publ.), Coll. TDM, 423 p.
- LAUMONIER Y. - 1991 - Flore et biogéographie des forêts denses équatoriales de Sumatra. Thèse d'Etat univ. P. Sabatier Toulouse, 350 p.
- LEOPOLD L.B., LANGBEIN W.B. - 1966 - River meanders. *Scientific American*, 214 (6) : 60-70.
- MICHEL P. - 1963 - Les bassins des fleuves Sénégal et Gambie. Etude géomorphologique. Thèse d'Etat, univ. de Strasbourg, 3 tomes.
- MICHEL P., SALL M. - 1984 - Dynamique des paysages et aménagement de la vallée alluviale du Sénégal. In : Le Développement rural en question, Orstom (ed.) : 89-109.

- MINSHALL G.W., CUMMINS K.W., PETERSEN R.C., CUSHING C.E., BRUNDS D.A., SEDELL J.R., VANNOTE R.L. - 1985 - Developments in stream ecosystem theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42 : 1045-1055.
- NAIMAN R.J., MELILLO J.M., LOCK M.A., FORD T.E. - 1987 - Longitudinal patterns of ecosystem processes and community structure in a subarctic river continuum. *Ecology*, 68 (5) : 1139-1156.
- NANSON G.C. - 1980 - Point-bar and floodplain formation of the meandering Beatton River, Northeastern British Columbia, Canada. *Sedimentol.*, 27 : 3-29.
- NOIRFALISE A., SOUGNEZ N. - 1961 - Les forêts riveraines de Belgique. *Bull. J. Bot. Bruxelles*, 31 : 199-287.
- NORTCLIFF S., THORNES J.B. - 1988 - The dynamics of a tropical floodplain environment with reference to forest ecology. *J. of Biogeography*, 18 : 49-59.
- OLDEMAN R.A.A. - 1974 - L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire Orstom n° 73, 204 p.
- PIRES J.M. - 1978 - Les écosystèmes forestiers de l'Amazonie brésilienne : description, fonctionnement et les recherches nécessaires. In: Ecosystèmes forestiers tropicaux, Unesco/Fao : 660-680.
- RAI H., HILL G. - 1984 - Primary production in the Amazonian aquatic ecosystem. In: The Amazon. H. SIOLI (ed.), W.J. JUNK (publ.), Dordrecht : 15-46.
- RANKIN J., MERONA B. de - 1988 - Conditions écologiques et économiques de la production d'une île de várzea : l'île de Careiro. Orstom/Inpa, rapport terminal : 202-228.
- RICHARDS P.W. - 1952 - The tropical rain forest. Reprint 1981. Cambridge Univ. Press, Londres, 450 p.
- STERNBERG H. O'R. - 1957 - A propósito de meandros. *Rev. Bras. Geogr.*, 4 : 477-499.
- STERNBERG H. O'R., - 1960 - Radiocarbon dating as applied to a problem of Amazonian morphology. C.R. 18<sup>e</sup> congrès international de Géographie, Rio de Janeiro, 1956 : 399-424.
- TORQUEBAU E. - 1985 - The tropical rain forest mosaic pattern with special reference to Indonesia. Tropical Forest Biology Program, Biotrop, 68 p.
- TURNER R.E. - 1980 - Protein yields from wetlands. In: Wetlands Ecology and Management, B.P. GOPAL, R.E. TURNER, R.G. Wetzel, D.F. Whigham (eds.), NIE, ISP, New-Dehli : 405-415.
- VANNOTE R.L., MINSHALL G.M., CUMMINS K.W., SEDELL J.R., CUSHING C.E. - 1980 - The river-continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 130-137.
- WHITMORE T.C., FLENLEY J.R., HARRIS D.R. - 1982 - The Tropics as a norm in Biogeography? *The Geographical J.*, 148 (1) : 8-9.
- WORBES M., 1985. Structural and other adaptations to long-term flooding by trees in Central Amazonia. *Amazoniana*, 9 (3) : 459-484.
- WORBES M. - 1986 - Site conditions and growth of Central Amazonian inundation forests. *Scripta Geobot.*, 17 : 1-112.
- WORBES M. - 1989. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the Neotropics. *IAVVA Bull.*, 10 (2) : 109-122.

# IMPLICATIONS D'UNE ANALYSE CLADISTIQUE DANS L'HISTOIRE GÉOGRAPHIQUE DES ANNONACEAE :, FAMILLE D'ANGIOSPERMES PRIMITIVES

A. LE THOMAS\* et J. A. DOYLE\*\*

\*Ecole pratique des hautes études, Muséum national d'histoire naturelle,  
16, rue Buffon, 75005 Paris, France ;

\*\*Section of Evolution and Ecology, University of California, Davis, CA 95616, USA.

**Résumé :** Alors que SMITH et TAKHTAJAN situaient l'origine des Angiospermes entre le Sud-Est asiatique et l'Australie, WALKER et LE THOMAS ont souligné la concentration des types polliniques primitifs d'Annonaceae en Amérique du Sud et en Afrique, suggérant plutôt une origine nord-gondwanienne pour cette famille d'Angiospermes primitives. Une analyse cladistique des Annonaceae révèle une division basale de la famille en deux lignées, l'une comportant uniquement *Anaxagorea*, seul genre de répartition à la fois asiatique et néotropicale, l'autre fondamentalement africaine et néotropicalisée comprenant tous les autres genres de la famille. A l'intérieur de cette dernière, plusieurs lignées dérivées sont partagées entre l'Afrique et l'Asie, l'une d'entre elles atteignant l'Australie. Ce schéma pourrait traduire l'histoire suivante : (1) l'origine et la disjonction des lignées laurasienne (*Anaxagorea*) et nord-gondwanienne au Crétacé inférieur, alors que les échanges à travers la Téthys étaient encore faciles et que les grandes lignées de Magnoliidae sont établies par la paléobotanique ; (2) la radiation plus active de la lignée nord-gondwanienne pendant le Crétacé supérieur, lorsque la Téthys et l'Atlantique du Sud s'élargissaient ; (3) des échanges entre Afrique et l'Asie liés au rapprochement de l'Afrique et de l'Eurasie au début du Tertiaire, attestés par la présence de graines fossiles d'Annonaceae en Europe ; (4) enfin, des échanges entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud pendant le Tertiaire.

**Mots-clés :** Annonaceae, Angiospermes primitives, biogéographie, analyse cladistique.

**Abstract:** Whereas SMITH and TAKHTAJAN situated the origin of angiosperms between Southeast Asia and Australia, WALKER and LE THOMAS emphasized the concentration of primitive pollen types of Annonaceae in South America and Africa, suggesting instead a Northern Gondwanan origin for this family of primitive angiosperms. A cladistic analysis of Annonaceae shows a basal division of the family into *Anaxagorea*, the only genus with an Asian and Neotropical distribution, and a basically African and Neotropical line that includes all other genera of the family. Within the latter, several derived lines occur in both Africa and Asia, one of which reaches Australia. This pattern may reflect the following history: (1) origin and disjunction of Laurasian (*Anaxagorea*) and Northern Gondwanan lines in the Early Cretaceous, when interchange across the Tethys was still easy and the major lines of Magnoliidae are documented by paleobotany; (2) more active radiation of the Northern Gondwanan line during the Late Cretaceous, when the Tethys and the South Atlantic were widening; (3) interchanges between Africa and Asia linked to the coming together of Africa and Eurasia in the Early Tertiary, attested by the presence of fossil seeds of Annonaceae in Europe; (4) finally, interchanges between North and South America during the Tertiary.

**Keywords:** Annonaceae, primitive angiosperius, biogeography, cladistic analysis.



## Introduction

Avec environ 200 genres et 2 500 espèces, la famille des Annonaceae est la plus représentative et la plus diversifiée parmi les Angiospermes primitives. Aussi a-t-elle joué un rôle important dans les discussions qui concernent le type pollinique primitif des Angiospermes, leur origine géographique et leur dispersion.

C'est une famille presque entièrement tropicale, à l'exception de deux genres nord-américains étroitement apparentés (*Asimina*, *Deeringothamnus*). Un seul genre est pantropical (*Xylopia*). Géographiquement, les Annonaceae sont caractérisées par un endémisme générique continental très important : *Guatteria*, *Malmea*, *Cymbopetalum* et genres voisins en Amérique tropicale ; *Piptostigma*, *Toussaintia*, *Hexalobus* et *Monodora* en Afrique ; *Cananga* et *Millettia* en Asie. Parmi les genres néotropicaux, seul *Annona* détache quelques espèces en Afrique, dont une seule (*A. senegalensis*) atteint Madagascar. En revanche, les liens génériques entre l'Afrique et l'Asie sont plus nombreux (*Polyalthia*, *Artabotrys*, *Uvaria*). Seul, le genre *Anaxagorea* présente une disjonction entre l'Amérique tropicale et l'Asie, alors qu'il est totalement absent du continent africain.

Les hypothèses émises pour expliquer cette répartition ainsi que l'origine de la famille ont été étroitement liées à celles concernant l'origine des Angiospermes en général. L'idée qui a prévalu pendant longtemps est celle de TAKHTAJAN (1969) et de SMITH (1970, 1973) qui plaçaient le « berceau » des Angiospermes entre « l'Assam et les Fidji ». Cette conclusion était fondée sur le fait que le nombre de familles d'Angiospermes primitives, c'est-à-dire les Magnoliidae au sens de CRONQUIST et de TAKHTAJAN, est beaucoup plus important dans la région comprenant l'Asie tropicale et l'Australasie que dans les régions tropicales américaines et africaines. En raison de leur très grande diversité spécifique en Asie, SINCLAIR (1955) soutient cette même hypothèse pour l'origine des Annonaceae.

Pourtant, presque à la même époque, la théorie de la tectonique des plaques commence à être acceptée et fait naître, chez certains botanistes, des doutes sur cette hypothèse (SCHUSTER, 1972, 1976 ; RAVEN et AXELROD, 1974). Elle montre en effet que la région, considérée par TAKHTAJAN et SMITH comme berceau des Angiospermes, était en réalité constituée de deux régions nettement séparées au Crétacé inférieur, époque de l'apparition des Angiospermes, l'une faisant partie de la Laurasie, l'autre du Gondwana. SCHUSTER, (1976) en particulier, montre qu'une partie des familles d'Angiospermes primitives, comme les Magnoliaceae, est limitée presque exclusivement au Sud-Est asiatique et à l'Amérique du Nord, donc laurasienne, tandis que l'autre partie, comme les Winteraceae, est plutôt australasienne, sud-américaine et afro-malgache, donc gondwanienne. La concentration des familles d'Angiospermes primitives entre l'Assam et les Fidji pourrait donc s'expliquer par la juxtaposition postérieure de deux flores contenant chacune des Angiospermes primitives, ce qui ouvre la voie à toute autre conception pour l'origine des Angiospermes.

Les études palynologiques concernant les Annonaceae ont permis d'apporter de nouvelles données importantes appuyant l'hypothèse générale de SCHUSTER (1976). WALKER (1971) montre, à partir de son étude générale sur la morphologie pollinique de la famille, que les types primitifs monosulqués sont concentrés en Amérique du Sud où presque toutes les principales lignées polliniques d'Annonaceae existent, alors que les types polliniques asiatiques, échinulés, inaperturés, disulculés sont tous dérivés. Il en déduit une origine gondwanienne de la famille située plutôt en Amérique du Sud. L'étude ultrastructurale de LE THOMAS (1980-1981) a précisé la définition du type pollinique primitif, monosulqué à structure exinique grenue. La grande concentration de ce type en Afrique, à l'exception d'*Anaxagorea*, tend à soutenir l'idée que l'origine de la famille se situerait dans la région Afrique-Amérique du Sud lorsqu'elle faisait partie du Gondwana. WALKER (1971) et RAVEN et AXELROD (1974) suggèrent une origine également afro/sud-américaine, ou « ouest-gondwanienne », pour les familles des Canellaceae et Myristicaceae.

Des conclusions comparables ont été tirées des pollens fossiles d'Angiospermes. En effet, à l'époque où l'on retrouve les premières traces d'Angiospermes (Crétacé inférieur, étages Barrémien et Aptien), c'est dans la région africaine et sud-américaine, appelée province du Nord-Gondwana par

BRENNER (1976), que l'on trouve la plus grande diversité de pollens d'Angiospermes (BRENNER, 1976 ; DOYLE *et al.*, 1977, 1982 ; DOYLE, 1984), bien qu'à présent les différences interrégionales paraissent moins absolues qu'autrefois (DOYLE, 1992).

## Résultats d'analyses cladistiques

Les études cladistiques réalisées par DONOGHUE et DOYLE (1989) ont permis de préciser les rapports phylogénétiques entre les lignées basales d'Angiospermes. Dans tous les cladogrammes les plus parcimonieux, le groupe de base est constitué par quatre à sept familles de Magnoliales qui gardent le type pollinique primitif et dans lequel les Annonaceae occupent une place centrale. Les cladogrammes basés sur les séquences de l'ARN ribosomique (HAMBY et ZIMMER, 1992) enracinent les Angiospermes parmi les Magnoliidae herbacées (Nymphaeales, Piperales ou « Paléocherbes » de DONOGHUE et DOYLE, 1989) plutôt que les Magnoliidae ligneuses, mais ils montrent également la relation étroite entre les Annonaceae et les Magnoliaceae.

Ces résultats nous ont conduits à faire une analyse des Annonaceae (DOYLE et LE THOMAS, 1993), en prenant les autres Magnoliales comme extra-groupes (sauf les Canellaceae, associées soit avec les Magnoliales, soit avec les Winteraceae dans les cladogrammes de DONOGHUE et DOYLE), pour reconstituer les grandes lignées de l'évolution à l'intérieur de la famille. Parmi les 79 caractères macro- et micromorphologiques utilisés, les 11 caractères polliniques se sont révélés être parmi les plus significatifs. Cette analyse confirme globalement les tendances proposées par WALKER (1971) et LE THOMAS (1980-1981), avec, à la base, le type monosulqué de structure grenue, qui évolue vers des monosulqués columellaires (Malmeoïdes), des tétrades genres (Xylopioïdes) et columellaires (Annonoïdes), et les types inaperturés (Uvarioïdes, etc.), échinulés (groupe *Monanthonotaxis*, *Pachypodanthium*) et disulculés (groupe *Gutteria*, *Sapranthus*, groupe *Ancana* à *Milium*).

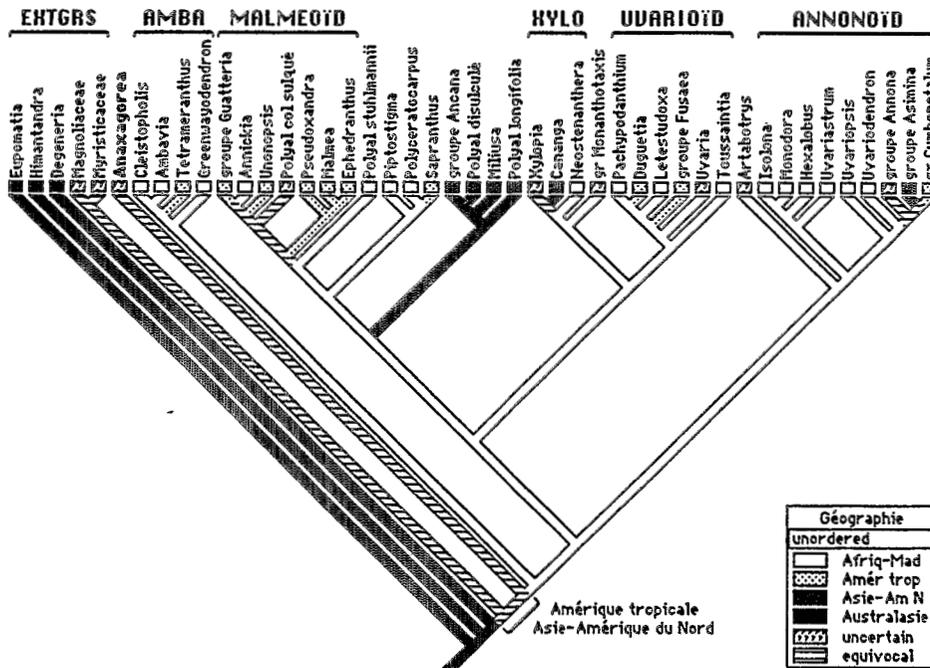


Figure 1

Phylogénie des *Annonaceae* et des familles voisines basée sur les caractères morphologiques (DOYLE et LE THOMAS, 1993), avec les répartitions géographiques tracées *a posteriori* sur le cladogramme. Les répartitions des taxons existant dans deux ou trois régions ont été codées comme « incertain » : Myristicaceae et *Xylopia* en Afrique-Madagascar, Amérique tropicale et Asie-Amérique du Nord ; Magnoliaceae et *Anaxagorea* en Amérique tropicale et Asie-Amérique du Nord ; *Polyalthia* sulqués-columellaires, groupe *Monanthonotaxis*, *Uvaria* et *Artabotrys* en Afrique-Madagascar et Asie-Amérique du Nord ; groupe *Annona* en Afrique-Madagascar et Amérique tropicale.

Les implications phytogéographiques de ces résultats peuvent être considérées en traitant la répartition géographique comme un caractère à états multiples non ordonnés et en traçant ce caractère *a posteriori* sur le cladogramme de DOYLE et LE THOMAS (1993) avec le logiciel Mac Clade (MADDISON et MADDISON, 1992) (Fig. 1). A l'extrémité des branches, les carrés représentent la répartition actuelle de chacun des taxons inclus dans l'analyse. La région nord-américaine a été assimilée à l'Asie ; elle ne comporte qu'un seul taxon d'Annonaceae, le groupe *Asimina*, qui est associé à d'autres Angiospermes dont la répartition géographique présente une disjonction classique entre l'Amérique du Nord et l'Asie tempérée. Lorsque les taxons sont répartis dans deux ou trois régions, ils sont codés comme incertains. Par exemple, *Anaxagorea* est codé comme asiatique/nord-américain ou néotropical (1/2) puisqu'il est présent en Asie et en Amérique tropicale. Seul, le groupe *Ancana*, endémique de la région australasienne, est codé comme tel ; il existe quelques autres Annonaceae en Australasie (MORAWETZ, 1988), mais elles appartiennent à des groupes concentrés en Malaisie.

Les trois taxons situés à la base des Magnoliales (*Eupomatia*, Himantandraceae, *Degeneria*) sont actuellement australasiens. A partir de là, les Magnoliaceae sont principalement asiatiques et nord-américaines (donc laurasiennes) mais s'étendent en Amérique tropicale. Les Myristicaceae sont partagées entre l'Amérique du Sud, l'Afrique, Madagascar, et l'Asie mais la diversité générique la plus importante se situe en Amérique du Sud et en Afrique avec les taxons les plus primitifs à Madagascar, ce qui suggère une origine plutôt nord-gondwanienne (WALKER, 1971 ; WALKER et WALKER, 1981). Le logiciel Mac Clade reconstitue « l'état primitif » du caractère « géographie » pour le clade comprenant les Magnoliaceae, les Myristicaceae et les Annonaceae comme laurasien ou néotropical mais, si les Myristicaceae avaient été codées comme afro-malgaches, il n'aurait pas été possible d'établir l'état de base du clade parmi les trois régions tropicales.

Les Annonaceae se divisent alors en deux lignées : (1) une lignée asiatique et néotropicale comprenant seulement le genre *Anaxagorea*, qui a retenu le plus grand nombre de caractères primitifs (étamines laminaires, fruits déhiscent, pollen monosulqué à structure grenue) ; et (2) une lignée qui comprend tous les autres genres de la famille, dans laquelle toutes les lignées de base sont afro-malgaches, parsemées de lignées néotropicales. Les lignées asiatiques sont moins nombreuses et restreintes à des clades plus limités, comme le genre *Cananga* et le groupe qui comprend *Milium* et deux groupes de *Polyalthia* ou encore les taxons partagés entre l'Afrique et l'Asie (*Polyalthia* sulqués-columellaires, *Xylopi*, groupe *Monanthotaxis*, *Uvaria*, *Artabotrys*). La seule lignée australasienne, le groupe *Ancana*, apparaît à l'intérieur du clade *Polyalthia-Milium* fondamentalement asiatique.

## Interprétation

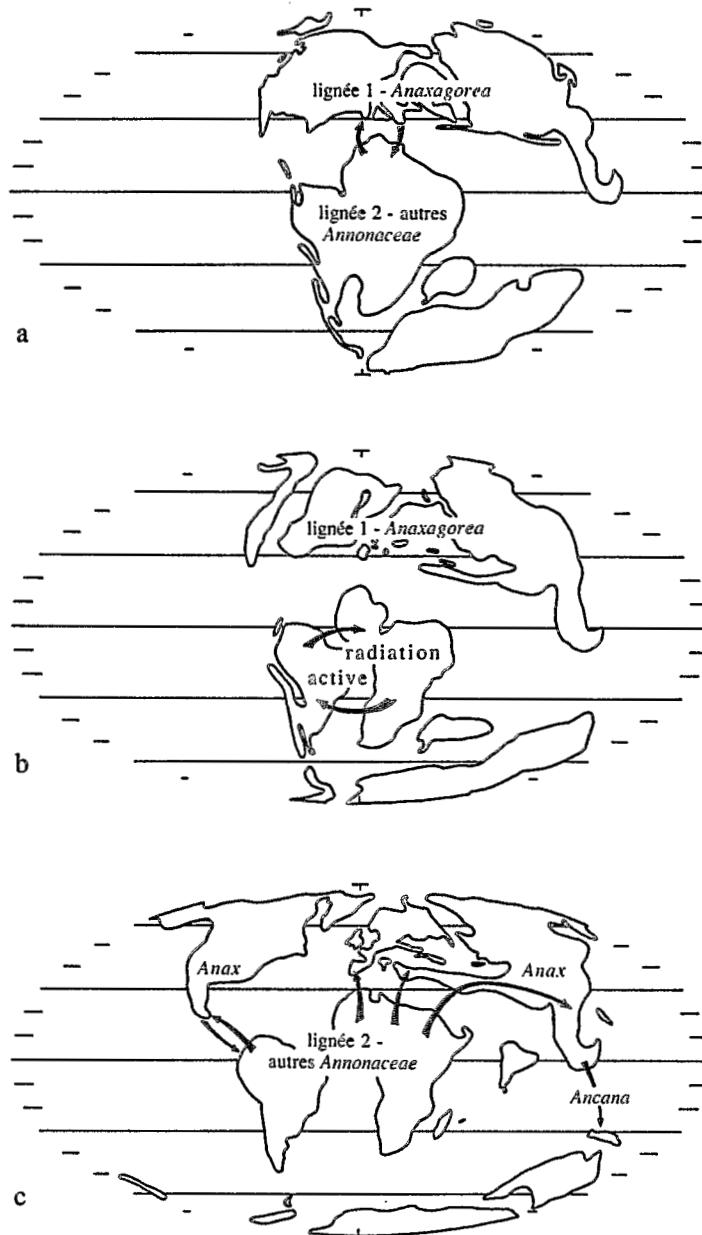
Pour expliquer ce schéma, nous proposons le scénario suivant, en utilisant les cartes paléogéographiques de PARRISH (1987) (Fig. 2).

(1) L'origine de la famille se situerait à l'époque où les échanges entre la Laurasie et le Nord-Gondwana était encore relativement faciles. Elle serait suivie d'une division entre une lignée laurasienne (*Anaxagorea*) et une lignée nord-gondwanienne qui a donné naissance au reste de la famille. Cette division remonterait au Crétacé inférieur lorsque la distance entre la Laurasie et le Gondwana était encore mineure. A cette époque, malgré des gradients latitudinaux importants, les flores fossiles montrent une quasi-continuité entre les deux continents (DOYLE, 1984, 1992).

L'existence de la lignée conduisant aux Annonaceae est rendue plausible si l'on considère le niveau de différenciation des Angiospermes à cette époque (DOYLE et HOTTON, 1991 ; DOYLE et DONOGHUE, 1993). Dès la limite Barrémien-Aptien, les cinq grandes lignées d'Angiospermes reconnues par DONOGHUE et DOYLE (1989) étaient déjà reconnaissables, à savoir Magnoliales, Laurales, Wintéroïdes (Winteraceae, Illiciales, Canellaceae), Paléohérbes, et Eudicotylédones (à pollens tricolpés). Les Magnoliales sont représentées par *Lethomasites*, pollen monosulqué à structure grenue de la partie inférieure de la série du Potomac (Aptien) (WARD *et al.*, 1989). C'est également dans ces sédiments qu'on trouve des feuilles qui peuvent être attribuées aux Magnoliales ou aux Wintéroïdes

(*Ficophyllum*, *Rogersia*, *Proteaephyllum* p.p. : WOLFE *et al.*, 1975 ; DOYLE et HICKEY, 1976 ; HICKEY et DOYLE, 1977).

Deux étages plus tard, au Cénomanién inférieur, DILCHER et CRANE (1984) ont décrit des fructifications fossiles (*Archaeanthus*) qui peuvent être rattachées avec précision à la famille des Magnoliaceae. Des fossiles apparentés à des familles de Laurales sont également connus du même niveau stratigraphique (DRINNAN *et al.*, 1990 ; PEDERSEN *et al.*, 1992). Si les Magnoliaceae et les Myristicaceae constituent le groupe frère des Annonaceae, la présence de Magnoliaceae à cette époque implique l'existence de la lignée conduisant aux Annonaceae.



**Figure 2**

Trois étapes proposées dans l'histoire géographique des Annonaceae : (a) Crétacé inférieur, (b) Crétacé supérieur, (c) Tertiaire inférieur. Paléogéographie d'après PARRISH (1987) (cartes des niveaux Barrémien, Cénomanién et Eocène).

(2) Après la séparation des deux lignées d'Annonaceae, la lignée comprenant la presque totalité des genres actuels se serait diversifiée pendant le Crétacé supérieur dans la région nord-gondwaniennne alors plus isolée de la Laurasia par l'ouverture progressive de la Téthys et les transgressions marines inondant une grande partie des continents.

L'existence des Annonaceae et leur présence au Nord-Gondwana vers la fin du Crétacé supérieur sont confirmées par les données paléobotaniques. C'est à cette époque (Maastrichtien) que CHESTERS (1955) trouve au Nigeria les premiers restes attribuables avec certitude aux Annonaceae, à savoir des graines qui montrent l'endosperme ruminé et l'anneau périchalazien caractéristiques de la famille. Des pollens monosulqués et finement réticulés, rappelant ceux des Malmeoïdes, ont été également décrits du Maastrichtien de la Colombie (SOLE DE PORTA, 1971). En revanche, en dehors de quelques feuilles sans caractère diagnostique provenant d'Amérique du Nord (HOLLICK, 1906), aucun reste d'Annonaceae n'a été signalé dans les flores du Crétacé en Laurasia, malgré le nombre croissant de fleurs et de fructifications fossiles connues (FRIIS et CREPET, 1987).

(3) L'étape suivante de l'histoire des Annonaceae serait liée au rapprochement de l'Afrique et de l'Asie qui s'est fait progressivement vers la fin du Crétacé supérieur et le début du Tertiaire. La Téthys devient plus étroite, l'Inde se rapproche de l'Asie, tandis que l'Eurasie se sépare progressivement de l'Amérique du Nord à cause de l'ouverture de l'Atlantique du Nord. C'est à cette époque que les lignées actuellement partagées entre l'Afrique et l'Asie auraient pu franchir la Téthys et s'établir au long de la côte sud de l'Eurasie, qui jouissait d'un climat tropical à l'époque.

Cette hypothèse est appuyée par la présence de graines assez diverses d'Annonaceae dans la flore de l'Argile de Londres (REID et CHANDLER, 1933), flore qui montre de nombreuses affinités avec les régions tropicales actuelles de l'Asie. Outre l'anneau périchalazien, ces graines présentent presque tous les types de ruminations observés dans la famille, y compris le type spiniforme principalement associé aux Malmeoïdes (*Anonasperrum punctatum*). Avec le refroidissement de l'Europe après l'Eocène, ces Annonaceae et le reste de cette flore tropicale auraient été restreints au sud-est de l'Asie.

Au cours du Tertiaire, l'Australasie se rapproche de l'Asie, et à cette époque on peut envisager l'origine d'une lignée issue du groupe des *Polyalthia* asiatiques qui donne naissance à l'unique clade australasien (groupe *Ancana*).

(4) Vers la fin du Tertiaire, l'Amérique du Sud se rapproche également de l'Amérique du Nord, ce qui a pu faciliter la dispersion des taxons sud-américains (*Gutteria*, *Malmea*, *Unonopsis*, *Annona*, etc.) vers l'Amérique centrale et celle d'*Anaxagorea* (d'origine laurasienne selon notre hypothèse) vers l'Amérique du Sud. Les Annonaceae néotropicales seraient donc un mélange très inégal d'éléments gondwaniens et laurasien. La prépondérance d'éléments gondwaniens en Amérique centrale, malgré la présence de flores tropicales de caractère plus asiatique en Amérique du Nord au début du Tertiaire, a été soulignée par WOLFE (1975). Un cas critique pourrait être celui du genre *Sapranthus*, endémique d'Amérique centrale. Selon nos résultats, il est lié aux genres africains *Piptostigma* et *Polyceratocarpus*, mais son pollen disulculé et d'autres caractères ont conduit MORAWETZ (1988) à proposer des rapports avec le groupe de *Polyalthia* disulculés, ce qui suggérerait plutôt une origine laurasienne (au Tertiaire inférieur ?).

Les rapports évolutifs mis en évidence par cette analyse cladistique des Annonaceae permettent donc de suggérer, en liaison avec les données géologiques, une hypothèse plus détaillée de l'histoire géographique de la famille. Elle s'avère être plus complexe que celles qui ont été proposées jusqu'à présent mais permet d'apporter une explication à des cas particuliers, comme celui d'*Anaxagorea*, qui apparaissaient antérieurement être des anomalies.



## BIBLIOGRAPHIE

- CHESTERS K.I.M. - 1955 - Some plant remains from the Upper Cretaceous and Tertiary of West Africa. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 12, 8: 498-504.
- CRONQUIST A. - 1981 - An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- DILCHER D.L. & CRANE P.R. - 1984 - *Archaeanthus*: an early angiosperm from the Cenomanian of the Western Interior of North America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 351-383.
- DONOGHUE M.J. & DOYLE J.A. - 1989 - Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of Hamamelidae. In: CRANE, P. R. & BLACKMORE, S., eds., Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae, vol. 1, 17-45, Clarendon Press, Oxford.
- DOYLE J.A. - 1984 - Evolutionary, geographic, and ecological aspects of the rise of angiosperms. Proc. 27<sup>th</sup> Internat. Geol. Congr. (Moscow, 1984), vol. 2, 23-33, VNU Science Press, Utrecht.
- DOYLE J.A. - 1992 - Revised palynological correlations of the lower Potomac Group (USA) and the Cocobeach sequence of Gabon (Barremian-Aptian). *Cretaceous Res.* 13: 337-349.
- DOYLE J.A. & DONOGHUE M.J. - 1993 - Phylogenies and angiosperm diversification. *Paleobiology* 19: 141-167.
- DOYLE J.A. & HICKEY L.J. - 1976 - Pollen and leaves from the mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution. In: BECK, C. B., ed., Origin and early evolution of angiosperms, 139-206, Columbia University Press, New York.
- DOYLE J.A. & HOTTON C.L. - 1991 - Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context. In: BLACKMORE, S. et BARNES, S. H., eds., Pollen and spores: patterns of diversification, 169-195, Clarendon Press, Oxford.
- DOYLE J.A. et LE THOMAS A. - 1993 - Cladistic analysis and pollen evolution in Annonaceae. *Acta Bot. Gallica* (sous presse).
- DOYLE J.A., BIENS P., DOERENKAMP A. & JARDINE, S. - 1977 - Angiosperm pollen from the pre-Albian Cretaceous of Equatorial Africa. *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine* 1: 451-473.
- DOYLE J.A., JARDINE S. & DOERENKAMP A. - 1982 - *Afropollis*, a new genus of early angiosperm pollen, with notes on the Cretaceous palynostratigraphy and paleoenvironments of Northern Gondwana. *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine* 6: 39-117.
- DRINNAN A.N., CRANE P.R., FRIIS E.M. & PEDERSEN K.R. - 1990 - Lauraceous flowers from the Potomac Group (mid-Cretaceous) of eastern North America. *Bot. Gaz.* 151: 370-384.
- FRIES R.E. - 1959 - Annonaceae. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Zweite Auflage (H. Melchior, ed.) 17all: 1-171.
- FRIIS E.M., CREPET W.L. - 1987 - Time of appearance of floral features. In: FRIIS E. M., CHALONER W. G. & CRANE P. R., eds., The origins of angiosperms and their biological consequences, 145-179, Cambridge University Press, Cambridge.
- HAMBY R.K. & ZIMMER E.A. - 1992 - Ribosomal RNA as a phylogenetic tool in plant systematics. In: SOLTIS P. S. SOLTIS D. E. et DOYLE J.J., eds., Molecular systematics of plants, 50-91, Chapman and Hall, New York.
- HICKEY L.J. & DOYLE J.A. - 1977 - Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. *Bot. Rev.* 43: 1-104.
- HOLLICK A. - 1906 - The Cretaceous flora of southern New York and New England. *U. S. Geol. Surv. Monograph* 50: 1-219.
- LE THOMAS A. - 1980-1981 - Ultrastructural characters of the pollen grains of African Annonaceae and their significance for the phylogeny of primitive angiosperms. *Pollen et Spores* 22: 267-342, 23: 5-36.
- MADDISON W.P. & MADDISON D.R. - 1992 - MacClade: analysis of phylogeny and character evolution, version 3, Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- MORAWETZ W. - 1988 - Karyosystematics and evolution of Australian *Annonaceae* as compared with *Eupomatiaceae*, *Himantandraceae*, and *Austrobaileyaceae*. *Plant Syst. Evol.* 159: 49-79.
- MULLER J. - 1981 - Fossil pollen records of extant angiosperms. *Bot. Rev.* 47: 1-142.
- PARRISH J.T. - 1987 - Global palaeogeography and palaeoclimate of the Late Cretaceous and Early Tertiary. In: FRIIS, E. M., CHALONER W.G. et CRANE P.R., eds., The origins of angiosperms and their biological consequences, 51-73, Cambridge University Press, Cambridge.
- PEDERSEN K.R., CRANE P.R., DRINNAN A.N. & FRIIS E.M. - 1991 - Fruits from the mid-Cretaceous of North America with pollen grains of the *Clavatipollenites* type. *Grana* 30: 577-590.
- RAVEN P.H. & AXELROD D.I. - 1974 - Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673.
- REID E. M. & CHANDLER M.E.J. - 1933 - The London Clay flora. British Museum (Natural History), London.
- SCHUSTER R.M. - 1972 - Continental movements, "Wallace's Line" and Indomalayan-Australasian dispersal of land plants: some eclectic concepts. *Bot. Rev.* 38: 3-86.
- SCHUSTER R.M. - 1976 - Plate tectonics and its bearing on the geographical origin and dispersal of angiosperms. In: BECK, C. B., ed., Origin and early evolution of angiosperms, 48-138, Columbia University Press, New York.
- SMITH A.C. - 1970 - The Pacific as a key to flowering plant history. H. L. Lyon Arboretum Lecture 1: 1-27.
- SMITH A.C. - 1973 - Angiosperm evolution and the relationship of the floras of Africa and South America. In: MEGGERS B. J., AYENSU E. S. & DUCKWORTH, W.D., eds., Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review, 49-61, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

- SOLE de PORTA N. - 1971 - Algunos géneros nuevos de polen procedentes de la Formación Guaduas (Maastrichtiense-Paleoceno) de Colombia. *Studia Geol., Salamanca* 2: 133-143.
- TAKHTAJAN A. L. - 1969 - Flowering plants: origin and dispersal. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- WALKER J.W. - 1971 - Pollen morphology, phytogeography, and phylogeny of the Annonaceae. *Contrib. Gray Herb.* 202: 1-131.
- WALKER J.W. - 1976 - Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms. In: FERGUSON I. K. et MULLER J., eds., *The evolutionary significance of the exine*, 1112-1137, Academic Press, London.
- WALKER J.W., WALKER A. G. - 1981 - Comparative pollen morphology of the Madagascan genera of Myristicaceae (*Mauloutchia*, *Brochoneura*, and *Haematodendron*). *Grana* 20: 1-17.
- WARD J.V., DOYLE J.A. & HOTTON C.L. - 1988 - Probable granular magnoliid angiosperm pollen from the Early Cretaceous. *Am. J. Bot.* 75(6, Part 2): 118-119.
- WOLFE J.A. - 1975 - Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 264-279.
- WOLFE J.A., DOYLE J.A. & PAGE V.M. - 1975 - The bases of angiosperm phylogeny: paleobotany. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 801-824.

## RICHESSE FLORISTIQUE ET BIODIVERSITÉ DES FORÊTS DU GABON, EXEMPLE DE LA FORÊT LITTORALE

A.M. LOUIS\* ET J. FONTÈS\*\*

\* CENAREST - BP 842 Libreville (Gabon)

\*\* ICIV - 39, allées Jules Guesde - 31062 Toulouse-Cedex (France)

**Résumé :** De nouvelles données sur la structure de la forêt littorale du Gabon montrent la richesse floristique et la diversité des peuplements forestiers denses d'Afrique équatoriale. Cette étude confirme la difficulté à reconnaître des types floristiques précis compte tenu de l'hétérogénéité de la mosaïque forestière, d'une part, et du choix des méthodes d'échantillonnage, d'autre part. Deux sous-types A et B sont distingués en rapport avec la texture des sols. Ces résultats font ressortir l'insuffisance des connaissances sur la phytogéographie gabonaise.

**Mots-clés :** Forêt dense humide, types floristiques, mosaïque forestière, Gabon, Afrique.

**Abstract:** New data concerning the structure of the littoral forest in Gabon illustrate the floristic richness and the great diversity of dense evergreen forests in equatorial Africa. This study confirms the difficulties encountered for the definition of floristic types. These difficulties are related to the extreme heterogeneity of species distribution and to the choice of adequate sampling methods. However, two sub-types have been tentatively discriminated in relation with edaphic conditions. From these results, we can conclude that the phytogeography of Gabon is still deficiently known.

**Keywords:** Moist dense forest, floristic types, forest patchwork, Gabon, Africa.



## Introduction

Le massif forestier gabonais présente au moins deux originalités. Bien que centré sur l'Equateur, il est sous la dépendance de climats nettement contrastés, de gradients Nord-Sud et Est-Ouest. Il est soumis de plus à une pression anthropique comptant parmi les plus faibles du continent africain.

Ainsi, dans ce contexte écologique original, il offre de vastes peuplements forestiers encore intacts et floristiquement diversifiés.

Les forêts gabonaises ont fait l'objet, depuis longtemps, de nombreux inventaires. Les premières observations ont été réalisées par des administrateurs, des scientifiques-explorateurs et des religieux (CHEVALIER, 1916). Leurs échantillons étaient déterminés par des botanistes à partir de leurs herbiers. Beaucoup plus récemment, des études de structure et de floristique ont été conduites par des forestiers et par des botanistes écologistes. Les relevés des forestiers (de SAINT-AUBIN, CTFT, 1963 ; AUBREVILLE, 1967) portent généralement sur de grandes surfaces et des individus de diamètres supérieurs à 20 cm ou même 60 cm, ceux des botanistes sur des surfaces plus petites mais pour des arbres de plus faible diamètre. La somme de savoirs accumulés est importante (HLADIK et HALLÉ, 1973 ; HLADIK, 1986 ; REITSMA, 1990 ; WILKS, 1990).

Malheureusement, ce savoir est aussi fragmentaire. Les données acquises sont dispersées et ne concernent souvent qu'une partie du matériel végétal. Elles ne permettent pas la vision continue du massif, ensemble compact de plus de 220 000 km<sup>2</sup>. Les études chorologiques sont rares et les aires de distribution sont très mal connues. Aujourd'hui, on en connaît moins d'une dizaine, celles d'espèces commerciales exclusivement.

La phytogéographie du Gabon, celle des grands ensembles, reste donc assez artificielle et relève parfois d'extrapolations hasardeuses et réductrices.

C'est ce que nous tentons de montrer ici, par des exemples simples.

## Rappels

La forêt gabonaise appartient à la forêt dense humide sempervirente de basse et moyenne altitude. Elle se rattache au domaine camerouno-gabonais de la région guinéo-congolaise (AUBREVILLE, 1962).

Les synthèses phytogéographiques (de SAINT-AUBIN, 1963 puis CABALLÉ et FONTÈS, 1978) qui s'appuient essentiellement sur les inventaires forestiers et des caractères géomorphologiques, distinguent trois types physiologiques majeurs divisés en sous-types floristiques :

1. La forêt dense humide sempervirente du bassin sédimentaire côtier qui comprend :
  - la forêt littorale à *Aucoumea klaineana*, *Sacoglottis gabonensis* et *Erisma delphus exsul*,
  - la forêt de l'arrière-pays littoral à *Aucoumea klaineana*, *Desbordesia glaucescens* et *Dacryodes buettneri*.
2. La forêt dense humide sempervirente des reliefs et plateaux de l'intérieur qui comprend :
  - la forêt à *Aucoumea klaineana*, *Desbordesia glaucescens*, *Dacryodes buettneri* et *Monopetalanthus* spp.,
  - la forêt à *Paraberlinia bifoliolata*, *Scyphocephalum ochocoo* et *Pentaclethra eetveldeana*,
3. La forêt dense humide des plateaux de l'intérieur avec :
  - la forêt sempervirente à *Scyphocephalum ochocoo*, *Pycnanthus angolensis*, *Pentaclethra eetveldeana*, *Gilletiodendron pierreanum* et *Gilbertiodendron dewevrei*,
  - la forêt à tendance semi-caducifoliée à *Pycnanthus angolensis*, *Pentaclethra eetveldeana*, *Terminalia superba* et *Triplochiton scleroxylon*.

Toutes ces forêts sont définies d'après trois, quatre ou cinq espèces de forts diamètres (généralement supérieurs à 60 cm), les plus abondantes. On s'attache aussi à les décrire comme des forêts à Légumineuses et plus précisément à *Caesalpinaceae*.

## Données nouvelles (WILKS et LOUIS, 1991)

### Localisation

Elles portent sur la « forêt littorale », au sud du lac Ezanga, entre 1° 04' et 1° 09' Sud et 10° 13' et 10° 16' Est, rattachée au bassin sédimentaire côtier.

Les relevés ont été réalisés dans un périmètre de 3 200 hectares (soit 8 x 4 km), à deux niveaux.

Le premier s'adresse aux arbres de diamètre supérieur à 60 cm. Tous les individus de cette catégorie sont comptabilisés sur des layons de 50 m de large traversant le périmètre. Seize kilomètres de layons, soit 80 hectares, ont ainsi été prospectés.

Le second niveau concerne les individus de diamètre supérieur à 10 cm. Les comptages sont réalisés sur seize transects positionnés à l'intérieur du même périmètre de 32 km<sup>2</sup>. Le long d'un layon de 20 m de large, sont comptabilisés les 50 premiers individus appartenant à cette catégorie. La longueur du layon est ainsi fonction de la densité des arbres. Au total, 2,1 ha ont été échantillonnés.

Dans les deux cas, tous les individus sont définis d'après l'espèce et le diamètre du tronc pris à hauteur de poitrine.

### Résultats

Ils sont strictement exprimés en nombre d'individus par familles et par espèces de manière à permettre les comparaisons avec les travaux antérieurs.

Les relevés du premier niveau portent sur 694 individus répartis sur 68 espèces (Annexe I) et 26 familles. Ils confirment déjà la grande richesse spécifique, caractère régulier des forêts tropicales matures. Ils permettent de dégager, pour l'ensemble, la prédominance des *Burseraceae* qui totalisent plus du quart des individus. Viennent ensuite les *Caesalpinaceae* avec un peu plus de 10 % (tableau 1).

Dans le détail, il est possible de distinguer deux sous-types forestiers de terre ferme d'après la nature des sols :

- sur sols à tendance nettement argileuse, le type A,
- sur sols sableux, le type B que l'on trouve dans la partie nord de la zone d'étude, en périphérie de savanes sèches. Sur le périmètre d'observation, le type A occupe 70 % des surfaces, le type B un peu plus de 10 %. Le reste des surfaces est partagé entre forêt marécageuse, savane et recrus forestiers.

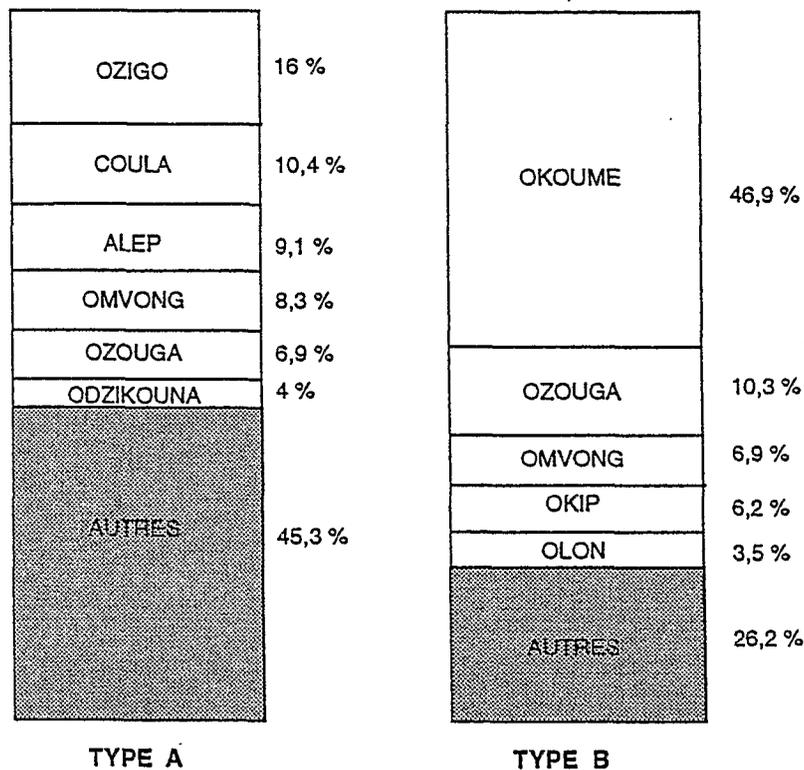
Les *Burseraceae* dominent largement dans le type B, avec 50 % des individus. Les *Humiriaceae* viennent en seconde position prenant ainsi le pas sur les *Caesalpinaceae*. Ces deux familles sont pauvres en espèces cependant (quatre *Burseraceae* et une *Humiriaceae*) et si l'on s'en tient à la richesse spécifique des familles, les deux types forestiers A et B sont plutôt des forêts à *Caesalpinaceae* (11 espèces) ou à Légumineuses (21 espèces dont huit *Mimosaceae* et deux *Papilionaceae*).

*Aucoumea klaineana*, l'okoumé (*Burseraceae*), est de loin l'espèce la plus abondante dans le type B. Dans le type A, aucune espèce ne se dégage avec autant de netteté. C'est pourtant une autre *Burseraceae* : *Dacryodes buettneri* ou ozigo qui domine (figure 1, page suivante).

Familles	Types A + B	Type A	Type B
<i>Burseraceae</i>	27	20	50
<i>Caesalpinaceae</i>	11	13	8
<i>Irvingiaceae</i>	9	12	1
<i>Olacaceae</i>	8	10	3
<i>Humiriaceae</i>	8	7	10
<i>Myristicaceae</i>	5	7	1
<i>Mimosaceae</i>	5	6	3
<i>Scyttopetalaceae</i>	4	4	2
<i>Chrysobalanaceae</i>	3	4	2
<i>Ochnaceae</i>	3	4	-

Tableau 1

Importance relative (%) des familles Types A + B (Diamètres > 60 cm).

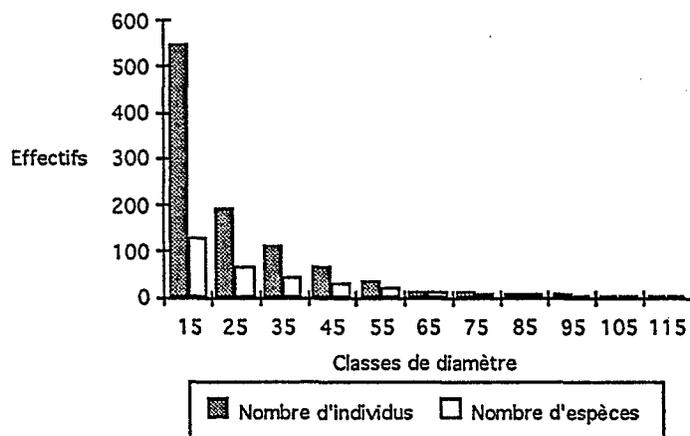


**Figure 1**

Composition spécifique des 2 types forestiers (diamètre > 60 cm). La catégorie « autres » rassemble les espèces ne dépassant pas 3 %.

Sur le terrain, ces deux types forestiers sont immédiatement reconnaissables. Le type B présente une canopée fermée mais moins haute et plus irrégulière que le type A. Le sous-bois y paraît plus lumineux, tandis que le diamètre des gros sujets est en moyenne moins important.

Les relevés du second niveau d'acquisition portent sur 800 individus répartis sur 141 espèces (Annexe II) et plus de 30 familles. Sur les seize layons de comptage, 9 sont situés dans le type A et 7 dans le type B. La classe des diamètres supérieurs à 60 cm n'est représentée, sur l'ensemble, que par 36 arbres (figure 2) répartis sur 19 espèces.

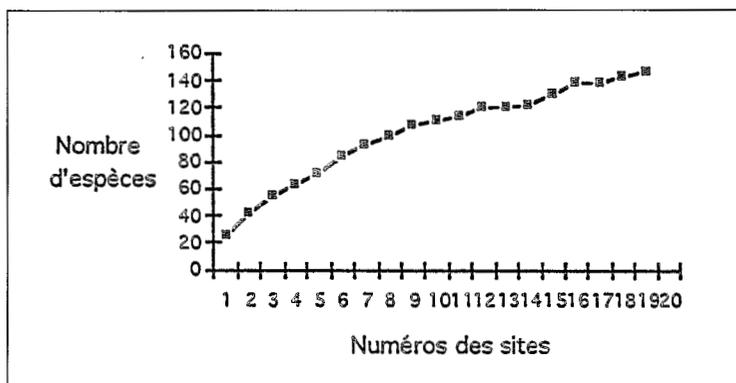


**Figure 2**

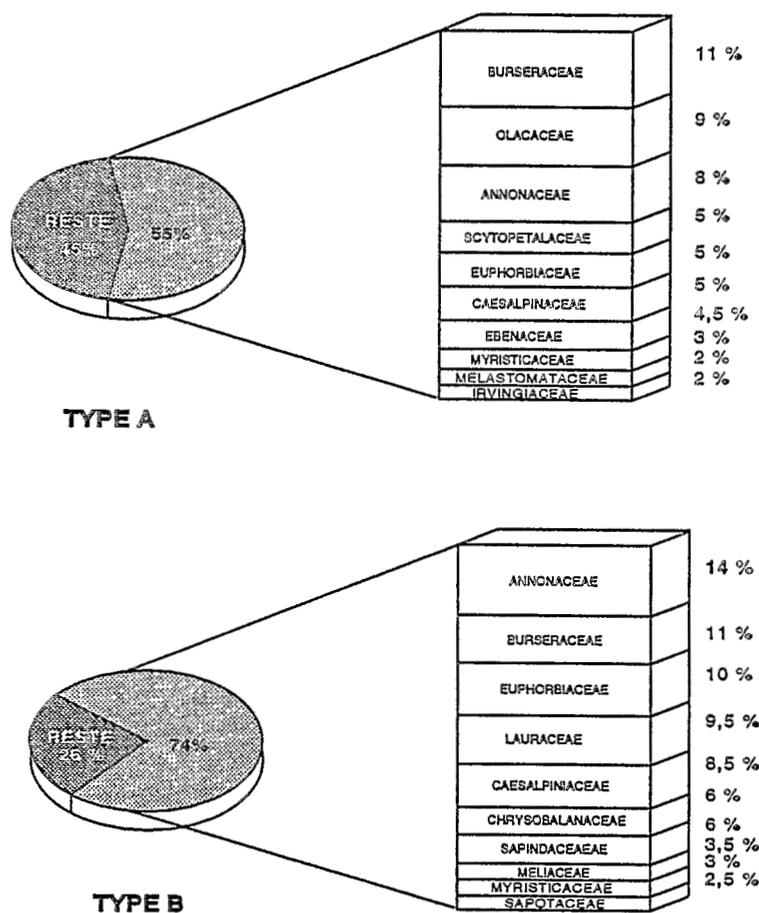
Structure de la forêt d'Ezanga.

On peut constater que la courbe aire/espèces obtenue sur les 2,1 hectares échantillonnés avec la totalité des individus, est loin d'atteindre un plateau (figure 3).

La forêt se présente globalement comme un « patchwork » assez complexe d'unités de taille, de forme et de composition très différentes. Les deux types forestiers A et B, décrits précédemment d'après la composition par familles, s'individualisent à nouveau suivant le même critère (figure 4).



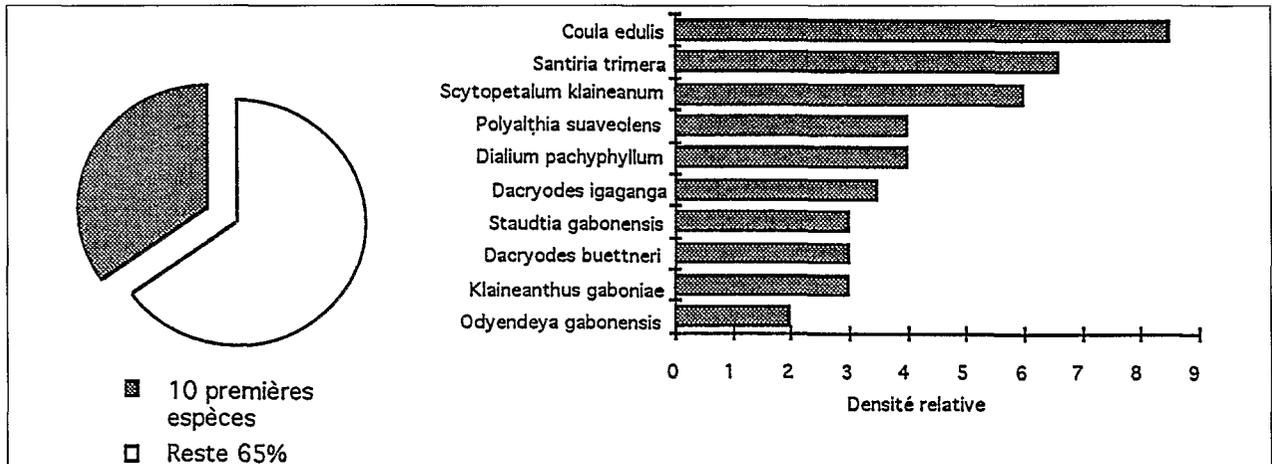
**Figure 3**  
Courbe aire-espèce (2,1 ha prospecté).



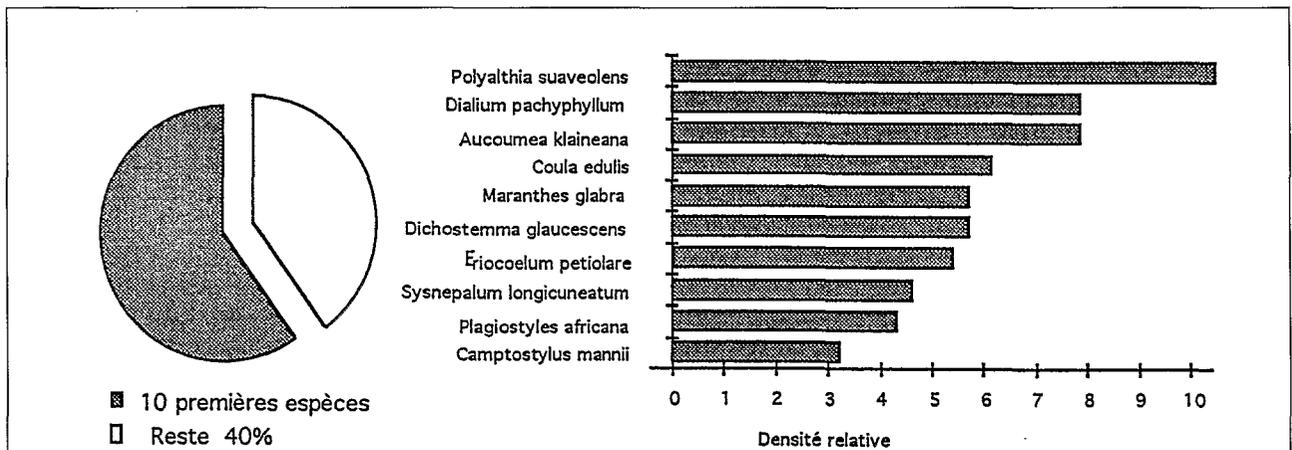
**Figure 4**  
Composition par familles (Diamètre > 10 cm).

En effet, dans le type A, les dix premières familles rassemblent un peu plus de la moitié de l'effectif. Les *Burseraceae*, les *Olacaceae* et les *Annonaceae* viennent en tête et représentent plus du quart des individus. Dans le type B, les dix familles les plus abondantes regroupent les trois quarts de l'effectif. La diversité y est donc moindre. Les *Olacaceae* ont regressé, tandis que les *Lauraceae* sont beaucoup plus présentes. Les *Caesalpinaceae*, en position médiane, n'ont jamais la suprématie qu'on pourrait en attendre. Il est intéressant de noter la très bonne représentation des *Scytopetalaceae* dans le type A, avec la présence de *Scytopetalum klaineum*. Elle est unique dans cette partie d'Afrique centrale.

La composition spécifique est donnée par les figures 5 et 6.



**Figure 5**  
Composition floristique du Type A (Diamètre > 10 cm).



**Figure 6**  
Composition floristique du type B (Diamètre > 10 cm).

Dans le type A, l'espèce la plus fréquente (la plus régulièrement présente sur les sites d'observation) est *Coula edulis* (*Olacaceae*), la plus abondante est *Santiria trimera* (*Burseraceae*). Dans le type B, la plus fréquente est *Polyalthia suaveolens* var. *gabonica*, la plus commune est *Aucoumea klaineana*. L'Okoumé est reconnu comme une espèce colonisatrice des milieux ouverts et caractéristique de forêts secondaires du Gabon occidental. C'est la seule espèce avec *Dacryodes buettneri* qui réapparaît dans les comptages. En effet, les espèces de gros diamètre observées dans les relevés du niveau 1 sont rares ou absentes.

D'autres espèces sont très révélatrices des milieux ouverts, telle *Campostylus mannii*, signe possible d'une reconquête forestière sur les savanes. *Maranthes glabra* peut y être considérée comme une espèce caractéristique car nulle part ailleurs elle n'occupe une telle importance.

Il convient de noter que *Coula edulis*, l'espèce la plus fréquente dans les types A et B confondus, ne compte cependant que 48 individus sur les 800 recensés (6 %) ; ce qui souligne encore la diversité spécifique.

## Discussion

Dans la région d'Ezanga, deux types forestiers sont distingués. Si l'on s'attache à ne considérer que les « gros diamètres », il est possible de leur reconnaître des liens de parenté avec les types littoraux à *Aucoumea klaineana*, *Sacoglottis gabonensis* et *Erismadelphus exsul* ou à *Aucoumea klaineana*, *Desbordesia glaucescens* et *Dacryodes buettneri* décrits par de SAINT AUBIN (1961) et repris par CABALLÉ (1978).

Tout bascule lorsque les individus de diamètres inférieurs sont pris en compte. L'image de la forêt que donne le premier niveau d'échantillonnage (694 individus de diamètre supérieur à 60 cm, répartis sur 68 espèces pour 80 ha) diffère radicalement de celle du second (800 individus de diamètre supérieur à 10 cm répartis sur 141 espèces pour 2,1 ha). La représentation respective des familles change, les espèces se relaient dans l'ordre de fréquence, certaines disparaissent même des compages.

Cette observation confirme non seulement la difficulté mais aussi le danger qu'il peut y avoir à définir les groupements végétaux d'après une fraction du matériel végétal et par quelques espèces de première grandeur.

Si dans le patchwork déjà évoqué fait de micro-faciès ou d'agrégats, on parvient à isoler, dans un périmètre de 8 x 4 km, deux sous-types (A et B), il est tout à fait raisonnable de penser que de nouveaux types floristiques ou physionomiques s'individualiseront à l'échelle du seul bassin sédimentaire côtier gabonais. Ce serait là, en quelque sorte, l'illustration de la faiblesse des échantillonnages et des extrapolations de relevés.

Si l'on compare la forêt d'Ezanga à d'autres massifs forestiers du Gabon central ou oriental, dans des conditions de comptage similaires, on constate que la densité des arbres est du même ordre de grandeur. Nous totalisons, respectivement pour les types A et B, 450 et 488 individus/ha. Dans les autres relevés, la fourchette est comprise entre 400 et 500. Le nombre d'arbres moyen par espèce est de 4,5, inférieur à celui des forêts plus orientales où il dépasse les 5,5. Par contre, le diamètre moyen des arbres y est nettement plus faible que partout ailleurs. Les forêts d'Ezanga, le type B plus particulièrement, seraient moins matures que les autres ? Peut-être faut-il voir là l'effet des prélèvements anciens ? Ces forêts ont en effet été exploitées il y a plusieurs décennies. Mais l'ont-elles été de façon différentielle ? Cela peut laisser supposer qu'il en va de même pour leur reconstitution, en fonction notamment de la nature des sols qui joue, de toute évidence, un rôle prépondérant. Leur histoire, bien que difficile à retracer, pourrait le préciser.

Cette étude, très succincte, nous montre que dans ce pays forestier pourtant très protégé, comparé à d'autres régions du sous-continent, le phytogéographe se sent encore démuné, souvent perplexé.

Il est clair qu'un champ illimité est encore ouvert aux investigations. Un des tous premiers travaux à réaliser consisterait à rassembler et organiser la masse d'informations déjà acquise et à la traiter selon des conceptions nouvelles, à l'image de celles mises en oeuvre par les chercheurs de l'ORSTOM en Guyane (PRÉVOST M.F. et SABATIER D. ; dans ce volume).

## BIBLIOGRAPHIE

- AUBRÉVILLE A. - 1962 - Position chorologique du Gabon et Burséracées. *In* Fascicule 3, Flore du Gabon. Muséum national d'histoire naturelle de Paris, 3-11 et 53-95.
- AUBRÉVILLE A. - 1967 - La forêt primaire des montagnes de Bélinga. *Biologica gabonica*, 3, 2, 96-108.
- CABALLÉ G. & FONTÉS J. - 1978 - Les inventaires forestiers au Gabon : applications à la phytogéographie. *Bois et Forêts des Tropiques*, 178 : 15-33.
- CABALLÉ G. - 1978 - Essai phytogéographique sur la forêt dense du Gabon. *In* : *Annales de l'université nationale du Gabon, série Sciences et Techniques*, 2 : 87-101.
- CHEVALIER A. - 1916 - La forêt et les bois du Gabon. Paris (France).
- FONTÉS J. & CABALLÉ G. - 1977 - Carte des formations végétales du Gabon au 1/2 000 000. *In* : Atlas national du Gabon ; Berger-Levrault, Nancy.
- HLADIK A. - 1986 - Données comparatives sur la richesse spécifique et les structures des peuplements des forêts tropicales d'Afrique et d'Amérique. *in* : Vertébrés et forêts tropicales humides d'Afrique et d'Amérique, *mémoires du Muséum national d'histoire naturelle, sér. A, Zoologie*, T. 132, 9-17.
- HLADIK A. & HALLÉ N. - 1973 - Catalogue des phanérogames du Nord-Est du Gabon (cinquième liste). *Adansonia*, 2, 13 (4) : 527-544.
- REITSMA J.M. - 1988 - Végétation forestière du Gabon/Forest vegetation of Gabon. Tropenbos techn. seri. 142 p.
- SAINT-AUBIN de, G. - 1961 - Aperçu sur la forêt du Gabon. *Bois et Forêts des Tropiques*, 78, 3-17.
- SAINT-AUBIN de, G. - 1963 - La forêt du Gabon. CTFT, Nogent-sur-Marne, 208 p.
- WILKS C. - 1990 - La conservation des Écosystèmes forestiers du Gabon. UICN, Gland, Suisse et Cambridge, Royaume-Uni, 200 p.
- WILKS C. & LOUIS A.M. - 1991 - An environmental study in the lake Ezanga area. Africa Forest and CENAREST, Conoco Anango, 88 p.

Nom de l'espèce	Nom de famille	Total			Type A sur sol argileux			Type B sur sol sableux		
		Effectif	% de l'espèce	% cumulé	Effectif	% de l'espèce	% cumulé	Effectif	% de l'espèce	% cumulé
Dacryodes buettneri (Ozigo)	Burseraceae	92	13,3	13,3	88	16,0	16,0	4	2,8	2,8
Aucoumea klaineana (Okoume)	Burseraceae	81	11,7	24,9	13	2,4	18,4	68	46,9	49,7
Coula edulis (Coula)	Olcaceae	61	8,8	33,7	57	10,4	28,8	4	2,8	52,4
Dialium pachyphyllum (Omyong)	Caesalpiniaceae	56	8,1	41,8	46	8,4	37,2	15	10,3	62,8
Sacoglottis gabonensis (Ozouga)	Humiriaceae	53	7,6	49,4	38	6,9	44,1	10	6,9	69,7
Desbordesia glaucescens (Alep)	Irvingiaceae	50	7,2	56,6	50	9,1	53,2	0	0,0	69,7
Scytopetalum klaineum (Odzikouna)	Scytopetalaceae	25	3,6	60,2	22	4,0	57,2	3	2,1	71,7
Lophira alata (Azobe)	Ochnaceae	19	2,7	63,0	19	3,5	60,7	0	0,0	71,7
Calpocalyx heitzii (Miama)	Mimosaceae	19	2,7	65,7	19	3,5	64,1	0	0,0	71,7
Nuclea diderrichii (Bilinga)	Rubiaceae	15	2,2	67,9	15	2,7	66,8	0	0,0	71,7
Staudtia gabonensis (Nioue)	Myristicaceae	15	2,2	70,0	15	2,7	69,6	0	0,0	71,7
Pycnanthus angolensis (Ilomba)	Myristicaceae	15	2,2	72,2	13	2,4	71,9	2	1,4	73,1
Sindoropsis letestui (Gheombi)	Caesalpiniaceae	14	2,0	74,2	14	2,6	74,5	0	0,0	73,1
Maranthes glabra (Ekoulebang)	Chrysobalanaceae	14	2,0	76,2	11	2,0	76,5	3	2,1	75,2
Klainedoxa sp (Eveuss)	Irvingiaceae	12	1,7	78,0	11	2,0	78,5	1	0,7	75,9
Ctenolophon englerianus (Okip)	Ctenolophonaceae	10	1,4	79,4	1	0,2	78,7	9	6,2	82,1
Scyphocephalum ochocoa (Sorro)	Myristicaceae	10	1,4	80,8	10	1,8	80,5	0	0,0	82,1
Odyendvea gabonensis (Onzan)	Simaroubaceae	10	1,4	82,3	8	1,5	82,0	2	1,4	83,4
Tarrietia densiflora (Niangan)	Sterculiaceae	8	1,2	83,4	8	1,5	83,4	0	0,0	83,4
Parinari hypochrysea (Ossang-eli)	Chrysobalanaceae	7	1,0	84,4	7	1,3	84,7	0	0,0	83,4
Dacryodes igaganga (Igaganga)	Burseraceae	7	1,0	85,4	6	1,1	85,8	1	0,7	84,1
Pterocarpus sovauxii (Padouk)	Papilionaceae	7	1,0	86,5	7	1,3	87,1	0	0,0	84,1
Mitragyna ciliata (Bahia)	Rubiaceae	6	0,9	87,3	3	0,5	87,6	3	2,1	86,2
Pentaclethra macrophylla (Mubala)	Mimosaceae	6	0,9	88,2	6	1,1	88,7	0	0,0	86,2
Newtonia leucocarpa (Ossimiale)	Mimosaceae	6	0,9	89,0	2	0,4	89,1	4	2,8	89,0
Poga oleosa (Afo)	Rhizophoraceae	5	0,7	89,8	4	0,7	89,8	1	0,7	89,7
Fagara heitzii (Olon)	Rutaceae	5	0,7	90,5	0	0,0	89,8	5	3,4	93,1
Anopyxis klaineana (Bodioa)	Rhizophoraceae	4	0,6	91,1	3	0,5	90,3	1	0,7	93,8
Irvingia grandifolia (Olene)	Irvingiaceae	3	0,4	91,5	3	0,5	90,9	0	0,0	93,8
Piptadeniastrum africanum (Dabema)	Mimosaceae	3	0,4	91,9	3	0,5	91,4	0	0,0	93,8
Plagiostyles africana (Essoula)	Euphorbiaceae	3	0,4	92,4	3	0,5	92,0	0	0,0	93,8
Syzygium owariense (Etom)	Myrtaceae	3	0,4	92,8	2	0,4	92,3	1	0,7	94,5
Testulea gabonensis (Izombe)	Luxembourgiaceae	3	0,4	93,2	0	0,0	92,3	3	2,1	96,6
34 autres espèces	17 familles	47	6,8	100,0	42	7,7	100,0	5	3,4	100,0
<b>Total espèces (68)</b>		<b>694</b>	<b>100,0</b>	<b>100,0</b>	<b>549</b>	<b>100,0</b>	<b>100,0</b>	<b>145</b>	<b>100,0</b>	<b>100,0</b>

#### Annexe 1

Composition floristique des types forestiers A et B (diamètres > 60cm).

Nom de l'espèce	Nom de famille	Total			Type A sur sol argileux			Type B sur sol sableux		
		Effectif	% de l'espèce	% cumulé	Effectif	% de l'espèce	% cumulé	Effectif	% de l'espèce	% cumulé
Coula edulis	Olacaceae	48	6,0	6,0	34	6,8	6,8	14	4,7	4,7
Santiria rimera	Burseraceae	42	5,3	11,3	38	7,6	14,4	4	1,3	6,0
Polvalthia suaveolens var. gabonica	Annonaceae	38	4,8	16,0	8	1,6	16	30	10,0	16,0
Dialium pachyphyllum	Caesalpiniaceae	37	4,6	20,6	20	4	20	17	5,7	21,7
Scytopetalum klaineanum	Scytopetalaceae	33	4,1	24,8	31	6,2	26,2	2	0,7	22,3
Polyalthia suaveolens var. suaveolens	Annonaceae	32	4,0	28,8	30	6	32,2	2	0,7	23,0
Dichostemma glaucescens	Euphorbiaceae	32	4,0	32,8	16	3,2	35,4	16	5,3	28,3
Klaineanthus gabonae	Euphorbiaceae	25	3,1	35,9	16	3,2	38,6	9	3,0	31,3
Aucoumea klaineana	Burseraceae	22	2,8	38,6	0	0	38,6	22	7,3	38,7
Maranthes glabra	Chrysobalanaceae	17	2,1	40,8	1	0,2	38,8	16	5,3	44,0
Strombosia scheffleri	Olacaceae	17	2,1	42,9	15	3	41,8	2	0,7	44,7
Synsepalum longicuneatum	Sapotaceae	17	2,1	45,0	4	0,8	42,6	13	4,3	49,0
Diospyros melocarpa	Ebenaceae	16	2,0	47,0	12	2,4	45	4	1,3	50,3
Eriocoelum petiolare	Eriocaulaceae	16	2,0	49,0	1	0,2	45,2	15	5,0	55,3
Campostylus mannii	Flacourtiaceae	14	1,8	50,8	3	0,6	45,8	11	3,7	59,0
Centroplocus glaucinus	Pandaceae	14	1,8	52,5	13	2,6	48,4	1	0,3	59,3
Dacryodes igaganga	Burseraceae	14	1,8	54,3	14	2,8	51,2	0	0,0	59,3
Plagiostyles africana	Euphorbiaceae	12	1,5	55,8	0	0	51,2	12	4,0	63,3
Xylopi aethiopica	Annonaceae	12	1,5	57,3	9	1,8	53	3	1,0	64,3
Pausinystalia vohimbe	Rubiaceae	11	1,4	58,6	4	0,8	53,8	7	2,3	66,7
Staudtia gabonensis	Myristicaceae	11	1,4	60,0	9	1,8	55,6	2	0,7	67,3
Diospyros piscatoria	Ebenaceae	10	1,3	61,3	8	1,6	57,2	2	0,7	68,0
Eriocoelum macrocarpum	Eriocaulaceae	10	1,3	62,5	2	0,4	57,6	8	2,7	70,7
Pancovia sp.	Sapindaceae	9	1,1	63,6	9	1,8	59,4	0	0,0	70,7
117 autres espèces	15 familles	291	36,4	100,0	203	40,6	100	88	29,3	100,0
<b>Total espèces (141)</b>		<b>800</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>500</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>300</b>	<b>100</b>	<b>100</b>

### Annexe II

Composition floristique des types forestiers A et B (diamètres >10cm).



# ENDÉMISME, BIODIVERSITÉ ET SPÉCIATION DANS LE CENTRE « DOMANIAL » D'ENDÉMISME SHABO-ZAMBIEN : REMARQUES PRÉLIMINAIRES

F. MALAISSE

Laboratoire d'Ecologie. Faculté des sciences agronomiques.  
2, passage des Déportés 5030 Gembloux - Belgique

**Résumé :** WHITE distingue en 1983 divers centres régionaux d'endémisme, dont notamment les centres zambézien, soudanien de la Somalie et du pays Masai. Il met ainsi en évidence l'existence de territoires à caractéristiques phytogéographiques particulières dans l'aire de la région soudano-zambézienne reconnue dans les études antérieures (MONOD, LEBRUN, TROUPIN entre autres). Le centre régional d'endémisme zambézien présente à son tour diverses entités dont les flores respectives se singularisent par un noyau d'espèces endémiques. Le « domaine » shabo-zambien, qui correspond à l'appellation antérieure de katango-nord-rhodésien, en est un bon exemple. L'importance de l'endémisme dans ce « domaine » est discutée en tenant compte des principales formations végétales ainsi que des conditions écologiques qui y prévalent. Les tendances de la spéciation sont analysées pour quelques genres ; elles montrent des stratégies diverses. Enfin la nature de l'endémisme est abordée pour deux flores particulières, à savoir celle observée sur les sols métallifères d'une part et sur les sables de type Kalahari présents sur les hauts plateaux d'autre part. Ici à nouveau des différences sont évidentes. La multiplicité des mécanismes qui coexistent explique la biodiversité élevée observée dans un territoire phytogéographique dont le biome dominant, la forêt claire de type miombo, montre, en première approximation, une grande monotonie.

« La pensée scientifique se doit de connaître les origines de son cheminement et ses étapes ».  
R. SCHNELL (1976)

**Mots-clés :** Centres régionaux d'endémisme, flore, phytogéographie, spéciation, formations végétales,

**Abstract:** WHITE (1983) distinguizes different regional endemism centers, with namely the Zambezan, Soudanian, Somalian and Masai centers. It evidences the existence of characteristic phytogeographical areas in the Soudano-Zambezan region, attested in anterior studies (MONOD, LEBRUN, TROUPIN among others). The zambezan regional endemism center shows diverse entities from which the respective floras are conspicuous by a core of endemic species. The Shabo-Zambezan «domain», once called katango-north-rhodesian is a good illustration for this. The importance of endemism in this "domain" is discussed, taking into account the main vegetation types as well as ecological conditions prevailing. Speciation trends are analyzed for several genera, showing a diversity in strategies. Finally, the nature of endemism is considered for two special floras, the one observed on metalbearing soil on one hand, and on Kalahari type sand encounterd in the high plateaus on the other hand. Here again, the differences are obvious. The multiplicity of coexisting mechanisms can explain the high level of biodiversity observed in a phytogeographical area where the dominant bioma, clear forest of miombo type, shows, at first look, a great monotony.

"The scientific mind must be aware of the origins of its march and stages".  
R. SCHNELL (1976)

**Keywords:** Regional endemism centers, flora, phytogeography, speciation, vegetation types.



## Introduction

Dans les années 50, les cartes phytogéographiques de l'Afrique distinguent une région soudano-zambézienne, une subdivision phytogéographique proposée déjà en 1947 par LEBRUN.

C'est, par exemple, le cas de la carte établie par TROUPIN en 1956. Diverses cartes de l'époque signalent encore, au sud de l'équateur, un domaine angolo-zambézien, mais il correspond à des réalités différentes selon les auteurs. Il s'étend de la côte atlantique à l'océan Indien, certes, mais du 5 au 27<sup>e</sup> degré de latitude sud pour TROUPIN, jouxtant la partie australe de l'Afrique, de l'équateur au 25<sup>e</sup> degré de latitude sud et jouxtant la région guinéo-congolaise pour MONOD (1957) !

En 1958, DUVIGNEAUD dénomme cet ensemble phytogéographique « domaine zambézien », un vocabulaire déjà utilisé par LEBRUN en 1947 et qui sera repris par TROUPIN en 1966 dans une nouvelle carte phytogéographique de l'Afrique (Fig. 1). L'entité zambézienne, parfois orthographiée zambésienne, se voit ainsi reconnue. C'est encore, *grosso modo*, le territoire, au sud de l'équateur, où dominent les forêts claires. C'est au sein de ce territoire que se situera notre réflexion.

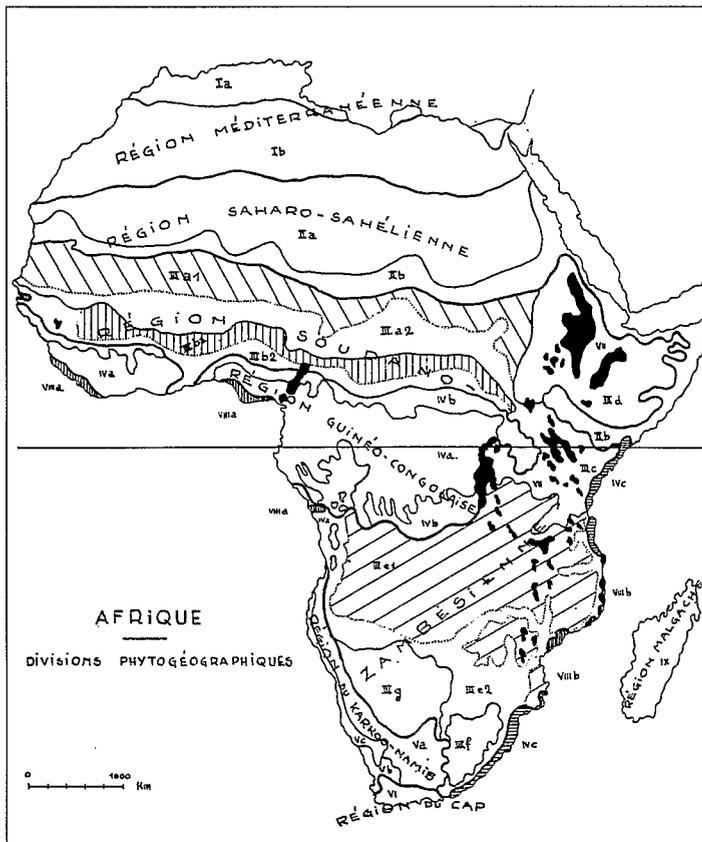


Figure 1

Division phytogéographique de l'Afrique selon TROUPIN (1966). Le domaine zambézien [III (e)] est subdivisé en un sous-domaine katango-rhodésien [III (e) 1] et un sous-domaine angolo-rhodésien [III (e) 2].

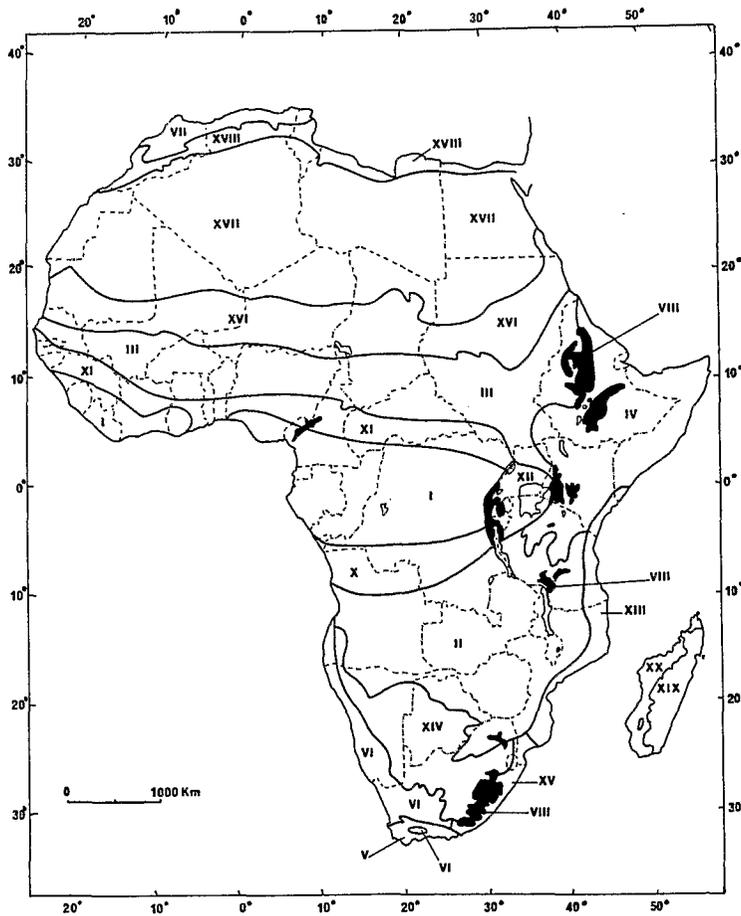
pour la partie nord du domaine zambézien, trois secteurs, à savoir les secteurs lundien, katango-nord-rhodésien et bas-katanga.

En 1965, WHITE argumente à l'aide d'une analyse chorologique détaillée de la distribution d'espèces ligneuses l'identification d'un centre régional d'endémisme zambézien. Sa réflexion débouche encore

## Les subdivisions du territoire phytogéographique zambézien

Progressivement l'existence, au sein du domaine zambézien, d'une certaine variabilité spatiale est perçue ; mais son expression diffère avec les auteurs. Les premiers commentaires mettent en évidence une relative hétérogénéité. Ainsi DUVIGNEAUD pressent la complexité de la flore du Katanga ; il souligne le caractère de « carrefour » de ce territoire où se rencontrent des éléments lundien, afro-oriental et afro-montagnard, guinéo-congolais et eurhodésien sur un fond où dominent l'élément zambézien et l'élément katango-nord-rhodésien (DUVIGNEAUD, 1958 : 173). Il signale aussi l'existence de microendémismes (pour chacun des hauts plateaux du Katanga ou certaines collines métallifères), ainsi qu'une série d'endémismes intermédiaires (par exemple, l'ensemble des hauts plateaux). Enfin, il propose un système provisoire qui énonce,





**Figure 3**  
Les principales phytochories de l'Afrique et de Madagascar (WHITE, 1983).

I. Centre régional d'endémisme guinéo-congolais. II. Centre régional d'endémisme zambézien. III. Centre régional d'endémisme soudanien. IV. Centre régional d'endémisme de la Somalie et du pays Masai. V. Centre régional d'endémisme du Cap. VI. Centre régional d'endémisme du Karoo-Namib. VII. Centre régional d'endémisme méditerranéen. XVIII. Centre régional d'endémisme morcelé afro-montagnard, incluant IX, la région morcelée afroalpine d'appauvrissement floristique extrême (non figurée séparément). X. Zone de transition régionale guinéo-congolaise/zambézienne. XI. Zone de transition régionale guinéo-congolaise/soudanienne. XII. Mosaïque régionale du lac Victoria. XIII. Mosaïque régionale de Zanzibar-Inhambane. XIV. Zone de transition régionale Kalahari-Highveld. XV. Mosaïque régionale du Tongaland-Pondoland. XVI. Zone de transition régionale du Sahel. XVII. Zone de transition régionale du Sahara. XVIII. Zone de transition régionale méditerranéo-saharienne. XIX. Centre régional d'endémisme malgache oriental. XX. Centre régional d'endémisme malgache occidental.

respond à des territoires où les précipitations moyennes annuelles sont habituellement supérieures à 1000 mm; la hauteur de la strate arborée dominante excède 15 m. Au contraire le sous-type sec correspond à une pluviosité annuelle inférieure à 1000 mm et la taille des arbres y est inférieure à 15 m de hauteur.

Diverses cartes de distribution publiées récemment par WHITE (1993), lors du développement de l'approche chorologique dénommée « système AETFAT », confirme la distinction des deux sous-types, notamment celles de *Baikiaea plurijuga* et de *Colophospermum mopane* qui indiquent une appartenance au sous-type sec. Nos connaissances écologiques n'infirment pas cette démarche. En effet, bien que la surface terrière des forêts claires apparaisse comme hautement corrélée à la hauteur de la lame d'eau des précipitations moyennes annuelles (MALAISSE, 1988), comme l'indique la figure 4, la distinction des deux sous-types se justifie du point de vue climatique comme l'indique la forme en « huit » de l'aire ombrothermique des forêts claires zambéziennes (Fig. 5, MALAISSE 1979) : l'ensemble plus humide et à amplitude moindre de la température moyenne annuelle correspond aux forêts claires miombo de sous-type humide.

L'examen de la distribution des forêts claires de sous-type miombo humide apporte une autre information. Il permet de distinguer un ensemble à distribution orientale d'un second ensemble à distribution occidentale (Fig. 6, MALAISSE, 1993) ; la séparation se situant au niveau du 24° degré de longitude est. Ce fait explique partiellement la distinction entre secteur lunda et secteur bamba.

La reconnaissance, au sein de la région zambézienne, d'un territoire particulier à distribution nord-orientale, paraît justifiée. Ce « domaine » correspond au territoire phytogéographique successivement dénommé 1<sup>∞</sup> bangweolo-katangais (ROBYNS, 1950), puis 2<sup>∞</sup> katango-nord-rhodésien (DUVIGNEAUD, 1958), ensuite 3<sup>∞</sup> katanguien (WHITE, 1965), 4<sup>∞</sup> katango-rhodésien (TROUPIN, 1966), 5<sup>∞</sup>

## Surface terrière

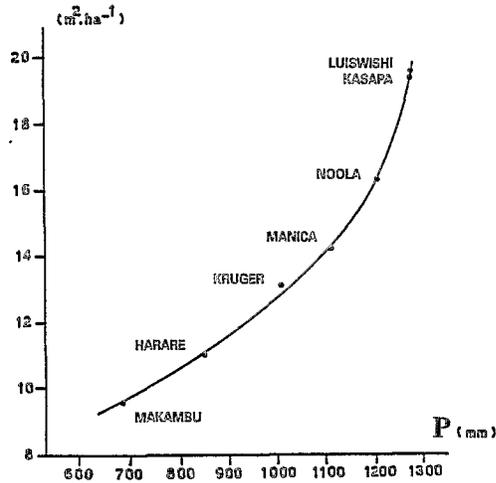


Figure 4

Variation de la surface terrière de forêts claires zambéziennes en fonction des précipitations moyennes annuelles (MALAISSE, 1988).

katango-zambien (SCHMITZ, 1971) et enfin 600 shabo-zambien (MALAISSE et ANASTASSIOU-SOQUET, 1977) suite aux changements d'appellations des unités administratives auxquelles il correspond.

## Le centre d'endémisme shabo-zambien

### Endémisme

Nous ne disposons pas de statistiques pour l'ensemble de la flore de ce territoire, dont la diversité dépasse certainement les cinq mille espèces. Diverses études fournissent cependant des informations permettant de dégager une première appréciation de l'importance du centre d'endémisme shabo-zambien.

La révision du genre *Crotalaria* réalisée par POLHILL (1982) est riche d'enseignements. Il reconnaît dix territoires à densité en *Crotalaria* élevée et sélectionne 28 aires à richesse spécifique propre. L'aire s'étendant du Sud du lac Tanganyika au Copperbelt zambien et qui englobe le Sud-Ouest du Shaba présente la plus grande richesse en *Crotalaria* (181 spp.) avec environ 65 espèces endémiques. Cette aire correspond au centre d'endémisme shabo-zambien.

Nous choisisons un second exemple pour étayer notre propos. Récemment KORNAS (1993) identifie cinq Ptéridophytes endémiques au centre shabo-zambien, à savoir *Asplenium chaseanum* Schelpe, *Athyrium annae* Kornas, *Elaphoglossum rhodesianum* Schelpe, *E. zambesiacum* Schelpe et *Selaginella subisophylla* Jermy. Il conviendra vraisemblablement d'y ajouter un *Actiniopteris* nouveau observé sur deux collines de l'arc cuprifère shabien (MALAISSE et al., 1993). KORNAS (1993) insiste sur l'intérêt de l'existence d'un tel ensemble d'espèces endémiques, alors que les Ptéridophytes sont bien connues pour leur distribution habituellement plus étendue que celle des Phanérogames. En vue d'apprécier l'importance de l'endémisme selon les groupements végétaux nous avons rassemblé l'information disponible à ce jour, ainsi que des études originales non publiées en un transect synthétique (Fig. 7).

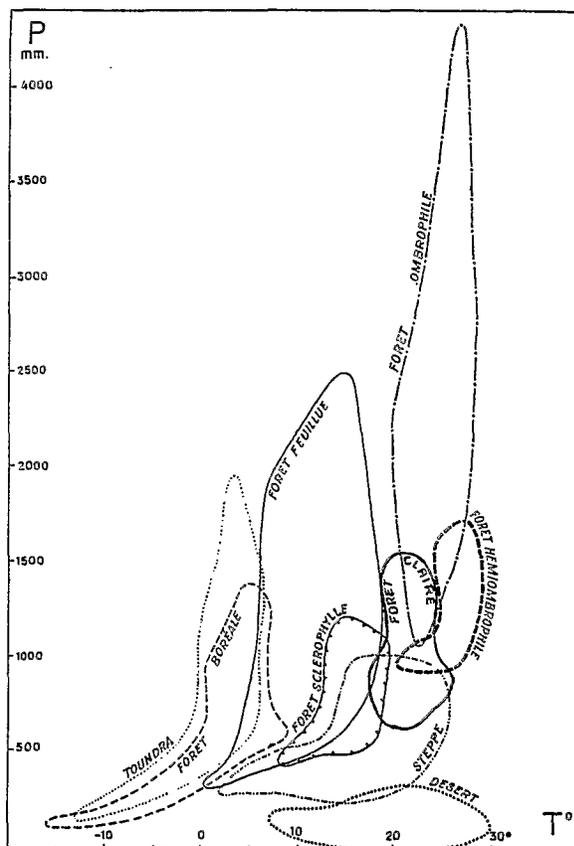
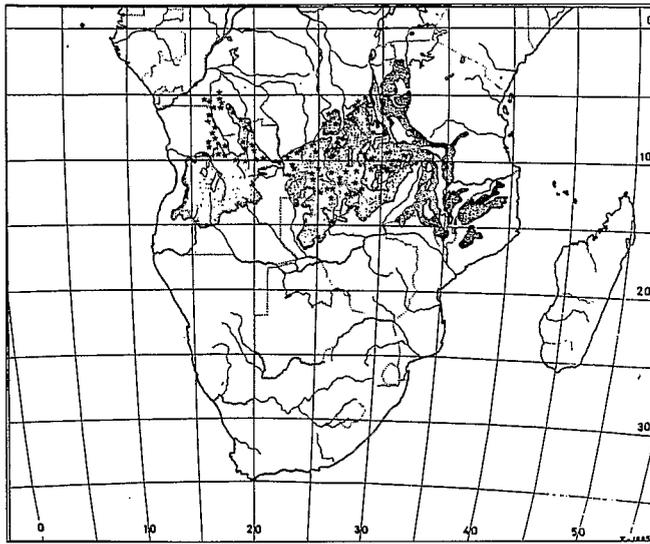


Figure 5

Aire ombrothermique des territoires où dominent les forêts claires zambéziennes (MALAISSE, 1993).

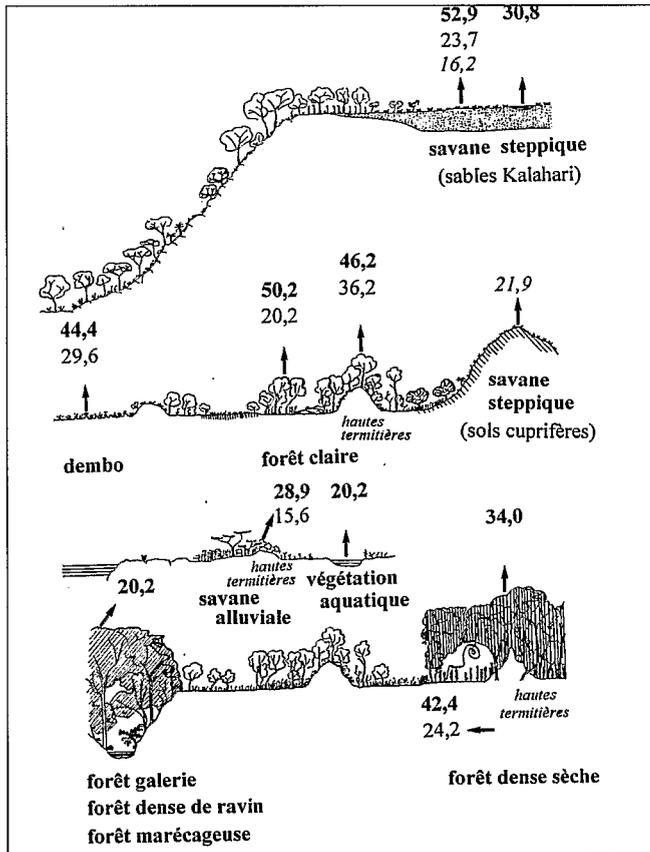
### Spéciation

Des pistes de réflexion relatives aux tendances de la spéciation dans le territoire shabo-zambien peuvent être dégagées à



**Figure 6**

Distribution des forêts claires miombo de sous-type humide (grisé) et des flots de forêts denses sèches (astérisque) (MALAISSE, 1993).



**Figure 7**

Phytogéographie des principales formations végétales du « domaine shabo-zambien » : importance en % de l'élément zambésien (caractères gras verticaux), de l'élément shabo-zambien (caractères italiques) et de l'endémisme local (caractères réguliers) des florules propres à chaque unité de végétation.

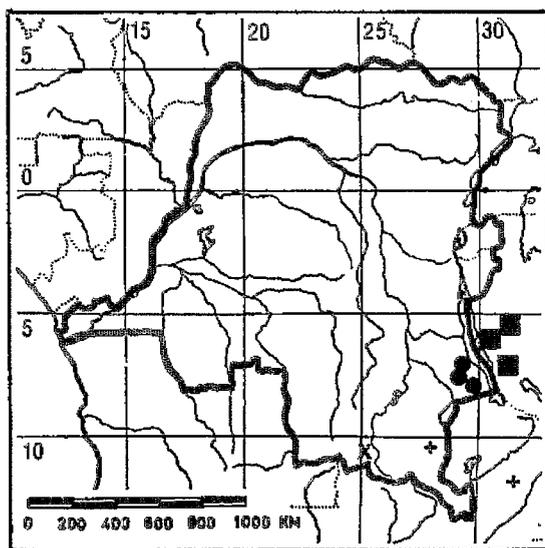
partir de l'étude de quelques genres. Nous développerons trois exemples.

Le genre africain *Encephalartos* Lehm. (Zamiaceae) présente une distribution étendue en Afrique ; il appartient à un élément de liaison soudano-zambésien-afro-austral.

Plusieurs espèces sont signalées de la région zambésienne et notamment du « domaine » shabo-zambien. Les quatre espèces reconnues pour ce dernier territoire ont chacune une distribution limitée, traduisant une spéciation par conservation, relevant du paléoen-démisme (Fig. 8). *E. marunguensis* se cantonne aux monts Marungu et Muhila (LISOWSKI et MALAISSE, 1971), *E. schmitzii* aux monts Kundelungu et aux environs de Mpika (MALAISSE *et al.*, 1990), *E. delucanus* au District Mpanda de la Western Province de Tanzanie (MALAISSE *et al.*, 1992) et *E. schajesii* aux plateaux des environs de Kolwezi au Shaba (MALAISSE *et al.*, 1993).

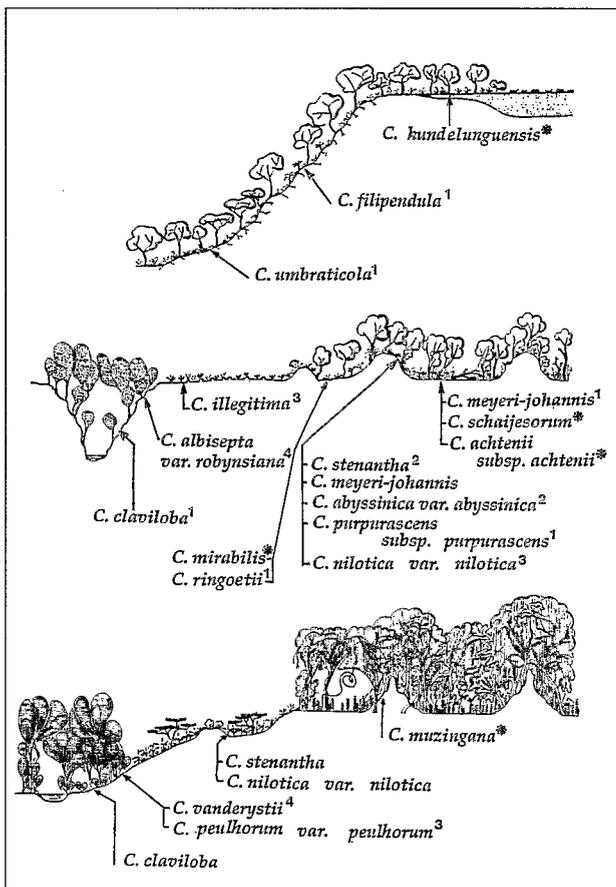
Le genre *Ceropegia* L. (Asclepiadaceae) possède une distribution essentiellement paléotropicale, débordant de cette aire en Chine, dans l'Himalaya, aux Canaries et en Afrique du Sud. Un centre de diversité se situe en Afrique australe (37 spp.). La région zambésienne totaliserait 28 espèces dont 18 sont observées au Shaba. La répartition selon les groupements végétaux (Fig. 9) montre une grande diversité en forêt claire ; elle reste sensible pour les autres milieux forestiers (MALAISSE et SCHAJES, 1993).

Le genre *Monadenium* Pax (Euphorbiaceae) comprend 68 espèces (MALAISSE et LECRON, 1993). Sa distribution est soudano-zambésienne. Le centre de diversité est situé dans le centre d'endémisme Somalie-Masäï. Le genre *Monadenium* montre une tendance particulière en région zambésienne : il se limite à la partie nord où se développent les forêts claires de type miombo humide. Dans cette aire, les *Monadenium* montrent la forte dominance d'un port particulier, à savoir celui de géophyte acaule à feuilles disposées



**Figure 8**

Distribution des *Encephalartos* dans le domaine « shabo-zambien ». □ : *E. delucanus* ; ○ : *E. marunguensis* ; + : *E. schmitzii* ; X : *E. schajesii*.



**Figure 9**

Habitat de *Ceropogia* dans le domaine « shabo-zambien ». Les espèces endémiques sont notées\*, les espèces à distribution zambézienne.

en rosette basale ; la dissociation dans le temps des phénomènes sexuée et chlorophyllienne est fréquente. Ces deux caractères remarquables sont propres, pour ce genre, au territoire shabo-zambien. Ici la diversité s'observe préférentiellement en milieux ouverts (Fig. 10) et relève du néo-endémisme. Le genre est d'ailleurs remarquable par le fait que pas moins d'un cinquième des espèces (15 spp.) ne sont connues que de la localité type, cinq autres n'ont été récoltées que dans deux localités voisines et huit autres présentent une distribution très localisée.

Nous aborderons à présent l'examen critique de flores particulières. La flore des terrains métallifères de la dition a fait l'objet de plusieurs études qui furent récemment synthétisées (BROOKS et MALAISSE, 1985). Il ressort de cet ouvrage que quelque 250 plantes ont été observées sur les gisements cupro-cobaltifères du Shaba et du Nord de la Zambie. Cinquante-cinq d'entre elles sont endémiques à ce territoire et leur distribution est limitée aux anomalies phytochimiques riches en métaux lourds. La nature de leur endémisme est variable. Certains taxons ont une distribution limitée à un ou quelques gisements voisins ; ils sont de plus apparentés à un autre taxon observé sur sols « normaux » dans les biotopes voisins. Ils relèvent du néo-endémisme et la spéciation a pu clairement être établie dans certains cas, notamment en ce qui concerne

1, zambézienne-orientale.

2, soudano-zambézienne.

3 et les espèces de liaison congo-guinéo-soudano-zambézienne.

4. L'importance de l'endémisme peut-être perçu : il se situe principalement dans les formations végétales forestières. Le transect permet de distinguer de haut en bas et de gauche à droite, pour le transect supérieur (a) les forêts claires de piémont, (b) les affleurements rocheux de grès et psammites, (c) les forêts claires sur sable de type Kalahari, (d) les savanes steppiques arbustives à *Uapaca robynsii* et (e) les savanes steppiques sur sable de type kalahari ; pour le transect médian (a) les forêts denses de ravin, (b) les savanes steppiques alternativement inondées-exondées ou « dembo », (c) les hautes termitières du même milieu, (d) les savanes arborées de transition, (e) les hautes termitières en forêts claires de moyen plateau et (f) les forêts claires ; pour le transect inférieur (a) les forêts galeries, (b) les savanes alluviales à *Acacia*, (c) les hautes termitières dans le même milieu, (d) les forêts denses sèches et (e) les hautes termitières dans le même milieu.

*Silene cobalticola* (MALAISSE *et al.*, 1983). D'autres espèces, moins nombreuses, montrent une distribution relativement régulière sur la plupart des gisements cuprifères ; aucun taxon voisin n'a pu être reconnu dans la flore du territoire concerné. Ils relèvent du paléo-endémisme.

La flore des hauts plateaux du Shaba développée sur sables oligotrophes de type Kalahari présente elle aussi un pourcentage non négligeable d'espèces endémiques (Fig. 7) constituant notamment un élément floral dilunguien (MALAISSE, 1969). Des mécanismes variés de spéciation ont également été mis en évidence pour les espèces relevant de cet élément floral.

## Conclusions

Les quelques exemples développés ci-dessus incitent à la prudence, à la modestie des conclusions. Nos études des trois genres choisis comme exemple ont fait passer, pour le territoire shabo-zambien, le nombre d'*Enccephalartos* de une à quatre espèces, celui des *Ceropegia* de 7 à 18 et celui des *Monadenium* de 5 à 22 ! Nos connaissances de la flore de la région restent donc encore partielles, malgré les nombreuses récoltes effectuées. Néanmoins, les exemples développés ci-dessus montrent chacun un comportement particulier et différent, favorisant autant de spéciations. Ils participent ainsi à la constitution d'un endémisme local important et diversifié qui contribue à l'existence d'une biodiversité élevée. Celle-ci résulte d'une flore jeune, en pleine évolution ; elle justifie la reconnaissance d'un centre « domanial » d'endémisme shabo-zambien. Cette réalité contraste avec l'apparente monotonie du biome caractéristique du centre régional d'endémisme zambézien, la forêt claire de type miombo.

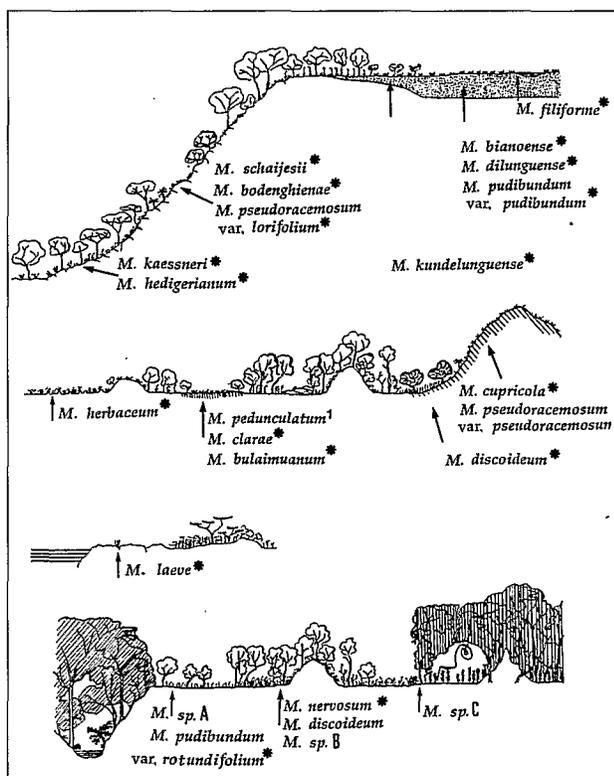


Figure 10

Habitat de *Monadenium* (Euphorbiaceae) dans le domaine « shabo-zambien ». Les espèces endémiques sont notées \*, les espèces à distribution zambézienne-orientale.

1. L'importance de l'endémisme est évident : il s'observe principalement dans les formations végétales ouvertes. Le transect permet de distinguer de haut en bas et de gauche à droite, pour le transect supérieur (a) les forêts claires de piémont, (b) les affleurements rocheux de grès et psammites, (c) les forêts claires sur sable de type Kalahari, (d) les savanes steppiques arbustives à *Uapaca robynsii*, (e) les savanes steppiques sur sable de type kalahari et (f) les mares temporaires ; pour le transect médian (a) les savanes steppiques alternativement inondées-exondées ou « dembo », (b) les hautes termitières du même milieu, (c) les pelouses sur affleurement latéritique, (d) les forêts claires de moyen plateau, (e) les hautes termitières dans le même milieu, (f) les savanes steppiques légèrement minéralisées ou « dembo d'empoisonnement » et (g) les affleurements cupro-cobaltifères ; pour le transect inférieur (a) le fleuve Luapula, (b) les rochers et (c) les savanes alluviales ; pour le transect inférieur (a) les forêts denses de ravin, (b) les savanes arbustives à mauvaise économie d'eau, (c) les forêts claires de moyen plateau, (d) les hautes termitières dans le même milieu, (e) les forêts denses sèches et (f) les hautes termitières dans le même milieu.



## BIBLIOGRAPHIE

- AUBRÉVILLE A. - 1957 - Muhulus, termitières fossiles géantes et forêt claire katangiens. *Bois For. Trop.*, 51, 33-39.
- BROOKS R.R. & F. MALAISSE - 1985 - The heavy metal tolerant flora of South -Central Africa - a multidisciplinary approach. A.A. Balkema, Rotterdam, 199 p.
- DUVIGNEAUD P. - 1958 - La végétation du Katanga et de ses sols métallifères. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 90, 127-296.
- KORNAS J. - 1993 - Endemic pteridophytes on the Zambezi-Congo watershed (South Central Africa). *Festschrift Zoller. Dissertationes Botanicae*, 196, 85-92.
- LEBRUN J. - 1947 - La végétation de la plaine alluviale au sud du Lac Edouard. Exploration du Parc National Albert. Inst. Parcs Nat. Congo belge, Bruxelles, Fasc. 1, 1-800.
- LISOWSKI S. & MALAISSE F. - 1971 - *Encephalartos marunguensis* Devred, Cycadacée endémique du plateau des Muhila (Katanga, Congo-Kinshasa). *Bull. jard. Bot. Nat. Belg.*, 41, 357-361.
- MALAISSE F. - 1969 - Note à propos de la flore du plateau des Kundelungu (Haut-Katanga, Rép. dém. Congo). *Trav. Serv. Sylv. Pisc. Univ. off. Congo, Lubumbashi*, 2, 10 p.
- MALAISSE F. - 1979 - L'homme dans la forêt claire zambézienne. In B. JEWISIEWICKI (ed.) : Diversification et appauvrissement des anciens systèmes africains de production alimentaire. *African Economic History*, 7 (Spring), 38-64.
- MALAISSE F. - 1988 - Variation in time and space of leaf area index in a Zambezian open forest of wetter Miombo type (Lubumbashi, Zaïre). *Geo-Eco-Trop*, 12, 143-163.
- MALAISSE F. - 1993 - The ecology of Zambezian dry evergreen forest with recommendations for conservation management. In H. LIETH & M. LOHMANN (eds.): Restoration of tropical forest ecosystems. Kluwer Ac. Publ., 75-90.
- MALAISSE F. & ANASTASSIOU-SOCCUET F. - 1977 - Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo). Note 24 : Phytogéographie des hautes termitières du Shaba méridional (Zaïre). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 110, 85-95.
- MALAISSE F., BROOKS R.R. & BAKER A.J.M. - 1993 - Diversity of vegetation communities in relationship to soil heavy metal content at the Shinkolobwe copper/cobalt/uranium mineralization, Upper Shaba, Zaïre. *Belg. Journ. Bot.*, 127, (sous presse).
- MALAISSE F., E. COLONVAL-ELENKOV & R.R. BROOKS - 1983 - The impact of copper and cobalt orebodies upon the evolution of some plant species from Upper Shaba, Zaïre. *Plants Systematics and Evolution*, 142 (3-4), 207-221.
- MALAISSE F. & J.M. LECRON - 1993 - Problèmes taxonomiques du genre *Monadenium* Pax (Euphorbiaceae). C.R. XIII<sup>e</sup> symposium AETFAT, Zomba, 10 p (sous presse).
- MALAISSE F. & SCHAILES M. - 1993 - Notes on the *Ceropegias* of South East Zaïre. *Asklepios*, 58, 21-30.
- MALAISSE F., SCLAVO J.P. & CROSIERS C. - 1992 - Recherche sur les *Encephalartos* Lehm. (Zamiaceae) d'Afrique centrale. 1.- Un nouvel *Encephalartos* de Tanzanie. *Ann. Gembloux*, 98, 153-157.
- MALAISSE F., J.P. SCLAVO & C. CROSIERS - 1993 - Recherche sur les *Encephalartos* Lehm. (Zamiaceae) d'Afrique centrale 2.- Apport de la morphologie foliaire dans la différenciation spécifique. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.*, 62, 205-219.
- MALAISSE F., J.P. SCLAVO & J. TURNER - 1990 - Zamiaceae, a new family for Zambia. In D.W. STEVENSON (ed.): The Biology, Structure and Systematics of the Cycadales. *Mem. New York Bot. Gard.*, 57, 162-168.
- MONOD TH. - 1957 - Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique. CCTA/CSA, Publ. 24, 1-47.
- POLHILL R.M. - 1982 - *Crotalaria* in Africa and Madagascar. A.A. Balkema, Rotterdam.
- ROBYNS W. - 1950 - La flore. In: Encyclopédie du Congo belge. Bieleveld. Bruxelles. Tome I, 390-398.
- SCHMITZ A. - 1971 - La végétation de la plaine de Lubumbashi (Haut-Katanga). Publ. INEAC, Sér. Sc., 113, 1-390.
- SCHNELL R. - 1976 - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale. Gauthier-Villars, Paris, vol. 3 et 4, 470 + 378 p.
- SYMSENS J.J. & OHOTO E. - 1973 - Les éléments phytogéographiques de la flore macrophytiquement aquatique et semi-aquatique du Haut-Katanga. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 18, 1385-1394.
- TROUPIN G. - 1956 - La végétation du Parc national de la Garamba (Uele, Congo belge). Définition, Ecologie et Dynamique des groupements. Thèse Doct., fac. sciences, univ. Liège, 410 p.
- TROUPIN G. - 1966 - Etude phytocénologique du Parc national de l'Akagera et du Rwanda oriental. *Inst. Nat. Rech. Sc. Butare (Rwanda)*, 2, 1-293.
- WERGER M.A.J. & COETZEE B.J. - 1978 - The Sudano-Zambezian Region. In M.J.A. WERGER (ed.): Biogeography and Ecology of Southern Africa. Junk Publ., The Hague, *Monographiae Biologicae*, 31, 301-462.
- WHITE F. - 1965 - The savanna woodlands of the Zambezian and Sudanian Domains. An ecological and phytogeographical comparison. *Webbia*, 19, 651-681.
- WHITE F. - 1983 - The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the Unesco/AETAFT/UNISO vegetation map of Africa. Unesco, Natural Resources Research, XX : 356 p.
- WHITE F. - 1993 - The AETFAT chorological classification of Africa: history, methods and applications. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.*, 62, 225-281.

## ANNEXE

CENTRE RÉGIONAL D'ENDÉMISME	Superficie (10 <sup>3</sup> km <sup>2</sup> )	Richesse floristique (nombre d'espèces)	Endémisme			
			Familles (nombre)	Genres (nombre ou %)	Espèces	
					(nombre)	(%)
1. Guinéo-congolais	2 800	8 000	9	25 %	> 6 400	> 80
2. Zambézien	3 770	8 500	0	6	4 630	54
3. Soudanien	3 731	2 750	0	3	915	33
4. Somalie-Masai	1 873	2 500	1	± 50	± 1 250	> 50
5. Cap	71	7 000	7	210	> 3 500	> 50
6. Karoo-Namib	661	3 500	1	160	> 1 750	> 50
7. Méditerranéen*	(330)	(4 000)	0	(250)	(± 2 900)	72
8. Afromontagnard	715	4 000	2	?	> 3 000	> 75
13. Zanzibar-Inhambane	336	3 000	0	4	?	? 45
17. Transition Sahara	7 387	1 620	0	16	179	12
20-21. Madagascar	587	> 8 500	8	240 (20 %)	± 6 460	81

\* Concerne la partie africaine du territoire méditerranéen.

**Tableau 1**

Superficie, richesse floristique et endémisme des principaux centres régionaux d'endémisme de l'Afrique.  
Les valeurs présentées pour le centre régional d'endémisme méditerranéen concerne uniquement la partie africaine du territoire.  
Les données sont tirées de WHITE (1983).

ADAPTATIONS « NATURELLES » DU PASSÉ ET « INDUCTIONS EXPÉRIMENTALES »  
DU PRÉSENT FACE AUX MODIFICATIONS RÉCENTES  
DES MILIEUX CHEZ LES ARBRES FORESTIERS TROPICAUX DE VALEUR :  
CAS DES DIPTÉROCARPACÉES ASIATIQUES

G. MAURY-LECHON

URA 243 CNRS : Biométrie, génétique et biologie des populations, université Claude Bernard, Lyon I,  
43 bld. du 11 Novembre 1918, F-69622 Villeurbanne. Tél. (33) 72.44.80.00 (p. 41.16), fax (33) 78.89.27.19.

**Résumé :** Distribution géographique, structures et fonctionnements actuels des plantes tropicales sont les résultats d'adaptations du passé face aux contraintes du milieu. Provoquées au cours des temps géologiques elles ont été influencées par les variations climatiques anciennes. Ces dernières décennies l'intensification de la pression anthropique sur les arbres de valeur est devenue l'agent prépondérant de la transformation des forêts tropicales. L'excès d'ouvertures de la voûte entraîne une hausse des températures ambiantes et un assèchement. Face aux conditions nouvelles, les adaptations du passé peuvent ne plus convenir.

Pour enrayer les processus destructeurs il est parfois possible de modifier les comportements actuels des plantes. Cela implique que soient définis puis utilisés, leur plasticité biologique et les facteurs qui la contrôlent.

Les adaptations naturelles du passé ont conduit aux formes variées de la diversité biologique actuelle. Les inductions expérimentales du présent concernent des transformations des espèces existantes. Elles peuvent aussi consister en une utilisation rationnelle d'espèces particulièrement plastiques hors de leur milieu d'origine. Utilisation des forêts, modifications des comportements biologiques et transplantations d'espèces résistantes vers des milieux fragilisés inclinent la phytogéographie tropicale vers l'analyse et la construction de « paysages anthropisés ».

Des exemples sont pris dans la famille des Diptérocarpées, au niveau des organes reproducteurs pour illustrer les tendances qui ont conduit à la diversité biologique actuelle, les états actuels de la plasticité biologique, ses limites, ses modifications éventuelles, et son rôle dans le « paysage » phytogéographique tropical. Sont ainsi examinées les résistances du matériel régénératif (graines et jeunes plantules) à la température et à la dessiccation, la programmation naturelle du comportement des graines, les essais de modifications par induction expérimentale.

**Mots-clés :** Adaptations, inductions, forêts tropicales, *Dipterocarpaceae*, plasticité biologique, résistance, température, dessiccation, graines, plantules.

**Abstract:** Geographical distribution, structures and present functioning of tropical plants are the result of past adaptations to environmental constraints. Produced during geological times they have been influenced by ancient climatic changes. During the last decades the intensification of man pressure on valuable timbers became the preponderant factor for tropical forest transformations.

Excessive crown openings drill the increase of ambient temperatures and desiccation. In front of new conditions past adaptations may not suit anymore.

To stop destructive processes it is sometimes possible to modify the present plant behavioural patterns. This implies the definition, and then the use, of their biological plasticity and the factors which control them.

Past natural adaptations have conducted to the varied forms of the present biological diversity. The present experimental inductions concern transformations of existing species. They may also consist of a rational use of particularly plastic species outside their native milieu. Forest utilization, modifications of biological behaviours and transplantations of resistant species within fragilized milieux, incline tropical phytogeography towards the analysis and the construction of "anthropic landscapes".

Examples are taken in *Dipterocarpaceae* family, at the level of reproductive organs, to illustrate the tendencies which conducted to the present biological diversity, the present biological plasticity, its limits, its eventual modifications, and its role within the tropical phytogeographical « landscape ». In this context, the resistance of regenerative material (seeds and young seedlings) to temperature and desiccation, the natural programming of seeds and the trials of modifications by experimental induction, have been examined.

**Keywords:** Adaptations, inductions, tropical forests, *Dipterocarpaceae*, biological plasticity, resistance, temperature, desiccation, seeds, seedlings.



## Introduction

Distribution géographique, ainsi que structures et fonctionnements actuels des arbres forestiers tropicaux, sont les résultats d'adaptations du passé provoquées par les contraintes majeures des milieux. Au cours du Tertiaire et du Quaternaire et jusqu'aux temps présents, les variations climatiques d'origine « naturelle » semblent prédominer. Par contre, ces dernières décennies l'intensification de la pression anthropique sur les espèces de valeur est devenue l'agent prépondérant de la transformation des forêts tropicales. Excès d'ouvertures de la voûte et compactage des sols ont déstabilisé les fonctionnements antérieurs. Lorsque les adaptations du passé ne suffisent plus, la forêt se dégrade.

Pour enrayer les processus destructeurs il est parfois possible de modifier la répartition géographique, ou même le comportement actuel des plantes. Cela implique que soient définis, puis utilisés, les caractéristiques phytogéographiques, la plasticité biologique actuelle des espèces et les facteurs qui la contrôlent.

Les adaptations naturelles du passé ont conduit aux formes variées de la diversité biologique actuelle. Les inductions expérimentales du présent concernent de véritables transformations biotechnologiques des espèces existantes, mais peuvent également consister en une utilisation rationnelle d'espèces particulièrement plastiques hors de leur milieu d'origine.

Utilisation des forêts, modifications des comportements biologiques et transplantations d'espèces résistantes vers des milieux fragilisés inclinent ainsi la phytogéographie tropicale vers l'analyse et la construction de « paysages anthropisés ».

## Fluctuations climatiques et microclimatiques

### Temps géologiques et longues alternances climatiques

A l'échelle des temps géologiques, sur de longues durées, l'alternance de périodes « chaudes et humides et non saisonnières » et de périodes « plus fraîches, plus sèches et saisonnières » aurait provoqué l'oscillation des extensions et régressions de la surface forestière tropicale.

D'après les fossiles acceptés (MAURY, 1978) et les analyses polliniques, (VAN CAMPO, 1986 ; CARATINI *et al.*, 1991) l'aire occupée par les Diptérocarpacées asiatiques depuis le Miocène jusqu'à nos jours (Ouest, Himalaya, Inde du Sud, Assam, Birmanie, Java, Bornéo) se serait contractée au niveau de l'Inde et déplacée vers l'Est (Sumatra et Philippines) au cours du Quaternaire (Tardiglaciaire et Postglaciaire). Elle a recouvert ensuite à nouveau l'ensemble de ces régions et atteint l'extension actuelle. Au sud de l'Inde les formations à Diptérocarpacées progressent de nos jours sur les zones plus ouvertes (PUYRAVAUD *et al.*, sous presse) en zones protégées. D'après WHITMORE (1991) « tropical rain forests have extended and contracted... Today, their natural extent is believed to be at or near the maximum achieved during the Quaternary ».

### Temps présents et alternances courtes et intenses

A l'échelle des temps présents et du fait de l'intervention humaine, des alternances similaires se retrouvent, sur de très courtes durées, avec une forte intensité.

A Sabah (Bornéo, Est-Malaisie), les 57 dernières années auraient connu 6 périodes d'extrême sécheresse (WOODS, 1987) comparables à celle qui a sévi à Kalimantan Est (Bornéo, Indonésie) en 1982. Avec 32 % de la pluviosité habituelle (LENNERTZ et PANZER, 1983) et la présence humaine, des feux ont brûlé pendant 18 mois (1982-1983) ravageant 3 500 000 ha. Pourtant en 1985, une végétation secondaire existait. Certains grands arbres supposés morts produisaient feuilles et fruits, attestant d'une plasticité biologique potentielle très supérieure à celle habituellement exprimée. Grands cataclysmes et expérimentation provoquent l'expression totale de la plasticité biologique potentielle, qui est la somme de la plasticité « exprimée » et de la plasticité « inductible ».

### **Alternances des trouées et cicatrisations**

A l'échelle de la structure forestière, trouées et cicatrisations se succèdent. Elles créent une alternance comparable mais sur des durées encore plus courtes. Or dans des forêts considérées comme primaires, une moyenne de 1 % des arbres meurt chaque année (Asie : WHITMORE, 1975, 1991 ; Costa Rica : LIEBERMANN *et al.*, 1985 ; SWAINE *et al.* 1987). Dans la forêt de Pasoh (Malaisie), la température de l'air à 45 m dans la voûte (zone d'émission des pollens) est beaucoup plus élevée que celle de l'air au-dessus et au-dessous de celle-ci (AOKI *et al.*, 1975). Près du sol dans la zone des germinations et plantules les différences entre sol et air augmentent fortement dans les chablis et les coupes (SCHULZ, 1960). La température au niveau du sol dans les feutrages racinaires et les fragments calcinés peut dépasser 50 °C (UHL *et al.*, 1981). Dans les troncs d'arbres la température pourrait mesurer jusqu'à plus de 13 °C que dans l'air ambiant (CORTI *et al.*, 1964). Il en serait de même dans les feuilles en milieu découvert mais pas en sous-bois : sur des plantes surchauffées elle atteindrait 15 °C de plus que dans l'air extérieur (BAZZAZ, 1991).

### **Plasticité biologique**

La plasticité biologique des pollens, graines et plantules, et surtout leur résistance à la température et à la dessiccation, conditionnent donc la permanence de la forêt. Par rapport aux rejets, leur contribution à la repousse est proportionnelle à l'importance de la perturbation (BAZZAZ, 1984). Ce qui est capable de germer (pollen et graine) et de survivre (fleur et plantule) déterminera la composition floristique de la forêt sur des décennies au moins.

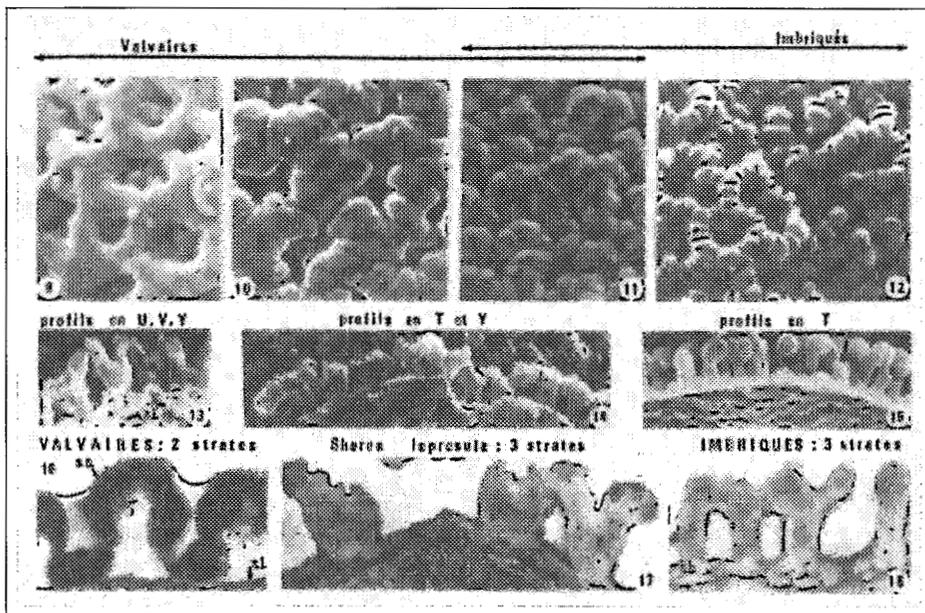
### **Types intermédiaires de transition**

Sous les contraintes répétitives, au cours des temps géologiques comme de nos jours, les adaptations progressives se sont effectuées le long des « lignes évolutives de moindre résistance » (STEBBINS, 1974). Certaines espèces présentent des structures et des fonctionnements de type « intermédiaire » qui permettent de comprendre comment se sont différenciées les lignées phylétiques des Diptérocarpacées. Ainsi dans cette famille l'exine pollinique de *Shorea leprosula* possède des columelles en Y intermédiaires entre les formes en V et U des taxons à calice valvaire (fig.1). Les mouvements de l'exine varient en fonction des formes qui sont adaptées à des conditions climatiques différentes (MAURY *et al.*, 1975).

### **Conditions limites de l'aire et Diptérocarpacées résistantes**

La famille s'étend surtout dans les régions équatoriales chaudes et humides (moyennes annuelles : P > 2 000 mm, T° > 22-24 °C, HR > 80 %, pas ou moins de 4 mois secs). De nombreuses espèces disparaissent dès que la température moyenne du mois le plus froid descend en dessous de 18 °C, et 15 °C constitue la limite extrême pour les espèces les plus résistantes. Quelques espèces subtropicales supportent une sécheresse relative (P : 1 000-1 500 mm, 4-6 mois secs). Dans la zone Laos-Viêt-nam-Kampuchea-Thaïlande, c'est surtout le cas de *Dipterocarpus intricatus*, *D. alatus*, *Shorea obtusa*, *Pentacme suavis* et à moindre degré *Hopea odorata*. Seul *Shorea robusta* (N et N-E Inde, Nepal, Bangladesh) résiste à 6-8 mois secs avec P > 2 000 mm et HR 55-75 %, ou P 1 000-1 500 mm et HR 70-80 %, ou même P 1 000-1 500 mm et HR 45-60 % localement.

L'accumulation des contraintes climatiques locales et de l'utilisation intensive de ces espèces, jointe à la difficulté de maintenir la viabilité des graines et la survie des plantules, font que ces formations se réduisent souvent à de minuscules bouquets d'arbres clairsemés et isolés dans des zones totalement dégradées (Thaïlande : *Dipterocarpus alatus*, *D. intricatus* ; N-NE Inde et Bangladesh : *Shorea robusta*). Dans ces régions ainsi qu'au sud de la Chine et du Viêt-nam, d'immenses surfaces totalement dépourvues de couvert forestier sont envahies par les herbacées qui empêchent toute régénération. Une situation analogue se retrouve sur les grandes surfaces exploitées de Bornéo (Kalimantan Est) ou de Malaisie (Péninsule, Sabah) où les lianes aggravent l'action étouffante des herbacées.



**Figure 1**

Exine pollinique chez les Dipterocarpaceés (9-12 : surfaces, 13-18 : structures). Relations phylétiques entre la lignée des taxons à calice valvaire (9 : *Vatica papuana*, 10 : *Dipterocarpus grandiflorus*, 11 : *Dryobalanops rappa*, 16 : *Vatica wallichii*) et la lignée des taxons à calice imbriqué (15 : *Shorea albida*, 12,14,17,18 : *Shorea leprosula*) à partir d'un type exinique de forme intermédiaire (14, 17 : *Shorea leprosula*). (MAURY-LECHON, 1979).

### Actions basées sur les Dipterocarpaceés résistantes

L'action de domestication n'a que peu porté sur les Dipterocarpaceés de la zone la plus humide. La pratique de l'exploitation sélective des forêts était supposée assurer une production soutenue. Pourtant, exploitation intense et défrichage pour plantations d'hévéas et de palmiers à huile ont aggravé l'état de la forêt et celui du climat (floraisons-fructifications réduites en péninsule malaise). C'est pourquoi, de grands programmes de recherche, doublés de programmes de plantations plus vastes encore, sont en cours de lancement dans ces régions. Ils concernent les Dipterocarpaceés et tiennent compte des résultats scientifiques récents, puisqu'en Malaisie péninsulaire par exemple *Hopea odorata*, espèce introduite, figure parmi les quelques espèces prioritaires nationales. L'expérience réussie du Viêt-nam a stimulé.

Dès 1860, J.B.L. PIERRE créait un arboretum aux portes de Saïgon et plantait des essences forestières de valeur le long des rues de la ville. La guerre a fortement endommagé l'arboretum. Par contre, les *Dipterocarpus alatus* et *Hopea odorata* de la ville, non touchés, produisent chaque année respectivement environ 3 et 10 tonnes de fruits (T.V. TRUNG, com. pers.). Ces graines ont permis la mise en place de vastes expériences d'agroforesterie dont les résultats ont abouti à la définition d'un modèle de réhabilitation pour les terres forestières chimiquement dégradées et savanisées du Sud Viêt-nam (modèle de Mada de T.V. TRUNG et N.T. PHONG). Ce modèle est basé sur l'utilisation conjointe d'un fruitier à croissance rapide (production dès la 2<sup>e</sup> année) et de l'une ou des deux Dipterocarpaceés citadines, espèces résistantes en plein découvert et à croissance assez rapide (jusqu'à 1 et 2 mètres par an respectivement dans ces essais). Souvent les trois premières années des cultures vivrières occupent le sol autour des jeunes arbres.

### Contribution scientifique

L'étude de la résistance des graines et des plantules à la température et à la dessiccation contribue à l'effort de compréhension scientifique de la plasticité biologique des Dipterocarpaceés. Ces travaux se déroulent en coopération dans un réseau de laboratoires européens et asiatiques qui fait

intervenir des conventions d'Échange du CNRS France avec la DFG Allemagne, et le CNRS Viêt-nam d'une part, et d'autre part un programme Sciences et Technologie au service du développement (CEE : TS2\*-0298) qui comprend la France, le Royaume-Uni et la Malaisie et s'intitule « Domestication des Diptérocarpes en Malaisie : facteurs contrôlant l'établissement des espèces de valeur ; reconstitution des forêts à Diptérocarpacées » (1990-1994). Son but est de développer une approche nouvelle pour améliorer la domestication des Diptérocarpes, pour des plantations et pour la régénération des forêts naturelles, à l'aide de quatre études reliées entre elles :

- 1) ontogénie, plasticité et conservation des graines et plantules ;
- 2) infection mycorhizienne, croissance et alimentation minérale des plantules ;
- 3) plantations et expériences de survie en forêt exploitée ;
- 4) pathologie fongique des graines et plantules dans la nature et en expérimentation.

## Résistance des graines et plantules à la dessiccation

### Teneur en eau des graines

La teneur en eau des graines à maturité résume globalement leur comportement éco-physiologique de germination et de résistance à la température et à la dessiccation. Les graines de type hydraté (MAURY-LECHON *et al.*, 1980 ; BRAS et MAURY-LECHON, 1986) sont aussi appelées « récalcitrantes » ou « sensibles à la dessiccation » (ROBERTS & KING, 1980). L'évolution de la teneur en eau après la chute des graines explique leur viabilité (fig. 2). Dans les cas les plus fréquents chez les Diptérocarpacées, les valeurs maximales de la teneur en eau et de la germination coïncident (fig. 2a). Certaines espèces peuvent présenter une post-maturation après récolte. Le pic de germination est alors décalé par rapport au maximum de leur teneur en eau à leur chute (fig. 2b, 2c).

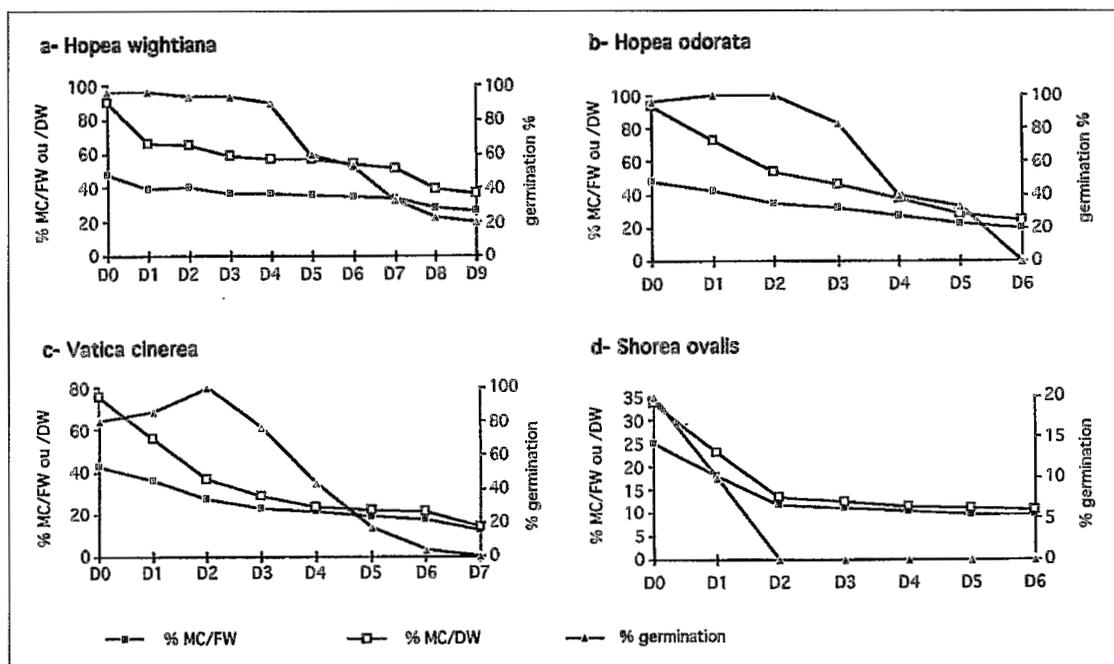


Figure 2

Évolution de la germination et de la teneur en eau des graines soumises à la dessiccation (25 °C constant) pour 4 espèces de Diptérocarpacées. Teneur en eau (MC) par rapport au poids frais (MC/FW) et au poids sec (MC/DW), pourcentage de germination 21 jours après semis. (MAURY-LECHON *et al.* en prép.).

En conditions de température ambiante, l'habilité à germer de la majorité des graines de Diptérocarpacées décroît fortement dès qu'elles ont perdu la moitié de leur teneur en eau à la

récolte. Elles meurent rapidement au-delà du tiers de cette teneur. Ce comportement caractérise aussi bien des espèces d'arbres tempérés que tropicaux (fruitiers et forestiers). Pour de nombreuses Diptérocarpacées ce processus se déroule en 4-5 jours d'où les grandes difficultés de la régénération naturelle des forêts trop dégradées, et de la gestion des graines. En période de grande sécheresse où lorsque les graines ne sont pas récoltées dès leur chute, elles peuvent avoir déjà perdu leur viabilité (fig. 2d).

### Survie et croissance des plantules en laboratoire

La survie des graines soumises à une déshydratation à température constante (25 °C) est globalement proportionnelle à la durée pour *Hopea odorata* et *Vatica cinerea*. Il en est de même pour la survie des plantules produites par ces graines-là et cultivées en laboratoire, jusqu'à épuisement des réserves cotylédonaire (Fig. 3a : *V. cinerea* 18 semaines, Fig. 3b : *Hopea odorata* 14 semaines). L'analyse de la croissance de ces plantules (racine, hypocotyle, épicotyle) montre que la mesure la plus représentative des traitements est la hauteur de l'épicotyle.

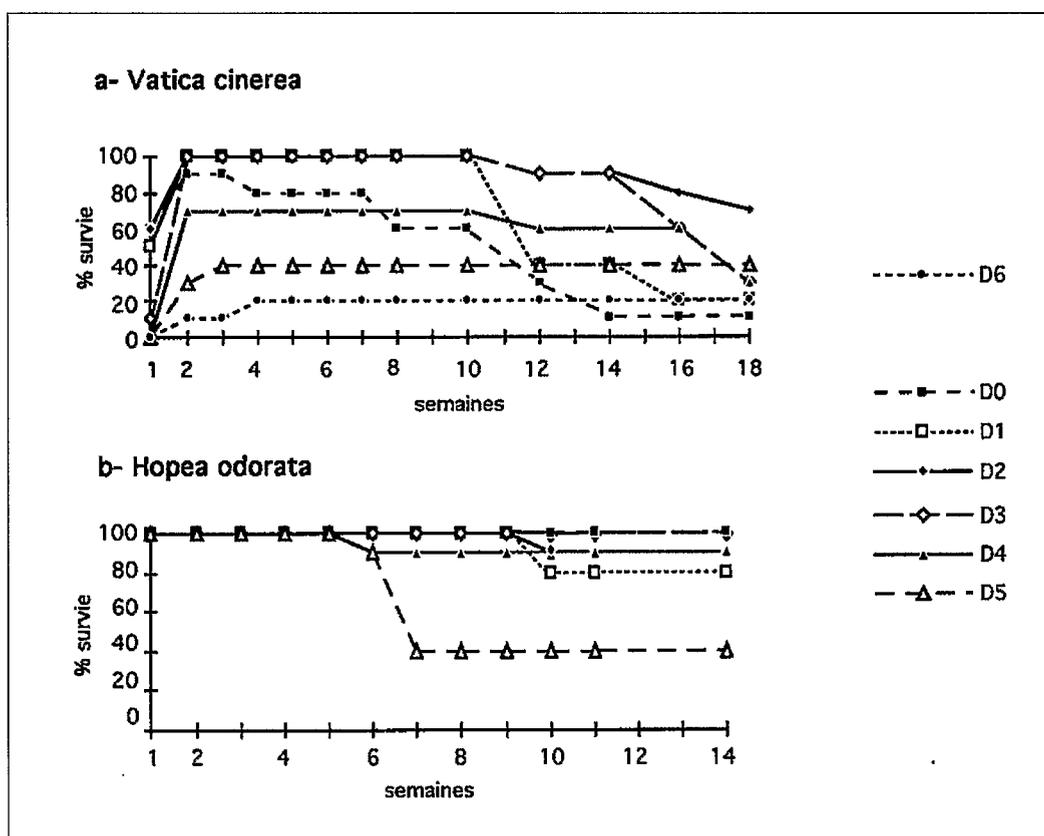


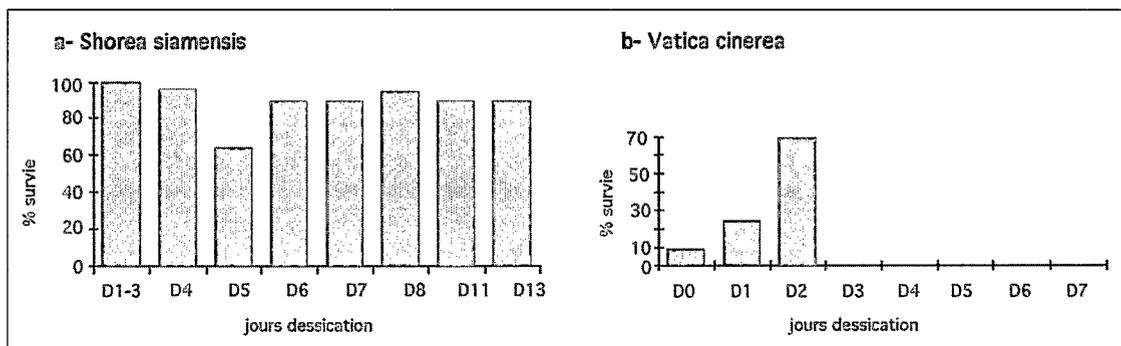
Figure 3

Résistance des plantules de deux espèces de Diptérocarpacées de Malaisie, issues de graines soumises à la dessiccation et cultivées en laboratoire 18 semaines pour *Vatica cinerea* (3a) et 14 semaines pour *Hopea odorata* (3b). Nombre de jours dessiccation : D0, D1, D2, etc. (MAURY-LECHON *et al.*, en prép.).

### Survie des plantules plantées en pépinière

Un mois après plantation en pépinière, la survie des plantules provenant de graines soumises aux mêmes traitements de dessiccation et transplantées à l'âge de 8 semaines, est aussi globalement fonction de la durée du traitement (fig. 4). Les plantules survivantes proviennent des graines les moins déshydratées. Pour *Shorea siamensis* (fig. 4a), la survie la plus élevée (100 %) provient des graines semées les trois premiers jours (fig. 4a : D1-3) et elle se maintient (sauf exceptions) vers 90 % jusqu'au 13<sup>e</sup> jour au moins. Pour *Vatica cinerea*, les plantules issues des semis des premiers

jours survivent le mieux (fig. 4b : D0-2) mais la plus forte survie (70 %) correspond aux graines déshydratées deux jours (fig. 2c : D2) donc au pic de germination de cette espèce (100 %) et à une teneur en eau proche de la moitié de sa valeur à la récolte (fig. 2c). Ce dernier comportement est moins fréquent.



**Figure 4**

Résistance des plantules de *Shorea siamensis* (Thaïlande) et de *Vatica cinerea* (Malaisie) germées en laboratoire et issues de graines soumises à la dessiccation (nombre de jours : D0, D1, etc.), un mois après plantation en pépinière. (MAURY-LECHON *et al.*, en prép.)

## Résistance des graines et plantules à la température

### Germination des graines

Pour déterminer les conditions optimales et extrêmes de germination et de développement initial, des graines sont soumises à une gamme thermique choisie en fonction des caractéristiques écologiques des espèces étudiées (10 °, 15 °, 20 °, 25 °, 30 °C et température ambiante soit avec alternance jour-nuit, soit à l'obscurité).

Les réponses des espèces ont été plus spécifiques que dans les tests de dessiccation. *Hopea wightiana* et *Hopea odorata* germent à toutes les températures, à des vitesses qui croissent avec les températures. Par contre, *Vatica cinerea* n'a pas germé à 15 °C et à 20 °C sa germination s'est étalée sur trois semaines.

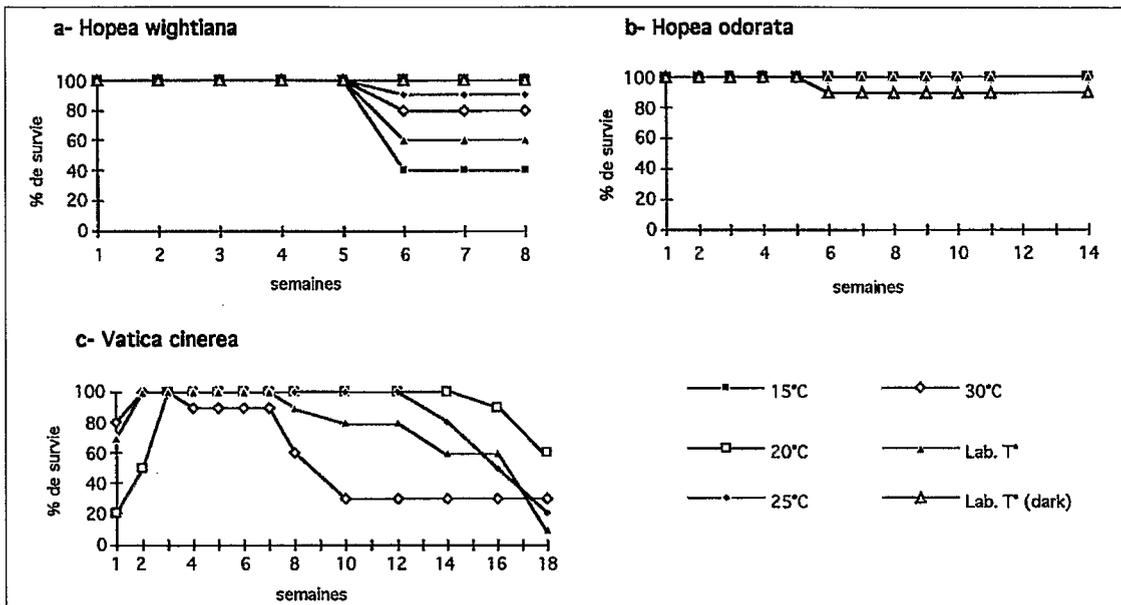
### Survie et croissance des plantules en laboratoire

Les plantules issues des graines de la gamme thermique ont survécu à 100 % sur 5 semaines pour les deux espèces de *Hopea* (fig. 5a-b) et pour toutes les températures. Au-delà de cette durée les réponses ont été spécifiques. *Hopea odorata* a maintenu le meilleur taux de survie : 100 % durant 14 semaines à toutes les températures sauf en laboratoire à l'obscurité (90 % après 5 semaines). Malgré un taux de germination de 100 %, le traitement à 30 °C a été préjudiciable pour les plantules de *Vatica cinerea* puisque leur taux de survie de 90 % maintenu de la 3<sup>e</sup> à la 7<sup>e</sup> semaines chute brutalement à 30 % à 10 semaines (fig. 5c).

La croissance des plantules de la gamme thermique a confirmé la plus grande signification de la longueur de l'épicotyle.

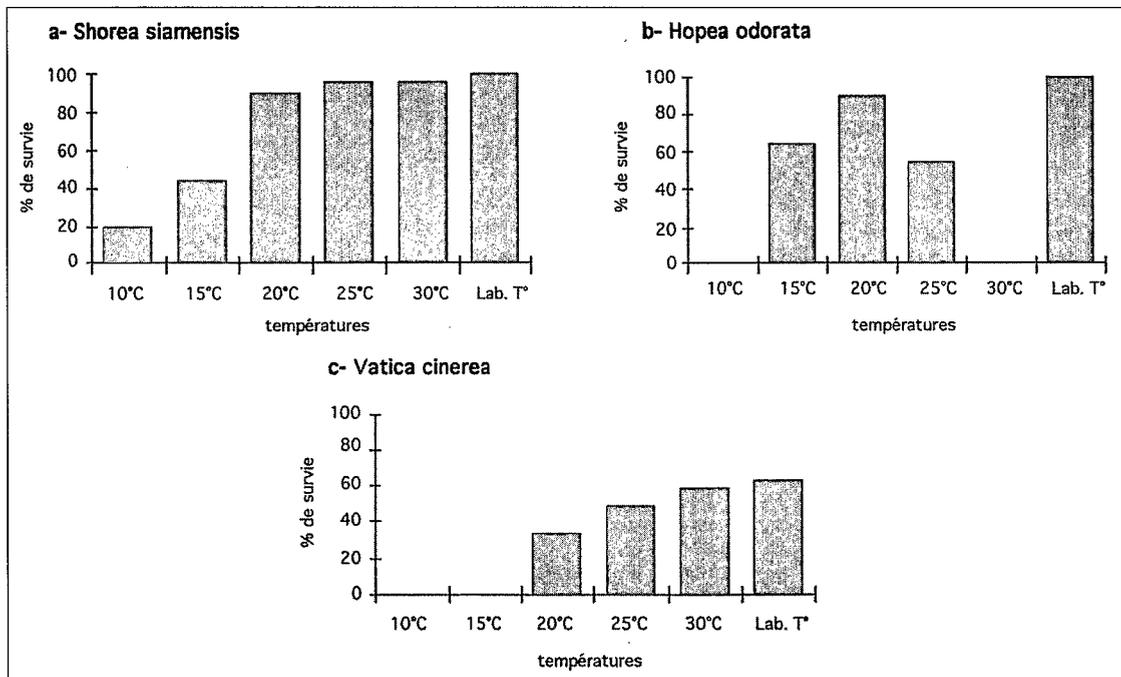
### Survie des plantules en pépinière

Un mois après plantation en pépinière, les meilleurs taux de survie correspondent aux graines maintenues en conditions de laboratoire avec alternance jour-nuit de la lumière et de la température, et température ambiante (moyenne 27 °C). La plasticité particulièrement élevée de *Shorea siamensis* (Thaïlande) quant aux températures et à la dessiccation (fig. 6a) incite à proposer cette espèce pour de nouvelles expériences en zones très dégradées. Pour l'instant, *Hopea odorata* (fig. 6b) reste la seule espèce plastique pour laquelle des applications sont venues confirmer les résistances conjuguées à la dessiccation, à la température et à la plantation en pleine lumière sur sols dégradés chimiquement (Viêt-nam) et sur sols compactés par les engins mécaniques (expériences en Malaisie).



**Figure 5**

Résistance de jeunes plantules de trois espèces de Malaisie (*Hopea wightiana* : 8 semaines, *H. odorata* : 14 semaines et *Vatica cinerea* : 18 semaines) cultivées en laboratoire sous l'action de traitements thermiques à température constante (10 °C à 30 °C) dans le noir et à température ambiante du laboratoire avec variations jour-nuit pour la température et la lumière (Lab.T°) ou dans le noir (Lab.T°dark). (MAURY-LECHON *et al.*, en prép.).



**Figure 6**

Résistance des plantules de *Shorea siamensis* (Thaïlande), *Hopea odorata* et *Vatica cinerea* (Malaisie) un mois après plantation en pépinière. Plantules produites par des graines soumises en milieu humide et dans le noir à des températures constantes et cultivées dans ces mêmes conditions (10 °C à 30 °C) et en laboratoire à température ambiante (Lab. T°) avec variations jour-nuit de température et de lumière. (MAURY-LECHON *et al.*, en prép.)

### **Programmation naturelle et artificielle du comportement des graines**

Il a été récemment démontré sur le tournesol (LEPAGE-DEGIVRY *et al.*, 1990, 1991, 1992) que le comportement de la graine était programmé au cours du développement, bien avant la maturité, et coïncidait avec une forte et soudaine production d'acide abscissique (ABA). Ce codage peut être modifié par des apports d'ABA exogène, s'ils interviennent durant la période de programmation naturelle. En dehors de cette période, la programmation initiale de la graine ne peut être transformée. C'est pourquoi, les traitements appliqués sur des graines mûres ne produisent que des modifications temporaires et peu accentuées. Ils ralentissent ou retardent (MAURY-LECHON *et al.*, 1992a, b) momentanément les comportements naturels mais ne les transforment pas en profondeur. Des essais sur ces aspects sont en cours pour les Diptérocarpacées. De façon tout à fait inattendue, un *Dipterocarpus alatus* de 18 mois a fleuri en serre.

Les biotechnologies de ce type pourraient faciliter la gestion des graines et la production en masse de plants pour reforester des zones qui seraient dédiées à une production intense et soutenue. Cela pourrait épargner les forêts « naturelles ».

### **Conclusions**

Malgré la grande extension actuelle de la forêt tropicale et sa dynamique expansive dans certaines zones exploitées mises sous protection, lorsque l'ouverture du couvert devient trop grande les conditions de température, de dessiccation et de luminosité du milieu limitent l'établissement de nombreuses espèces de valeur.

Changements climatiques lents du passé ou changements anthropiques accélérés du présent créent un besoin d'adaptation chez les arbres forestiers tropicaux. L'adaptation est conditionnée par la plasticité biologique des espèces. Lorsqu'elle est insuffisante pour permettre la survie dans le milieu transformé, les espèces disparaissent. L'intervention humaine peut essayer d'enrayer ce processus d'extinction en introduisant des espèces plus résistantes dans les zones fragilisées où les espèces locales disparaissent. Il s'agit là d'une utilisation de la diversité biologique qui résulte des adaptations du passé. Dans certains cas, l'induction de comportements nouveaux par les biotechnologies du présent apporte des solutions nouvelles aux problèmes de gestion et de production de matériel régénératif.

Reconstitutions naturelles et assistées requièrent des graines viables et des plantules résistantes. Viabilité et résistance sont fonction de la plasticité biologique potentielle. Une plus ample expression de la plasticité est obtenue lorsque l'action se situe dans l'axe des lignes évolutives de moindre résistance de l'espèce.

Répartitions spatiales des espèces dans le passé et dans le présent sont en relation avec la programmation naturelle ou induite du comportement des graines et des jeunes plantules, en particulier avec leur résistance à la dessiccation et aux températures.

Des tentatives de modélisation sont en cours pour essayer de prédire, et si possible contribuer à réorienter, les fonctionnements déficients.

La définition scientifique de la plasticité biologique des graines et plantules étaye le remodelage accéléré de la couverture forestière tropicale contemporaine par l'homme.

**Remerciements** : L'auteur remercie les organismes qui ont contribué au financement des recherches mentionnées dans cet article : CNRS France, DFG, CNRS Viêt-nam, CEE et la Malaysian Airlines System.

## BIBLIOGRAPHIE

- AOKI M., YABUKI K. & KOYAMA H. - 1975 - Micrometeorology and assessment of primary production of a tropical rain forest in West Malaysia. *Journal of Agricultural Meteorology* (Tokyo) 31: 115-124.
- BAZZAZ F.A. - 1984 - Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. In MEDINA E., MOONEY H.A. & VAZQUEZ-YANES C. (eds.) *Physiological Ecology of plants of the wet tropics*, 233-243.
- BAZZAZ F.A. - 1991 - Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. In Gomez-POMPA A., WHITMORE T.C. & HADLEY M. (eds.), *Rain Forest Regeneration and Management*. MAB series 6: 91-118. UNESCO, Paris.
- BRAS P. et MAURY-LECHON G. - 1986 - Graines forestières de type fortement hydraté : la conservation et ses effets, exemple du *Symphonia globulifera* L.f. de Guyane française. *Bois et Forêts des Tropiques* 212 : 35-46.
- CARATINI C., FONTUGNE M., PASCAL J.P., TISSOT C. & BENTALEB I. - 1991 - A major change at ca. 3500 years BP in the vegetation of the Western Ghats in North Kanara, Karnataka. *Current Science* 61 (9-10): 669-672.
- CHIN H.F. - 1988 - Recalcitrant seeds. A status report. International Board for Plant Genetic Resources, Rome 28p.
- CORTI E.F., MACCHIA F. & MESSERI A. - 1964 - Primi dati sull'andamento stagionale delle temperature del tronco di olivo. *Giornale Botanico Italiano* 71 : 280-290.
- LENNERTZ R. & PANZER K.F. - 1983 - Preliminary assesment of the drought and forest fire damage in Kalimantan Timur (DFS German Forest Inventory Service Ltd.: Samarinda).
- LEPAGE-DEGIVRY M.T., BARTHE P. & GARELLO G. - 1990 - Involvement of endogenous abscisic acid in onset and release of *Helianthus annuus* embryo dormancy. *Plant Physiol.* 92: 1164-1168.
- LEPAGE-DEGIVRY M.T. & GARELLO G. - 1991 - Onset of water tolerance in developing *Helianthus annuus* embryos. *Seed Science Research* 1: 221-227.
- LEPAGE-DEGIVRY M.T. & GARELLO G. - 1992 - *In situ* abscisic acid synthesis. A requirement for induction of embryo dormancy in *Helianthus annuus*. *Plant Physiol.* 98: 1386-1390.
- LIEBERMAN D., LIEBERMAN M., PERALTA R. & HARTSHORN G.S. - 1985 - Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 73: 915- 924.
- MACCHIA F. & VITA F. - 1989 - Relation entre climat et cycle phénologique de quelques espèces du genre *Quercus* dans le territoire des pouilles. Publications de l'Association Internationale de Climatologie, 2: 255-261.
- MAURY G. - 1978 - Diptérocarpacées : du fruit à la plantule. Thèse de Doctorat d'État Sc. Toulouse, I: 432 p., II: 344 p.
- MAURY-LECHON G. - 1979 - Interprétation phylogénique des caractères des pollens, fruits- germinations, embryons et plantules des Diptérocarpacées. In Diptérocarpacées :Taxonomie, Phylogénie, Ecologie. *Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. Nouvelle Série*, Série B, tome XXVI, Paris, éditions du Muséum.
- MAURY G., MÜLLER J. & LUGARDON B. - 1975 - Notes on the morphology of fine structure of the exine of some pollen types in *Dipterocarpaceae*. *Rev. Paleobot. Palynol.* 19: 241-289.
- MAURY-LECHON G., CORBINEAU F. & COME D. - 1980 - Données préliminaires sur la germination des graines et le développement des plantules de *Symphonia globulifera* L.f. *Bois et Forêts des Tropiques* 193: 35-41.
- MAURY-LECHON G., DÖRFFLING K., TRUNG T.V. & PHONG N.T. - 1992 - Effect of abscisic acid on seed germination and seedling development of *Dipterocarpus alatus*, timber tree from Vietnam. In *Reproductive Biology and Plant Breeding*, 1 p., XIIIth EUCARPIA Congress (CEC- BRIDGE), Angers 6-10/07/92, France.
- MAURY-LECHON G., DÖRFFLING K., TRUNG T.V. & PHONG N.T. - 1992 - Trials to delay germination in *Hopea odorata*, Vietnamese Dipterocarpaceae. In *Basic and Applied Aspects of Seed Biology*, 6 p. IV<sup>th</sup> International Workshop on Seeds, Angers 20 - 24/07/1992, France.
- PUYRAVAUD J.P., PASCAL J.P. & DUFOUR C. - (sous presse) - Ecotone structure as an indicator of changing forest-savanna boundaries (Linganamaki region, South India). Forest-savanna boundaries in India. *Journal of Biogeography*.
- ROBERTS E.H. & KING M.W. - 1980 - The characteristics of recalcitrant seeds. In CHIN E.H. & KING M.W. (eds.) *Recalcitrant crop seeds*: 1-5 Tropical Press, Kuala Lumpur, Malaysia.
- SCHULZ J.P. - 1960 - Ecological studies on rain forest in northern Surinam. Amsterdam, Holland.
- STEBBINS G.L. - 1974 - Flowering plants. Evolution above the species level. The Belknap Press Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, 399 p.
- SWAINE M.D., LIEBERMAN D. & PUTZ F.E. - 1987 - The dynamics of tree populations in tropical forests, a review. *Journal of Tropical Ecology* 3: 359-366.
- UHL C., CLARK K., CLARK H. & MURPHY P. - 1981 - Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 69: 631-649.
- VAN CAMPO E. 1986 - Monsoon fluctuations in two 20,000 yr. B.P. Oxygen isotope records off Southwest India. *Quaternary Res.* 26: 376-388.
- WHITMORE T.C. - 1975 - Tropical Rain Forests of the Far East. (Clarendon: Oxford).

- WHITMORE T.C. - 1991 - Tropical rain forest dynamics and its implications for mangement. *In* GOMEZ-POMPA A., WHITMORE T.C. & HADLEY M. (eds.). *In* Rain Forest Regeneration and Management,. MAB series 6: 67 -89. UNESCO, Paris.
- WOODS P. - 1987 - Drought and fires in tropical forests in Sabah - an analysis of rainfall patterns and some effects. *In* KOSTERMANS (ed.) *Proc. Third Round Table Confer. on Diptero. Saùmarinda, 16-20 April 1985*, pp. 367-87. (UNESCO : Jakarta).

# COMPUTER-AIDED COMPARATIVE CHOROLOGY OF NEOTROPICAL PLANTS

W. MORAWETZ & P. KRÄGEL

Research Centre for Biosystematics and Ecology, Austrian Academy of Sciences,  
Kegelgasse 27, A-1030 Vienna, Austria,

**Résumé :** Deux programmes informatiques (CHOROL, STATCHO) ainsi qu'une base de données d'espèces de plantes tropicales ont été développés. Basés sur une approche quantitative des motifs de répartition des espèces endémiques néotropicales, ils posent les problèmes de l'interprétation des centres d'endémisme supposés. Des fréquences de distribution aire-classes de taille à différents niveaux taxonomiques et des exemples de types chorologiques caractéristiques sont présentés. L'utilisation de motifs de répartition idéalisés mathématiquement sont illustrés par un groupe d'espèces sélectionnées.

**Mots-clés :** Chorologie comparative, biogéographie, néotropiques, angiospermes, espèces endémiques.

**Abstract:** Two computer programs (CHOROL, STATCHO) and a data base of neotropical plant species have been developed. Based on a quantitative approach to distribution patterns of neotropical endemics, problems for interpreting presumably endemic centers are pointed out. Frequency of distribution area size classes at different taxonomic levels and examples of typical chorological types are given. The use of mathematically idealized distribution patterns is illustrated for a selected group of species.

**Keywords:** Comparative chorology, biogeography, neotropics, angiosperms, endemics.



## Introduction

The steadily increasing botanical and zoological exploration of the tropics has resulted in increasing data material, especially in regard to geographical distribution data. Therefore it appears most important to summarize and analyze these existing data to document biological diversity and to enrich our biogeographical understanding of the tropical fauna and flora. Especially to understand migration events and refuge patterns, a reinforced use of computers is an urgent need (ALLKIN & BISBY, 1984 ; ALLKIN & WHITE, 1988; BISBY, 1984 ; GOMEZ-POMPA & NEVLING, 1988 ; PANKHURST, 1988 ; REICHL, 1986).

A long-term project for computer-aided comparative chorology started some years ago, which attempts to link geographical distribution patterns with particular kinds of existing systematic, ecological and morphological data of tropical species in a special database. In the current phase, main field of interest is in neotropical plants.

The aim of this paper is to present first analyzes based on a quantitative approach in order to give new insights into (i) the distribution patterns of endemics (ii) frequency of area size classes, and (iii) chorological types. Results are obtained both by considering all species of the data base, only selected ones and single completely surveyed families and genera.

## Data and methods

Two computer programs (CHOROL, STATCHO) have been developed (MORAWETZ & EBSTER, 1989, MORAWETZ *et al.*, unpubl.) to elaborate a compilation of distribution maps, to identify characteristic geographical distribution patterns, and to extract information about diversity, migration ways, vegetational zones, and systematic and evolutionary relationships.

CHOROL manages a data base of tropical (plant) taxa with their geographical range and selected annotations. The records consist of locations (latitude - longitude coordinates using a one degree grid system) and several biological and morphological characteristics (information of site, habit, leaf-, floral-, pollination-type etc.). Information used in CHOROL comes from "Flora Neotropica" monographs, other well documented taxonomic revisions and original studies. At present the database consists of more than 100,000 entries (c. 4000 neotropical species, c. 40,000 geographical localities, c. 60,000 annotations) i.e. c. 5 % of the whole angiosperm flora of the neotropics. The considered plant families, numbers of genera and species of our data base and the sources used are listed in the appendix at the end of this paper.

STATCHO is designed to analyze the distribution data in regard to similarities, distribution types, area size frequency, alpha-diversity a.o. For comparison purposes the grid maps of areas with a low collection density can be idealized to their presumably natural size. CROVELLO (1981) defined an Operational Geographic Unit (OGU) as any one unit of the whole set of geographical units to be analyzed in a study. An Operational Geographical Set (OGS) is the set of all OGUs in a study. Our OGS is the part of the Neotropics between 30° N and 30° S according to the Flora Neotropica base map n° 1 (published by the Institute of Systematic Botany, State University of Utrecht, the Netherlands). One degree squares are used as OGUs (1 724 squares in total).

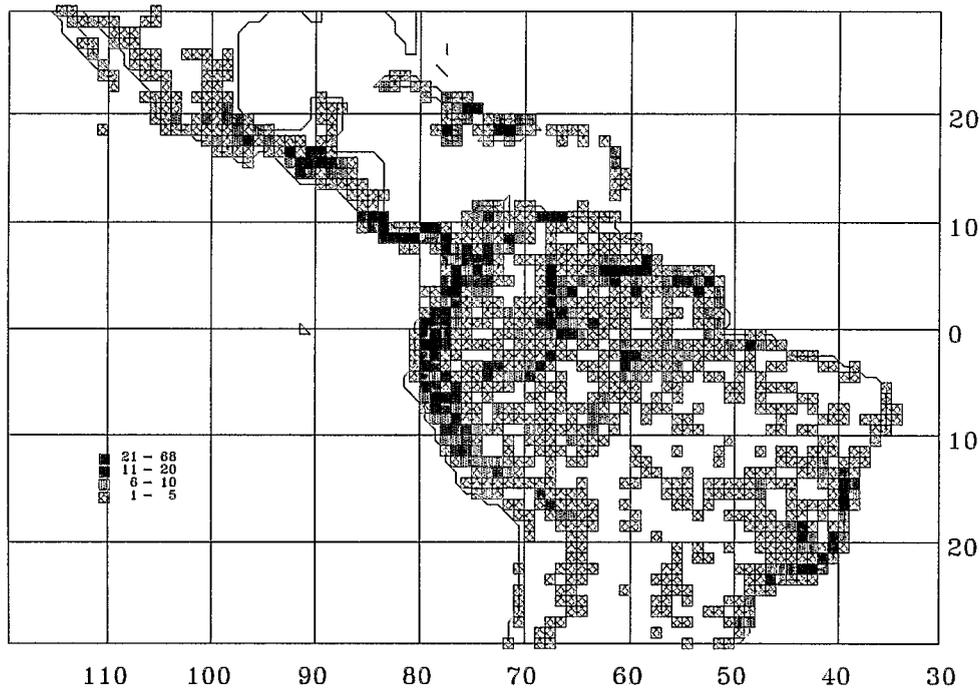
NIMIS (1990) defined a "Chorogram" as a geographical map reporting the joint distribution of a character set within OGUs. An Operational Character Set (OCS) might be a set of taxa at any hierarchic level or ecological data. Chorograms derive from matrices of characters by OGUs.

## Results and Discussion

### Endemics

Here, our OCS consists of neotropical plant species with narrow distribution, endemics *sensu* GOOD (1974), each occurring in maximally 3 OGUs. 2 082 species were selected from the data base, that means that more than 50% of all registered species can be regarded as endemics !

## Endemics frequency



**Figure 1**

Chorogram of neotropical endemics. The dot maps of 2082 species with 1-3 OGUs are overlaid. The darkness of the grids corresponds to endemics richness per OGU. It is demonstrated by a self-defined, nonlinear 4-class scale (1-5 spp. cross hatched, 6-10, 11-20 and more than 20 spp, black).

An overlay of all those (chorogram fig.1) shows their distribution and species richness occurring in each OGU. Regarding the relatively low sample number (5% of neotrop. Angiosperms) one can state that almost every part of the plant mosaic covering the Neotropics contains a large number of endemics. These results relativize the importance of endemism centres and refuge areas to a certain degree.

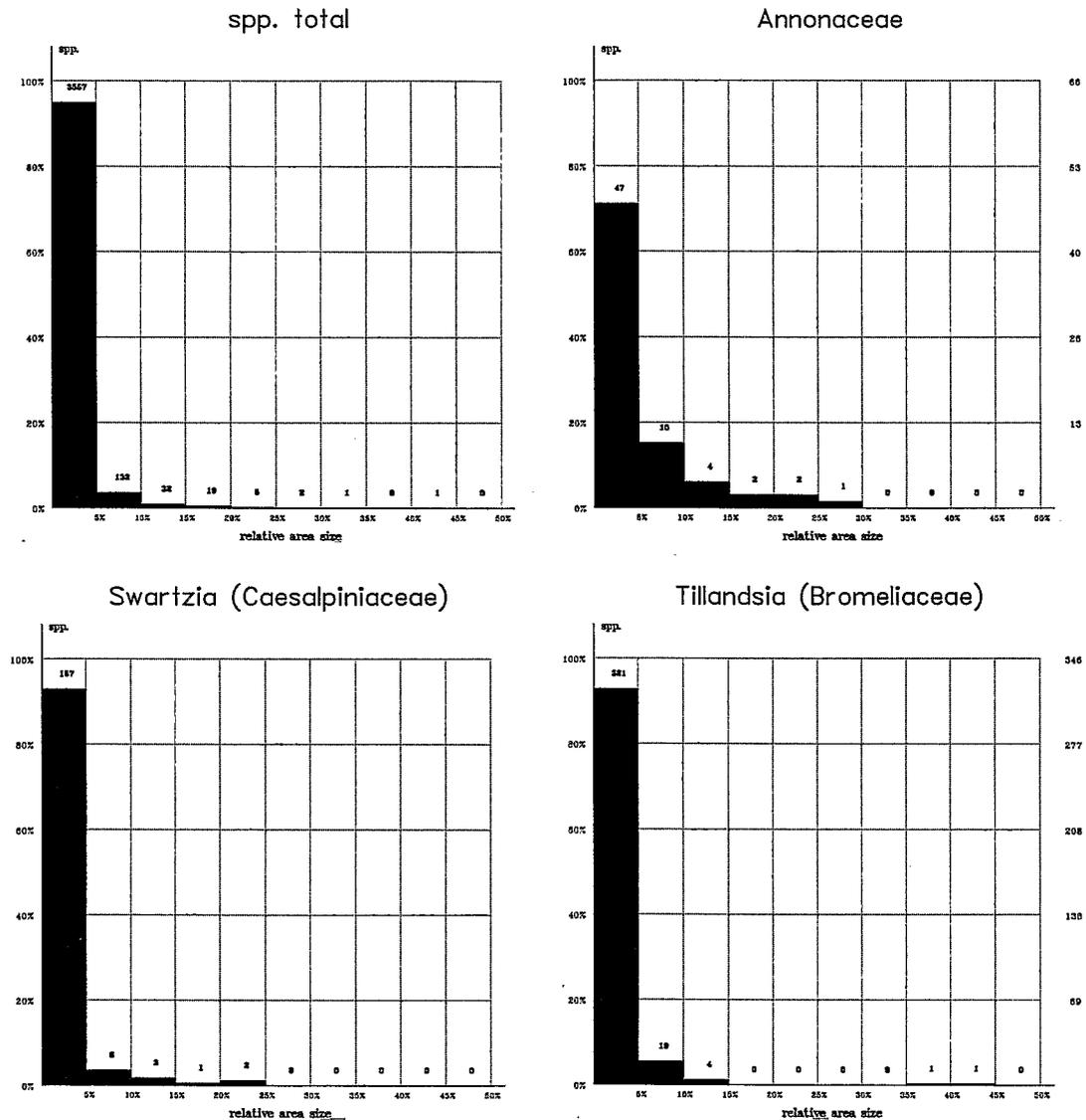
Nevertheless the here presented map indicates also a certain concentration of endemics in some localities. However, such centers are frequently located at places with high collection density (Rio de Janeiro, Panama, Manaus etc.) similarly stated by NELSON *et al.* (1990). In part they correspond with the possible geographic location of former forest refuges postulated by HAFFER (1969). From 10 endemism centres from the Amazon basin reported by NELSON *et al.* (1990) we found a complete correspondence with 5 of our centres, a correspondence in part in 4 cases and one completely different centre, possibly due to a geographical mismatch of data. A more detailed analysis of endemism and "almost endemism" certainly will give a good base for areas of highest biological priority for conservation and certainly will extend and reinforce the data already published by PRANCE (1990).

### Frequency classes

The frequency of size classes (5%, 10%, 15% etc. of the OGS size) was elaborated for all species available in the data base (Fig. 2) in comparison with selected families and genera (Fig. 2, 3). A general pattern could be shown for almost all groups : 70 to 90% of the species of each group had an area size smaller than 5% according to our OGS. All the other size classes had a significantly lower frequency, thus forming a steep exponential function. Only in the Annonaceae (Fig. 2) the distribution is slightly different with relatively many species with large areas. Nevertheless, the high similarity of frequency distribution between the different groups suggests a general pattern valid for many of the larger neotropical plant groups. Of special interest is, that the neotropical flora does not differ essentially from the temperate one in regard to this pattern (HAEUPLER, 1974). Finally this general regularity seems to confirm the suitability of the selection and the size of our data set.

### Chorograms and chorological types

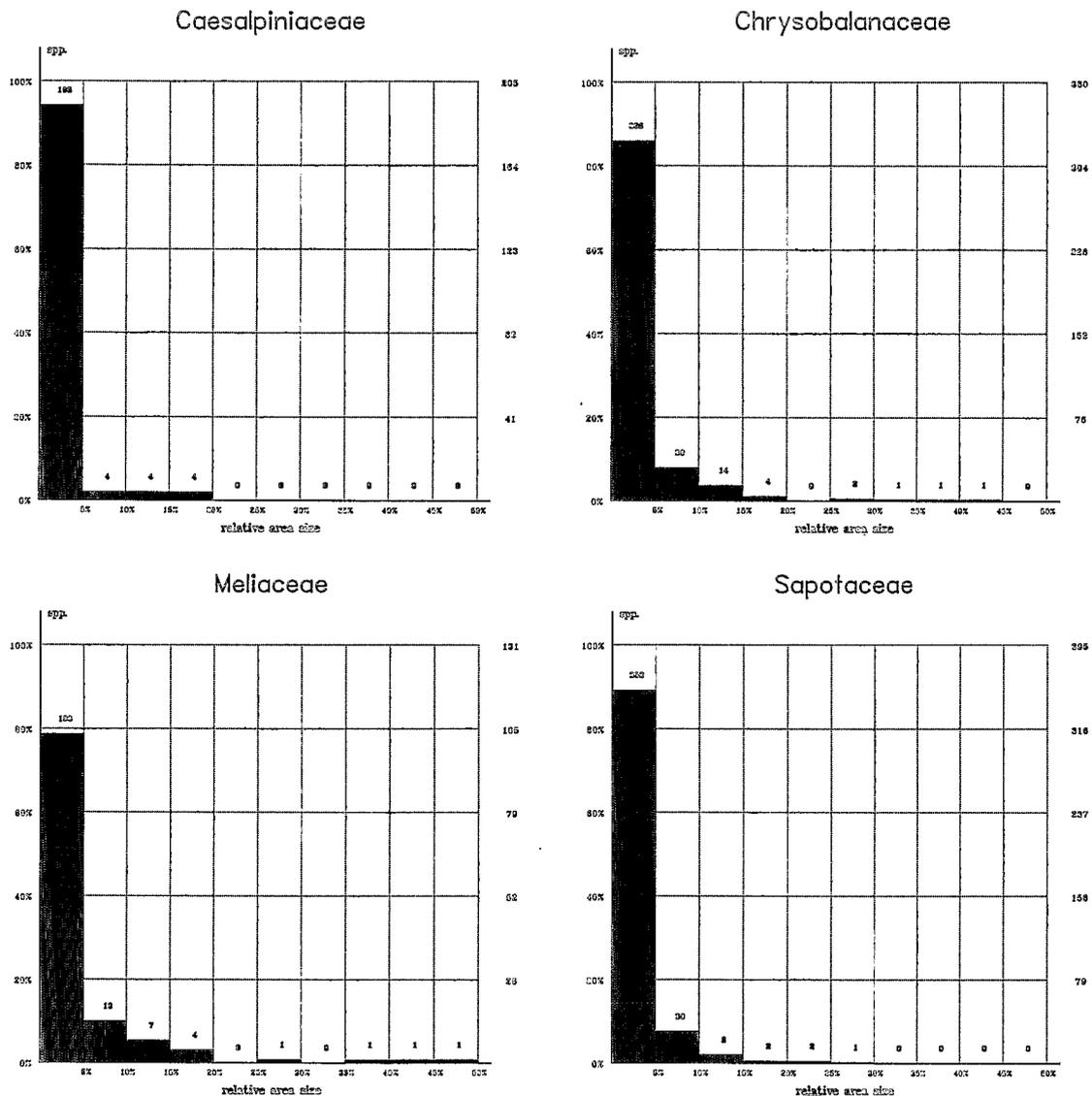
The ability of the program to establish chorograms by the modes of selection, comparison and overlay may lead in the future to well established chorological types ("Arealtypen") sensu MEUSEL *et al.* (1978). That would mean that species of different genera and families may exhibit the same geographic distribution as well as more or less similar ecological behaviour. This pattern then can be related to historical factors, soil types, climatic conditions and may help to define vegetation types or subunits of otherwise uniform plant communities.



**Figure 2**

Distribution of frequency classes at different taxonomic levels. Angiosperms, all listed species (top left), Annonaceae (top right), *Swartzia* (Caesalpiaceae) and *Tillandsia* (Bromeliaceae). Abscissa: Relative area size (100% = 1724 grids, bars represent 5% steps). Ordinate: 100% of species investigated.

We are aware that at the present stage the definition of chorological types still is based also on subjective interpretation such as personal knowledge of certain regions or families and former data from literature. A selection of chorological types based only on mathematical calculations failed so far, partly due to the hardware, partly due to the lack of appropriate algorithms. Nevertheless, the here used method is highly reproducible.



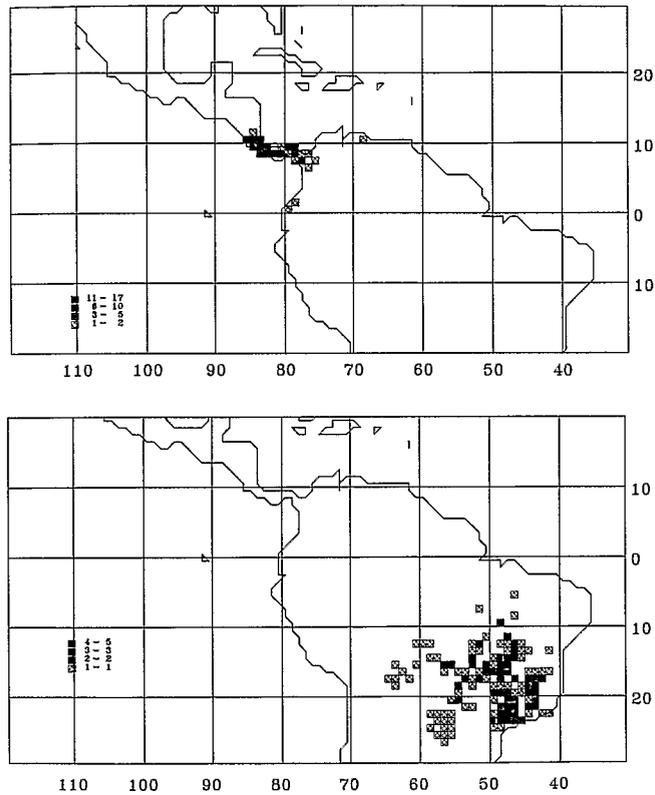
**Figure 3**  
Distribution of frequency classes in different plant families. See also Fig. 2.

1) Our first example (Fig. 4, a), representing a limited mesoamerican rain forest distribution, is based on *Guarea rhopalocarpa* (Meliaceae), a small tree occurring from the lowland to montane rain forests in the isthmus region of Central America (PENNINGTON *et al.*, 1981).

18 further species of different families share this quite limited distribution type. Some of them are pure lowland rain forest plants such as *Amphitecna isthmica* (Bignoniaceae) or the undergrowth herb *Renealmia pluriplacata* (Zingiberaceae), the latter with a further W-amazonian disjunct occurrence. The similarly disjunct *Piper subsessile* (Piperaceae) exhibits an additional grid in N. Venezuela.

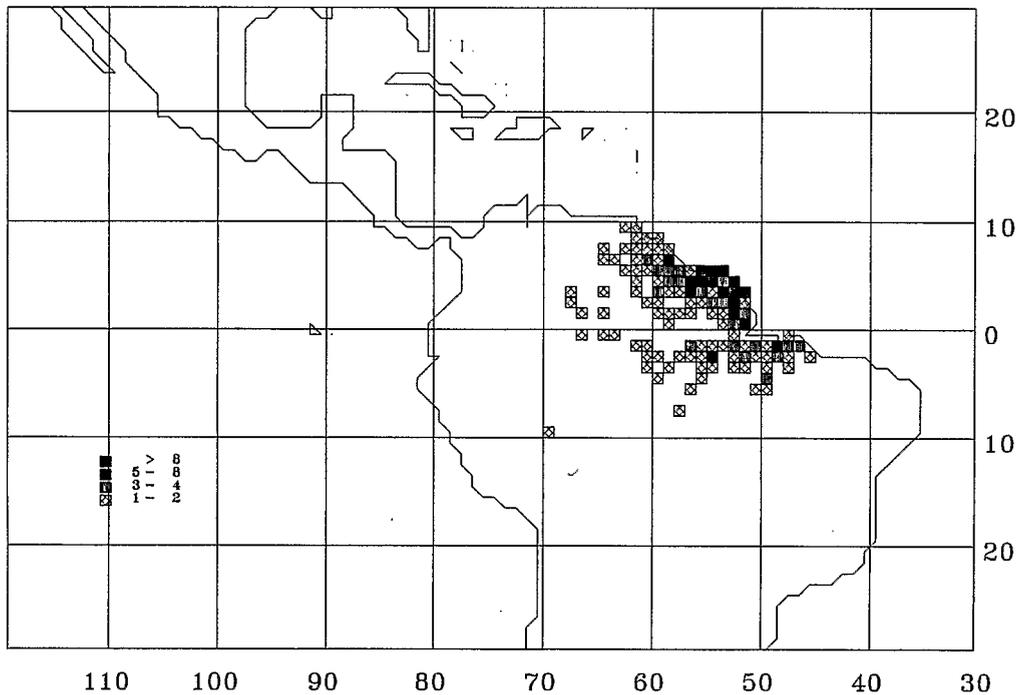
Most of the selected species occupy both lowlands and uplands such as *Palicourea purpurea* (Rubiaceae), *Parmentiera macrophylla* (Bignoniaceae) or *Calyptrogyne brachystachys* (Areacaceae), sometimes specialized to secondary growth like *Piper fimbriatum* (Piperaceae).

2) A second example is provided by a typical patchy central Brazilian distribution (Fig. 4, b) as shown by the still little understood distribution patterns of *cerrado* and *campo rupestre* plants we can



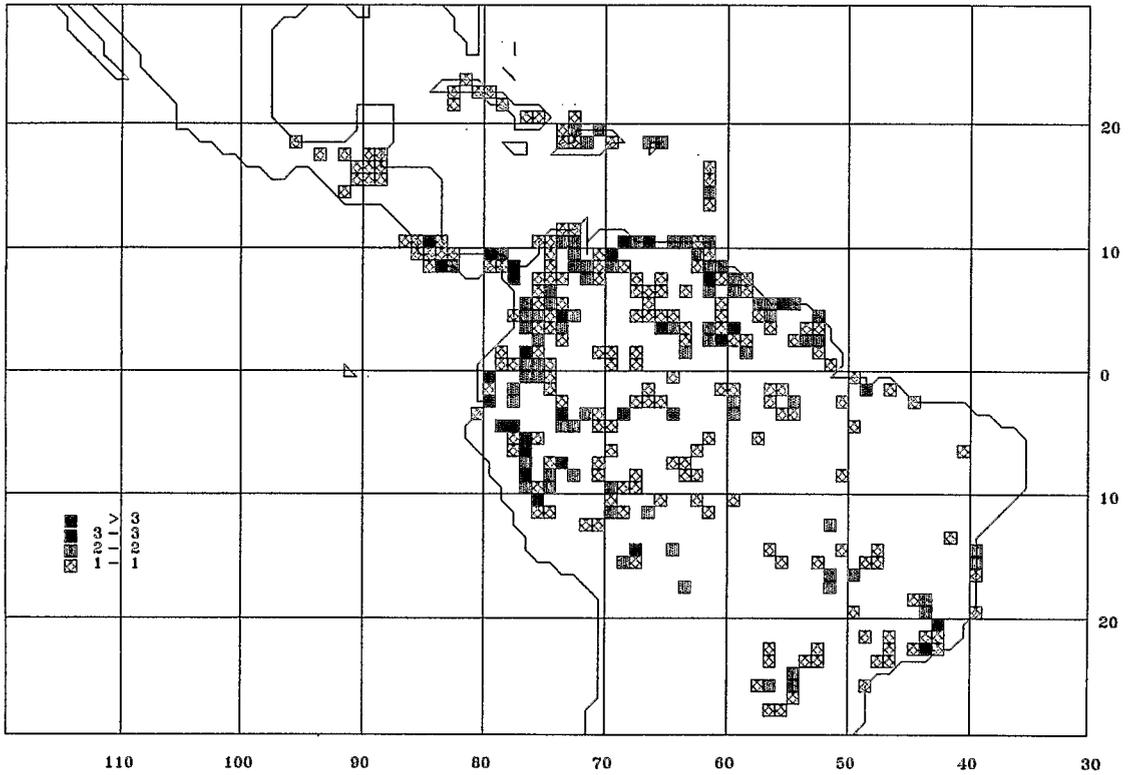
**Figure 4**

Two different chorological patterns. a. A narrow mesoamerican one based on the geographic distribution of *Guarea rhopalocarpa* and 18 further species which are overlaid in this chorogram. b. A patchy c. Brazilian distribution based on *Banisteriopsis argyrophylla* and 4



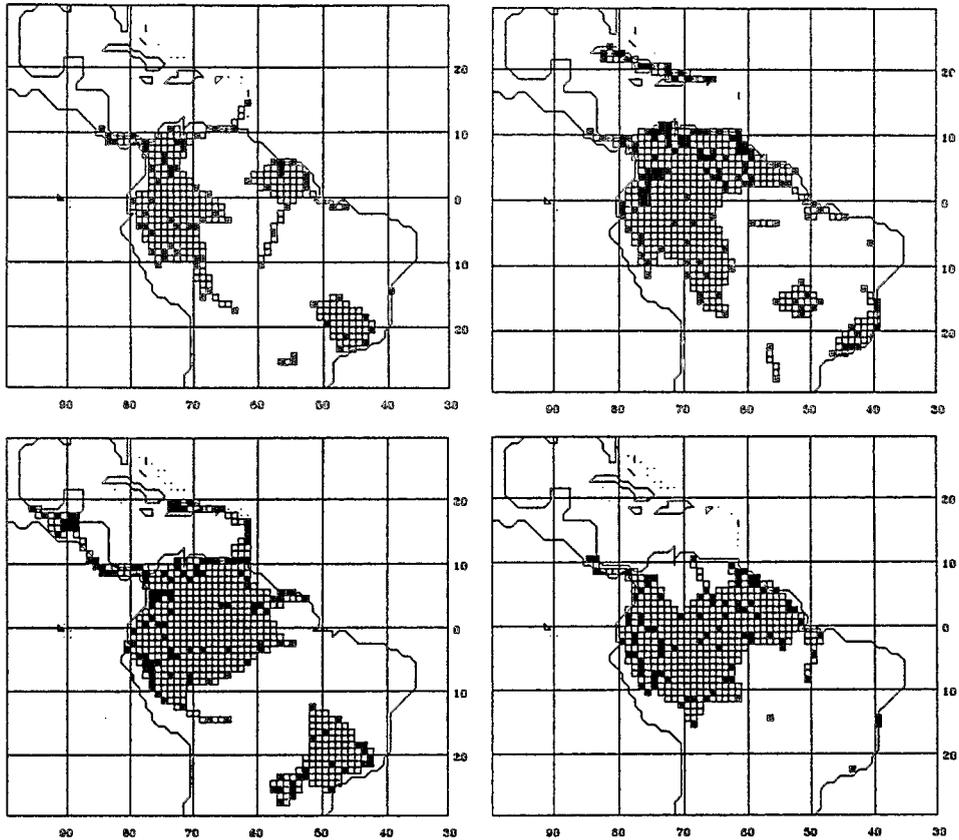
**Figure 5**

A coastal Guayana-E. Amazon distribution is revealed clearly by *Jacaranda copaia* ssp. *copaia* and 12 further species. In contrast the pattern of *Guarea kunthiana* and 3 further similarly distributed species gives here no clear impression of the chorological type which is outlined in Fig. 6.



**Figure 6**

The mathematically idealized geographical distribution of 4 species with a typical widespread disjunct pattern. The black grids are well documented collection areas, the white grids are the presumed natural distribution.



**Figure 7**

The mathematically idealized geographical distribution of 4 species of Meliaceae (see also Fig. 6) with a typical widespread disjunct pattern. The black grids are well documented collection areas, the white grids are the presumed natural distribution calculated by STATCHO with resolution factor 5° (see Data and methods).

demonstrate a typical patchy C. Brazilian distribution (Fig. 4). On the basis of *Banisteriopsis argyrophylla* (Malpighiaceae) four further species share the same pattern, all adapted to the special soils and regular burning, i.e. *B. campestris* and *Couepia grandiflora* (Chrysobalanaceae). Nevertheless we may expect especially within the *campos* areas several smaller and well delimited distribution types.

3) A third chorological type corresponds with the eastern Amazon lowland rain forests (Fig. 5) with a preference to moist or swampy areas as exemplified by *Jacaranda copaia* ssp. *copaia* (MORAWETZ 1982). 12 further species with overall similar ecology were selected by the program STATCHO such as *Rinorea riana* (Violaceae), *Licania majuscula* (Chrysobalanaceae) or *Anaxagorea prinoides* (Annonaceae). Characteristic of this type is the high concentration of different species per grid next to the mouth of the river Amazon which contains several swampy and overflow areas without having true *igapós* and *várzeas*.

4) In contrast with these clear cut distribution types an overlay of the grid maps of *Guarea kunthiana* and 3 further species gives little information (Fig. 6). In this case a comparison of idealized distribution patterns is more helpful (black areas: collection localities; white grids idealized area) and reveals a disjunction between the wider Amazonian area and the coastal rain forest. To a certain extent one can also recognize within these about a disjunction between the Guyanas, the Amazon basin and the Serra do Mar.

## Conclusion

It is shown that for an understanding of the biogeography of the Neotropics, there is a need for thorough and computer-aided analysis. According to our first results, we can expect that many of the phytogeographic conclusions drawn up must now be overthought newly.

**Acknowledgements:** Financial support was derived from "Österreichischer Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung" project PO9664-BIO and from the "Österreichisch Forschungsgemeinschaft" project 06/2538.



## BIBLIOGRAPHY

- ALLKIN R. & BISBY, F.A. - 1984 - Data bases in systematics. *Systematics Association Special Volume 26*, Academic Press, New York.
- ALLKIN R. & WHITE, R.J. - 1988 - Data management models for biological classification. Classification and related methods of data analysis - ed. H.H. Bock -. North Holland, Amsterdam.
- BISBY, F.A. - 1984 - Automated taxonomic information systems. Current concepts in plant taxonomy - ed. by V.H. Heywood and D.M. Moore -, pp. 301-322. *Systematics Association Special Volume 25*, Academic Press, New York.
- CROVELLO T.J. - 1981 - Quantitative biogeography: an overview. *Taxon*, 30, 563-575.
- GOMEZ-POMPA, A. & NEVLING L.I. Jr. - 1988 - Some reflections on floristic data bases. *Taxon* 37- 3 -, 764-775.
- GOOD R. - 1974 - The Geography of Flowering Plants. London: Longman - 4<sup>th</sup> ed. -.
- HAFFER J. - 1969 - Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165, 131-137.
- HAEUPLER H. - 1974 - Statistische Auswertung von Punktrasterkarten der Gefäßpflanzen SÄd-Niedersachsens. *Scripta Geobotanica* 8, p. 141. Verlag E. Goltze KG, Göttingen.
- MEUSEL H., JAEGER E., RAUSCHERT S. & WEINERT E. - 1978 - Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Gustav Fischer, Jena.
- MORAWETZ W. - 1982 - Morphologisch-ökologische Differenzierung, Biologie, Systematik und Evolution der neotropischen Gattung Jacaranda - Bignoniaceae -. österr. Akad. Wiss. Denkschriften 123.
- MORAWETZ W. & EBSTER D. - 1989 - CHOROL und STATCHO, zwei neue Computerprogramme zur Darstellung und vergleichenden Analyse von chorologischen Daten für die Neotropen. *Flora* 182, 419-434.
- NIMIS P. J. - 1990 - The use of chorograms in quantitative phytogeography and in phytosociological syntaxonomy. *Fitosociologia*. 25, 69-87.
- PANKHURST R. J. - 1988 - Data base design for monographs and floras. *Taxon* 37, 733-746.
- PENNINGTON T. D., STYLES B. T., TAYLOR D. A., - 1981 - A monograph of Neotropical Meliaceae. *Flora Neotropica*. 28.
- PRANCE G. T. - 1990 - Consensus for conservation. *Nature*. 345, 384.
- REICHL E.R. - 1986 - Computers in Biogeography. *Schriftenreihe für Informatik*. Universitätsverlag R. Trauner, Linz.



## APPENDIX

Overview about the families, genera, and species (brackets) used in this study. Authors are only recorded in part of the references.

*Acanthaceae* (1/3), Daniel 1988 ;  
*Annonaceae* (5/66), Maas & Westra 1985, Morawetz 1985 ;  
*Arecaceae* (9/100), Wessels Boer 1968, Kubitzki 1987, Moraes & Henderson 1990, Henderson 1990 ;  
*Asteraceae* (2/29), Powell 1965, Bolick 1991 ;  
*Alzateaceae* (1/2), Silverstone & Graham 1986 ;  
*Bignoniaceae* (5/85), Gentry 1980, 1989 ;  
*Boraginaceae* (1/3), Todzia 1989 ;  
*Bromeliaceae* (1/284), Till 1984 ;  
*Burmanniaceae* (11/52), Maas *et al.* 1986 ;  
*Caesalpiniaceae* (5/205), Da Silva 1986, Kubitzki 1987, Cowan 1968 ;  
*Campanulaceae* (2/11), Ayers 1990 ;  
*Cecropiaceae* (2/198), Berg *et al.* 1990 ;  
*Chloranthaceae* (1/40), Todzia 1988 ;  
*Chrysobalanaceae* (8/386), Prance 1989 ;  
*Clusiaceae* (1/3), Kubitzki 1987 ;  
*Cochlospermaceae* (2/9), Poppendieck 1981 ;  
*Combretaceae* (2/6), Kubitzki 1987 ;  
*Connaraceae* (6/96), Forero 1976, 1983 ;  
*Convolvulaceae* (1/2), Eckenwalder 1989 ;  
*Cyperaceae* (2/19), Thomas 1984, Wheeler 1990 ;  
*Caryocaraceae* (1/17), Prance & Da Silva 1973 ;  
*Dichapetalaceae* (2/12), Prance 1972 ;  
*Dryopteridaceae* (1/16), Moran 1991 ;  
*Elaeocarpaceae* (1/4), Bricker 1991 ;  
*Ericaceae* (3/119), Luteyn 1983, 1984 ;  
*Euphorbiaceae* (2/7), Breckon 1979, Webster 1984 ;  
*Fabaceae* (4/81), Da Silva 1976, Gear 1978, Lee *et al.* 1989 ;  
*Gentianaceae* (2/20), Maas & Ruyters 1986 ;  
*Gesneriaceae* (1/4), Clark 1990 ;  
*Humiriaceae* (1/1), Kubitzki 1987 ;  
*Lauraceae* (3/56), Kubitzki & Renner 1982, Kubitzki 1987 ;  
*Lecythidaceae* (7/84), Prance & Mori 1979, Mori & Prance 1981 ;  
*Loasaceae* (1/2), Clark 1990 ;  
*Malpighiaceae* (6/112), Anderson 1982, Gates 1982, Kubitzki 1987 ;  
*Maranthaceae* (4/39), Anderson 1977 ;  
*Melastomataceae* (6/64), Judd & Beaman 1988, Renner 1989, 1990, 1991 ;  
*Meliaceae* (9/132), Pennington *et al.* 1981 ;  
*Mimosaceae* (1/16), Hopkins 1986 ;  
*Moraceae* (10/67), Berg 1972 ;  
*Musaceae* (1/50), Anderson 1985 ;  
*Myristicaceae* (1/35), Rodrigues 1980 ;  
*Myrtaceae* (7/49), Landrum 1986 ;  
*Ochnaceae* (1/1), Kubitzki 1987 ;  
*Oiaceae* (6/12), Sleumer 1984 ;  
*Orchidaceae* (2/12), Dressler 1965, Barringer 1991 ;  
*Piperaceae* (1/54), Tebbs 1990 ;  
*Poaceae* (3/17), Clark 1990, Zuloaga & Judziewicz 1991 ;  
*Proteaceae* (2/2), Kubitzki 1987 ;  
*Rubiaceae* (7/88), Kirkbride Jr. 1976, Rogers 1984, Taylor 1989 ;  
*Rutaceae* (4/56), Kaastra 1982 ;  
*Rhabdodendraceae* (1/2), Prance 1972 ;  
*Sapotaceae* (11/395), Penn 1990 ;  
*Scrophulariaceae* (3/257), Molau 1988, 1990 ;  
*Simaroubaceae* (1/1), Kubitzki 1987 ;

*Solanaceae* (1/23), Roe 1967, Knapp 1989, 1992 ;  
*Styracaceae* (1/3) ;  
*Trigoniaceae* (1/29), Lleras 1978, Penn 1990 ;  
*Triuridaceae* (4/14), Maas & RAbsamen 1986 ;  
*Theophrastaceae* (1/43), Stahl 1991 ;  
*Ulmaceae* (1/9), Todzia 1989 ;  
*Violaceae* (1/50), Hekking 1988 ;  
*Vochysiaceae* (1/1), Kubitzki 1987 ;  
*Winteraceae* (1/2), Ehrendorfer 1979 ;  
*Zingiberaceae* (2/69), Maas 1977.

# UNE BASE DE DONNÉES SUR LA DISTRIBUTION DES ESPÈCES ARBORESCENTES, DE BASSE ET MOYENNE ALTITUDES, ENDÉMIQUES DES GHÂTS OCCIDENTAUX (INDE) : UN OUTIL POUR LES ÉTUDES RÉGIONALES DE PHYTOGÉOGRAPHIE ET POUR LA CONSERVATION

J. -P. PASCAL\* ET B.R. RAMESH\*\*

Université Cl. BERNARD LYON I.43, Bd du 11 novembre 1918 - 69622 Villeurbanne Cedex

\*Laboratoire de Biométrie, Génétique et Biologie des Populations.

\*\* Institut français de Pondichéry 605001 Inde

**Résumé :** Les forêts sempervirentes des Ghâts occidentaux sont caractérisées par un taux d'endémisme élevé : 63 % des 490 espèces arborescentes (circonférence  $\geq 10$  cm) sont endémiques. Toutefois, leurs aires de distribution sont très variées, principalement en raison des changements climatiques apparaissant le long des Ghâts (altitude, pluviosité, durée de la saison sèche). Pour déterminer ces aires de distribution naturelle et identifier les localités nécessitant une protection immédiate, l'Institut français de Pondichéry (IFP) a entrepris la création d'une base de données informatisée, portant sur les espèces arborescentes des Ghâts occidentaux. Ne sont considérées que les espèces endémiques des forêts de basse et moyenne altitudes (inférieure à 1 600 m). Les données proviennent des spécimens conservés dans les principaux herbiers indiens et étrangers (Botanical Survey of India, Kew Gardens, Muséum de Paris, etc.). L'identification de chaque spécimen est vérifiée et la localité, l'altitude, l'habitat, sont notés lorsqu'ils sont mentionnés. Ces données sont complétées par une analyse systématique de la littérature et par celles provenant des tournées de terrain, effectuées depuis 30 ans par les équipes de l'IFP. La première étape sera la publication d'un atlas de répartition des espèces endémiques, donnant également leurs fourchettes écologiques. Cet atlas servira à déterminer les régions à forte concentration d'endémiques, les espèces confinées à des aires réduites ou à des habitats particuliers, les vicariances entre espèces affines et les zones de transition. La comparaison des aires de distribution avec les cartes de végétation permettra, ensuite, d'identifier les espèces menacées par la réduction de leur aire et celles qui peuvent être considérées comme éteintes par suite de la totale disparition des forêts dans leur aire passée.

**Mots-clés :** Base de données, aires de distribution, endémisme, forêts sempervirentes, espèces menacées, Inde.

**Abstract:** The rain forest of the Western Ghats are characterized by a very high level of endemism: 63% of the 490 arborescent taxa (girth  $\geq 10$  cm) are endemic. However, their distribution varies greatly along the Ghats mainly in relation to the variations in the climatic conditions (altitude, rainfall, duration of the dry season). In order to determine their natural distribution and to detect the areas which need immediate attention for protection, the French Institute of Pondicherry has initiated a programme to prepare a data base for the endemic arborescent species of low and medium elevation forests of the Western Ghats. The data are taken from the herbarium sheets deposited in different herbaria (Botanical Survey of India, Kew Gardens, Paris Museum, etc.). The identification is verified and for each sheet the locality, altitude, habitat characteristics are taken whenever available. These data are supplemented by a systematic analysis of the literature and by intensive field surveys. Besides publishing an atlas of the distribution of the endemic species and their ecological range, the data base will also be used for determining the areas with high diversity and high level of endemism, the species confined to a small geographical area or habitat type, the geographical vicariances between species with botanical affinity and the transitional areas. Comparison with the vegetation maps will indicate the threatened species whose areas have been reduced and are under heavy anthropic pressure, as well as the species which have become extinct as the forests in which they were found have been felled.

**Keywords:** Species data base, distribution areas, endemism, evergreen forests, endangered species, India.



## Introduction

Les Ghâts occidentaux forment un relief presque continu dominant la côte occidentale de l'Inde sur une longueur de 1 600 km environ. Ces reliefs sont encore largement couverts de forêts qui ont été pour la plupart soumises à une exploitation, parfois très intense.

Cette couverture végétale est maintenant relativement bien connue. Outre les nombreuses publications et flores locales publiées sur la région, notamment par le Botanical Survey of India, elle a fait l'objet de plusieurs études synthétiques : LEGRIS (1963, dans le cadre d'une synthèse à l'échelle de l'Inde), BLASCO (1971, pour les formations d'altitudes), PASCAL (1984b, pour les Ghâts occidentaux proprement dits). Parallèlement ont été réalisées des cartes de végétation à différentes échelles : GAUSSEN *et al.*, 1961, 1965, 1966, au 1/1 000 000), PASCAL (1982a, 1982b, 1984a, 1986, 1992, au 1/250 000), BELLAN (1981, au 1/250 000, pour les régions montagneuses) et une carte de reconnaissance pédologique (BOURGEON, 1989). Enfin, une clé d'identification de près de 500 espèces arborescentes, basée sur les seuls caractères végétatifs, a également été publiée (PASCAL & RAMESH, 1987).

Trois gradients climatiques s'exercent sur les reliefs des Ghâts (LEGRIS & VIART, 1961, MEHER-HOMJI, 1963 ; PASCAL 1982c, 1984). Un gradient d'abaissement de la température, lié à l'augmentation de l'altitude ; un gradient de pluviométrie, d'abord croissant de la côte au sommet des Ghâts, puis très rapidement décroissant une fois le sommet franchi ; enfin un gradient d'allongement de la saison sèche, de 1 à 7 mois, orienté sud-nord, déterminé par les dates et le trajet des fronts d'arrivée et de retrait de la mousson. A la diminution rapide de la pluviosité correspond le passage de formations sempervirentes aux formations caducifoliées, d'abord humides puis sèches.

Nous nous intéresserons ici uniquement aux forêts denses humides sempervirentes de basse et moyenne altitudes (jusqu'à 1 600 m). Au-dessus de cette altitude se rencontrent des formations sempervirentes au peuplement composé d'arbres rabougris, tortueux et bas branchus, souvent surchargés d'épiphytes, localement appelés *sholas* (BLASCO, 1971). Les forêts de basse et moyenne altitudes se trouvent sous des pluviosités supérieures à 2 000 mm, avec cependant quelques exceptions, dues généralement aux conditions édaphiques (BOURGEON & PASCAL, 1986; PASCAL *et al.*, 1988). Selon les variations de structures et de compositions floristiques, liées aux gradients climatiques, dix types de forêts sempervirentes ont été reconnus (PASCAL, 1984b) : sept types de plaine et de basse altitude, trois pour les altitudes moyennes. Une première analyse de la répartition des espèces arborescentes dans ces différents types fait apparaître des distributions très variées : certaines espèces sont confinées dans les régions méridionales à très courte saison sèche, d'autres se retrouvent dans tout le continuum sempervirent, d'autres, enfin, présentent des distributions géographiques intermédiaires. Une autre caractéristique importante de ces forêts denses des Ghâts est leur grande richesse en espèces endémiques : sur les 490 espèces répertoriées (de circonférence  $\geq 10$  cm), 63 % ne se rencontrent que dans cette région (RAMESH & PASCAL, 1991).

Compte tenu de la richesse des informations disponibles sur les Ghâts occidentaux et de la nécessité de fournir le plus rapidement possible aux décideurs des bases scientifiques précises pour élaborer une politique des priorités en matière de conservation des forêts et des espèces de la région, l'Institut français de Pondichéry (IFP) a lancé un programme visant à constituer une base informatisée des données concernant les espèces endémiques. Seront présentés ici la nature des données recueillies et leurs modes d'acquisition, ainsi que la structure de la base et ses potentialités d'utilisation dans les domaines de la phytogéographie et de la conservation.

## Nature et sources des données

La base est limitée strictement aux espèces d'arbres réputées endémiques des forêts denses sempervirentes des Ghâts occidentaux de l'Inde pouvant atteindre, ou dépasser, 10 cm de circonférence à l'âge adulte. En sont donc exclus les petits arbustes du sous-bois et les buissons, ainsi que

les lianes, même celles qui atteignent de telles circonférences. La base a toutefois été étendue aux espèces d'arbres endémiques à la fois des Ghâts et de Sri Lanka.

Le premier travail a consisté à faire une étude bibliographique des espèces présentes dans les Ghâts, pour établir la liste de celles qui peuvent être considérées comme endémiques. Cette liste a été réalisée à partir de flores générales pour la région (COOKE, 1901-1908 ; GAMBLE, 1916-1935), ou de travaux consacrés aux espèces endémiques (AHMEDULLAH & NAYAR, 1986). Elle comprend actuellement 309 espèces.

Trois sources d'information sont prises en compte pour constituer la base : les échantillons déposés dans les divers herbiers, les données publiées dans la littérature et les relevés de terrain effectués par les chercheurs de l'IFP, sans qu'il y ait collecte d'échantillon. Ces trois sources correspondent à trois niveaux décroissants de fiabilité. Les informations provenant de ces trois sources font donc l'objet de fichiers séparés dans la base.

Une quinzaine d'herbiers ont été visités : herbiers du Botanical Survey of India (Calcutta, Pune, Coimbatore), herbiers des universités et des principaux organismes de recherche indiens (Madras, Coimbatore, Bangalore, Peechi, Trivandrum, etc.), Kew Gardens, Muséum national d'histoire naturelle (Paris), etc. Près de 10 000 échantillons correspondant aux espèces sélectionnées ont ainsi été étudiés. Après contrôle de la détermination botanique, une fiche a été établie pour chaque échantillon portant les références d'herbier et du collecteur, la date et le lieu de collecte, les indications d'altitude et d'habitat, lorsqu'elles existent.

L'analyse de la littérature fournit une deuxième catégorie de données. Il n'est évidemment pas possible de faire une revue exhaustive dans ce domaine. Nous avons consulté la plupart des flores régionales qui, concernant de petites surfaces (un ou deux districts), fournissent une bonne information sur la distribution des espèces (ARORA *et al.*, 1981; BOURDILLON, 1908; KESHAVAMURTHY & YOGANARASIMHAN, 1990; NAIR & NAYAR, 1987; RAMACHANDRAN & NAIR, 1988; RAMA RAO, 1914; SALDANHA & NICOLSON, 1976; YOGANARASIMHAN *et al.*, 1981). Parmi les revues, ont été plus particulièrement consultées les publications du Botanical Survey of India (notamment le Bulletin) qui fournissent souvent des listes d'espèces par localité. D'autres revues, pour l'essentiel indiennes, sont également utilisées (Indian forester, Journal of Economic & Taxonomic Botany, Journal of Bombay Natural History Society). Le défaut principal de cette source de données est, naturellement, l'impossibilité de contrôler les identifications, ce qui peut entraîner des erreurs pour certaines espèces rares, lorsqu'elles sont peu connues ou peu différentes d'autres espèces plus largement répandues.

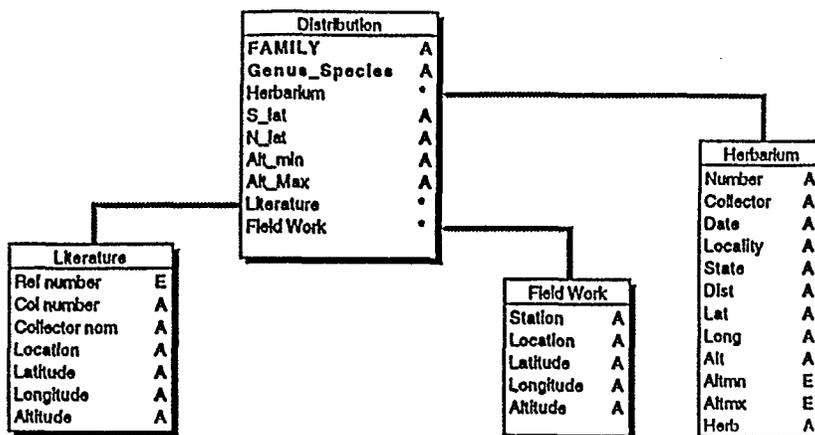
La troisième source d'information est constituée par les nombreux relevés de terrain effectués depuis une quinzaine d'années par les chercheurs de l'IFP. Ces relevés, souvent très précis, ont pour la plupart été réalisés pour d'autres objectifs. La précision de la détermination des espèces varie selon les auteurs et les objectifs. En l'absence d'échantillon récolté, on ne peut donc pas être toujours certain de l'identification. Ces données sont toutefois prises en compte pour palier la pauvreté en échantillons de certaines espèces.

L'une des difficultés principales auxquelles nous avons eu à faire face est le repérage sur les cartes topographiques des localités indiquées par le collecteur. Très fréquemment, et notamment pour les vieilles collections, les localités correspondent à des lieux-dits, ou à de très petits hameaux, que l'on ne retrouve pas, ou plus, sur les cartes, même en utilisant les plus anciennes couvertures. Un nombre important de localisations sont restées imprécises, ce qui est particulièrement dommageable pour certaines espèces rares, dont il devient alors difficile de déterminer correctement l'aire de distribution. Un autre type d'incertitude provient de localisations trop vastes, couvrant de larges surfaces ou comportant des altitudes très différentes.

Un autre problème provient du fait que les prospections botaniques sont très inégalement réparties. Certaines régions, et naturellement les plus accessibles, sont sur-représentées. D'autres ne le sont pas du tout. Il s'agit le plus souvent de localités d'accès difficile, mais dont l'intérêt botanique est généralement très grand. Il est, par ailleurs, étonnant de constater que nombre d'espèces endémiques fréquentes et largement distribuées n'ont fait l'objet que de très peu de collectes. Les données prises dans la littérature et dans les relevés de l'IFP permettent, parfois, de compléter ces distributions.

## Structure de la base

La base est réalisée avec le logiciel 4<sup>e</sup> Dimension (version 4.1, © ACI, ACIUS 1985-1990). La structure générale est présentée par la Fig. 1. On y retrouve les trois grandes catégories de sources d'information et leur connexions.



**Figure 1**  
Structure générale de la base.

Le point d'entrée est l'échantillon. Pour chaque échantillon une fiche est établie portant le nom de l'espèce, la famille, les références de l'herbier. (ou de l'article), le nom du collecteur (ou de l'auteur), le numéro d'identification de l'échantillon dans l'herbier, la date de récolte, la localité, l'Etat et le district correspondants, les coordonnées en latitude et longitude (exprimées en degrés, minutes et secondes), l'altitude (Fig. 2).

La capture d'écran montre une interface utilisateur pour la saisie de données. Le menu principal comprend : Fichier, Edition, Mode, Saisie, Consultations, Etats, Spécial. La fenêtre active est intitulée "Saisie pour Distribution" et contient un onglet "Details".

OK	
↔ #1 ↔	
📖	
Supprimer	
Annuler	

Acronym	MH
Collector	Henry, A.N. & Bose, M.C.
Number	19282
Date	5/7/1964
Locality	Periyar river side, near Inchikuzhi
State	Tamil Nadu
Dist	Tirunelveli
Lat	08°41'-42'
Long	77°14'-16'
Alt	750

**Figure 2**  
Fiche de saisie des données.

Par construction de la base, les fiches se classent automatiquement en plusieurs niveaux d'organisation, permettant ainsi plusieurs entrées d'utilisation : famille, genre, espèce, localité, her-

bier, etc. Les Fig. 3, 4 et 2 fournissent une illustration de cette hiérarchie d'organisation. Dans la Fig. 3, l'entrée est la liste alphabétique des familles. Pour chaque famille, les espèces sont classées par ordre alphabétique. En cliquant dans une espèce particulière on fait apparaître la liste de tous les échantillons de cette espèce (Fig. 4). En cliquant dans un échantillon, on retrouve les données de base le concernant (Fig. 2).

LIST OF FAMILIES AND SPECIES	
300 RECORDS	
MORACEAE	Ficus beddomei King.
MYRISTICACEAE	Gymnacranthera farquhariana (J. Hk. & Thomson)
MYRISTICACEAE	Knema attenuata (J. Hk. & Thw.) Warb.
MYRISTICACEAE	Myristica fatua Houtt. var. magnifica (Bedd.) Sin
MYRISTICACEAE	Myristica malabarica Lam.
MYRSINACEAE	Ardisia amplexicaulis Bedd.
MYRSINACEAE	Ardisia blatteri Gamble
MYRSINACEAE	Ardisia rhomboidea Wt.
MYRSINACEAE	Ardisia sonchifolia Mez.
MYRSINACEAE	Maesa velutina Mez.
MYRSINACEAE	Rapanea striata Mez.

Figure 3  
Liste des familles et des espèces.

Plusieurs types d'information sont ainsi très facilement obtenus, soit directement, soit à partir des recherches sur fichiers prévues dans le logiciel : liste des localités, par état ou par district, avec leurs coordonnées; liste des herbiers; liste des collecteurs; les listes des espèces qui leur correspondent.

Distribution				
Family	MYRISTICACEAE			
Genus_Species	Knema attenuata (J. Hk. & Thw.) Warb.			
Number	Latitude	Longitude	Altitude	
44369	08°39'-39'	77°15'-16'	666-1200	
54736	08°40'-42'	77°09'-11'	600	
19282	08°41'-42'	77°14'-16'	750	
65181	08°42'-43'	77°07'-09'	250	
66110	08°44'-45'	77°07'-09'	700	
63	08°44'-45'	77°05'-07'	1000	
24090	08°44'-46'	77°07'-08'	800	

Figure 4  
Liste des échantillons pour une espèce.

### Détermination des aires de distribution

Plusieurs procédures ont été réalisées permettant, par exemple, d'obtenir pour chaque espèce un tableau récapitulatif des échantillons avec toutes les informations de base (Fig. 5), ou encore calculant les coordonnées limitant sa distribution, en latitude et en longitude.

Ces coordonnées vont permettre la sortie graphique des aires de distribution. Pour cela, les données sélectionnées sont exportées sur Super Paint (pour l'instant *via* Excel). Chaque localité corres-

pendant à un échantillon vient se positionner sur une carte de la région grâce à un système de grille de repérage. Plusieurs échelles de carte sont prévues pour mieux rendre compte des distributions restreintes. Une impression en noir ou en couleur est ensuite réalisée.

MYRISTICACEAE		Knema attenuata (J. Hk. & Thw.) Warb.								
Herb	Number	Collector	Date	Locality	State	District	Latitude	Longitude	Altitude	
MH	19282	Henry, A.N. & Boes, M.C.	5/7/1984	Parayar river side near Inchikuzh	Tamil Nadu	Tirunelveli	08°41'-42'	77°14'-16'	750	
MH	65181	Mohan, M.	22/11/1978	Kallar	Kerala	Trivandrum	08°42'-43'	77°07'-09'	250	
MH	66110	Vivekanandan, K.	5/3/1980	Merchison Estate, Kallar	Kerala	Trivandrum	08°44'-45'	77°07'-09'	700	
HIFP	63	Fidada, C.E.	8/6/1978	Ponmudi	Kerala	Trivandrum	08°44'-45'	77°05'-07'	1000	
HIFP	26090	Koestemans, A.L.G.H.	11/6/1977	Ponmudi (road to)	Kerala	Trivandrum	08°44'-46'	77°07'-08'	800	
HIFP	28046	Koestemans, A.L.G.H.	8/6/1978	Ponmudi (road to)	Kerala	Trivandrum	08°44'-46'	77°07'-08'	800	
MH	46433	Vajravelu, E.	4/8/1975	Kottamalai R.F.	Tamil Nadu	Tirunelveli	08°52'-54'	77°32'-34'	925	
MH	44338		26/11/1993	Kulathupuzha	Kerala	Oulion	08°54'-55'	77°03'-04'	99	
MH	63181	Mohanan, C.N.	19/7/1978	Kulathupuzha	Kerala	Oulion	08°54'-55'	77°03'-04'	300	
MH	54836	Mohan, M.	16/5/1978	Kulathupuzha	Kerala	Oulion	08°54'-55'	77°03'-04'	250	
MH	61150	Mohanan, C.N.	19/2/1978	Chendankavu	Kerala	Oulion	08°55'-56'	77°02'-03'	150	
MH	44552	Bedona, R.H.	0/0/1973	Courtallam Hill	Tamil Nadu	Tirunelveli	08°55'-56'	77°15'-17'	700-800	
MH	59501	Mohanan, C.N.	17/12/1978	Aryankavu	Kerala	Oulion	08°58'-59'	77°08'-11'	500	
CAL	381632	Glader & Ramaswami, M.S.	30/8/1913	Achenkoll, Iravancore	Kerala	Oulion	09°02'-03'	77°07'-09'	350-400	

Figure 5  
Tableau récapitulatif par espèces.

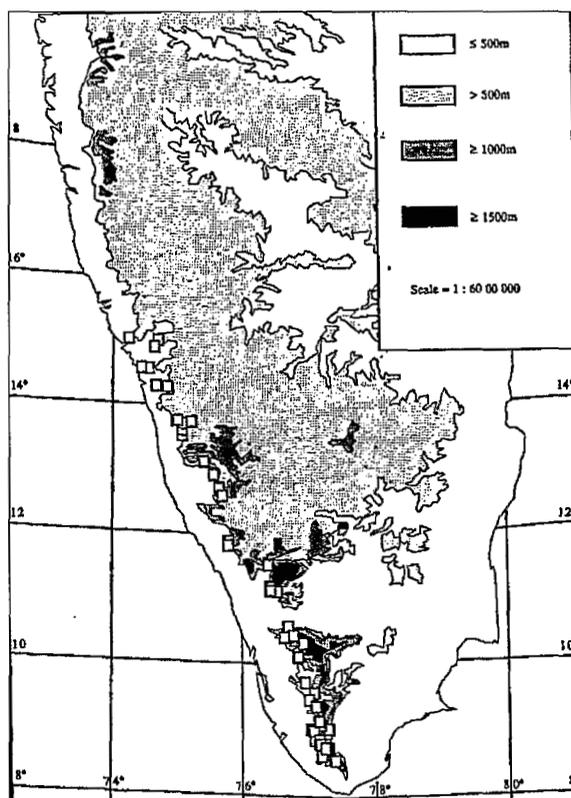
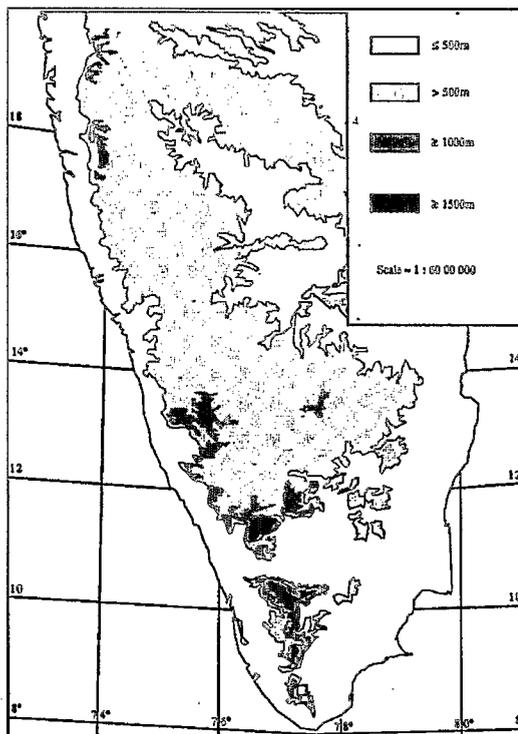


Figure 6  
Aire de distribution de *Knema attenuata* (J. Hk. & Thw.) Warb.

Les figures 6 à 9 visualisent quelques exemples de distributions (seules les données provenant des échantillons d'herbier sont prises en compte ici, celles issues de la littérature et des relevés apparaîtront avec des figurés distincts. Les aires peuvent être très différentes :

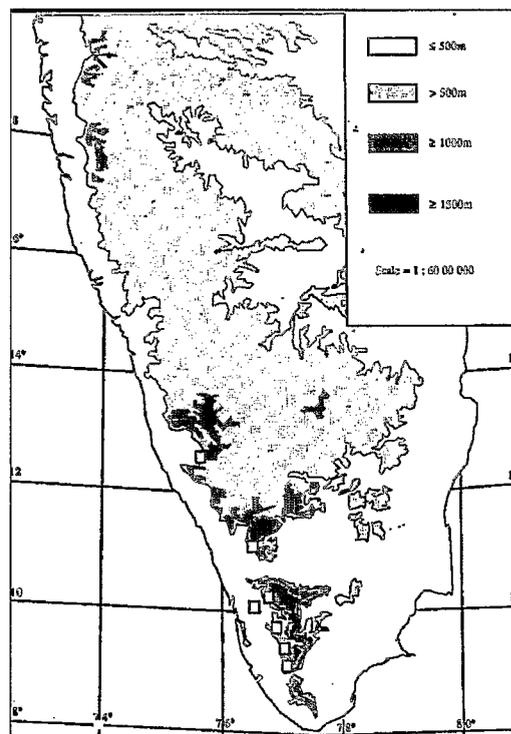
*Knema attenuata* (Fig. 6), par exemple, se retrouve pratiquement tout le long du continuum sempervirent et ne disparaît que lorsque la saison sèche excède six mois. A l'inverse, *Hopea utilis* (Fig. 7) a une distribution très restreinte : il n'apparaît que dans quelques bassins sur le versant oriental des Ghâts, à la latitude de Tirunelveli. Dans cette région, la saison sèche moyenne ne dépasse pas deux à trois mois ; les conditions climatiques sont particulières du fait de l'orientation à l'abri des vents de la mousson d'été et de l'exposition directe aux pluies et vents liés aux dépressions cycloniques de fin d'année.

*Dipterocarpus bourdilloni* (Fig. 8) présente une distribution encore différente : cette espèce est pratiquement confinée au Travancore où elle était assez fréquente et apparaît, mais rarement, aux latitudes supérieures à la passe de Palghat. Sa limite absolue se trouve



**Figure 7**

Aire de distribution de *Hopea utilis* (Beedd.) Bole.



**Figure 8**

Aire de distribution de *Dipterocarpus bourdillonii* Brandis.

dans les forêts du Coorg. *Diospyros saldanhae* (Fig. 9) illustre la distribution inverse : il se retrouve depuis la passe de Palghat jusqu'aux hauteurs qui dominent Goa, c'est-à-dire sous des latitudes où la saison sèche est longue, entre quatre et sept mois, la pluviosité restant élevée (supérieure à 3 000 mm).

Un atlas des aires de distribution est en préparation.

### Mise en évidence des amplitudes écologiques des espèces

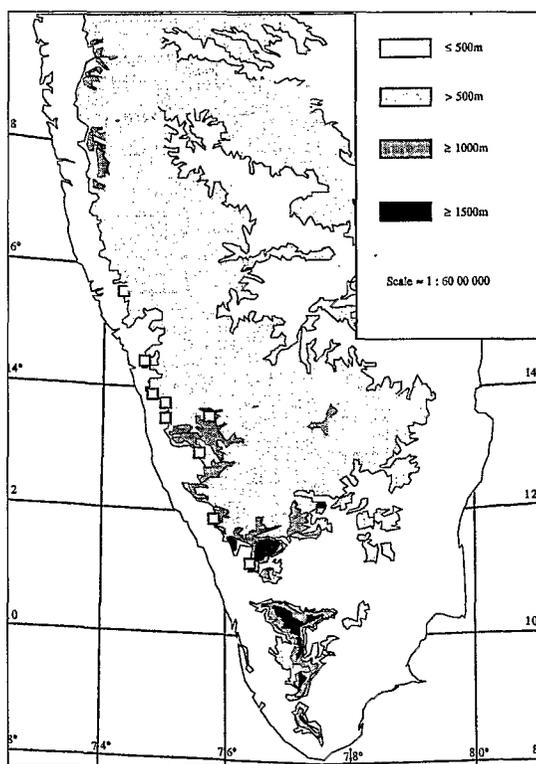
Il est facile de confronter les aires de distribution obtenues à partir de la base aux conditions climatiques et édaphiques qui sont connues par ailleurs. On peut ainsi déterminer pour chaque espèce son amplitude écologique que l'on peut préciser en prenant en compte les indications d'habitat lorsqu'elles existent. La précision obtenue est très grande dans le cas des espèces à aires géographiques réduites, telles, par exemple, *Hopea utilis*, *Diospyros barberi* (confiné autour du pic Agastyamalai), ou *Decussocarpus wallichianus* (présent sur les versants orientaux des Ghâts au-dessus de 1 000 m).

Le couplage de la base avec un système d'information géographique où seront entrées les données climatiques, pédologiques, les cartes de végétation et les divisions administratives, est prévu ultérieurement. Il permettra de réaliser beaucoup plus facilement l'étude des amplitudes écologiques.

La base peut fournir dans certains cas des informations encore plus subtiles, par exemple, à partir des dates de collecte et des latitudes, on peut mettre éventuellement en évidence un décalage dans la floraison en relation avec l'allongement de la saison sèche.

### Mise en évidence d'espèces vicariantes

Plusieurs espèces, très proches d'un point de vue systématique, présentent des aires de distribution décalées en latitude ou en altitude. Tel est le cas, par exemple, de *Diospyros pruriens*, relayé, lorsque la saison sèche devient trop importante par *D. saldanhae*. On trouve d'autres exemples chez



**Figure 9**

Aire de distribution de *Diospyros saldanhae* Kostermans.

Cette information sera évidemment capitale aussi bien pour les travaux de phytogéographie concernant les foyers de spéciation ou les aires refuges, que pour les décisions en matière de conservation.

La richesse en endémiques peut s'envisager soit pour les espèces endémiques des Ghâts dans leur ensemble, mais à large distribution à l'intérieur de ceux-ci, soit pour les espèces qui sont confinées à des régions particulières. La région d'Agastyamalai et des collines de Mundanthurai et de Kaladad illustre bien cette concentration en espèces endémiques : *Diospyros barberi*, *Eugenia discifera*, *E. indica*, *E. singampattiana*, *Pœciloneuron pauciflorum*, *Psychotria globicephala*, *Hopea erosa* et *H. utilis*, par exemple, ne se trouvent que là.

Certaines régions, riches en espèces qui leur sont endémiques, correspondent aussi à la limite des aires de nombreuses espèces à plus large répartition. Elles constituent à la fois un foyer d'endémisme et une zone de transition. Tel est le cas du Coorg où *Diospyros bourdillonii*, *D. nilagirica*, *Hopea racophloea*, *Semecarpus auriculatua* et *Dipterocarpus bourdillonii*, trouvent, entre autres, leur limite septentrionale alors que *Hopea jacobii*, *H. canarensis* et *Diospyros pruriens* y sont strictement confinés.

### Utilisation de la base dans le domaine de la conservation

La base de données peut constituer un outil puissant dans la sélection des sites à conserver. Les deux aspects cités plus haut sont ici à prendre en compte : la protection des zones particulièrement riches en espèces endémiques et celle des zones renfermant des espèces qui leur sont strictement confinées. Le choix des zones, ou forêts, à protéger devra également prendre en compte l'état présent de la région considérée, qui a pu varier considérablement depuis la collecte des échantillons. Il faudra donc intégrer les données des cartes de végétation les plus récentes pour affiner le choix, puis effectuer un contrôle de terrain pour s'assurer de la présence des espèces à sauvegarder.

La comparaison entre aires de répartition, établies à partir de l'ensemble des collectes, même les plus anciennes, et les cartes de végétation, donnant l'état actuel du couvert, montre pour certaines

les *Garcinia*, les *Humboldtia*, les *Vateria*, etc. Ces cas sont fréquents dans les Ghâts où de nombreuses espèces sont confinées à quelques bassins et remplacées dans les vallées voisines par des espèces affines. Il y a là un champ d'étude intéressant dans le domaine de la spéciation et de la mise en place de la diversité biologique au niveau régional.

La comparaison des aires de distribution d'espèces voisines montre immédiatement les possibilités de vicariance. Il faut, naturellement, effectuer une analyse plus précise de la place exacte de ces espèces dans l'écosystème pour savoir si le cas de vicariance est réel.

### Identification des zones à haute diversité biologique et des zones de transition floristique

Il est facile à partir de la base de dresser la liste des espèces par localités ou divisions administratives, ou selon des fourchettes de latitudes ou d'altitudes. L'établissement d'une liste par unité géographique, par types de forêt sempervirente ou catégories de sol nécessite, en l'absence d'un couplage avec un système d'information géographique, une opération manuelle, mais reste tout à fait réalisable.

On peut ainsi mettre en évidence les zones particulièrement riches en espèces endémiques.

espèces qu'il n'y a plus de forêt à l'intérieur de l'ancienne aire. On peut donc considérer ces espèces comme éteintes. C'est le cas de nombreuses espèces endémiques de forêts de plaine du Kérala parmi lesquelles on peut citer *Buchanania lanceolata*, *Cynometra beddomei*, *Dialium travancoricum*, *Garcinia imbertii*, *Inga cynometroides* et *Syzygium chavarum*, ou encore des forêts du South Kanara, comme par exemple *Hopea canarensis*. Pour d'autres espèces, la disparition des forêts à l'intérieur de leur aire ne sera pas totale, mais partielle. Dans certains cas, il en restera suffisamment peu pour que l'on puisse considérer l'espèce comme en danger. Le danger d'extinction sera d'autant plus grand que la pression anthropique avoisinante sera élevée. Tel est, notamment, le cas des espèces inféodées aux conditions édaphiques particulières des « *Myristica swamps* », formations marécageuses systématiquement coupées pour faire place à des rizières.

La base pourra donc être utilisée pour établir la liste des espèces endémiques des Ghâts que l'on peut considérer comme disparues, celle des espèces menacées, avec les sites à protéger correspondants, et les zones qui présentent un intérêt par leur haute teneur en espèces endémiques, même si aucune n'est particulièrement menacée. Elle constitue donc un outil puissant pour la réalisation de cartes thématiques des zones à protéger en priorité.

## Conclusion

La chaîne des Ghâts, par son étendue et sa diversité constitue un bon modèle pour approcher sur le plan fondamental certaines questions phytogéographiques : foyers de spéciation, zones refuges, endemisme, vicariance et diversité biologique. Elle se situe, cependant, dans une région où la pression de l'homme est forte, ce qui oblige à des choix en matière de conservation. La communauté scientifique a rassemblé suffisamment d'éléments pour que ces choix soient fait en respectant au mieux le maintien des espèces et des formations. Il convient donc d'utiliser ce savoir pour fournir rapidement, et sous une forme appropriée, cette information aux décideurs. C'est dans cet esprit qu'a été lancé à l'Institut français de Pondichéry un programme visant à produire dans un premier temps les aires de distribution des espèces arborescentes endémiques des Ghâts et, dans un deuxième temps, des listes d'espèces menacées avec des cartes de localisation des forêts à protéger.

Une base informatisée a été constituée à cet effet avec le logiciel 4<sup>e</sup> Dimension. Elle rassemble l'ensemble des données disponibles sur les collectes d'échantillons et sur les localisations des espèces concernées. On obtient ainsi les aires de distribution et les amplitudes écologiques des différentes espèces. La confrontation de ces informations avec les cartes de végétation de la région permet d'identifier les espèces en danger, les zones à haute richesse spécifique et de proposer le classement des forêts qui leur correspondent.

## BIBLIOGRAPHIE

- AHMEDULLAH M. & NAYAR M. P. - 1986 - Endemic Plants of the Indian Region. Botanical Survey of India, Calcutta.
- ARORA R. K. *et al.* - 1981 - The Botany of South Kanara District. Dehra Dun.
- BELLAN M.-F. - 1981 - Notice de la carte Palni Hills (India) à 1/250 000. 97 p. Institut de la carte internationale du Tapis Végétal, Toulouse, France.
- BLASCO F. - 1971 - Montagnes du Sud de l'Inde : forêts, savanes, écologie. 436 p. Inst. fr. Pondichéry, trav. sec. sci. tech. Tome X.
- BOURDILLON T.F. - 1908 - The forest trees of Travancore. Bishen Singh M. P. S., Dehra Dun.
- BOURGEON G. - 1989 - Reconnaissance soil map of forest area. Western Karnataka and Goa. Inst. fr. Pondichéry, trav. sec. sci. tech. Hors série n° 20.
- BOURGEON G. & PASCAL J.-P. - 1986 - Influence des héritages morphopédologiques dans la répartition des formations forestières : région de Sorab-Siddapur (Inde du Sud). *Bois et Forêt des tropiques*, 214 : 3-21.
- COOKE T. - 1901-1908 - Flora of the Presidency of Bombay. 3 volumes. Botanical Survey of India, Calcutta.
- GAMBLE J.S. - 1916-1935 - Flora of the Presidency of Madras. 3 volumes. Botanical Survey of India, Calcutta.
- GAUSSEN H., LEGRIS P., VIART M. *et al.* - 1961 - Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques au 1/1 000 000. Feuille Cape Comorin. Inst. fr. Pondichéry, trav. sec. sci. tech. Hors série n° 1.
- GAUSSEN H., LEGRIS P., VIART M. *et al.* - 1965 - Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques au 1/1 000 000. Feuille Bombay. Inst. fr. Pondichéry, trav. sec. sci. tech. Hors série n° 8.
- GAUSSEN H., LEGRIS P., VIART M. *et al.* - 1966 - Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques au 1/1 000 000. Feuille Mysore. Inst. fr. Pondichéry, trav. sec. sci. tech. Hors série n° 7.
- KESHAVAMURTHY K.R. & YOGANARASIMHAN S.N. - 1990 - Flora of Coorg (Kodagu), Karnataka, India. Vimsat Publishers, Bangalore.
- LEGRIS P. - 1963 - La végétation de l'Inde : écologie et flore. 596 p. Inst. fr. Pondichéry, trav. sec. sci. tech. Tome VI.
- LEGRIS P., VIART M. - 1961 - Bioclimates of South India and Ceylon. Inst. fr. Pondich. trav. sec. sci. tech. T. III, fasc. 2.
- MEHER-HOMJI V.M. - 1963 - Les bioclimats du sub-continent indien et leurs types analogues dans le monde. Inst. fr. Pondichéry, trav. sec. sci. tech. Tome VII.
- NAIR K. K.N. & NAYAR M. P. - 1987 - Flora of Courtallam. 2 vol. Botanical Survey of India, Calcutta.
- PASCAL J.-P. (with the collaboration of SHYAM SUNDER S. & MEHER-HOMJI V.M.) - 1982a - Forest Map of South India - Mercara-Mysore. Published by the Karnataka and the Kerala Forest departments and the French Institute of Pondicherry (Inde).
- PASCAL J.-P. (with the collaboration of SHYAM SUNDER S. & MEHER-HOMJI V.M.) - 1982b - Forest Map of South India - Shimoga. Published by the Karnataka Forest Department and the French Institute of Pondicherry (Inde).
- PASCAL J.-P. - 1982c - Bioclimates of the Western Ghats/ Bioclimats des Ghâts occidentaux. 2 feuilles au 1/500 000. Inst. fr. Pondichéry, trav. sec. sci. tech. Hors série n° 17.
- PASCAL J.-P. (with the collaboration of SHYAM SUNDER S. & MEHER-HOMJI V.M.) - 1984a - Forest Map of South India - Belgaum-Dharwar-Panaji. Published by the Karnataka Forest Depart. and French Institute of Pondichéry.
- PASCAL J.-P. - 1984b - Les forêts denses humides sempervirentes des Ghâts occidentaux. Ecologie, structure, floristique et succession, 365 p. Inst. fr. Pondichéry, trav. sec. sci. tech. Tome XX.
- PASCAL J.-P. - 1986 - Explanatory booklet on the Forest Map of South India, 88 p. Inst. fr. Pondichéry, trav. sec. sci. tech. Hors série n° 18.
- PASCAL J.-P. - 1992 - Forest Map of South India - Bangalore-Salem. Published by the Karnataka and Tamil Nadu Forest Departments and the French Institute of Pondicherry (Inde).
- PASCAL J.-P. & RAMESH B.R. - 1987 - A field key to the trees and lianas of the evergreen forests of the Western Ghats (India), 236 p. Inst. fr. Pondichéry, trav. sec. sci. tech. Tome XXIII.
- PASCAL J.-P., RAMESH B.R. & BOURGEON G. - 1988 - The "kan forests" of the Karnataka plateau (India): structure and floristic composition, trends in the changes due to their exploitation. *Tropical Ecology*, 29 (2) : 9-23.
- RAMACHANDRAN V. S. & NAIR V. J. - 1988 - Flora of Cannanore. Botanical Survey of India, Calcutta.
- RAMA RAO M. - 1914 - Flowering Plants of Travancore. Bishen Singh M. P. S., Dehra Dun.
- RAMESH B.R. & PASCAL J.-P. - 1991 - Distribution of endemic arborescent evergreen species in the Western Ghats. Proceedings of the Symposium on rare, endangered & endemic plants of the Western Ghats. Thiruvananthapuram, Inde. p 1-7.
- SALDANHA C.J. & NICOLSON D.H. - 1976 - Flora of Hassan District, Karnataka, India. Amerind Publi.Co, New Delhi.
- YOGANARASIMHAN S. N. *et al.* - 1981 - Flora of Chickmagalur District, Karnataka, India. International Book Distributors, Dehra Dun.



LES PINS MEXICAINS DE LA SOUS-SECTION *CEMBROIDES* ENGELM. :  
DISTRIBUTION, CYCLE ET PHÉNOLOGIE, POLLEN

M.F. PASSINI

Laboratoire de Botanique tropicale. Université Pierre et Marie Curie  
12, rue Cuvier Paris F-75005 PARIS, FRANCE

**Résumé :** Six espèces de pins de la sous-section *cembroides* sont endémiques au Mexique. Trois d'entre elles, *P. maximartinezii*, *P. nelsonii* et *P. pinceana*, sont bien définies, tandis que *P. culminicola*, *P. johannis* et *P. lagunae* appartiennent au groupe *cembroides*. Certains auteurs les ont considérées comme une seule espèce. La biométrie et la structure du pollen confirme la distinction entre *P. johannis* et *P. culminicola*. Elles révèlent l'existence de diverses populations de *P. cembroides*.

**Mots-clés :** Pinaceae, groupe *cembroides*, *Pinus johannis*, *P. culminicola*, *P. cembroides*, pollen, phénologie.

**Abstract:** Mexican pinyon pine includes six species: *P. maximartinezii*, *P. nelsonii*, *P. pinceana*, *P. lagunae*, *P. johannis* and *P. culminicola*. A preliminary study of dispersion and pollen biometry confirms the distinction between *P. culminicola* and *P. johannis*. On the basis of this information, it can be deduced that there are different populations of *P. cembroides* in Mexico.

**Keywords:** Pinaceae, *cembroides* group, *Pinus johannis*, *P. culminicola*, *P. cembroides*, pollen, phenology.



## Introduction

Paléobotanistes et biogéographes reconnaissent que le Mexique constitue une aire de différenciation des genres *Pinus* et *Quercus*. Distribuées le long des grands axes montagneux : Sierra Madre occidentale et orientale, axe néovolcanique et Sierra de Chiapas, les forêts de pins seuls, de pins et de chênes ou de chênes occupent une place importante dans les paysages végétaux tropicaux du Mexique. Parmi elles, les forêts de pins de la sous-section *cebroides* jouent un rôle particulier. Elles occupent fréquemment les franges écotones entre forêts de pins mésophylles et prairies (PASSINI, 1982a) et, pour cette raison, sont menacées par l'extension des cultures, de l'habitat et le développement des voies de circulation. Les graines des pins de la sous-section *cebroides*, qui ont joué un rôle non négligable dans l'alimentation des Indiens Tarahumara d'une part, des Mexicains depuis le XVI<sup>e</sup> siècle d'autre part, apportent un appoint économique au commerce local. Mais la production des graines comestibles est aléatoire, les bonnes années de récolte étant de l'ordre de une à deux tous les cinq à sept ans (ROBERT, 1973). Enfin, les pins de la sous-section *cebroides* adaptés à des sols peu épais peuvent jouer un rôle important dans la protection des zones érodées et sèches.

Après avoir rappelé la taxinomie et la distribution des pins de la sous-section *cebroides* du Mexique, nous envisageons successivement le cycle et la phénologie, et enfin le pollen des pins du groupe *cebroides*.

## Taxinomie et distribution des pins de la sous-section *cebroides* au Mexique

Les pins de la sous-section *cebroides* Engelm. (CRITCHFIELD et LITTLE, 1966) d'Amérique du Nord sont caractérisés par des fascicules de 1 à 5 aiguilles entières, sauf celles de *P. nelsonii* Shaw, et courtes (2 à 9 cm de long). Les graines de grande taille sont aptères et comestibles. La sous-section *cebroides* comprend, d'une part trois espèces bien définies à aire restreinte : *Pinus maximartinezii* Rzedowski, *P. pinceana* Gord. et *P. nelsonii*, d'autre part des espèces très proches entre elles et réunies dans le groupe *cebroides*. *Pinus monophylla* Torr. et Frem. et *P. culminicola* Andresen & Beaman constituent respectivement les deux pôles bien définis de ce groupe qui comprend deux espèces de grande extension. L'une de ces deux espèces, *P. edulis* ne semble pas descendre actuellement au sud du 26° N tandis que l'autre, *P. cebroides*, s'étend jusqu'au 18° N mais ne remonte pas au-delà du 31° de latitude nord.

Ainsi, les espèces de la sous-section *cebroides* endémiques du Mexique comprennent outre *Pinus maximartinezii*, *P. pinceana* et *P. nelsonii*, trois autres espèces : *P. lagunae* M.-F. Passini, qui n'occupe qu'une aire limitée au sud de l'état de Basse Californie Sud dans la Sierra de la Laguna, *P. culminicola*, *P. johannis* M-F. Robert, *P. cebroides* Zucc., qui s'étend du 18 au 31° N dans les états de Tlaxcala, Puebla, Veracruz, Guadalajara, San Luis Potosi, Guanajuato, Zacatecas, Coahuila, Nuevo Leon, Durango et Chihuahua, peut être considéré comme une espèce à large extension. *P. monophylla* ne se rencontre au Mexique que dans les montagnes du Nord de l'état de Basse Californie qui jouit d'un climat de type méditerranéen.

Les pins de la sous-section *cebroides* sont des essences de montagne qui ne se trouvent pas à des altitudes inférieures à 1 100 mètres. La limite altitudinale supérieure de *P. cebroides* se situe à 2 900 m. Cette espèce cohabite parfois avec *P. johannis* qui s'étend entre 1 900 et 3 000 mètres d'altitude. *P. culminicola* se développe entre 3 000 et 3 600 mètres. Les forêts de *P. cebroides* sont localisées dans des zones où les moyennes des précipitations annuelles, peu élevées, sont comprises entre 250 et 800 mm (PASSINI, 1982a).

## Cycle et phénologie

Nos connaissances sur le cycle et la phénologie des pins de la sous-section *cembroides* sont encore très fragmentaires. Le cycle de *P. lagunae* a été observé en 1984-1985 (PINEL, 1985). Le débourrage des bourgeons restés dormants tout l'hiver a lieu fin mars-début avril. Les inflorescences mâles s'étirent et s'allongent pendant les mois d'avril et de mai. La dispersion du pollen commence vers le 20 mai. La pollinisation se termine à la mi-juin: les fleurs mâles se dessèchent et tombent. La croissance des brachyblastes portés par le rameau mâle commence, en juin, après la pollinisation. Les conelets femelles se développent fin avril-début mai. A la mi-mai, les écailles ovulifères, rouges, s'écartent favorisant la réception des grains de pollen transportés par le vent. Les conelets dont les ovules ont été fécondés au mois de mai de l'année *n*, reprennent leur croissance au cours du mois d'avril de l'année *n*+1. Les graines sont mûres entre la fin août et le milieu du mois de septembre de l'année *n*+1. Le cycle de *P. lagunae* est très proche de celui de *P. nelsonii* (SUZAN ASPIRI, 1987).

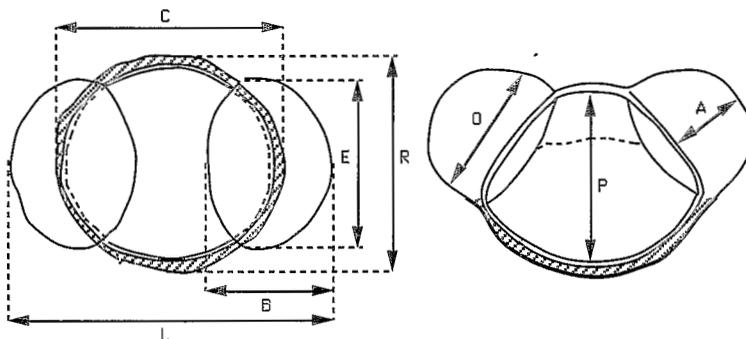
ZAVALA CHÁVEZ et GARCÍA MOYA, qui ont suivi entre juillet 1985 et octobre 1986 le développement des bourgeons, des conelets et la maturation des cônes de *Pinus cembroides* dans une aire où cette espèce cohabite fréquemment avec *P. johannis* ont constaté que la date de mise en place des primordiums des conelets était variable. En outre, le nombre des conelets diminue dans les trois à quatre mois suivant la pollinisation mais la cause de cette importante perte n'est pas claire.

DIAZ LUNA mentionnait que la méiose avait lieu, dans les cellules mères des grains de pollen de *Pinus pinceana*, à la mi-mars dans le Nord-Est du Mexique. CRITCHFIELD (1966) remarquant que, généralement, la méiose précède d'environ trois semaines l'émission du pollen, écrivait que vraisemblablement la pollinisation de *Pinus pinceana* avait lieu à la mi-avril. L'hypothèse semble juste, nous avons, en effet, observé qu'au 15 mai la presque totalité des inflorescences mâles de *Pinus pinceana* étaient sèches et que les écailles ovulifères étaient étroitement fermées. *Pinus pinceana* et *Pinus nelsonii* émettent leur pollen entre le 15 avril et le 15 mai.

*P. cembroides*, quant à lui, émet son pollen entre la mi-mai et la mi-juin. On ne peut conclure à un effet net, ni de la latitude, ni de l'altitude sur les dates de pollinisation.

Soulignons que dans nombre de populations de pins pignons que nous avons visitées, nous avons constaté l'existence de deux vagues de pollinisation. A la deuxième vague, correspondait en certains lieux comme à Concepción del Oro, un lot de conelets dont les écailles s'ouvraient tardivement. Cet aspect mériterait d'être précisé : ces deux vagues existent-elles chaque année, ou sont-elles dépendantes du microclimat?

Si globalement les cycles reproductifs des pins de la sous-section *cembroides* au Mexique présentent des similitudes, ils offrent de nombreuses différences entre espèces d'une part, d'une année à l'autre et d'une population à l'autre à l'intérieur de la même espèce d'autre part. Les observations phénologiques des espèces de pins pignons dans leur milieu naturel méritent d'être poursuivies, afin de faire progresser la connaissance de la biologie florale.



**Figure 1**

L longueur du grain. Corps du grain : vue polaire : C longueur, R largeur ; vue de profil : P largeur ; Ballonnet, vue polaire : E longueur, B largeur ; vue de profil : O largeur, A dépassement.

### Le pollen des pins du groupe *cembroides*

Les grains de pollen des pins du groupe *cembroides* présentent, comme tous les pollens du genre *Pinus* (VAN CAMPO-DUPLAN, 1950) un corps formé d'une calotte proximale et d'une zone germinale distale, et deux ballonnets de part et d'autre du corps.

Les pollens utilisés dans les études dont les résultats sont présentés ici ont été prélevés dans différentes populations de pins du groupe *cembroides*, à raison de 10 arbres par station et de cinq inflorescences par arbre.

### Biométrie

Les valeurs moyennes de six paramètres (AYTUG, 1967) mesurés sur au moins 50 grains de pollen différents par arbre sont regroupées dans le tableau 1.

TAXONS	CORPS				BALLONNET			
	L	C	R	P	E	B	O	A
<i>P. monophylla</i>	70.5	46.5	36.5	26.5	36.5	37.5	29.75	13.75
<i>P. cembroides</i>	65.53	43.77	35.68	30.61	35.54	28.5	29.93	12.57
<i>P. lagunae</i>	69.8	48.3	38.6	32.7	38.7	30.3	33.3	14.1
<i>P. johannis</i>	57.14	36.52	32.44	27.8	30.9	24.08	25.58	11.15
<i>P. culminicola</i>	75.32	48.9	39.0	31.64	46.17		35.43	19.0
<i>P. pinceana</i>	72.89	47.29	36.9	31.0	37.9		31.88	14.88

**Tableau 1**

Dimensions en microns : L longueur du grain de pollen ; Corps : vue polaire : C longueur R largeur ; vue de profil : P largeur ; Ballonnet : vue polaire : E longueur B largeur ; vue de profil : O longueur A dépassement.

La longueur du ballonnet de *P. monophylla* est comprise entre 28 et 52 microns, celle de *P. culminicola* entre 38 et 52 microns. La dimension de la longueur du ballonnet de *P. culminicola* se trouve comprise dans l'intervalle de variation de celle du ballonnet de *P. monophylla*. En effet, le tableau 1 montre que les longueurs moyennes du corps du grain de pollen de *P. culminicola* et *P. johannis* sont respectivement de 48.9 et 36.52 microns, tandis que la longueur moyenne du ballonnet en vue polaire atteint 36.5 chez *P. monophylla* et 46.17 microns chez *P. culminicola*, pour ne prendre que ces deux exemples. Nous trouvons là une situation déjà rencontrée par AYTUG (1962) pour *Pinus sylvestris* et *Pinus uncinata* et à laquelle il proposait de remédier en utilisant une méthode de détermination à partir des valeurs moyennes. Cette méthode peut s'appliquer aux espèces de pins du groupe *cembroides* du Mexique.

TAXONS	L/C	L/R	C/R	O/A	C/A
<i>P. monophylla</i>	1.51	1.93	1.27	2.16	3.35
<i>P. cembroides</i>	1.49	1.83	1.22	2.38	3.48
<i>P. lagunae</i>	1.44	1.80	1.25	2.36	3.42
<i>P. johannis</i>	1.60	1.76	1.12	2.29	3.27
<i>P. culminicola</i>	1.54	1.93	1.25	1.86	2.57
<i>P. pinceana</i>	1.54	1.70	1.28	2.14	3.17

**Tableau 2**

Rapports définissant la forme du grain.

Le rapport de la longueur du corps à sa largeur (tableau 2) fait apparaître que le corps du grain de pollen des pins du groupe *cembroides* est sub-sphérique. Ces rapports montrent aussi une différence nette entre les grains de pollen de *P. culminicola* d'une part, ceux de *P. monophylla*, *P. cembroides*, *P. johannis* et *P. pinceana* d'autre part. En particulier, les rapports O/A et C/A des grains de pollen de *P. culminicola* sont nettement inférieurs à ceux des autres pins étudiés.

Par ailleurs, les méthodes d'ordination jointes aux calculs classiques de statistique (ROBIC, 1986) ont permis de définir, deux types de populations :

1. des populations homogènes pour lesquelles les mesures des grains de pollen intrapopulations ne s'écartent pas de façon significative de la moyenne (test de  $\chi^2$ : validité à plus de 90 %). Ce sont

les suivantes : *Pinus cembroides* de Concepción del Oro (Zac.), Los Lirios (Coah.), Los Organos (Dur.), San José (Zac.) et *Pinus johannis* de El Salto ( S.L.P.)

2. des populations hétérogènes, dont les mesures s'écartent de façon significative de la moyenne. Ce sont : *Pinus cembroides* de La Michilia (Dur.), Chalchihuites (Dur.), Valle de los Angeles (Coah.).

### **Structure exinique**

La structure de l'exine varie d'une espèce à l'autre.

La surface de la calotte apparaît comme très granuleuse (pollen de *P. cembroides*, San José, Zac.), moins granuleuse (*P. monophylla*) ou encore peu granuleuse (pollen de *P. cembroides*, Valle de los Angeles, Coah.).

La zone germinative des pollens de *P. monophylla* est faiblement ornementée tandis que celle des autres espèces étudiées est lisse. Elle présente des microperforations sur toute sa surface. Le diamètre moyen de ces microperforations atteint 92 nanomètres chez *P. monophylla* contre 66 nanomètres chez *P. cembroides*.

Les ballonnets, uniquement formés d'exine, présentent une structure de soutien alvéolaire (VAN CAMPO, 1971) formée de trois types d'alvéoles : grandes, moyennes et petites. Les parois des grandes alvéoles de *P. monophylla* sont plus épaisses que celles de *P. cembroides*. Les cloisons des alvéoles des grains de pollen de *P. cembroides* de Valle de Los Angeles (Coah.) et San José (Zac.) atteignent fréquemment 5 microns tandis que celles de *P. monophylla* ne dépassent pas 3 microns.

### **Conclusion**

L'étude des pollens de pins du groupe *cembroides* confirme les résultats des études morphologiques antérieures (PASSINI, 1982) et précise que :

1. *Pinus culminicola* et *Pinus johannis* représentent deux taxons différents.

2. sur l'ensemble de son aire, *P. cembroides* présente des populations qui diffèrent entre elles par leur degré d'homogénéité.

*Pinus culminicola* offre des caractères morphologiques et palynologiques nettement distincts de ceux de *Pinus cembroides* tandis que *Pinus lagunae* et *Pinus johannis* conservent encore entre eux des caractères très proches. La phénologie fluctuante et l'existence de populations à degré divers d'homogénéité conduisent à formuler l'hypothèse que la spéciation au sein du groupe *cembroides* se poursuit actuellement.

## BIBLIOGRAPHIE

- AYTUG B. - 1962 - Diagnose des pollens de *Pinus sylvestris* et *Pinus uncinata* des Pyrénées. *Pollen et spores* IV, (2), 283-297.
- AYTUG B. - 1967 - Morphologie des pollens et recherches palynologiques sur les Gymnospermes de Turquie les plus importantes. Istanbul, 42 p.
- CRITCHFIELD W.B. - 1966 - Phenological notes on Latin American *Pinus* and *Abies*. *Journ. Arnold Arboretum*, vol. 47, n° 4 : 313-318.
- CRITCHFIELD W.B. & LITTLE E. L. Jr. - 1966 - Geographic distribution of the Pines of the world. US Department of agriculture, Forest service. Miscellaneous publication 991.
- DIAZ LUNA C.L. - 1962. - Estudio cromosómico de *Pinus pinceana* Gordon. Mex. INIF, México, *Bol. Tec.* 4, 27 p.
- PASSINI M.-F. - 1982a - Les forêts de *Pinus cembroides* au Mexique. Etudes mésoaméricaines II/5. Ed. Recherche sur les civilisations. Paris, 373 p.
- PASSINI M.-F. - 1982b - Les pins pignons mexicains du groupe «*cembroides*», Informations sur les Ressources génétiques forestières, n° 11, FAO, Rome : 31-34.
- PASSINI M.-F. - 1985 - Structure et régénération des formations ligneuses à *Pinus maximartinezii* Rzed., Mexique. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 132, *Lettres bot.*, (4/5) : 327-339.
- PASSINI M.-F. - 1987 - The endemic pinyon of Lower California: *Pinus lagunae* M.-F. Passini. *Phytologia*, vol. 6, n° 5 : 337-338.
- PASSINI M.-F. et PINEL N. - 1987 - Morphology and phenology of *Pinus lagunae* M.-F. Passini. *Phytologia*, 63 (5) : 331-338.
- PINEL N. - 1985 - La formation à *Pinus cembroides* var. *lagunae* dans la Sierra de la Laguna, Basse Californie, Mexique. Rapport de stage de DEA Toulouse. Inédit.
- ROBERT M.-F. - 1973 - Contributions à l'étude des forêts de *Pinus cembroides* dans l'Est du Mexique. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Montpellier. Inédit.
- ROBERT M.-F. - 1978 - Un nouveau pin pignon mexicain : *Pinus johannis* M. F. Robert sp.nov. *Adansonia*, série 2, 18 (3) : 365 - 373.
- ROBIC R. - 1986 - Etude palynologique de quelques populations mexicaines de pins pignons, dont *Pinus cembroides*. DEA université Pierre et Marie Curie, Paris : 66 p. Inédit.
- SALMEN ESPINDOLA L. - 1990 - Palynologie structurale et fonctionnelle de pins tropicaux à graines comestibles. DEA de Biologies végétale et forestière tropicales, université Paris VI : inédit.
- SUZAN AZPIRI H. - 1987 - Estudios ecológicos en *Pinus nelsonii* de Tamaulipas. in PASSINI M.-F., CIBRIAN TOVAR D., EGUILUZ PIEDRA T., 1988 - II Simposio Nacional sobre Pinos piñoneros, 6-7-8 agosto 1987, México : 199-210.
- VAN CAMPO-DUPLAN M. - 1950 - Recherches sur la phylogénie des Abiétinées d'après leurs grains de pollen. Ed. P. JULIA, Toulouse, 181 p.
- VAN CAMPO M. - 1971 - Précisions nouvelles sur les structures comparées des pollens de Gymnospermes et d'Angiospermes. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 272 : 2071-2074.
- ZAVALA F. & GARCIA. E. - 1990 - Iniciación de conos femeninos en *Pinus cembroides* Zucc. *Acta Botánica Mexicana*, 10 : 31-44.



## ECOLOGICAL CONDITIONS AND FLORISTIC DIVERSITY OF AN INSELBERG IN THE SAVANNA ZONE OF IVORY COAST: MT NIANGBO

S. POREMBSKI, J.-P. MUND, J. SZARZYNSKI and W. BARTHLOTT  
Botanisches Institut der Universität, Meckenheimer Allee 170, D-53115 Bonn, Allemagne

**Résumé :** Les inselbergs sont des systèmes terrestres ressemblant à de véritables îles (isolement pédologique, climatique et floristique). Ils représentent des modèles parfaits pour les études phytogéographiques et écologiques.

L'analyse de deux couvertures photographiques aériennes et du travail sur place avec l'application du « système d'information géographique » rend possible la présentation des cartes de la végétation du Mt. Niangbo pour les années 1956, 1972 et 1992.

Avec une surface de plus de 7 km<sup>2</sup> le Mt Niangbo est le plus grand inselberg de Côte d'Ivoire. Il se trouve dans le domaine des savanes (« secteur sub-soudanais »), il est âgé probablement de plus de 70 millions d'années. Il est constitué en majorité de gneiss.

La sécheresse pédologique et climatique due aux températures dépassant 60 °C sur la roche et à la forte action du rayonnement solaire est responsable du caractère xérique de l'inselberg. Au pied des pentes on trouve une ceinture de forêt qui profite du ruissellement d'eau. La flore du Mt. Niangbo renferme environ 200 espèces, pour la plupart annuelles. Parmi ces espèces, la majorité est constituée par des éléments soudano-zambéziens. La surface de la roche est occupée par des lichens (*Peltula* spp.). Les pentes très raides portent des tapis d'*Afrotrilepis pilosa* qui forment des flots végétaux. Une végétation arborée se trouve sur les parties planes. Des associations éphémères (avec beaucoup de Lentibulariaceae) se développent dans les zones marécageuses.

Par comparaison entre les couvertures photographiques aériennes et les observations directes, on doit constater que la surface forestière sur le Mt. Niangbo a diminué. Par contre, les tapis d'*Afrotrilepis pilosa* et d'autres associations herbacées ont augmenté de surface. Autour de l'inselberg, la surface forestière a diminué considérablement de 1956 à 1992 à cause de l'extension de l'agriculture.

**Mots-clés :** Biodiversité, conditions climatiques/pédologiques, Côte d'Ivoire, dynamisme de la végétation, inselberg, modèle numérique de terrain, phytogéographie, système d'information géographique.

**Abstract:** Inselbergs are terrestrial systems with insular attributes (i.e. they are isolated under edaphic, climatic and floristic aspects) and provide suitable models for studying biogeographical and ecological aspects. Using geographical information systems (GIS) a digital elevation model (DEM) superimposed by vegetation maps for 1956, 1972 and 1992 for Mt Niangbo is presented. Vegetation maps were derived from aerial photographs and verified in the field.

Mt. Niangbo is the largest inselberg of Ivory Coast. Situated in the savanna zone ("secteur sub-soudanais") this inselberg is supposed to have an age of more than 70 million years. Geologically uniform plutonic and metamorphic rocks especially gneiss are dominating. Microclimatological data emphasize the edaphic and climatic dryness of most localities on the inselberg according to the variability of precipitation, high degree of radiation and evapotranspiration. Large amounts of run-off water from the inselberg catchment support an extrazonal forest belt. The flora of Mt Niangbo comprises nearly 200 species of vascular plants. Short-lived ephemerals are preponderant. Phytogeographically Sudano-Zambesian elements dominate. Free rock surfaces are covered by lichens (mainly *Peltula* spp.). Steep slopes bear *Afrotrilepis pilosa*-mats occurring as isolated sub-islands. Gentle slopes and plain surfaces carry patches of forest or related communities. On seepage areas ephemeral flush communities develop characteristically with many carnivorous species. Aerial surveys and field work show that forests on Mt Niangbo were decreasing whereas *Afrotrilepis*-mats and related communities have enlarged their area. In the surroundings the forest area decreased considerably from 1956 up to 1992 due to the large scale-extension of farmland.

**Keywords:** Biodiversity, climatic/edaphic conditions, inselbergs, island ecology, Ivory Coast, phytogeography, vegetation dynamics.



## Introduction

Tropical biomes harbour the most species-rich communities. The reasons for their extraordinary diversity are not completely understood. In recent years oceanic islands have been subjects of biogeographical and ecological studies concerned with species numbers and the parameters that might determine species diversity because they are sharply definable systems.

According to MAC ARTHUR & WILSON (1967) there are terrestrial systems which can be considered as habitat islands. In contrast to oceanic islands however terrestrial inselbergs rarely have been used for ecological studies.

On the global scale a first short comparison of the inselberg vegetation was published by BARTHLOTT *et al.* (1993). Regional studies are known from different parts of the tropics e.g. French Guiana (de GRANVILLE, 1978), Tansania (BJORNSTAD, 1976), Ceylon (WILLIS, 1906).

The vegetation of West African inselbergs is well known due to several works (e.g. MILDBRAED, 1922; SCHNELL, 1952; RICHARDS, 1957; ADJANOHOON, 1964; HAMBLED, 1964; BONARDI, 1966; LETOUZEY, 1968; VILLIERS, 1981; REITSMA *et al.*, 1992).

Own field work is continually under way since 1990. Using geographical information systems (GIS) a digital elevation model (DEM) for Mt. Niangbo is presented. Vegetation maps based on stereophotogrammetrical interpretation of aerial photographs from different periods (1956, 1972) and on investigations in the field are provided and will be discussed concerning long-term vegetational changes.

For botanical purposes the application of geographical information systems is relatively new. This work is aimed to be continued under aspects of vegetation dynamics and biodiversity.

## Methods

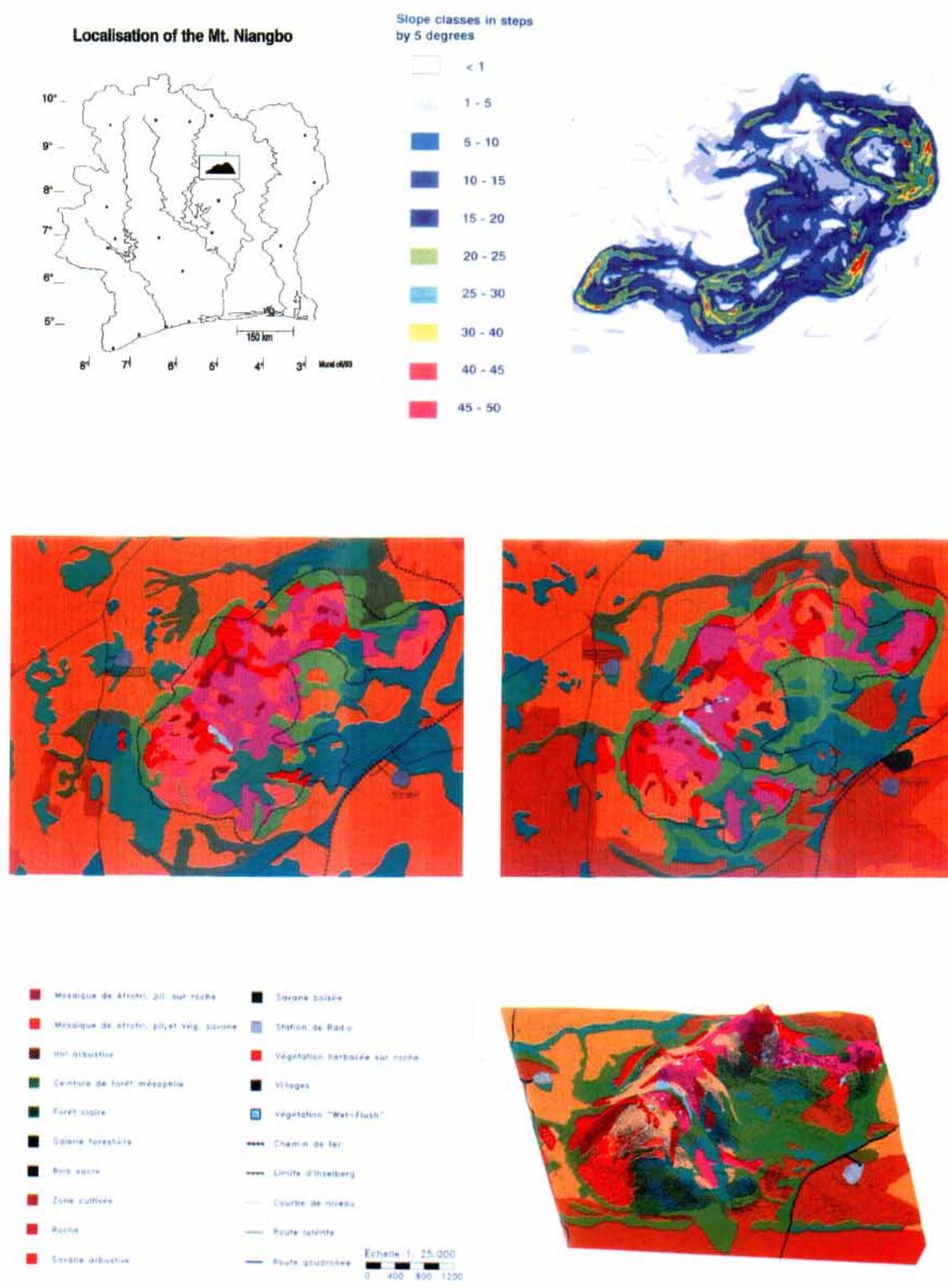
By the use of ATLAS-GIS and IDRISI a three dimensional Digital Elevation Model (DEM) of Mt Niangbo with calculated slope and aspect patterns was created. The interpretation of aerial photographs (from 1956 and 1972) provided maps containing informations about the change of land use and the distribution of natural vegetation units. The three dimensional model of Mt Niangbo allows correlations between certain geomorphological features and the occurrence of vegetation types.

## Study site

Mt Niangbo (8° 49' N., 5° 11' 30" W. Figure 1.a) covers an area of 7,13 km<sup>2</sup>. The distance between the most northern and the southern summits is more than 7 km. Approximately 4 km to the north of Mt Niangbo there are three smaller inselbergs. Further rock outcrops of small size can be found in large numbers in the entire region.

## Climate

Climatological data about Mt Niangbo are available from the station Niakaramandougou (fig. 2) located a few kilometers southwest of the inselberg. The climate is characterized by a dry season from November until March and a rainy season from April to October. Mean annual rainfall is 1163 mm. August and September are the wettest months with more than 200 mm precipitation. Following the classification of THORNTHWAITE this region belongs to the BA'w type. Especially during the dry season the summits of Mt Niangbo are fog-covered in the early morning. During this period the harmattan (northeasterly trade-wind bringing dry air from the Sahara) can drop the relative humidity below 20% with daytime temperatures above 40 °C.



**Figure 1**

a: Localization of Mt. Niangbo, Ivory coast. b: Slope classes. c, d, e: Vegetation maps of Mont Niangbo in 1956, 1972 and 1992 based on aerial photographs using geographical information systems.

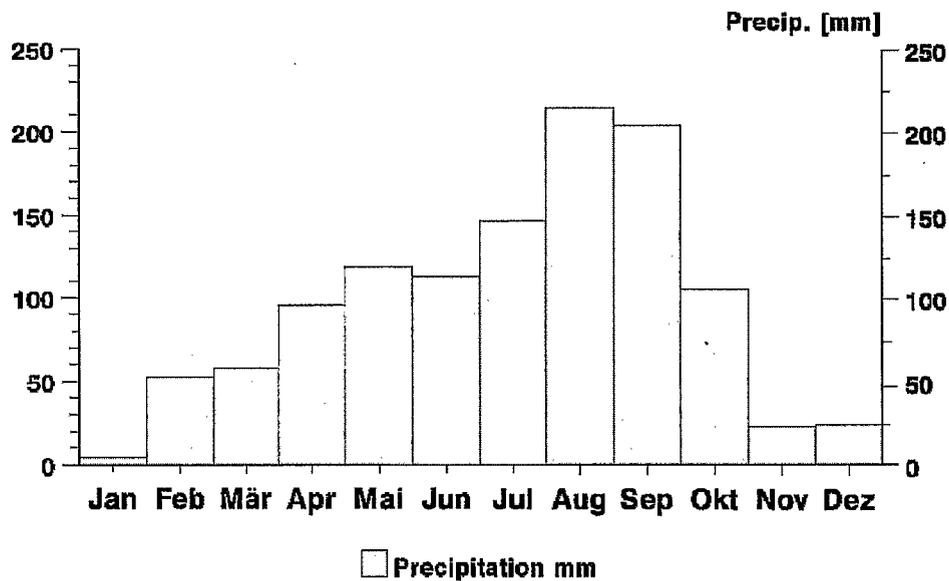


Figure 2

Climatic graph of Niakaramdougou (Côte d'Ivoire), the nearest station to Mt Niangbo. (Localisation 8° 39' N/5° 23' W, Elevation 349 m, Climatic type Köppen Aw; Troll V,2; Lauer A2sh, Mean annual temperature 26,4 °C, Annual precipitation 1163 mm. Mund 01/93. Data base ASECNA/Abidjan 1979).

Minimum temperatures during the dry season sometimes fall below 10° C with dew in the morning hours. Even in the rainy season the climate of Mt. Niangbo is relatively dry. Temperatures on the bare rock exceed 60 °C (caused by high radiation of over 1000 W/m<sup>2</sup>) while the relative humidity is falling below 30%. Due to the edaphic and climatic dryness of most localities Mt Niangbo, like inselbergs in general, can be considered as an arid habitat complex which strongly differs from the surroundings.

## Geomorphology

Geomorphologically inselbergs are well known (BREMER & JENNINGS, 1978). Inselbergs mostly consisting of precambrian granites or gneisses (like Mt Niangbo which is probably more than 70 mio. years old) can be found in each climatic region of Ivory Coast. As striking elements of the landscape they are often dome-shaped whereas the so-called "kopje-type" (consisting of large boulders) is lacking. Lying amidst slightly undulating plains (mean sea level c. 300 m) the highest summit of Mt Niangbo reaches 643 m (altogether four separate summits can be distinguished) being nearly 340 m above the surrounding landscape. Due to its enormous size almost all morphological characteristics of inselbergs are present, e.g. the curved convex profiles of the slopes. Towards the periphery the inselberg is delimited by nearly vertical slopes.

## Vegetation of Mt Niangbo

After GUILLAUMET & ADJANOHOON (1971) this inselberg is situated in the "secteur sub-soudanais", i.e. in a zone dominated by open forests ("forêt claire") and woodland ("savane boisée"). Although lying in a forest reserve the vegetation around the inselberg has been largely deforested except of tiny forest patches (so-called "bois-sacré") which were protected for religious reasons, small gallery forests and forest outliers associated with Mt Niangbo. Today several small villages are scattered around the mountain and different savanna types as well as farmland are dominating. Characteristic elements in the tree layer of the open forests are *Isoberlinia doka*, *Monotes kerstingii*, *Anogeissus leiocarpus* and *Manilkara multinervis*. Typical trees of the woodland are *Lophira lanceolata*, *Detarium*

*senegalense*, *Daniellia oliveri*, *Pterocarpus erinaceus*, *Terminalia glaucescens*, *Vitellaria paradoxa* and *Khaya senegalensis*. It can be supposed that the species composition of these communities is strongly influenced by regularly occurring fires during the dry season. Therefore many tree species have a thick bark capable of resisting fires. Another factor influencing the species composition is the selection and protection of useful trees around the villages and on the farmland. Highly appreciated trees are *Adansonia digitata* and *Parkia biglobosa*.

Being the dominant feature of the landscape Mt Niangbo is under anthropogenic impact. Most obvious effects are fires lit during the dry season and the existence of a radio station (built in 1972) which can be reached by a paved road.

### Habitats types of mont Ngianbo

Based on own studies (POREMSKI & BARTHOLOTT, 1992) of more than 100 West African inselbergs it became obvious that several clearly delimited habitats can be distinguished. All these habitat types are present on Mt. Niangbo. A short description of the vegetation of Mt Niangbo is given by MIEGE (1955).

The following habitat types can be distinguished (Fig. 1.c, d, e):

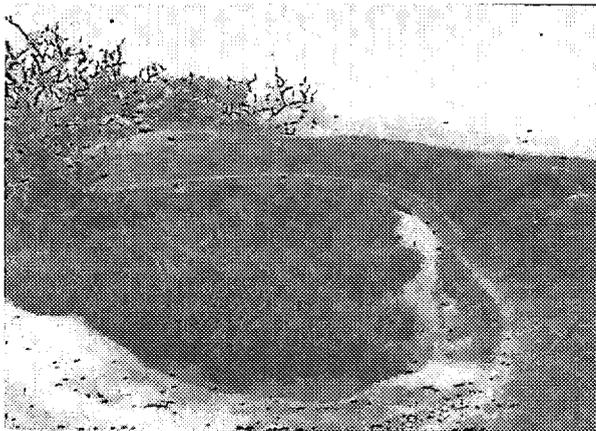
- |    |                                                                                                                                          |
|----|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1  | Exposed rock surfaces covered by cryptogams (crustose lichens are dominating)                                                            |
| 2  | Drainage channels (covered by cyanobacteria and lichens)                                                                                 |
| 3  | Rock crevices and boulder-falls (offering growing sites to both herbs and woody plants)                                                  |
| 4  | Rock pools (seasonally water-filled, colonized by small ephemerals, fig. 4)                                                              |
| 5  | Flat depressions filled with young stony soil (harbouring seasonally inundated communities)                                              |
| 6  | <i>Afrotrilepis pilosa</i> -mats (typical community of steeply sloping rock faces, fig. 5)                                               |
| 7  | Ephemeral flush vegetation (occurring on moist peaty soil, develops during the rainy season)                                             |
| 8  | Wet flush vegetation (develops on bare wet rocks during the rainy season, consisting of short-lived specialists)                         |
| 9  | Mesophytic forests adjacent to the inselberg (on deep weathered soils attaining a height of up to 20 m, rocks and boulders are abundant) |
| 10 | Semi-deciduous forests on the inselberg (often with xerophytic trees)                                                                    |

Compared with the surrounding savannas and forest patches the vegetation cover of Mt Niangbo is floristically completely different. Most of the vegetation of Mt. Niangbo (Fig. 3, 4, 5) consists of a mosaic of rocks covered by cryptogams and *Afrotrilepis*-mats (about 65% of the surface). The rock faces are completely covered by dark brown and grey lichens (mainly *Peltula* spp.). On gently inclined slopes *Afrotrilepis*-mats nearly always occur as isolated patches with more or less circular outline. Irregularly shaped *Afrotrilepis*-mats develop on plain rock surfaces. Typically the lower edges of the mats are fringed by annuals and mosses (e.g. *Bryum arachnoideum*). *Afrotrilepis*-mats are floristically poor and homogeneous (low alpha- and beta-diversity).

An important determinant responsible for the distribution of habitat types on inselbergs is the degree of inclination of the rock faces. The correlation between inclination of slopes and distribution of habitats is demonstrated in the following for *Afrotrilepis*-mats and forests. The distribution of different slope classes is shown in Fig. 1.b.

Slopes with inclinations of more than 20° are covered either by cryptogams or by small mats of *Afrotrilepis*. The percentage of cryptogams is increasing with the degree of inclination. Very steep slopes with degrees of inclination of more than 50° bear mats of *Afrotrilepis* only at localities like tiny crevices which allow long-term establishment. Gentle slopes and plain surfaces bear patches of forest or similar communities. However, it is striking that only a small amount of the potentially suitable area is covered by forests. This is probably the result of destructive human impacts in the past. On the other hand, mats of *Afrotrilepis* and related communities certainly have extended into former wooded areas. *Afrotrilepis*-mats on plain surfaces are occasionally invaded by woody colonists (e.g. *Terminalia glaucescens*) which might initiate a succession towards a reforestation.

Forest communities and savanna like habitats make up the remaining 35% of the vegetation cover. It is difficult to draw sharp boundaries between the different types of forests on inselbergs



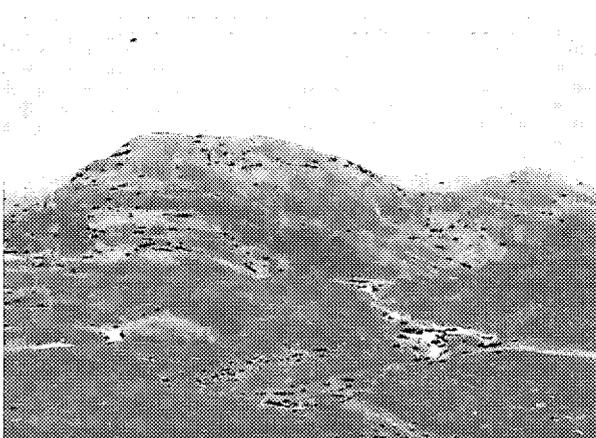
**Figure 3 (up)**

View of central portion of Mt Niangbo. The vegetation consists mostly of a mosaic of rocks covered by cryptogams and *Afrotrilepis*-mats. Forests are of minor importance.



**Figure 4 (middle)**

Seasonally water-filled rock pools (with *Cyanotis lanata* Benth.) can be found in large numbers on more or less plain rock faces.



**Figure 5 (low)**

Mats of poikilohydric Cyperaceae *Afrotrilepis pilosa* 5Boeck. J. Raynal is a characteristic element of West African inselbergs.

because they often intergrade into each other. However it is possible to distinguish between mesophytic belt forests at the feet of the slopes and more xerophytic forest types on the slopes. The percentage of characteristic inselberg habitats like the ephemeral/wet flush vegetation lies below 1% of the area but contains a third of the flora. Short-lived ephemerals represent more than 50% of the flora of Mt Niangbo. Many of them are characteristic elements of the ephemeral flush vegetation (e.g. Lentibulariaceae, Eriocaulaceae). They possess remarkably short life-cycles and reach seed maturity in less than four weeks after germination.

The Rubiaceae are the largest family in the flora of Ivory Coast with about 300 species, followed by Poaceae, Fabaceae and Cyperaceae. The most species-rich families on Mt Niangbo are Poaceae (24 species), Cyperaceae (17 species), Scrophulariaceae (11 species) and Fabaceae (9 species). The largest genera are *Utricularia* (6 species) and *Panicum* as well as *Indigofera* with 5 species both.

Nearly one third of the species occurring on Mt Niangbo is to be found chiefly on inselbergs, i.e. they are characteristic elements of the inselberg vegetation (e.g. *Afrotrilepis pilosa*, *Cyanotis lanata*). These inselberg characteristics are not strictly restricted to inselbergs and can be found elsewhere under similar ecological conditions. In West Africa the vegetation of inselbergs shows close floristic affinities to the vegetation over ironstone outcrops (locally known as "bowal"), to communities on thin, rocky soils at higher elevations (e.g. highlands of Guinea) and to the vegetation of coastal savannas on poor leached soils ("savanes littorales"). Concerning the number of species Mt Niangbo can be considered as a local center of diversity. Compared to the flora of Ivory Coast (3660 species of vascular plants after AKÉ ASSI, 1984) 5,3% of all species occurring in this country can be

found on Mt. Niangbo. With an area of 7,13 km<sup>2</sup> this inselberg covers only 0,002% of the area of Ivory Coast (322,463 km<sup>2</sup> DAVIS *et al.*, 1986). It is therefore to conclude that inselbergs like Mt Niangbo are important components of biodiversity concerning the number of species.

### Phytogeographical affinities

The chorology of the species found on Mt. Niangbo has been evaluated by using floras of tropical Africa (most of all "Flora of West Tropical Africa" HUTCHINSON & DALZIEL, 1954-1973). Regarding the delimitation of phytogeographical divisions we follow TAKHTAJAN (1986). The 194 species found on Mt Niangbo show the following phytogeographical relationship:

25,8%	TROPICAL AFRICAN
23,7%	SUDANO-ZAMBEZIAN ELEMENTS
22,1%	GUINEO-CONGOLIAN ELEMENTS
10,5%	PALEOTROPICAL ELEMENTS
8,9%	PANTROPICAL ELEMENTS
7,4%	ENDEMIC IN THE UPPER GUINEA PROVINCE
1,6%	OCCUR BOTH IN TROPICAL AMERICA AND TROPICAL AFRICA

Tropical African species make up the largest part of the inventory. However the term "tropical African" is phytogeographical weakly defined. The category Sudano-Zambeian includes in particular species with a very extended distribution: many are annual weeds. This group also includes *Cyanotis lanata*, a characteristic species of tropical African inselbergs. The percentage of Sudano-Zambeian elements is decreasing towards the rainforest zone whereas Guineo-Congolian elements become more frequent. In the rainforest zone the forests are barriers which prevent easy access of Sudano-Zambeian species which are dispersed by "island hopping". The vegetation of inselbergs in the rainforest zone shows nevertheless a considerable percentage of Sudano-Zambeian species. Lying in the rainforest zone these species may be remnants of drier vegetation types which were dominating during drier periods in the Pleistocene (VAN ZINDEREN *et al.*, 1972).

Guineo-Congolian elements are dominating the physiognomy of typical inselberg habitats, e.g. *Afrotrilepis pilosa*. Relatively high is the amount of Guineo-Congolianelements in the belt forests adjacent to the inselberg (also in the gallery forests in the same region). Tree species like *Chlorophora excelsa* and *Sterculia tragacantha* have their northern outposts in Ivory Coast in these forest types which are benefiting from the run-off water.

Most of the paleotropical species are weedy annuals. Similar ecological tendencies are characteristic for the pantropical elements, e.g. *Chamaecrista mimosoides*. Endemic to Upper Guinea are 7,4% of the species. A striking representative of this category is the orchid *Polystachya microbam-busa* which is restricted to tufts of *Afrotrilepis pilosa*. Only 1,6% of the species show an amphi-atlantic distribution, e.g. the Gentianaceae, *Neurotheca loeseliodes*. Mt Niangbo has no endemics. However species occur (e.g. *Aeschynomene lateritia* and *Microcharis welwitschii* var. *remotiflora*) which are known from only a few localities in Ivory Coast. Probably due to the frequent fog-covering of the summits some cryptogams occur (e.g. the lichen *Toninia bumamma*) which are otherwise absent from the savanna region.

### Vegetation of dynamics on Mt Niangbo

In Ivory Coast analysis of vegetation dynamics in a forest-savanna mosaic using aerial surveys has been conducted in order to answer the question whether forests or savannas are increasing in area (GAUTIER, 1989, 1990). Inselbergs however have never been investigated in this way. Judging from aerial photographs and field work it can be stated that anthropogenic influences lead to changes in the vegetation cover but that most habitats which are characteristic of inselbergs did not vary in large

extent in their area over almost 40 years. Therefore it can be supposed that most inselberg habitats are relatively stable and may act as refuges for certain species.

Highly sensitive to human impacts (fire, logging) are forests on the summit of Mt. Niangbo respectively in the surrounding area. According to the analysis of aerial surveys and field work it became obvious that forests on Mt Niangbo were decreasing whereas fire-resistant *Afrotrilepis*-mats and related communities have enlarged their area. In the surroundings the forest surface was considerably decreasing from 1956 up to 1992 due to the large-scale extension of farmland.

**Acknowledgements:** We are greatly indebted to the following colleagues for identifying various plants respectively their local assistance and fruitful discussions: L. AKÉ ASSI (Abidjan), D. ANHUF (Mannheim), U. BECKER (Köln), H. BREMER (Köln), B. BÖDEL (Würzburg), R. FADEN (Washington, D.C.), G. FOLLMANN (Köln), P. GOETGHEBEUR (Gent), J.-P. FRAHM (Duisburg), V. KIMPOUNI (Brüssel), K. E. LINSENMAIR (Würzburg), U. MEVE (Münster), H. SANDER (Köln), H. SCHOLZ (Berlin-Dahlem). Special thanks go to M. WINIGER (Geographische Institute Bonn) for using geographical information systems (IDRISI, ATLAS-GIS).

We also like to express our thanks to T. AUSTEL, N. BIEDINGER, M. BIRGEL, S. DÖRRSTOCK, E. FISCHER, A. MÖLLER, W. LOBIN, G. SCHMITZ, and R. SEINE for their help both in the field and for many hints while preparing the manuscript.

We gratefully acknowledge financial support by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (Ba 605/4-2). The authorities and institutions (IET, ASECNA/ANAM) of the Ivory Coast are thanked for their various helps.



## LITERATURE CITED

- ADJANOHOUN E. - 1964 - Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire centrale. Mém. ORSTOM. 7, Paris, 178 p.
- AKÉ ASSI L. - 1984 - Flore de la Côte d'Ivoire : étude descriptive et biogéographique, avec quelques notes ethnobotaniques, 3 parts in 6 vols., thèse université Abidjan, 1206 pp.
- BARTHLOTT W., GRÔGER A. et POREMBSKI S. - 1993 - Some Remarks on the Vegetation of tropical Inselbergs: Diversity and Ecological Differentiation. *Biogeographica* 69 : 105-124.
- BJORNSTAD A. - 1976 - The vegetation of Ruaha National Park, Tanzania. I. Annotated check-list of the plant species. Serengeti Research Institute, Publ. N° 215.
- BONARDI D. - 1966 - Contribution à l'étude botanique des inselbergs de Côte d'Ivoire forestière. Dipl. Et. sup., Abidjan, 81 p.
- BREMER H. et JENNINGS J. (eds.) - 1978 - Inselbergs/Inselberge. Z. Geomorph. N.F., Suppl. 31.
- DAVIS S.D., DROOP S.J.M., GREGERSON P., HENSON L., LEON C.J., VILLA-LOBOS J.L., SYNGE H. et ZANTOVSKA J. - 1986 - Plants in Danger. What do we know. IUCN, Gland, Cambridge, 461 p.
- GAUTIER L. - 1989 - Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire centrale : évolution de la surface forestière de la réserve de Lamto (Sud du V-Baoulé). *Bull. Soc. bot. Fr.* 136, *Actual. bot.* (3/4) : 85-92.
- GAUTIER L. - 1990 - Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire centrale : évolution du recouvrement ligneux des savanes de la réserve de Lamto (Sud du V-Baoulé). *Candollea* 45 : 627-641.
- GRANVILLE de J.-J. - 1978 - Recherches sur la flore et la végétation guyanaises. Thèse de doctorat d'État, USTL, Montpellier, 272 p.
- GUILLAUMET J.L. & ADJANOHOUN E. (1971). La végétation de la Côte d'Ivoire. Dans : Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire, Mémoires ORSTOM n° 50, pp. 156-263.
- HAMBLER D.J. - 1964 - The vegetation of granitic outcrops in Western Nigeria. *J. Ecol.* 52 : 573-594.
- HUTCHINSON J. et DALZIEL J.M., 1954-1973 - Flora of West Tropical Africa. 2<sup>nd</sup> Ed., Crown Agents, London.
- MIEGE J. - 1955 - Savanes et forêts claires de la Côte d'Ivoire. Etudes éburnéennes, *IFAN* 4 : 62-83.
- MILDBRAED J. - 1922 - Wissenschaftliche Ergebnisse der Zweiten Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1910-1911, vol. II: Botanik. Klinkhardt & Biermann, Leipzig, 202 p.
- POREMBSKI S. et W. BARTHLOTT - 1992 - Struktur und Diversität der Vegetation westafrikanischer Inselberge. *Geobot. Kolloq.* 8 : 69-80.
- REITSMA J.M., LOUIS A.M. et FLORET J.J. - 1992 - Flore et végétation des inselbergs et dalles rocheuses : première étude au Gabon. *Adansonia* 14 : 73-97.
- RICHARDS P.W. - 1957 - Ecological notes on West African Vegetation I. The plant communities of the Idanre Hills, Nigeria. *J. Ecol.* 45 : 563-577.
- SCHNELL R. - 1952 - Végétation et flore de la région montagneuse du Nimba. Mém. Inst. français d'Afrique noire, n° 22, 604 p.
- TAKHTAJAN A.L. - 1986 - Floristic regions of the World. University of California Press, Berkeley, L.A. 522 p.
- VAN ZINDEREN, BAKKER E.M. et COETZEE J.A. - 1972 - A reappraisal of late Quaternary climatic evidence from tropical Africa. *Palaeoecol. Afr.* 7: 151-181.
- VILLIERS J.F. - 1981 - Formations climaciques et relictuelles d'un inselberg inclus dans la forêt dense camerounaise. Thèse de doctorat d'Etat, université Paris 6, 501 p.
- WILLIS J.C. - 1906 - The Flora of Ritigala. an isolated mountain in the North-Central Province of Ceylon; a study in Endemism. *Annals of the Royal Botanic Gardens, Peradeniya*, 8 : 271-302.



## VARIATIONS SPATIALES DE LA RICHESSE ET DE LA DIVERSITÉ DU PEUPEMENT ARBORÉ EN FORÊT GUYANAISE

M-F. PRÉVOST\* & D. SABATIER\*\*

\* Laboratoire d'Ecologie et de Botanique, centre ORSTOM, B.P. 165, F 97323 Cayenne Cedex.

\*\* Laboratoire de Botanique tropicale, 163, rue A. Broussonnet F 34000 Montpellier.

**Résumé :** En forêt tropicale humide, richesse et diversité spécifiques sont presque toujours très élevées. Il n'en demeure pas moins que ces descripteurs prennent des valeurs très variables dans l'espace et dans le temps. Ces fluctuations ont été mises en relation soit avec la genèse des peuplements et donc la proximité des centres de dispersions (refuges, centres de spéciation), soit avec les facteurs écologiques, tels que : gradients climatiques, géographiques ou altitudinaux ; successions secondaires ; fertilité chimique ou physique des sols.

Grâce à une trentaine d'hectares d'inventaires que nous avons réalisés dans cinq stations de Guyane française et aux connaissances acquises dans une sixième (MORI & BOOM, 1987), nous montrons que le peuplement arboré présente des variations notables de ces descripteurs, tant à l'échelle régionale qu'à celle de la station. A chacun de ces niveaux de perception, la dynamique sylvigénétique peut rendre compte des fluctuations observées.

**Mots-clés :** Forêt tropicale, diversité spécifique, arbres, sylvigénèse.

**Abstract:** Species richness and diversity are almost always great in humid tropical forests. However, the values of these descriptors vary considerably in space and time. Fluctuations have been related either to the genesis of communities and hence the distance from centres of dispersion (refugia, centres of speciation) or to ecological factors such as climatic, geographical or altitudinal gradients, secondary successions and chemical or physical soil fertility. Data from the authors' inventory of some 30 hectares at five research stations in French Guiana and knowledge gained at a sixth one (MORI & BOOM, 1987) are used to show that there are considerable variations in these tree community descriptors at both regional and station scales. Tree fall gap dynamics might explain the fluctuations observed at each level of perception.

**Keywords:** Tropical forest, species diversity, trees, sylvigénesis.



## Introduction

En forêt tropicale humide, richesse et diversité spécifiques sont toujours très élevées mais prennent des valeurs significativement différentes d'une région à l'autre, d'une station à l'autre et d'un échantillonnage à l'autre dans une même station.

Ces différentes échelles spatiales se doublent d'échelles temporelles, de celle de la spéciation à celle de la sylvigénèse en passant par celle des grands changements climatiques, comme ceux du Pléistocène. La variabilité de la richesse et de la diversité des peuplements forestiers tropicaux est loin d'être parfaitement explorée à ces différentes échelles.

Cependant, l'intérêt tant pratique que théorique ne manque pas. L'aménagement forestier souvent considéré comme une parade possible envers les destructions par surexploitation ou mauvaise exploitation nécessite, entre autre, une réduction locale de la diversité. A l'idée de remplacer le peuplement forestier par une culture monospécifique se substitue peu à peu celle de le densifier en essences commerciales.

A l'opposé, la conservation rend obligatoire le maintien d'une richesse et d'une diversité maximales après localisation des « gisements ».

L'existence de zones géographiques où la richesse floristique est très élevée, associée ou non à un taux d'endémisme important, a évoqué pour certains (PRANCE, 1982 ; GENTRY, 1982a ; GRANVILLE, 1982, pour l'Amazonie par exemple) les bouleversements climatiques du passé et leur écho dans la végétation actuelle sous forme d'anciens refuges.

Ces variations de richesse et de diversité en forêt tropicale ont tardé à être mesurées de manière intensive et homogène, cela en raison des difficultés matérielles que cela représente. C'est GENTRY (1982b, 1988,...) qui a le plus intensivement exploré les variations de richesse des peuplements végétaux tropicaux en fonction des grands gradients géographiques et des facteurs environnementaux (climatiques) à l'échelle continentale. Il dégage diverses tendances et, notamment, une relation nette mais non absolue entre augmentation des précipitations et augmentation de la richesse spécifique. Relation parfaitement mise en évidence à l'échelle régionale au Ghana (HALL & SWAINE, 1976).

A l'échelle d'un très grand bassin comme celui de l'Amazone, cette tendance se confirme mais avec une très importante variabilité (NELSON, 1992). Malgré des pluviométries et des situations édaphiques comparables, les stations de Manaus et Altamira montrent des richesses du peuplement arboré très différentes, nettement supérieures à Manaus.

Pour l'auteur, il faut ici prendre en considération l'histoire ancienne des peuplements, leur situation de part et d'autre du couloir sec amazonien qui limite fortement les possibilités de migration des espèces, de l'ouest, riche en espèces, vers l'est plus pauvre.

A une échelle locale, celle du volcan Barva au Costa Rica, (HEANEY & PROCTOR, 1990), les facteurs environnementaux et notamment l'étagement climatique ont une influence très marquée sur la richesse du peuplement. Celle-ci croît tout d'abord avec l'altitude, jusqu'à 500 m, puis diminue régulièrement.

A l'échelle de la station, les variations de la richesse et de la diversité du peuplement forestier sont rarement mesurées. Certaines méthodes d'évaluation visent même à s'affranchir des variations locales, comme par exemple le relevé par point quadrat (point centered quarter, COTTAM et CURTIS, 1956).

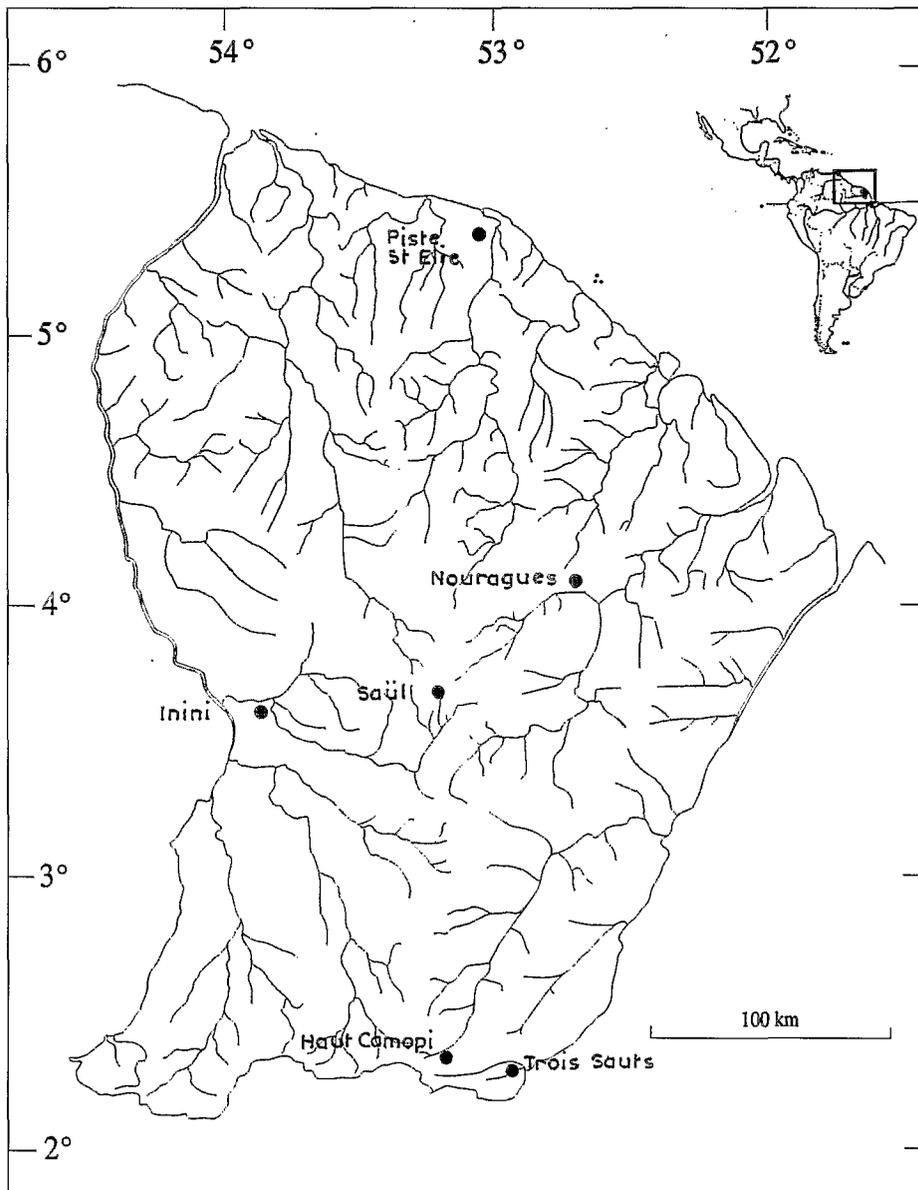
HUBBELL & FOSTER (1983), à Barro Colorado, calculent, pour un inventaire de 50 ha, une courbe de recrutement (aire/espèces) moyenne, attribuant à l'agrégativité les fortes différences entre variance observée et calculée, du nombre d'espèces par unité de surface.

Enfin, quelques auteurs, de BRÜNIG (1973) à SILDARRIAGA *et al.* (1988) par exemple, abordent l'échelle temporelle dans le cadre des successions secondaires montrant une variation du nombre d'espèces en relation avec l'âge du peuplement.

En Guyane française, nous étudions les variations de richesse et de diversité du peuplement arboré (diamètre à 1,3 m > 10 cm) à trois échelles spatiales :

- régionale, par le biais de quelques inventaires, encore trop peu nombreux pour constituer un échantillonnage des diverses situations climatiques, géologiques, pédologiques..., mais qui permettent, néanmoins, d'esquisser un premier tableau suivant un gradient nord-sud ;
- stationnelle par le biais d'un échantillonnage plus précis dans deux des stations étudiées ;
- de la parcelle dans l'une des stations où nous disposons d'inventaires de grandes dimensions (10 et 5 ha.)

NELSON *et al.* (1990), NELSON (1992) ont montré tout l'intérêt des mesures exactes de richesse et de diversité, notamment dans le contexte de la mise en évidence des refuges forestiers et des centres d'endémisme au Brésil. C'est dans le même état d'esprit que nous avons, depuis 1987, entrepris une campagne d'inventaires forestiers par transects de 20 x 500 m dans différentes stations en Guyane française.



**Figure 1**

Carte des sites inventoriés en Guyane française.

Nous voulons ici, pour ce premier exposé sur l'ensemble des données récoltées en Guyane française, insister sur la variabilité des résultats obtenus. Nous pensons que cette variabilité inter et intra-stationnelle encore très peu étudiée ailleurs est riche en informations et souhaitons avant tout faire état de ces variations et de leur mise en évidence.

Nous n'aborderons donc pas de manière exhaustive les facteurs de ces variations qui sont fort nombreux (ZOBEL, 1992), mais évoquerons celui qui relie le plus simplement les observations à différentes échelles.

## Les sites étudiés

Nous avons appliqué, dans chacune des cinq stations étudiées (Fig.1) la méthode du transect, de 20 m de large et si possible de 500 m de long, en positionnant celui-ci de sorte à minimiser les variations édaphiques. Ceci pose toutefois quelques problèmes lorsque le relief est disséqué, comme le sont les modelés en demi-orange. Les inventaires sur transects se répartissent comme suit :

HAUT CAMOPI	1,5 ha
ININI	2 ha
NOURAGUES	4,8 ha
PISTE DE ST ELIE	7 ha. (dont 6 inclus dans de plus vastes parcelles)
TROIS SAUTS	0,8 ha

L'une des stations (Piste de St Elie) a fait l'objet d'inventaires exhaustifs sur parcelles (1, 5, 10 ha) et d'un inventaire point quadrat de 4 000 m avec un pas de 20 m. La finalité des premiers est d'étudier les variations locales de composition, de richesse et de diversité du peuplement ainsi que le comportement des espèces vis-à-vis des facteurs édaphiques. Le second est un point de comparaison avec la station de Saül, étudiée par S. MORI du New-York Botanical Garden et qui se révèle être le site le plus riche de Guyane française (MORI & BOOM 1987).

## La richesse des sites étudiés

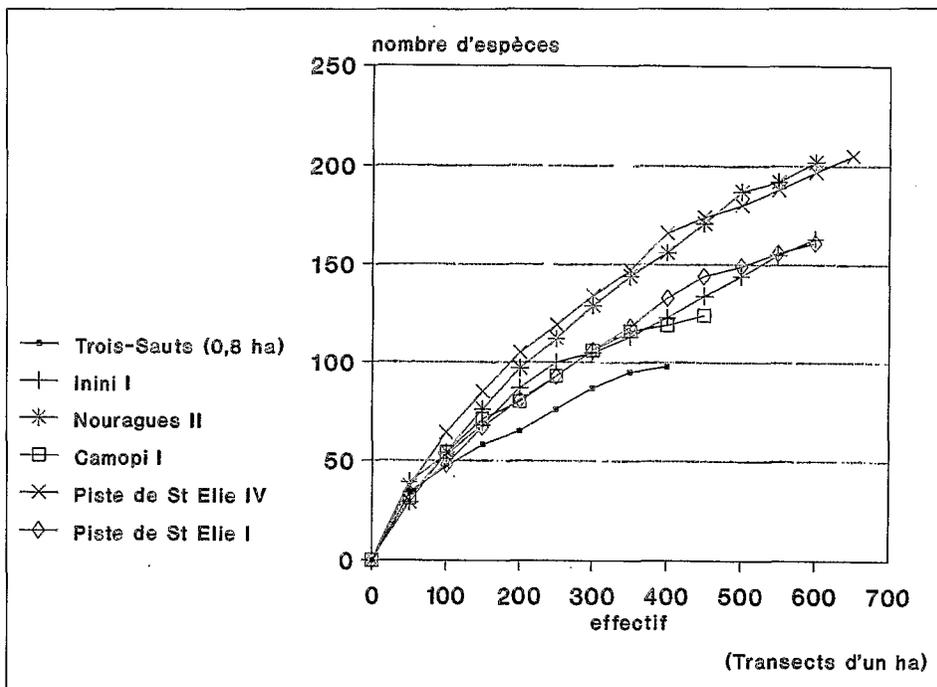
En Guyane française, les variations à l'échelle régionale sont encore mal documentées, compte tenu de la variété des substrats, d'un net mais complexe gradient climatique nord-sud (4 000 mm de pluie au nord-est et guère plus de 2 000 mm au sud), de la topographie et de la pédologie.

Les données disponibles (Fig. 2a et 2b) permettent d'envisager les grandes lignes de ces variations :

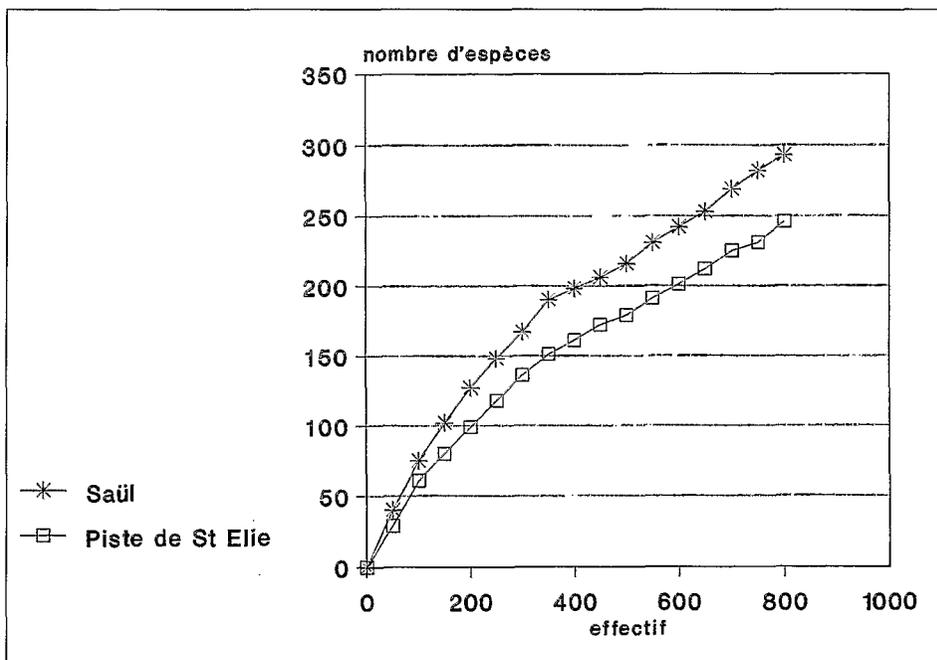
- une zone centrale (Saül) où la forêt est très riche en espèces arborescentes ;
- une zone sud relativement plus pauvre que partout ailleurs, (Haut-Camopi, Trois-Sauts) ;
- le Nord, l'Est et l'Ouest présentant une richesse moyenne (Inini, Nouragues, Piste de St Elie).

Ce type de comparaison, souvent rencontré dans la littérature présente plusieurs faiblesses :

- la méthode du transect et plus encore celle du point quadrat, par son échantillonnage sur de grandes distances, enregistrent une part de diversité (entre communautés) et, de ce fait, rendent les comparaisons délicates. Les différences entre sites pourraient n'être fonction que de la diversité des biotopes, et non de celle des communautés occupant ces biotopes. Il semble que cette restriction ne remette pas en cause le résultat de la comparaison des richesses entre Saül et Piste de St Elie ; les deux inventaires par point quadrat interceptent des situations édaphiques comparables.
- le faible nombre de mesures ne permet pas de tester la variabilité du phénomène.



**Figure 2a**  
 Comparaison des richesses stationnelles, courbes de recrutement sur transects.



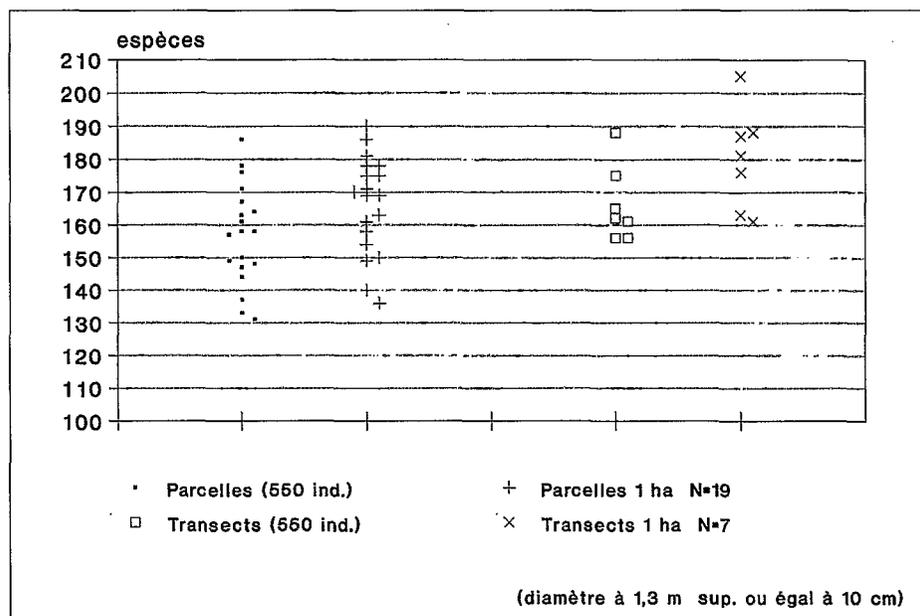
**Figure 2b**  
 Comparaison des richesses stationnelles, statistiques par point quadrat.

## Variation de la richesse du peuplement arboré à l'échelle stationnelle : l'exemple de la forêt de la Piste de St Elie

Pour cette station, nous avons, entre 1987 et 1991, inventorié 20 ha. de forêt. Les parcelles étudiées se distribuent ainsi :

- une parcelle de 10 ha. (1 000 x 100 m) ;
- une parcelle de 5 ha (500 x 100 m) ;
- deux parcelles de 1 ha (100 x 100 m) ;
- une parcelle de 2 ha (200 x 100 m).
- un transect de 1 ha (500 x 20 m) sur crête ;
- six transects de 1 ha inclus dans les parcelles.

Disposant de 19 parcelles carrées de 1 ha., il est possible d'estimer la richesse moyenne d'une parcelle de un ha ; nous ferons de même pour les 7 transects d'un ha (Fig. 3).



**Figure 3**

Variabilité de la richesse des parcelles étudiées au site piste de St Elie.

Concernant les 550 premiers individus de chaque relevé (plus grand nombre commun), la moyenne s'établit à 157 ( $\hat{A} = 14,8$ ) dans le cas des parcelles carrées, à 166 ( $\hat{A} = 11$ ) dans le cas des transects.

Pour les parcelles carrées, les valeurs minimales sont de 134 espèces pour les 550 premiers individus et de 140 pour la parcelle entière ; les valeurs maximales sont de 186 pour les 550 premiers individus et de 190 pour la parcelle entière. L'amplitude des variations est donc très importante (~ 50 espèces) et le reste dans le cas des transects. La comparaison des stations nécessite donc un nombre important de relevés, ce qui n'est réalisé qu'entre Piste de St Elie et Nouragues (respectivement 7 et 5 transects, tableau ci-dessous). Le test U de MANN et WHITNEY peut être appliqué aux deux séries de mesures de richesses pour les 450 premiers individus (plus grand nombre commun) ; il montre qu'elles ne sont pas significativement différentes ( $U = 16$ ,  $U_0 = 17,5$ ,  $P >> 0,05$ ).

ST ELIE : 136, 141, 144, 146, 146, 158, 174
NOURAGUES : 112, 142, 143, 160, 169

La question de la signification écologique de ces variations de richesse spécifique doit être abordée. HUBBEL & FOSTER (1983) insistent sur les conséquences de la distribution agrégative de la plupart des espèces, montrant qu'une fraction de parcelle forestière est toujours moins riche en espèces que ne le laissent prévoir le nombre total d'espèces et la distribution d'abondance de celles-ci pour l'ensemble de la parcelle, suivant l'hypothèse nulle d'une distribution aléatoire des individus.

Il est clair que la concordance des distributions spatiales d'un petit nombre d'espèces dominantes suffit à expliquer localement une chute importante de richesse. La comparaison des courbes de recrutement et des distributions d'abondances des parcelles 4B et 10B, respectivement la plus pauvre et la plus riche de la Piste de St. Elie, est éloquent à ce sujet (Fig. 4a et 4b).

Quatre espèces représentent plus de 28 % du peuplement de la parcelle 4B : la plus abondante d'entre elles, une Lecythydaceae, *Lecythis idatimon* Aubl., atteint 11 % du peuplement.

En 10B, au contraire, les quatre espèces les plus abondantes ne représentent que 17 % du peuplement. Celui-ci est dominé par une autre Lecythydaceae, *Eschweilera parviflora* (Aubl.) Miers, qui atteint 6,3 % du peuplement.

Cependant, les parcelles échantillons de 1 ha sont de taille parfaitement arbitraire et ne reflètent pas fidèlement les variations spatiales de richesse et de diversité. Très souvent, elles comportent plusieurs types de sol, ne sont pas de topographie uniforme et recourent fort probablement différentes phases de la mosaïque sylvigénétique. Il serait par ailleurs très intéressant d'essayer de relier les variations de richesse et de diversité aux facteurs écologiques.

Nous avons mis au point un procédé informatique (sous logiciel dBASE IV) qui permet de localiser sur une parcelle les poches de faible ou forte diversité. Celui-ci consiste à réaliser des balayages successifs de la parcelle étudiée à l'aide de fenêtres mobiles de taille croissante. Le pas des déplacements d'une fenêtre est d'un quadrat unitaire (ici 10 x 10 m). La fenêtre parcourt la parcelle d'un angle à l'angle opposé, en décrivant des lignes décalées d'un quadrat unitaire. Sa taille augmente alors d'un quadrat unitaire dans ses deux dimensions avant d'entamer un nouveau balayage.

A chaque pas de balayage, est calculé un indice de diversité. Nous utilisons, ici, l'indice de MCINTOSH (1967). D'autres indices pourraient être utilisés. Celui-ci mesure l'uniformité comme une distance entre le point échantillon et l'origine, dans l'espace n dimensionnel des espèces. La forme relative doit être utilisée pour s'affranchir de la taille de l'échantillon.

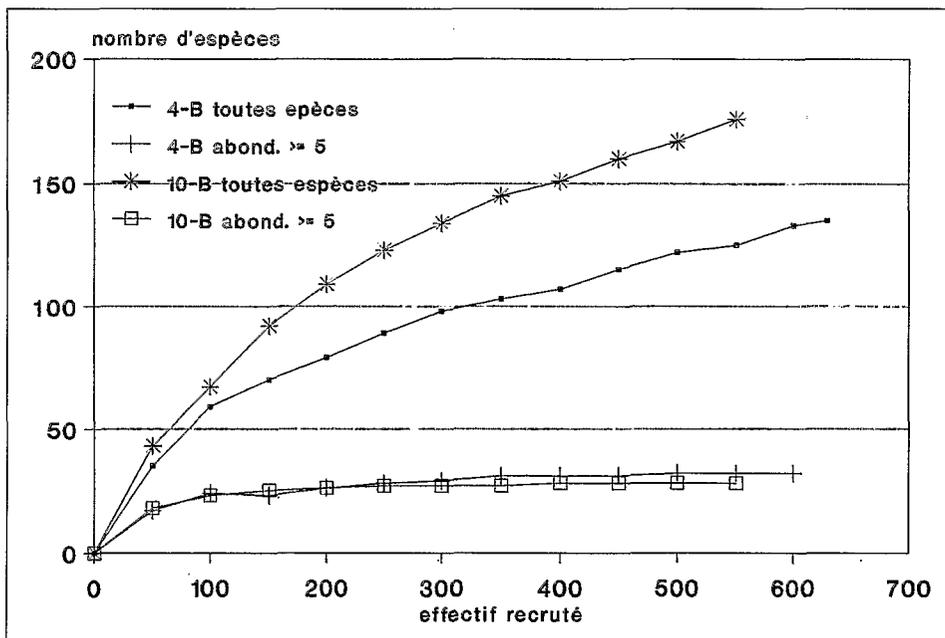
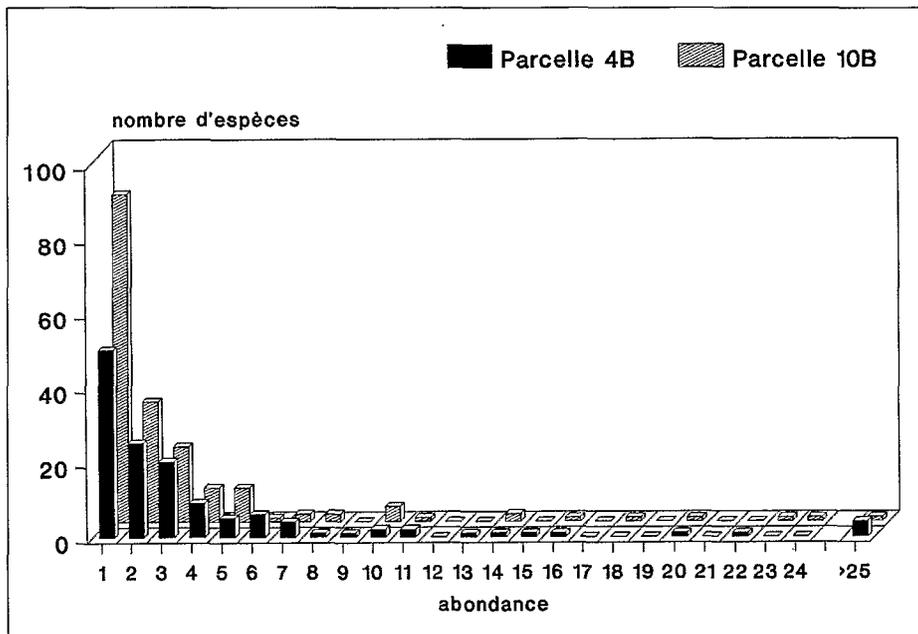


Figure 4a

Comparaison des parcelles 4B et 10B, courbes de recrutement espèces/effectif.



**Figure 4b**  
 Comparaison des parcelles 4B et 10B, distribution d'abondance des espèces.

Le calcul de la diversité se résume ainsi, d'après LEGENDRE & LEGENDRE (1984) :

$$D = D'/\max(D') = N - U/N - \sqrt{N}$$

avec

$$U = \left( \sum_{i=1}^n N_i^2 \right)^{1/2}$$

n = nombre d'espèces ; N<sub>i</sub> = abondance de l'espèce i ; N = effectif de l'échantillon = uniformité max.

A chaque pas de fenêtre, la valeur obtenue est stockée dans une matrice pour chacun des quadrats participant à la fenêtre, si et seulement si la différence entre valeur obtenue dans la fenêtre et valeur pour l'ensemble de la parcelle (D globale) est plus élevée en valeur absolue que celle entre valeur déjà enregistrée et valeur globale.

Ce processus a pour but de rechercher les situations les plus contrastées.

Les balayages successifs avec taille de fenêtre croissante produisent un lissage, dès lors que la taille de la fenêtre dépasse celle d'une « poche ». Est établie alors la moyenne des différents balayages.

L'indice D varie de 0 à 1 ; il en est de même pour la moyenne des valeurs stockées au cours du processus.

Nous avons pu obtenir la meilleure lisibilité des « poches » de faible et forte diversité par l'utilisation successive de fenêtres de 20 à 50 m. La figure 5 est une représentation du résultat du traitement d'une parcelle de 6 ha.

La mise en évidence d'une mosaïque sur la base de la répartition des zones de plus ou moins forte diversité est très nette. Cette structure spatiale était insoupçonnable à l'échelle des parcelles échantillons d'un hectare.

Par place, la diversité semble subir de véritables « effondrements ». La comparaison de l'un de ces « creux » et de l'un des « sommets » respectivement notés A et B (Fig. 5) donne une mesure plus concrète de ce que sont ces variations spatiales en termes de nombre d'espèces et de distri-

bution d'abondance cette fois (Fig.6a et 6b). Il y a une différence de 40 espèces entre les richesses de ces deux parcelles de 0,5 ha, distantes de seulement 170 m.

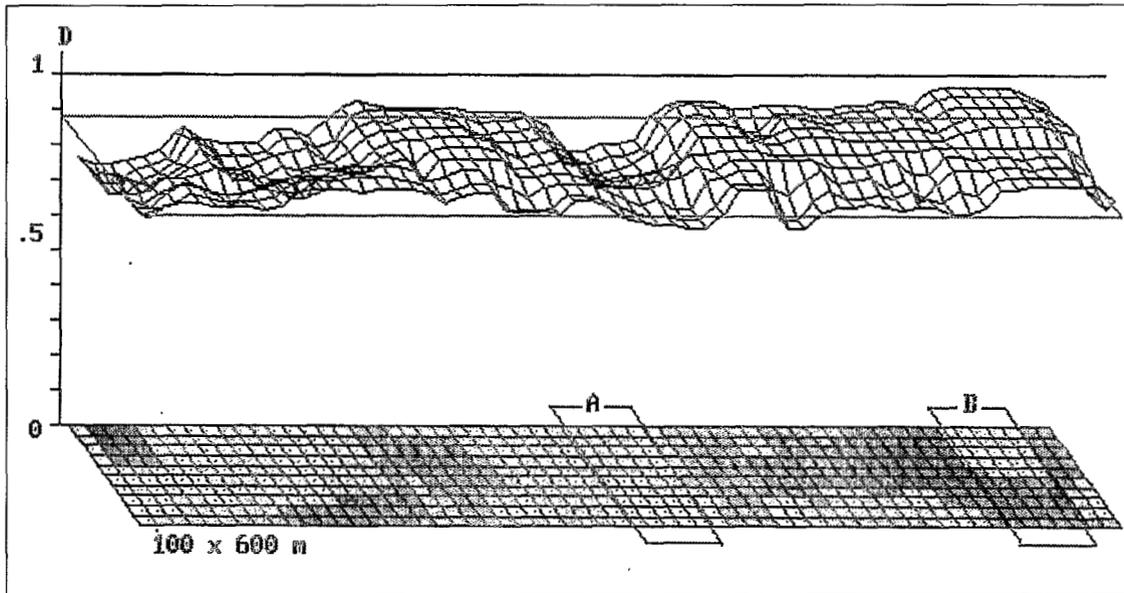


Figure 5

« Topographie » de la diversité d'une parcelle de 6 ha, station Piste de St Elie, parcelle 5-10B.

L'hypothèse nulle que nous pouvons formuler est celle de l'indépendance spatiale de la formation des agrégats d'espèces différentes ; la concordance des distributions spatiales serait aléatoire. Une hypothèse édaphique est également concevable ; la concordance des distributions spatiales serait alors prédictible. Dans les deux cas, lorsque des espèces dominantes, appelons-les « structurantes », ont des distributions qui, par place, se chevauchent, le nombre d'espèces secondaires ou « interstitielles » diminuerait fortement, simple conséquence mathématique.

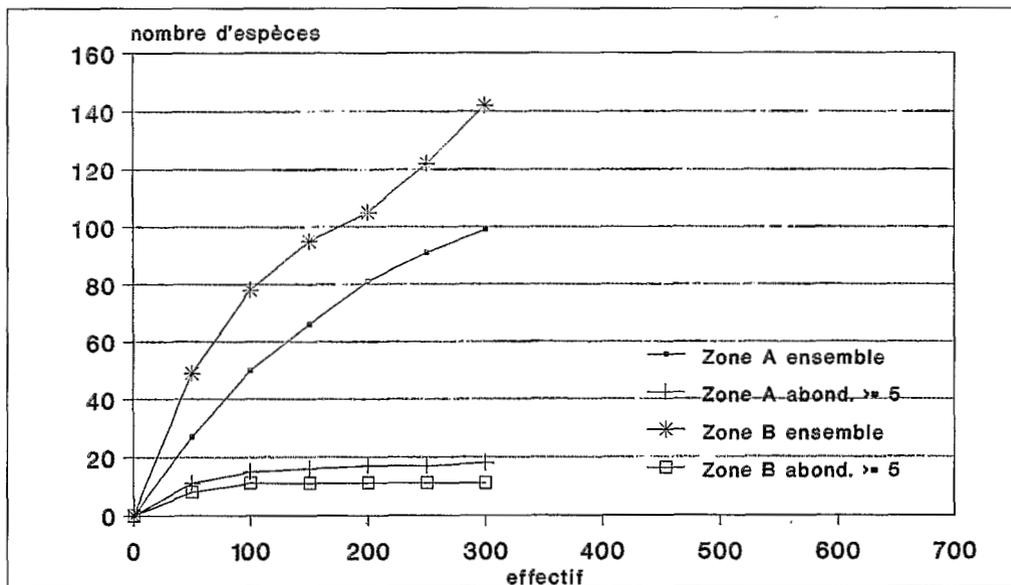


Figure 6a

Comparaison des zones de plus faible et plus forte diversité dans 5-10. Courbes de recrutements.

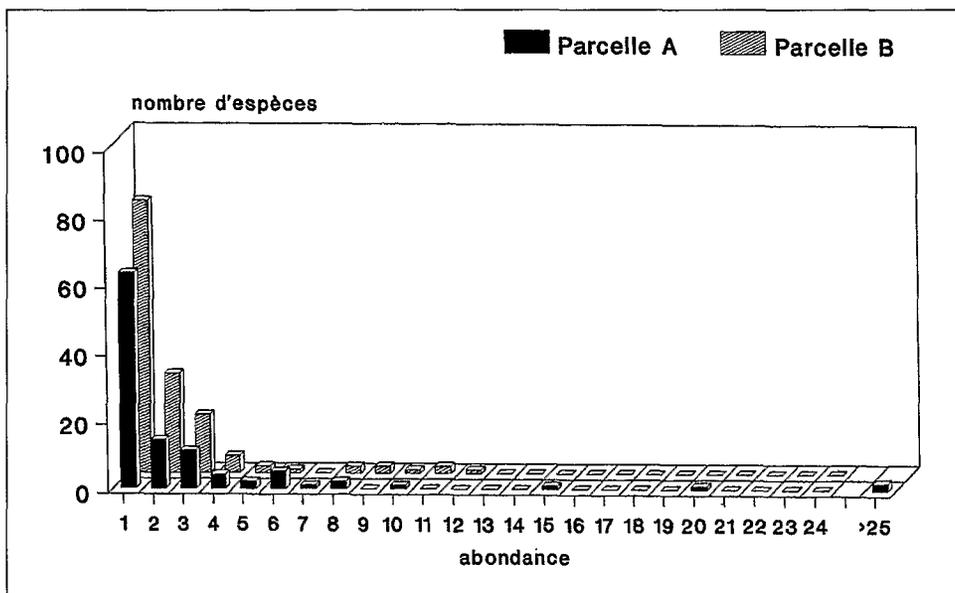


Figure 6b

Comparaison des zones de plus faible et plus forte diversité dans 5-10B. Distribution d'abondance des espèces.

Une hypothèse alternative pourrait être basée sur la capacité des « interstitielles » à s'établir, elle-même fonction des niches écologiques disponibles. Seul, le cycle sylvigénétique avec ses phases d'ouverture plus ou moins intenses ou de complète fermeture de la canopée nous semble à même de produire un nombre de niches écologiques suffisamment important (par « fractionnement » de la ressource énergie lumineuse) pour expliquer dans ce cas les variations observées. Dans le cadre de cet exposé, nous nous limiterons à l'exploration de cette dernière hypothèse.

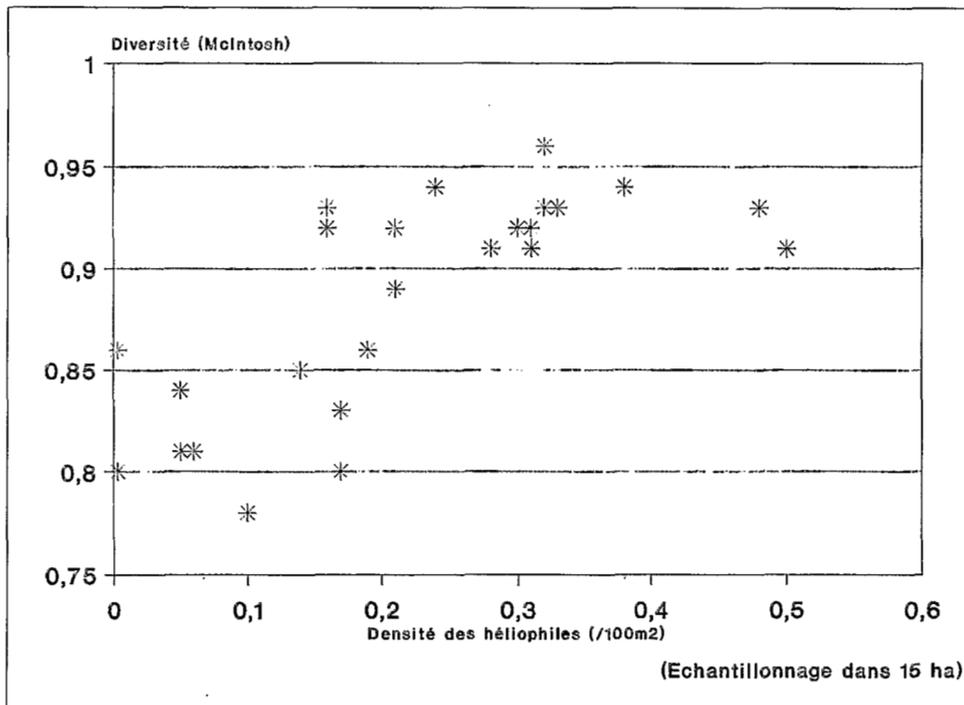
L'absence quasi totale d'espèces héliophiles dans les zones d'« effondrement » de la diversité va dans ce sens. Ont été pris en considération les espèces ou les genres présentant un caractère héliophile incontestable. Ce sont les pionnières de la banque de graine (PRÉVOST, 1981) et les arbres qui ne s'établissent qu'à la faveur d'un chablis (RIERA, 1983). Pour le premier groupe nous avons retenu : *Cecropia* spp., *Goupia glabra*, *Laetia procera*, *Miconia* spp., *Xylopia* spp. ; pour le second : *Inga* spp., *Pourouma* spp., *Jacaranda copaia*, *Sclerolobium* spp., *Sterculia* spp.

Nous avons, à l'aide de la cartographie des fluctuations de diversité, réalisé un échantillonnage par placeaux de faible superficie dans les zones apparaissant uniformes des parcelles de 5 et 10 ha. La diversité mesurée dans ces placeaux ainsi que la densité des héliophiles du groupe pris comme test apparaissent significativement linéairement corrélées ( $r = 0,72$  ; d.d.l. = 23 ;  $P < 0,001$ ). En fait, la diversité du peuplement augmente, puis semble se stabiliser lorsque la densité des héliophiles croît (Fig. 7). Une corrélation significative semble exister entre diversité du peuplement et dynamique de la sylvigénèse. Les perturbations (ici l'ouverture des chablis) seraient de nature à réduire la compétitivité des espèces dominantes : ce qui est conforme à ce que proposait PICKETT (1980) dans le cadre de la « non-equilibrium coexistence » hypothèse.

Il devient maintenant intéressant de reconsidérer les variations de richesses spécifique à l'échelle régionale. Nous avons pu, grâce aux données originales de S. MORI, calculer l'abondance des taxons qui représentent les héliophiles, dans l'inventaire de 800 arbres des Monts La Fumée.

Le tableau ci-dessous met en évidence une plus grande abondance du groupe-témoin des héliophiles à germination rapide dans l'inventaire points-quadrats de Saül que dans celui de la Piste de St Elie.

	<i>Inga</i>	<i>Pourouma</i>	<i>Jacaranda</i>	<i>Sclerolobium</i>	<i>Sterculia</i>	Total
SAÛL	35	8	0	5	1	49
ST ÉLIE	13	1	2	3	4	21



**Figure 7**  
Relation entre densité des héliophiles et diversité des arbres.

Les genres *Inga* et *Pourouma* sont particulièrement abondants à Saül. D'autres taxons héliophiles présentent les mêmes disparité d'abondance en faveur de Saül tel *Virola michelii* 16 individus pour Saül contre 2 à la Piste de St Elie, *Chimarrhis* 15/1, *Couratari* 16/3. Il n'en est pas de même pour les pionnières de la banque de graines dont les abondances sont de 10 pour Piste de St Elie et 4 pour Saül. La prise en compte de l'ensemble des taxons pionniers participant à la banque de graines du sol renverse cette tendance avec l'apparition à Saül de taxons peu ou pas représentés Piste de St Elie tels *Croton*, *Hyeronima* ou *Apeiba*.

La plus grande richesse spécifique de la forêt saülienne pourrait-elle provenir d'une dynamique sylvigénétique plus intense ?

## Conclusions

L'étude de la richesse spécifique et de la diversité des peuplements forestiers ainsi que de leurs variations demeure peu détaillée par des données de terrains suffisamment nombreuses. Elle est, cependant, à même d'éclaircir certains aspects encore peu élucidés de l'écologie forestière. Nous avons abordé ici le cas des arbres ; il est clair que d'autres types biologiques, par leur sensibilité différente aux facteurs écologiques donneraient une vision complémentaire.

Nous avons, tout en dressant un tableau de ces variations à différentes échelles spatiales, d'après des données récemment acquises en Guyane française, tenté de relier les changements observés à la dynamique forestière. A l'échelle de la parcelle, nous avons mis en évidence, par le biais des variations spatiales de la diversité une nette structuration du couvert forestier.

Une relation significative entre augmentation de la densité des héliophiles et accroissement de la diversité des arbres apparaît. Elle étaye et étend l'hypothèse formulée par DENSLow (1980) et discutée par WHITMORE (1984) reliant richesse floristique et taille des chablis ainsi que celle de PICKETT (1980) reliant exclusion compétitive et dynamique forestière. Elle peut être élargie de l'échelle de la parcelle à celle de la station ou de la région si l'on compare les données des inventaires points-quadrats de Saül et de Piste de St Elie.

Une remise en cause au moins partielle des interprétations paléoécologiques des variations de richesse spécifique en découle. En effet, une région forestière conserverait d'autant plus d'espèces - ou en accumulerait en « captant » les migrants - qu'elle aurait une dynamique sylvigénétique optimale. Pour l'instant, on ignore quel est cet optimum en termes de fréquence, dimension et distribution spatiale des chablis.

La dynamique forestière est un facteur complexe qui intègre différents facteurs physiques de l'environnement (vents, pluies, pentes...) mais aussi biotiques (hauteur des arbres, pathogènes...). Nous avons tenté une approche de cette dynamique par le biais des espèces caractérisant les phases d'ouverture de la voûte forestière. Il est souhaitable d'affiner la prise en compte du caractère héliophile notamment pour élargir le groupe de taxons pris comme témoin.

Il importe, également, de faire le parallèle entre dynamique sylvigénétique et pratiques sylvicoles par trouées artificielles. Leur impact sur la richesse et la diversité des peuplements mériterait d'être étudié. L'un des effets recherché par les sylviculteurs, à savoir un accroissement des densités d'espèces commerciales et son corollaire, une diminution locale de la diversité, semble au vu des résultats présentés ici, contradictoire.

**Remerciements** : Nous remercions vivement notre collègue Scott MORI du New-York Botanical Garden de nous avoir communiqué certaines données originales relatives à l'inventaire des arbres qu'il a mené à Saül. Tous nos remerciements également à nos collègues taxonomistes œuvrant dans le cadre de « Flora of the Guianas » et de « Flora Neotropica » pour leur aide précieuse.



## BIBLIOGRAPHIE

- BRÜNING E. F. - 1973 - Species richness and stand diversity in relation to site and succession of forests in Sarawak and Brunei (Borneo). *Amazoniana*, 3 : 293-320.
- COTTAM G. & CURTIS J. T. - 1956 - The use of distance measurements in phytosociological sampling. *Ecology*, 37 : 451 - 460.
- DENSLAW J. S. - 1980 - Patterns of species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia*, 46 : 18-21.
- GENTRY A. H. - 1982a - Phytogeographic patterns as evidence for a Choco refuge, in PRANCE G.T., Biological diversification in the tropics. Columbia University Press, N.Y. : 112-220.
- GENTRY A. H. - 1982b - Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.*, 15 : 1-84.
- GENTRY A. H. - 1988 - Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. In *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 75 : 1-34.
- GRANVILLE J.J. - 1982 - Rain forest and xeric flora refuges in French Guiana. In PRANCE G.T. (ed). Biological Diversification in the Tropics, Columbia Press Univ. N.Y. : 159-181.
- HALL J.B. & SWAINSON M.D. - 1976 - Classification and ecology of closed-canopy forest in Ghana. *Journal of Ecology*, 64 : 913-951.
- HEANEY A. & PROCTOR J. - 1990 - Preliminary on forest structure and floristics on Volcan Barva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 6 : 307-320.
- HUBBELL S.P. & FOSTER R.B. - 1983 - Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. In SUTTON S.L. Tropical Rain Forest: Ecology and Management, Blackwell Scientific Publications, London, 25-41.
- LEGENDRE L., LEGENDRE P. - 1984 - Ecologie numérique : tome 2, la structure des données écologiques. Masson, P.U.Q. 335 p.
- MCINTOSH P.P. - 1967 - An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology*, 48 : 392-404.
- MORI S.A. & BOOM B.M. - 1987 - Chapter II ; The forest. In MORI S.A. & Collaborators, The Lecythidaceae of a lowland neotropical forest: La fumée Mountain, French Guiana. *Mem. N.Y. Bot. Gard.*, 44 : 9-29.
- NELSON B. W., FERREIRA C.A.C., DA SILVA M.F., KAWASAKI M.L. - 1990 - Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* 345, n 6277 : 714-716.
- NELSON B. W. - 1992 - Floristic diversity anomalies and quaternary climates of the Brazilian Amazon. International Symposium on the Quaternary of Amazônia, Manaus.
- PICKETT S. T. A. - 1980 - Non-equilibrium coexistence of plants. *Bull. Torrey Bot. Club*, 107 : 238-248.
- PRANCE G.T. - 1982 - Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In G.T. PRANCE (ed.). Biological Diversification in the Tropics, Columbia Univ. N.Y. : 137-158.
- PRÉVOST M-F. - 1981 - Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire en Guyane. *Turrialba*, 31 n 2 : 121-127.
- RIERA B. - 1983 - Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise. Thèse, université Paul Sabatier, Toulouse, 163 p.
- SALDARRIAGA J. G., WEST D. C., THARP M.L., UHL C - 1988 - Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology*, 76 : 938-958.
- WHITMORE T.C. - 1984 - Gap size and species richness in tropical rain forests. *Biotropica*, 16 (3) : 239.
- ZOBEL M. - 1992 - Plant species coexistence - the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos*, 65 : 314-320.



# CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DES CHANGEMENTS RÉCENTS DE LA VÉGÉTATION DANS LA RÉGION DE LA FORÊT OMBROPHILE DENSE À SANTA CATARINA, BRÉSIL

M. H. de QUIEROZ

Horto Botânico - Universidade Federal de Santa Catarina, C.P.476, 88040-900 Florianópolis, SC, Brésil.  
Laboratoire de recherches en Sciences forestières, ENGREF, 14, rue Girardet, 54000 Nancy, France

**Résumé :** Jusqu'au XVIII<sup>e</sup> siècle la forêt atlantique brésilienne couvrait pratiquement toute la bande littorale de l'État de Santa Catarina. Actuellement on rencontre des reliques de cette forêt localisées en majeure partie sur le haut des versants. Les cultures et le pâturage occupent les vallées et les versants. Suite à l'abandon périodique des activités agricoles, la végétation des pentes se présente sous forme d'une mosaïque composée de différents stades de succession secondaire. Les éléments floristiques qui composent ces formations proviennent d'écotopes bien distincts tels que les dunes, les crêtes à sol superficiel, les trouées forestières, les roches et les recrûs avec des espèces introduites. Il en résulte des associations végétales très récentes, dominées par un petit nombre d'espèces par stade successional. La dynamique assez rapide de la succession sur les sols les moins lessivés, la disponibilité encore élevée en semenciers, la persistance d'une faune variée pour la dispersion ainsi que la mise en place d'une politique de conservation et de gestion basée sur le maintien de la biodiversité et de la structure de la forêt climacique devraient pouvoir assurer la restauration au moins partielle de la forêt dans l'État de Santa Catarina.

**Mots-clés :** Phytosociologie, forêt atlantique, action anthropique, formations secondaires, espèces dominantes, succession, migration.

**Abstract:** The atlantic rain forest covered until the XVIII<sup>th</sup> century almost all the littoral zone of the Brazilian state of Santa Catarina. Nowadays only relictual occurrence of the forest can be found on the upper slopes of mountains. The valleys and slopes are now taken by agriculture and pasturage. By periodical abandonment of agricultural activities different secondary successional stages cover the slopes as mosaics. The source of the floristic elements which compose those formations are very different ecotopes like dunes, mountain summits, gaps, rocks and outland. As a result we observe very recent associations dominated by a small number of species in each successional stage. A parcial recuperation of the forest should be ensured by the fast successional dynamics which occurs on less lixiviated soils, by the availability of sufficient seed-trees and dispersers and by a conservation and management policy based on the maintenance of the climaxic forest structure and biodiversity.

**Keywords:** Phytosociology, Atlantic Forest, Anthropic Action, Secondary Succession, Dominant Species, Succession, Migration.



## Introduction

L'action anthropique constitue un facteur très fort de dégradation de la végétation.

Le déboisement d'une aire forestière en déclivité pour la mise en culture en région tropicale à pluviosité élevée mène à une perte rapide de fertilité et à une forte érosion du sol qui en cas d'abandon sera colonisé par des espèces pionnières adaptées aux nouvelles conditions édaphiques. Les espèces appartenant aux climax climatiques ne pourront s'installer normalement qu'une fois rétablies les conditions microclimatiques et édaphiques minimales pour leur développement.

L'aire étudiée se situe sur une bande du littoral atlantique de l'Etat de Santa Catarina (Brésil) s'étendant entre les latitudes 26° 50' et 27° 50' S et les longitudes 48° 22' et 49° 15' W (fig. 3). La région présente un relief très accidenté et un climat décrit par SCHNELL (1987) comme allant de subtropical à tempéré. Les saisons sont bien marquées avec un été chaud (isothermes autour de 23 °C) et un hiver court mais présentant quelques gelées vers l'intérieur des terres (isothermes autour de 14 °C). La pluviosité est élevée (autour de 1 300 mm par an) et bien distribuée dans toute l'année (NIMER & OLIVEIRA, 1990).

Ces conditions ont permis le développement d'une forêt exubérante, à quatre strates, riche en épiphytes, classée par VELOSO *et al.* (1991) comme forêt ombrophile dense. Sur la côte on trouve une végétation psammophile le long des plages avec quelques systèmes dunaires suivies d'une végétation progressivement plus haute et plus mésophile nommée *restinga* qui fait le relais avec la forêt. L'ensemble de ces formations couvraient d'après LEITE & KLEIN (1990) environ 27 200 km<sup>2</sup> dans le territoire de l'Etat jusqu'au XVIII<sup>e</sup> siècle et se trouvent actuellement réduites à moins de 10 % de l'aire originelle.

Hormis les nombreuses références trouvées dans les œuvres des grandes naturalistes du siècle dernier, ce n'est qu'avec la publication, encore incomplète, de la Flora Ilustrada de Santa Catarina (REITZ, 1965 à 1989) que l'on dispose de descriptions de la végétation de cet Etat. Les premières études de la végétation et de quelques aspects phytosociologiques et dynamiques ont été menées par VELOSO & KLEIN (1957, 1959), par REITZ (1961) et KLEIN (1979/1980). Ces études sont centrées sur les formations climaciques de la vallée de l'Itajaí enrichies d'observations sur la succession végétale et sur la végétation de la zone maritime. Actuellement, plusieurs travaux, se rattachant à différents domaines des sciences naturelles et sociales, visent la conservation et la valorisation de la forêt climacique et la récupération des formations secondaires.

Dans cette communication nous nous proposons de mettre en évidence les groupements végétaux récents installés sur les pentes ainsi que les principales modalités de dynamique linéaire observées et, pour quelques espèces, de montrer leurs stations d'origine et d'analyser les voies de migration possibles qui ont conduit à la constitution de ces nouveaux groupements végétaux temporaires.

## L'occupation du territoire et la réduction de la surface forestière

C'est à l'époque des grandes expéditions maritimes, à partir du XVIII<sup>e</sup> siècle, que commence l'exploitation de la forêt. Elle subit d'abord des coupes sélectives pour la réparation des bateaux; ensuite, progressivement, le déboisement s'accroît avec l'installation des villages et des activités agricoles, l'utilisation de bois de construction et de bois de feu...

Cette exploitation évolue du littoral vers l'intérieur le long des vallées au fur et à mesure que les colons de différentes nationalités s'installent. Du XVIII<sup>e</sup> au XVIII<sup>e</sup> siècle, les Portugais se fixent le long de la côte; à partir de la moitié du XIX<sup>e</sup> siècle arrivent des immigrants allemands et italiens qui avaient reçu des lots de terre situés vers l'intérieur, le long des vallées (PIAZZA, 1986). Mais c'est plus récemment, à partir des années 40, que le déboisement s'intensifie en raison de facteurs variés comme les épidémies de paludisme qui provoquent la coupe rase de vastes aires de forêt autour des grandes villes et des stations hydrominérales, la valorisation du bois d'œuvre, la demande croissante de bois de feu pour des nombreuses industries qui s'installent dans quelques régions, ainsi que l'expansion de la surface agricole suite à la demande croissante des villes (fig. 1).

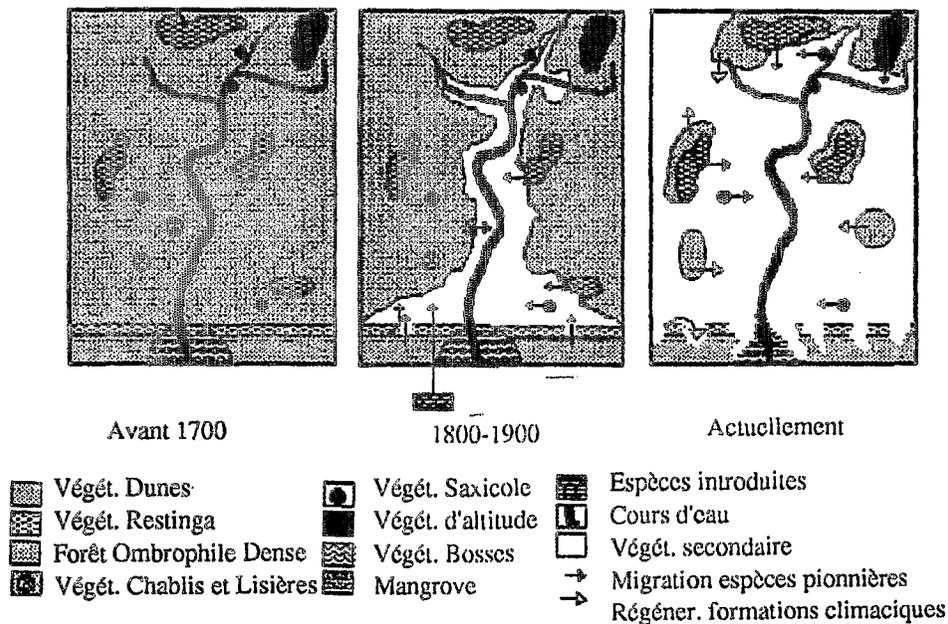


Figure 1

Origines et voies de migration des espèces dominantes des différents stades successionnelles sur territoire originellement recouvert par la forêt ombrophile dense dans l'état de Santa Catarina, Brésil.

Compte tenu du relief très accidenté, et du modèle foncier où dominant les petites propriétés (< 50 ha), l'agriculture et le pâturage se sont développés aussi sur les versants et les replats. Pour faire face à la rapide perte de fertilité et à l'érosion des sols, une pratique agricole d'héritage indigène, inspirée sur le nomadisme pratiqué par les Indiens, a été mise au point. Elle a comme principe une constante rotation des occupations du sol entre les cultures et la reprise de la végétation naturelle (Fig. 2). La forêt climacique a donc reculé, subsistant en haut de versant. Elle a fait place à des formations forestières secondaires dégradées ou des cultures qui, abandonnées, sont à l'origine de formations herbacées, arbustives et arborescentes constituant différents stades des successions secondaires naturelles. Souvent la forêt originelle a aussi donné lieu à des reboisements à *Pinus* et *Eucalyptus* à croissance rapide. Le paysage résultant de ces multiples actions est ainsi une mosaïque complexe de groupements végétaux constitués de différents cortèges floristiques de différentes origines. Ce complexe dynamique permet l'échange effectif de diaspores entre les différents stades de la série, optimisant ainsi l'établissement des différentes associations qui caractérisent la dynamique de la série. Le modèle schématisé représentatif d'une petite propriété (Fig. 2) illustre cette situation. Ce modèle diffère beaucoup de celui d'autres régions du territoire brésilien où la grande propriété tournée vers la monoculture domine, et mène à la disparition presque totale des forêts et à l'appauvrissement des cortèges floristiques secondaires.

## Méthodes

La méthodologie suivie est celle utilisée pour les études phytoécologiques (RAMEAU, 1987/1988) avec quelques adaptations aux conditions locales. Un plan d'échantillonnage a été élaboré sur une région représentative du domaine de la forêt atlantique à Santa Catarina, comprise entre la vallée de l'Itajaí jusqu'à l'Enseada do Brito y compris l'île de Santa Catarina (fig. 3). Les études, réalisées de 1989 à 1993, se sont centrées sur la végétation secondaire des versants proches du littoral et vers l'intérieur des terres jusqu'à des altitudes d'environ 400 m et sur quelques groupements de dune, de

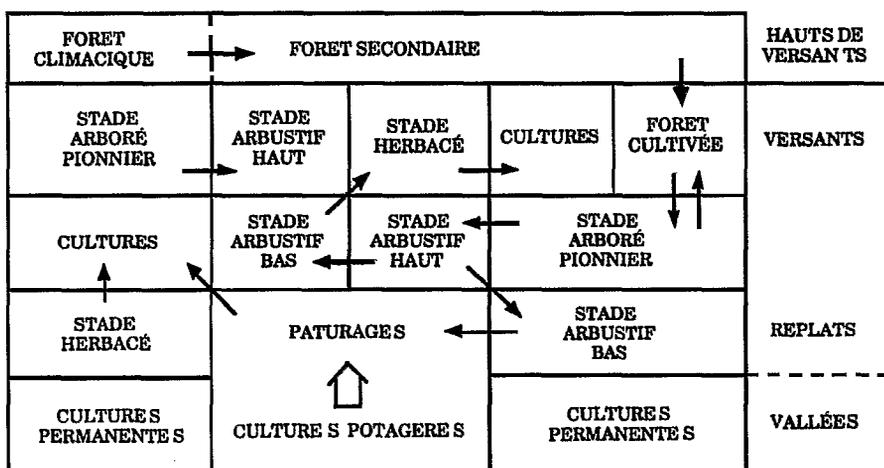


Figure 2

Schéma de mosaïque sur petite propriété à Santa Catarina, Brésil. Disponibilité de diaspores des séries successionales.

*restinga* (végétation progressivement plus structurée et plus mésophile, faisant la transition entre les dunes et la forêt ombrophile dense) et sur des crêtes. Sept répétitions de placettes représentatives des différentes combinaisons floristiques, au minimum, ont été retenues pour la mise en place des relevés floristiques de la plupart des formations. Les relevés ont été réalisés sur des formations homogènes et sur une surface toujours supérieure aux aires minimales déterminées d'avance pour chaque stade successional.

Les données phytocéologiques ont fait l'objet d'analyses factorielles des correspondances développées au Laboratoire « Ecosystèmes forestiers et dynamique des paysages » de l'ENGREF Nancy pour la mise en évidence des associations végétales qui caractérisent les stades herbacés, arbustifs et les premiers stades arborés de la région étudiée, de leur déterminisme écologique et de leurs liens dynamiques.



Figure 3

Distribution régionale de la végétation à Santa Catarina, Brésil.

Les modalités et les voies de migration ont été établies pour les espèces plus représentatives des différentes formations étudiées (espèces à plus fort recouvrement) à partir de la détermination de ces probables aires d'origine (occurrence dans des écotones naturels) et par l'interprétation de ces mécanismes de dispersion (types de fruits).

## Résultats et discussion

L'aspect chorologique ainsi que la capacité adaptative de chaque espèce semblent jouer un rôle prépondérant dans la composition des différents cortèges floristiques. L'origine probable et les stratégies de dispersion des espèces dominantes et de quelques espèces compagnes sont analysées pour chaque association.

### Formations herbacées

L'étude phytoécologique des formations herbacées a mis en évidence l'installation sur des aires récemment abandonnées par l'agriculture et le pâturage, les ravins ou ayant subi l'action du feu, de deux associations pionnières : l'*Andropogo-Melinietum minutiflorae*, le *Pteridietum aquilini* et de deux groupements dominés par les fougères *Gleichenia pectinata* ou *Dicranopteris flexuosa*.

#### *Andropogo-Melinietum minutiflorae*

La Graminée *Melinis minutiflora* forme souvent des tapis très denses d'environ un mètre de hauteur; elle a été probablement introduite par des éleveurs au début de ce siècle. Elle a pris rapidement la place des Graminées pionnières autochtones comme *Andropogon bicornis* et *Andropogon leucostachyus*, retenues comme espèces caractéristiques, et qui dominaient encore partiellement cette association, du moins dans la vallée de l'Itajaí dans les années 70 selon KLEIN (1979/1980). Actuellement des groupements à *Andropogon* sont restreints à des sites peu étendus et isolés. *Melinis* est nettement favorisée par le feu, pratique encore très utilisée par les éleveurs en fin d'hiver pour accélérer la repousse.

L'origine des nombreuses autres espèces qui l'accompagnent est difficile à établir. On suppose comme pour les espèces secondaires du domaine forestier, (SCHNELL, 1970), que leur habitat naturel « se trouve dans des régions plus ou moins arides, où elles ont pu se maintenir dans des groupements ouverts ». Un de ces habitats peut vraisemblablement être la *restinga* et les dunes. Ainsi des espèces comme *Panicum sabulorum*, *Paspalum arenarium*, *Desmodium adscendens*, *Diodia radula*, *Epidendrum fulgens*, *Smilax campestris*, *Stylosanthes viscosa*, présentes dans les *Melinietum* proches du littoral font aussi partie de la végétation psammophile encore assez préservée sur les dunes et la *restinga*. Des espèces comme *Andropogon bicornis*, *Vernonia chamissonis* et *Epidendrum fulgens* poussent directement sur les roches soumises à une exposition directe au soleil; elles auraient pu s'y maintenir en refuge. La plupart de ces espèces présente une dispersion anémochore; quelques espèces offrent des stratégies d'endo- et épizoochorie. Ces stratégies sont depuis longtemps reconnues comme très efficaces chez les espèces des formations ouvertes (RIDLEY, 1930 ; SCHNELL, 1970/1971 ; PIJL, 1972). Ces espèces ont ainsi pu migrer de la côte et des rochers vers l'intérieur et élargir leurs aires d'occurrence, favorisées par les défrichements progressifs (Fig. 4.1).

#### *Pteridietum aquilini*

*Pteridium aquilinum*, fougère cosmopolite, constitue dans notre région une pionnière très agressive et est très fréquente, surtout dans les vallées. Elle peut atteindre un à deux mètres de hauteur et est nettement favorisée par des sols profonds, peu compactés, de texture argileuse. Ses rhizomes possèdent une forte résistance au froid, aux pratiques agricoles et au feu. Une fois présente, elle s'installe rapidement après l'abandon des activités agricoles et forme souvent de vastes peuplements presque purs. Mais elle peut aussi se trouver en faible densité sur des sols assez superficiels, comme des lithosols pour peu qu'il existe un horizon humifère, même minima (trouvée sur certaines crêtes en position

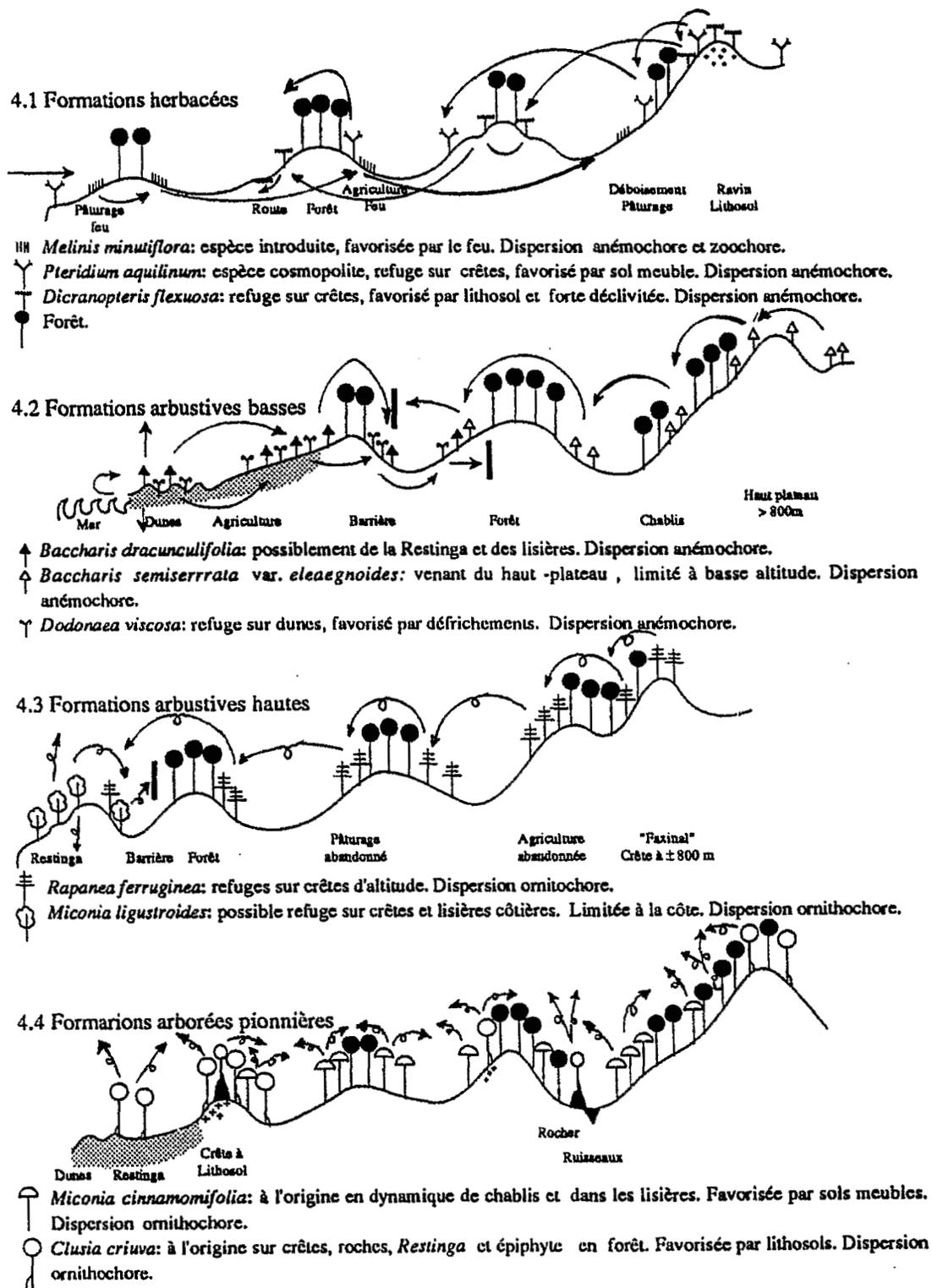


Figure 4

Origine et voies de migration des espèces dominantes des différents stades successionnels sur territoire originellement recouvert par la forêt ombrophile dense à Santa Catarina, Brésil.

d'écotones naturels) ou encore sur les sables fins de la *restinga*, parmi les formations psammophiles. L'extension de cette espèce se fait probablement à partir des bosses à lithosol situées vers l'intérieur ou de la *restinga* sur la côte (Fig. 4.1). La dispersion à grande distance est assurée par l'anémochorie des spores, et à courte distance, de proche en proche, par la croissance des rhizomes.

### **Groupements à *Gleichenia***

*Gleichenia pectinata* et *Dicranopteris flexuosa* constituent des groupements très denses et presque purs sous forme de tâches au sein de la végétation secondaire, le long des pentes à forte déclivité, et sur les ravins, le long des routes. Leurs rhizomes superficiels permettent leur fixation sur des lithosols très superficiels trouvés sur les crêtes (écotones naturels), sur des sols très compactés et aussi sur des déclivités très fortes, où d'autres espèces ne peuvent pas s'installer. Souvent les groupements à *Gleichenia pectinata*, qui se distinguent dans les mosaïques paysagères par leur coloration vert-clair, constituent le témoin d'anciens chemins abandonnés. Actuellement, ces formations sont très répandues dans toute l'aire étudiée, mais couvrent une faible surface. Ces groupements ont probablement conquis ces nouveaux espaces par la dispersion anémochore des spores à partir des crêtes et des ravins naturels à lithosols très superficiels sur les chaînes de montagnes et ont progressé le long des routes, des ravins naturels, ou des glissements provoqués par l'activité anthropique. Les groupements à *Gleichenia* imposent normalement un blocage très important sur la succession, pouvant se maintenir par des dizaines d'années comme témoin d'un glissement ou d'une activité anthropique au sein d'une formation forestière (Fig. 4.1). Placés au milieu de formations arborées, ils sont progressivement supprimés par l'ombragement.

### **Formations arbustives et basses**

Les groupements arbustifs bas plus caractéristiques de la région étudiée sont représentés par deux associations d'arbrisseaux : le *Noticastrum-Dodonaetum viscosae* sur les dunes et le *Tibouchino-Dodonaetum viscosae* sur sol non dunaire et par des groupements à *Baccharis dracunculifolia*. Ces groupements qui atteignent une hauteur d'environ 1 à 3 mètres s'installent à partir des groupements herbacés ; ils reçoivent la dénomination indigène de « *capoeirinha* ».

### ***Noticastrum-Dodonaetum viscosae* et *Tibouchino-Dodonaetum viscosae***

*Dodonaea viscosa* est une espèce pantropicale qui appartient localement au cortège floristique des dunes mobiles. Sous forme de petits peuplements sur les versants très protégés des dunes, cette espèce supporte assez bien l'enfouissement des parties ligneuses, présentant ainsi, parfois, un port faussement herbacé. Elle y est accompagnée d'un cortège d'espèces psammophiles et présente *Noticastrum* sp en tant qu'espèce caractéristique. Actuellement l'espèce se retrouve souvent dominante dans les formations arbustives basses de la région étudiée (sauf dans la vallée de l'Itajaí où elle demeure limitée à la région plus proche du littoral). Dans les conditions naturelles elle participe difficilement à la *restinga* qui, par sa densité et sa hauteur restreint beaucoup la dispersion de ses graines. En fait, les fruits très abondants qui se rattachent, suivant la classification proposée par SCHNELL, (1970), aux planeurs lourds, sont plutôt adaptés à la flottaison (TROCHAIN, 1940) et au glissement sous l'action du vent ou de la déclivité sur les substrats dénudés. À la suite du défrichement progressif du littoral vers l'intérieur, l'espèce, à croissance très rapide, a envahi les terrains labourés, les bords des routes, les pâturages, etc. (Fig. 4.2). *Tibouchina urvilleana* est l'espèce caractéristique de l'association. Les espèces compagnes proviennent autant de groupements psammophiles comme *Eupatorium casarettoi* ou terricoles comme *Baccharis microdonta* d'origine côtière, que de formations des hauts plateaux comme *Baccharis semiserrata* var. *eleagnoides*. La plupart des espèces sont anémochores.

### **Groupements à *Baccharis***

Les groupements à *Baccharis* se caractérisent par la dominance soit de *Baccharis dracunculifolia* soit de *Baccharis semiserrata* var. *eleagnoides*. Comme espèces compagnes on observe *Eupatorium casarettoi*, *Baccharis microdonta*, *Tibouchina urvilleana* et *Dodonaea viscosa*. Ces grou-

pements se trouvent dans toute la région étudiée, mais deviennent plus fréquents vers l'intérieur où domine souvent l'espèce *Baccharis semiserrata* var. *eleagnoides*, surtout dans une grande partie de la vallée de l'Itajaí, comme l'avait déjà observé KLEIN (1980) et de la vallée du Tijucas. La compétitivité très accentuée de *D. viscosa* semble mener à la restriction des groupements à *Baccharis* aux aires dont l'accès est difficile aux planeurs lourds, du fait de l'existence de barrières végétales. Par contre, les akènes des Astéracées, caractérisés par SCHNELL (1971) comme planeurs légers, sont normalement très nombreux et peuvent voyager sur des distances assez longues au-dessus de ces barrières pour tomber par exemple dans une clairière, en profitant des courants d'air (SCHUPP *et al.*, 1989). Quelques espèces peuvent donc appartenir au cortège forestier originel participant de la dynamique des trouées, des lisières, de la végétation arbustive de certaines crêtes et encore provenir de groupements végétaux d'altitude (Fig. 4.2). Le cortège floristique est assez similaire à celui présenté par le *Dodonaetum* ; y prédominent aussi les espèces anémochores.

### **Formations arbustives hautes**

Les formations arbustives basses font place normalement à un deuxième stade arbustif constitué par des arbustes d'environ 5 à 8 m de hauteur. Connues localement par «*capoeira*», ces formations sont représentées par deux associations principales : le *Leandro-Rapanietum ferrugineae* et le *Guapiro-Miconietum ligustroides*.

#### ***Leandro-Rapanietum ferrugineae***

Le *Rapanietum*, très caractéristique de la vallée de l'Itajaí, est dominé par *Rapanea ferruginea*, lequel, malgré sa fréquence souvent élevée, présente un recouvrement souvent assez faible du fait de son houppier peu dense. *Leandra australis*, espèce très fréquente dans la strate arbustive basse, se présente comme espèce caractéristique de l'association. D'après KLEIN (1980), *Rapanea ferruginea* était, dans la vallée de l'Itajaí, l'espèce dominante jusqu'aux années 70. L'abandon progressif des activités agricoles dans la région a réduit sensiblement la fréquence de ces groupements qui ont progressivement évolué vers des formations arborées. Le *Rapanietum* est moins bien représenté dans les autres vallées étudiées, où souvent les groupements à *Baccharis* évoluent directement vers le stade arboré, avec une présence faible de *Rapanea ferruginea*. L'espèce présente une dispersion endozoochore (ses très nombreuses drupes exercent une forte attraction sur les oiseaux qui avec les chauves-souris sont, en effet, à partir de ce stade des agents très importants de la dispersion des diaspores). L'espèce appartient originellement aux formations arbustives des crêtes décrites par KLEIN (1980) comme un climax édaphique où elle peut être retrouvée présentant un port bas, mais à fructification intense. Par l'ornithochorie, elle aurait pu s'installer dans les grands chablis naturels et ainsi participer à la dynamique de la forêt. Elle aurait pu participer aussi aux lisières naturelles, et puis gagner des espaces laissés libres par les déboisements intensifs. (Fig. 4.3)

#### ***Guapiro-Miconietum ligustroides***

Le long de la côte, limitée aux versants sous influence directe de la mer, une autre espèce s'impose : *Miconia ligustroides*. Arbuste à couverture assez dense, il est accompagné dans la même strate par des espèces comme *Guapira opposita* (espèce caractéristique de l'association), *Rapanea ferruginea*, *Ilex theezans*, *Ilex dumosa* et *Erythroxylum argentinum*. Son origine exacte n'a pas pu être définie compte tenu de la forte réduction des aires non perturbées littorales, mais il est possible que cette espèce ait appartenu aux cortèges pionniers des chablis côtiers, ou aux climax édaphiques situés près de la mer. *Ilex theezans* et *Ilex dumosa* appartiennent autant au cortège floristique de la *restinga* (REITZ, 1961) qu'à celui des crêtes à l'intérieur (KLEIN, 1980). *Guapira opposita* et *Erythroxylum argentinum* appartiennent aussi au cortège floristique de la *restinga* pouvant, pour le premier, participer à la strate des nanophanérophytes de la forêt climacique et le deuxième s'installer sur les roches exposées au soleil au sein de la forêt. *Miconia ligustroides* porte annuellement un grand nombre de petites baies très appréciées par les oiseaux. Les autres espèces mentionnées sont aussi ornithochores, ce qui montre l'importance qu'acquiert progressivement la faune dans la dynamique de cette série (Fig. 4.3).

### Formations arborées

Les groupements arbustifs hauts évoluent vers deux formations arborées plus élevées : le *Miconietum cinnamomifoliae* et le *Pero-Clusietum criuvae*. Ces formations reçoivent la dénomination locale de « *capoeirão* », d'après KLEIN (1980), et constituent le premier stade arboré de la forêt ombrophile dense.

#### *Miconietum cinnamomifoliae*

*Miconia cinnamomifolia* présente un tronc droit et un houppier très caractéristique en forme de parasol à feuillage dense. De croissance rapide, il atteint 10 à 15 m de hauteur et domine souvent fortement le cortège floristique qui l'accompagne. Il est nettement favorisé par des sols meubles, profonds, à bonne disponibilité hydrique; il produit annuellement un grand nombre de petites baies très appréciées des oiseaux. Son comportement s'apparente à celui des espèces qui participent à la dynamique des grandes trouées, ou des lisières, le long des rivières où des chablis sont produits périodiquement par les crues. *Miconia cinnamomifolia* est accompagné de plusieurs espèces arborées comme *Piptocarpha angustifolia*, *Vernonia discolor*, *Piptocarpha tomentosa*, *Jacaranda micrantha*, *Cupania vernalis*, *Pera glabrata*, *Cecropia glaziovii*. *Piptocarpha angustifolia* et *Vernonia discolor* appartiennent au cortège floristique de la forêt d'*Araucaria* qui s'étend sur les hauts plateaux situés à l'ouest de la chaîne atlantique. Anémochores, elles se mêlent aux espèces de la forêt atlantique à une altitude d'environ 400 m (KLEIN, 1980) où, favorisées par l'extension des aires défrichées, elles prennent la place de *Miconia cinnamomifolia* en tant que dominantes du premier stade arboré. *C. glaziovii* participe de la dynamique des trouées comme d'autres espèces du même genre dans d'autres régions de la forêt atlantique et de la forêt amazonienne (UHL, 1981). Très appréciés par les chauves-souris et les oiseaux, les fruits, disponibles tout au long de l'année, contiennent un très grand nombre de petites graines. C'est pourtant une espèce très sélective qui ne se développe que sur des sols meubles à bonne disponibilité en eau. *Piptocarpha tomentosa*, *Jacaranda micrantha*, *Cupania vernalis* et *P. glabrata* sont moins exigeantes par rapport au sol et participent dans toute la région d'études au *Miconia cinnamomifoliae*. *Piptocarpha tomentosa*, anémochore, se trouve surtout dans les formations secondaires en haut de versant et sur quelques crêtes, où elle se maintient dans des climax édaphiques plus ouverts avec *Clusia criuva*. *Jacaranda micrantha*, anémochore, participe du cortège de la forêt climacique, pouvant s'installer, avec quelques autres espèces, dès les premiers stades arborés. *Cupania vernalis*, ornithochore, espèce très répandue dans presque toutes les grandes formations végétales de l'Etat, se trouve tant dans les formations secondaires que dans les formations climaciques. *Pera glabrata* se trouvait originalement dans la *restinga* et peut-être dans les hauts des versants au sein de climax édaphiques. (Fig. 4.4)

Le *Miconietum cinnamomifoliae* évolue progressivement vers une forêt secondaire et finalement vers la forêt ombrophile dense climacique, à une vitesse variable selon l'importance du flux de semences des espèces qui les caractérisent. Cette évolution est sérieusement conditionnée d'une part par la distance des porte-graines et d'autre part par l'abondance et la diversité de la faune, vecteur principal de la dispersion de la plupart des espèces forestières climaciques. Du fait de la forte réduction et de l'appauvrissement de la forêt atlantique originelle, une grande partie des formations arborées secondaires, qui se développent actuellement, risque de rester plus ou moins bloquée ou au moins appauvrie floristiquement.

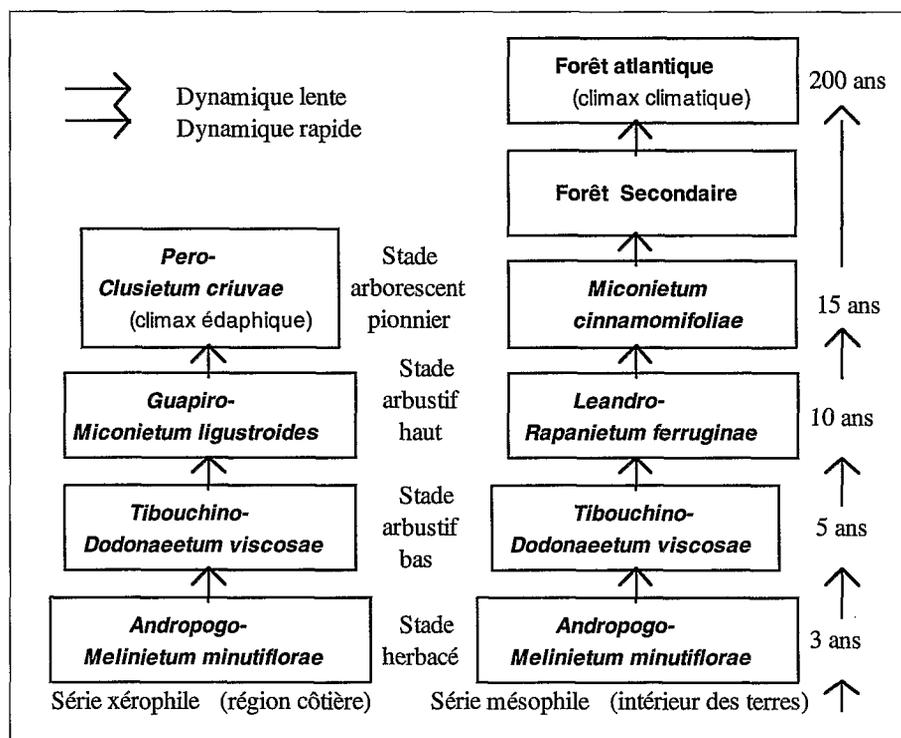
#### *Pero-Clusietum criuvae*

Le *Clusietum* se caractérise par la dominance de *Clusia criuva*, espèce très variable autant par son port arbustif à arboré que par son comportement autant terricole que saxicole et épiphytique. Ses nombreuses graines sont très appréciées par les oiseaux. Dans le paysage primitif, elle se trouvait très certainement dans des écotopes très distincts comme les crêtes à climax édaphique (KLEIN, 1980), dans la *restinga* (BRESOLIN, 1979), comme épiphyte dans la forêt climacique, fixée directement sur les rochers exposés et le long des ruisseaux au lit rocheux. Le *Clusietum* s'installe sur les versants aux conditions édaphiques limitantes pour l'établissement optimal d'espèces plus exigeantes comme *M. cinnamomifolia*. Il est accompagné par *Pera glabrata* (espèce caractéristique), *Piptocarpha*

*tomentosa*, *Cupania vernalis*, *Miconia cinnamomifolia* et plusieurs autres espèces qui participent aussi du *Miconietum cinnamomifoliae*. Actuellement, cette association est en pleine expansion sur les versants à sols très dégradés par l'activité agricole. L'évolution du *Clusietum* vers la forêt ombrophile dense est un processus beaucoup plus lent que celui présenté par le *Miconietum cinnamomifoliae*, dépendant en plus de l'évolution des conditions édaphiques (Fig. 4.4).

### La dynamique linéaire de la végétation secondaire

Du point de vue dynamique, plusieurs séries de végétation caractérisent la région. Deux facteurs prépondérants semblent déterminer les modalités suivies par la succession: la disponibilité hydrique des sols et la proximité de la mer. Ainsi, des séries xérophiles à dynamique lente et des séries mésophiles à dynamique rapide peuvent être identifiées autant dans la région côtière qu'à l'intérieur des terres (fig. 5).



**Figure 5**

Modalités de séries de végétation sur pente dans le domaine de la forêt atlantique.  
Rythme chronologique estimé pour la série mésophile.

Dans des conditions optimales du point de vue de l'environnement et de disponibilité de diaspores, le temps estimé pour atteindre le stade de forêt climacique s'approchant de la composition et structure de la forêt atlantique est d'environ 250 ans, dont 30 à 50 ans correspondent à la période de succession partant du stade herbacé (*Andropogo-Melinietum minutiflorae*) jusqu'au stade arborescent pionnier (*Miconietum cinnamomifoliae*). La croissante complexité des stades successionnels qui se suivent et les exigences d'environnement présentés par les espèces climaciques expliquent sa lente évolution jusqu'au stade climacique.

La dynamique des stades pionniers devient d'autant plus lente que les conditions de l'environnement deviennent moins favorables, et que la disponibilité des diaspores des stades successifs diminue. La succession peut aboutir alors à des climax soit stationnels, soit édaphiques tels que le *Pero-Clusietum criuvae*, ou conduire encore à la constitution de groupements plus ou moins stationnaires, à dynamique bloquée par le manque de diaspores.

## Conclusions

L'ensemble des formations herbacées, arbustives et arborées, la forêt secondaire, les vestiges des formations climaciques (forêt ombrophile dense, climax édaphiques ou stationnels), les forêts cultivées et toutes les cultures annuelles, pluriannuelles et les pâturages, se trouvent actuellement imbriquées en mosaïques dans le paysage. La structure et la composition floristique de ces mosaïques traduisent les modalités culturelles d'exploitation des pentes par les propriétaires, le facteur temporel d'abandon des activités anthropiques, les conditions édaphiques résultant de ces activités, ainsi que la distance à la mer et l'altitude où ils se trouvent. L'activité anthropique a eu comme résultante une forte réduction des forêts originelles qui se maintiennent actuellement, plus ou moins altérées, dans des sites d'accès difficile. D'autre part, les espèces héliophiles et xérophiles originellement limitées à des sites assez restreints comme les chablis naturels, les ravins, les crêtes, les roches, les lisières, la *restinga* et les dunes, ainsi que les espèces introduites, ont conquis des espaces au niveau des vallées et les versants (fig. 1). Les espèces provenant de refuges parfois très éloignés les uns des autres se sont mélangées constituant des associations récentes et variées, avec la dominance de quelques espèces qui, grâce à leur comportement face aux nouvelles conditions externes créées, ont été avantagées dans la compétition.

Des conditions favorables pour la récupération de la forêt atlantique se présentent encore dans une grande partie de la région située à l'intérieur des terres, grâce au modèle agricole adopté (rotation des cultures avec la reprise de la succession), aux bonnes conditions de l'environnement (sols peu lessivés, bonnes conditions hydriques) et à la disponibilité de diaspores des différents stades successionnels.

Le grand défi qui maintenant se pose est celui de récupérer la forêt atlantique sur des surfaces suffisamment grandes afin d'assurer le maintien de sa biodiversité et en même temps de constituer une source de revenu pour les familles.

Les données floristiques, phytoécologiques et dynamiques obtenues au niveau des groupements secondaires pionniers permettent d'envisager la mise en place d'études de récupération de la végétation pionnière arborescente basées sur les principes dynamiques de la succession naturelle. Des traitements sylvicoles actuellement à l'étude, basés sur l'exploitation multiple des ressources forestières comme le bois, le cœur de palmier *Euterpe edulis*, le miel, tout en préservant au maximum la biodiversité et la structure de la forêt climacique, et l'évolution des formations arborées secondaires, (HERING, 1984, 1994; FANTINI et al., 1992; REIS, 1993), se proposent, par la suite, de conduire les propriétaires à la conservation et à la reconstitution de la forêt.

## BIBLIOGRAPHIE

- BRESOLIN A. - 1979 - Flora da restinga da Ilha de Santa Catarina. *Insula* 10: 1-54.
- FANTINI A.C., REIS A., REIS M.S. & GUERRA M.P. - 1992 - Sustained yield management in tropical forest: A proposal based on the autecology of the species. *Sellowia* 42-44: 25-33.
- HERING K. - 1984. - Manejo Florestal. *Insula* 14: 162-171.
- HERING K. - 1993 - Naturnahe Waldwirtschaft im Atlantischen Küstenregenwald Brasiliens. *Forstarchiv* 64(6):284-290.
- KLEIN R.M. - 1979-1980 - Ecologia da flora e vegetação do Vale do Itajaí. *Sellowia* 31-32: 9-389.
- LEITE P.F. & KLEIN R.M. - 1990 - Vegetação. In: Geografia do Brasil. Fundação do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Diretoria de Geociências. Rio de Janeiro, p. 113-150.
- NIMER E. & OLIVEIRA de, A.A.B. - 1990 - Climatologia. In: Geografia do Brasil. Fundação do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Diretoria de Geociências. Rio de Janeiro, p. 151-187.
- PIAZZA W.F. - 1986 - Colonização. In: Atlas de Santa Catarina. GAPLAN, Gabinete de Planejamento e Coordenação Geral. Rio de Janeiro, p. 73.
- PIJL L. van der - 1972 - Principles of dispersal in higher plants. 2. éd. Berlin, Springer-Verlag, 162 p.
- RAMEAU J.C. - 1987 - Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestiers : applications aux forêts du Nord-Est de la France. Thèse (docteur d'Etat ès Sciences naturelles), université de Franche-Comté, France, 344 p.
- RAMEAU J.C. - 1988 - Le tapis végétal. Nancy, ENGREF. Laboratoire de Botanique et de Phytosociologie, 102 p.
- REIS A. - 1993 - Manejo e conservação das florestas catarinenses. Mémoire de concours de professeur titulaire. Florianópolis, universidade Federal de Santa Catarina, 137 p.
- REITZ R. - 1961 - Vegetação da zona marítima de Santa Catarina. *Sellowia* 13: 17-115.
- REITZ R. - 1965-1989 - Flora Ilustrada Catarinense. Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues, 161 fascículos.
- RIDLEY H.N. - 1930 - The dispersal of plants throughout the world. Ashford, L. Reeve, 743 p.
- SCHNELL R. - 1970-1971 - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Paris, Gauthier-Villars, 2 vol., 951p.
- SCHNELL R. - 1987 - La flore et la végétation de l'Amérique tropicale. Tome II. Paris, Masson, 480 p.
- SCHUPP E.W., HOWE H.F., AUGSPURGER C.K. & LEVEY D.J. - 1989 - Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70 (3): 562-564.
- TROCHAIN J. - 1940 - Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal. *Mém. Inst. Fr. Afr. noire* 2 : 433 p.
- UHL C., CLARK K., CLARK H. & MURPHY P. - 1981 - Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon region. *Journal of Ecology* 69: 631-649.
- VELOSO H.P., RANGEL FILHO A.L.R. & LIMA, J.C.A. - 1991 - Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro, 124 p.
- VELOSO H.P. & KLEIN R.M. - 1957 - As comunidades e associações vegetais da mata pluvial atlântica do sul do Brasil. I. As comunidades do Município de Brusque, Estado de Santa Catarina. *Sellowia* 8 : 81-235.
- VELOSO H.P. & KLEIN R.M. - 1959 - As comunidades e associações vegetais da mata pluvial atlântica do sul do Brasil. II. Dinamismo e fidelidade das espécies em associações do Município de Brusque, Estado de Santa Catarina. *Sellowia* 10: 9-124.



# RÉFLEXIONS SUR L'INCIDENCE DES PROCÉDURES D'OBSERVATION EN RÉGIONS TROPICALES

B. ROLLET

Conservateur des Eaux et Forêts (ER)

**Résumé :** La biodiversité des régions tropicales est prise ici au sens large (floristique, types de végétation, paysages végétaux...). L'accent est mis sur les forêts.

On accède à une certaine « réalité phytogéographique » au moyen de procédés d'observation très variés, souvent conçus intuitivement plutôt qu'expérimentalement et impliquant une série de décisions arbitraires. La connaissance phytogéographique dépend lourdement du procédé d'observation choisi (au sol et/ou par télédétection) et aussi de l'observateur.

Il faut nécessairement adapter l'outil de travail à l'objet de l'étude. Pour obtenir une représentation équilibrée, on ne peut guère se passer des techniques d'échantillonnage, elles-mêmes dépendantes des variabilités et des moyens disponibles sans être sûr pour autant d'éviter des biais. L'échelle adoptée commande en grande partie la précision de l'enquête avec comme facteur limitant la lisibilité de la carte. Il est illusoire de chercher à caractériser la complexité d'un territoire par un seul chiffre ou une seule couleur. La carte est une représentation réductrice et statique de la végétation : on cherchera à traduire les invariants, les structures latentes et leurs emboîtements et à incorporer le temps.

Maintenir l'homogénéité de la représentation sur un grand territoire tout au long d'un travail de plusieurs années est une opération difficile, les synthèses de travaux hétérogènes sont encore plus difficiles. Des exemples sont donnés.

**Mots-clés :** Biodiversité. Tropiques. Cartographie. Evaluation des Procédures.

**Abstracts:** The biodiversity of tropical regions is understood here in a broad sense (floristical, vegetation types, landscapes). The emphasis is on forests.

A certain "phytogeographical reality" is obtained by means of a variety of observation procedures often conceived more intuitively than experimentally and implicating a series of arbitrary decisions. The phytogeographical knowledge depends heavily upon the choice of the observation procedure (ground and/or remote sensing) and also upon the observer.

Necessarily the working tool must be adapted to the subject. To obtain a balanced representation, sampling techniques are almost a must, being themselves dependent on variabilities and financial means ; even so biases might not be avoided. The chosen scale has a strong influence on the survey, the map readability being a limiting factor. It is illusory to characterize the complexity of a region through one figure or one colour. The map is a reductive and static representation of the vegetation. One should search for invariants, latent and nested structures and incorporate time.

Maintaining the consistency of the interpretation over a large territory during several years is a difficult task, even more when heterogenous works are synthesized. Examples are given.

**Keywords:** Biodiversity. Tropics. Cartography. Procedures evaluation.



## Introduction

Lorsqu'on décide de représenter un phénomène phytogéographique sur une carte, c'est souvent inconsciemment qu'on prend un certain nombre de décisions plus ou moins arbitraires, sans qu'on prenne la peine de les justifier suffisamment. Trois attitudes semblent possibles :

- on utilise pour le territoire à cartographier un système déjà disponible,
- on conçoit un système synthétique mariant plusieurs systèmes,
- on adopte une procédure originale.

De toute manière beaucoup de décisions restent à prendre quand le système et l'échelle sont choisis : la procédure sera-t-elle qualitative ou basée sur un échantillonnage ? Combien y aura-t-il de points d'observation ? S'il s'agit de forêt, quelle sera la taille des parcelles, la limite inférieure des diamètres d'arbres, la prise en compte du sous-bois (arbustes, herbes, lianes, épiphytes) ?

Les conséquences du choix de l'échelle sont nombreuses. Imaginons un objectif zoom capable de passer d'une image satellitaire à une image rapprochée de la canopée, et même capable de la pénétrer. Dans ce gigantesque travelling, les phénomènes qui apparaissent progressivement révèlent à une étape donnée du processus d'observation une certaine « structure » qui s'évanouit au grossissement suivant pour voir naître une autre structure emboîtée dans la précédente. Mais à la différence d'un objet fractal où la même structure est indéfiniment retrouvée identique à elle-même, des structures de végétation différentes se succèdent, non pas indéfiniment mais en nombre fini, d'une appréhension de type « Skylab » à une vision inframicroscopique de type  $\times 10\ 000$ , de sorte qu'on peut parler de la végétation comme d'un objet pseudofractal.

Cette notion d'emboîtement des structures est familière aux spécialistes de l'infiniment grand et de l'infiniment petit, de l'astrophysique et de la physique nucléaire.

Outre les structures directement visibles, il y a des structures latentes inapparentes sans analyse (distributions spatiales d'espèces, groupements floristiques...) et souvent peu nettes avec de nombreuses situations intermédiaires (grégarisme). Dans le temps il y a de multiples bifurcations possibles pour la végétation, à cause de l'aléa des régénérations et de leur sensibilité aux infimes différences de leurs conditions initiales. Ceci ouvre la possibilité non au chaos, mais à un certain indéterminisme dans les compositions floristiques.

Au-delà du choix de l'échelle, de l'arbitraire du découpage des intervalles de variation des facteurs du milieu, des tranches de température, de pluviométrie ou d'altitude pour identifier les unités de végétation, au-delà des artefacts qu'un tel découpage peut entraîner, on recherchera les invariants des écosystèmes qui permettront d'affiner les concepts de formations et de groupements dans leurs aspects actuels et dynamiques.

## Représenter la végétation et son milieu par une carte : une gageure

Tant qu'on se limite à traduire sur une carte un facteur du milieu considéré comme simple et selon une certaine subdivision de son intervalle de variation, l'opération semble facile, par exemple pour la pluviométrie. Naturellement, on obtiendra des cartes différentes quand les limites des subdivisions seront différentes, que ces limites suivent une progression arithmétique : 0-1 000 mm, 1 000-2 000, 2 000-3 000..., ou géométrique tant pour la pluie 500-1 000 mm, 1 000-2 000, 2 000-4 000... que pour la température 1,5-3 ; 3-6 ; 6-12 ; 12-24 °C (Life zone ecology, HOLDRIDGE) : on verra peut-être dans l'adoption d'une échelle géométrique un essai d'application de la loi physiologique de WEBER-FECHNER qui veut que l'effet croît arithmétiquement quand le stimulus croît géométriquement.

Rechercher ce qu'il y a de plus signifiant pour la végétation dans le facteur pluviométrie, par exemple le nombre de mois secs diversement définis (30 ou 50 mm, le doubler en mm de la température moyenne du mois exprimée en degré Celsius...), n'est qu'un pis-aller. Ecologiquement parlant, d'autres paramètres sont peut-être plus significatifs : par exemple, la capacité en eau disponible du sol, le potentiel de succion en relation avec le flétrissement et la chute des feuilles.

Si on dresse des cartes de température (moyenne, mois le plus froid, somme des températures efficaces au dessus de + 5 °C, ou de + 7 °C, ou de + 10 °C...) on obtient autant de cartes que l'on veut, avec de plus l'effet de subdivisions des intervalles de variation. Si on tente la superposition avec une carte de pluviométrie on aboutit à un invraisemblable embrouillamini de subdivisions territoriales, résultat des décisions arbitraires sur les limites de classes, qui a par conséquent peu de réalité physique.

Les auteurs se sont toujours efforcés d'exprimer l'humidité ou la « xéricité » du milieu pour lequel la végétation a une réponse écologique intégrée : selon l'expression heureuse mais tautologique de FLAHAULT elle est « le miroir du milieu ». Mais si le milieu conditionne largement l'anatomie et la morphologie de la végétation sa connaissance n'est pas suffisante pour faire des prévisions qualitatives (de groupements) ou quantitatives (richesse floristique, biomasse...).

On passera rapidement sur le très grand nombre d'indices climatiques (depuis l'indice d'aridité de de MARTONNE jusqu'à celui de PATERSON), indices concoctés souvent sans inhibition quant à l'addition de grandeurs de dimensions différentes. Ils peuvent certes rendre localement des services mais ils ne résistent pas à l'observation qu'un nombre infini de combinaisons de valeurs pour chaque paramètre (température T, pluie P...) peut aboutir à une même valeur pour l'indice  $I = f(T, P...)$ , cette équation multivariable étant indéterminée.

Avant même la naissance des analyses factorielles on avait tenté de reconnaître des homologues climatiques (agro-climatic analogues de NUTTONSON). Les analyses factorielles suggèrent des subdivisions aux biologistes dans la mesure où ils peuvent interpréter la signification des axes, souvent globalisante et impliquant plusieurs facteurs du milieu.

Ajoutons que la prise en compte du sol dans son influence sur l'humidité du milieu est, sauf exception (conditions marécageuses et/ou salines), bien marginale dans les grands systèmes qui décrivent la végétation.

## Évaluation de quelques systèmes de cartographie de la végétation

### 1. Remarques préliminaires

Déjà aux très petites échelles des planisphères que l'on trouve dans les Atlas et les manuels de phytogéographie, des erreurs assez grossières apparaissent dans la représentation de la végétation.

En ce qui concerne la forêt dense, il suffit de comparer les planisphères de différents auteurs : Weltforstatlas de HOFFMAN *et al.*, 1951 ; RICHARDS, 1952 ; CAILLEUX, 1961 ; WALTER, 1968 ; SCHMITHÜSEN, 1961, 1976, 1980 ; LIETH et WERGER, 1989, tous correctibles en maints endroits. Par exemple, le planisphère de RICHARDS (1952, p. 10) représente la forêt dense d'une manière qui paraît inconsistante : les forêts denses d'altitude ne sont pas mentionnées au Kenya, en Tanzanie, au Ruanda, en Ethiopie, à Madagascar, au Sud-Yunnan, dans le sud-ouest du Cambodge, alors qu'elles le sont bien au-delà du Tropique en Inde et en Birmanie. Les forêts denses ne sont pas représentées à Hainan, Taiwan ; elles le sont par contre dans le delta du Mékong où elles n'existent pas et dans toutes les Philippines où de grandes surfaces en sont dépourvues. En Amérique du Sud, de larges régions de savane figurent en forêt dense (Sud-Venezuela, Sud des Guyanes, Rio Branco).

Les *cerrados* du Brésil ont été très diversement appréciés dans leur étendue en dépit de ce que ces formations ont été étudiées très en détail depuis WARMING (1948), RAWITSCHER et l'école de FERRI (1943-1971). On pourra comparer les cartes (au 1/30 000 000 environ) de AZEVEDO, 1959 ; VELOSO, 1969 ; AZIZ AB'SABER, ANDRADE LIMA et RANZANI (*In* FERRI, 1971) ; la carte IBGE au 1/5 000 000 simplifiée au 1/23 000 000, *In* AUBRÉVILLE, 1961. Dans des publications récentes on fait l'amalgame regrettable des savanes, types *llanos* du Venezuela et des *cerrados*, type Brésil central.

L'idée de traduire au mieux les conditions d'humidité a fait l'objet de nombreuses tentatives : AUBRÉVILLE (pluviométrie et déficit de saturation), THORNTHWAITE (potentiel d'évapotranspiration), HOLDRIDGE (température, pluviométrie, évapotranspiration) : ce dernier auteur représente ces trois facteurs dans un plan, système qui paraîtra bien peu orthodoxe. Sa « Life zone ecology » n'aboutit en définitive guère plus qu'à des cartes hypsométriques.

GAUSSEN et son école retient la longueur de la saison sèche comme facteur le plus significatif du climat et tente de le traduire par une couleur. Il développe le concept de série au sein de laquelle évolue du climax à ses états les plus dégradés, une formation caractérisée par un petit nombre (2 à 4) d'espèces d'arbres les plus abondants. La dominance d'espèces est d'une utilité très relative dans l'étude des forêts denses.

Les auteurs précités ont des approches climatiques ou climatico-floristiques pour cartographier la végétation. CHAMPION, 1936, met l'accent sur les rythmes de défeuillaison pour le Pakistan-Inde-Bangladesh-Birmanie. ELLENBERG *et col.*, (1966), ont une approche physionomico-floristique.

D'autres systèmes plus intégrateurs prennent aussi en compte la géologie, la géomorphologie, les sols et l'utilisation des terres, dans des pays dont l'immensité commande l'emploi de petites échelles et d'unités phytogéographiques adaptées. Le « Land system » a été développé en Australie où la « land unit » est définie : « an area or group of areas throughout which there is a recurring pattern of topography, soils and vegetation ». L'échelle retenue est le 1/1 000 000. Les Russes ont développé un système similaire de paysages pour lequel ils ont conservé le nom allemand de « Landschaften » (RAMENSKY *et al.*, 1962 ; SOLNTSEV, 1961) et où le paysage géographique est défini : « an assemblage of genetically and physiognomically homogeneous components or morphologic units that are repeated in regular patterns within the landscape » ; 66 paysages ont été distingués dans l'ex URSS dont la superficie est d'environ 22 millions de km<sup>2</sup>. L'échelle est au 1/4 000 000.

On va maintenant commenter quelques cartes de végétation à des échelles comprises entre 1/1 000 000 et 1/10 000 000.

## 2. Cartes phytogéographiques à petite échelle en Amérique du Sud

La cartographie de la végétation en Amérique du Sud s'est beaucoup développée depuis 1960. On constate que les auteurs n'intègrent pas toujours toutes les données disponibles au moment de leurs travaux.

La carte de SCHOLTEN (1968) au 1/20 000 000 est schématique, et par endroits fautive à force d'être simplifiée. Elle fait apparaître une bande E-W de transition entre forêt et *cerrado*, au nord comme au sud de l'Amazone qui ne sont pas reprises par HUECK (1972).

Dans cette carte de HUECK au 1/8 000 000 en une feuille de l'Amérique du Sud, les *campos cerrados* du Brésil sont distingués des *chapparales* du Venezuela et des savanes des Guyanes et du Rio Branco mais les *chapparales* de la région de Santarem sont représentés comme des *campos cerrados*. Les *varzeas* sont indiquées assez vaguement. La formation la plus importante, la forêt dense de plaine de l'Amazone et de l'Orénoque, représentée par une seule couleur est stratifiée en 13 régions géographiques (non en régions floristiques). Les surfaces des *campinaranas* (Heath-forests des auteurs anglais) sont probablement sous-estimées.

La carte de l'Unesco (1980) au 1/5 000 000 en deux feuilles représente un effort louable de synthèse : on peut cependant regretter que les grands spécialistes de la végétation amazonienne aient été tenus à l'écart (MURÇA PIRES, RODRIGUES...) et que les résultats du Projet Radam Brasil aient été ignorés. Cette carte ne lève pas l'ambiguïté savanes/*cerrados*. On y cite pour la surface de la forêt amazonienne 5 millions de km<sup>2</sup> tiré de VOLATRON (1976) sans commentaire et très sujet à caution.

● Le Projet Radam Brasil (1967-1979) a entièrement levé le Brésil (8,5 millions de km<sup>2</sup>) au 1/250 000 par une technique radar utilisable en tout temps et de jour comme de nuit ; les nuages si gênants en photographie conventionnelle, n'ont aucune incidence. Les images ont été exploitées selon cinq thèmes : géologie, géomorphologie, sols, végétation, utilisation des terres. En ce qui concerne la végétation, des équipes d'inventaires ont été mises en place par hélicoptère. Bien que l'on se soit efforcé de maintenir un système uniforme, de levé entre équipes, d'interprétation, de traitement et de présentation des données, la portion centrale et orientale de l'Amazonie est floristiquement mieux connue que la portion orientale levée en premier et la cartographie y est plus fine. Les cartes établies au 1/250 000 sont généralisées au 1/1 000 000. Pour la feuille de Manaus par exemple (295 160 km<sup>2</sup>) on distingue 6 grandes formations, 15 couleurs et 77 subdivisions, lesquelles sont essentiellement géomorphologiques (alluvial, plateaux bas, relief disséqué, tabulaire, paléozoïque, résiduel, basse montagne) et ne correspondent pas nécessairement à des différences floristiques.

- Projet FAO (1988) de la végétation de l'Amérique du Sud. A la demande de la FAO, l'Institut de cartographie internationale de la végétation (ICIV) de Toulouse a établi une carte numérisée par scanner dans le cadre du programme GRID de la FAO/PNUÉ pour leur système d'information géographique (GIS). La légende utilisée s'inspire en les simplifiant de la classification de Yangambi (1956), de celle de l'Unesco (1981) et de celle de la carte numérisée ICIV/FAO (1985) pour l'Afrique. La carte est essentiellement physionomique. La classification des forêts denses tropicales - outre les forêts édaphiques - se réduit à une stratification altitudinale par tranches de 1 000 m : < à 1 000-1 200 m ; 1 000-1 200 à 2 000 m ; > 2 000 m qui paraîtra assez arbitraire. On renonce à séparer les types de forêt dense comme il avait été fait pour l'Afrique sans doute faute d'information. On est en droit de se demander si on exploite convenablement les nouveaux outils technologiques disponibles.

### 3. Cartes phytogéographiques à petite échelle en Afrique

- Depuis Auguste CHEVALIER, on sépare l'Afrique de l'Ouest en trois zones climatiques d'orientation est-ouest qui sont du nord au sud les zones sahélienne, soudanaise et guinéenne, à flores et végétations bien distinctes.
- KEAY a produit en 1959 une carte de la végétation de l'Afrique au Sud du Sahara au 1/10 000 000 en une feuille : la forêt semi décidue à *Celtis-Triplochiton* n'est pas séparée de la forêt dense sempervirente ; on distingue seulement une mosaïque forêt/savane ou zone préforestière qui enserré au nord et au sud la forêt dense au sens d'AUBREVILLE, c'est-à-dire sempervirente + semi décidue. Par rapport à la couleur uniforme de la forêt dense dans la vaste cuvette congolaise, on observe un luxe de détails pour les montagnes d'Abyssinie, l'Est africain, et au sud de la cuvette congolaise.
- A la demande de l'Unesco, F. WHITE a produit en 1986 une carte de la végétation de l'Afrique au 1/5 000 000 en 4 feuilles (3 feuilles + 1 feuille de légende) en s'appuyant sur plus de 2 500 références bibliographiques. WHITE conserve la structure chorologique de la carte de KEAY sauf quelques modifications de limites, pour la mosaïque forêt/savane par exemple. La forêt semi décidue n'est pas distinguée de la forêt dense sempervirente par la couleur mais par une simple ligne. On regrettera l'absence d'illustration photographique - plus démonstrative que de longues descriptions - pour appuyer la distinction de 80 types principaux de végétation et mosaïques, une certaine lourdeur et certaines inadéquations terminologiques ex. p. 86 : forêt ombrophile guinéo-congolaise semi-sempervirente humide mélangée ; p. 121 : forêt broussailleuse, forêt claire broussailleuse ; p. 97 : « elfin thicket » est traduit d'une manière pour le moins singulière par « fourré à aspect fantomatique » ; pourquoi ne pas dire plus simplement fourré d'altitude ou fourré de sommet ? L'appellation Ila : mosaïque de forêt ombrophile planitiaire et de formation herbeuse secondaire (en zone soudano-guinéenne) laissera le forestier insatisfait : c'est la zone préforestière d'AUBREVILLE, mélange de savane et de forêt semi-décidue à *Triplochiton-Celtis-Mansonia-Sterculia*. On aurait gagné à utiliser le concept de série quand la filiation des formations est connue. Les grandes plaines marécageuses de la Sangha-Likouala (affluents du Congo en République du Congo) ne sont pas représentées. Compte tenu de l'échelle, les limites adoptées dans les zones sahariennes sont probablement à revoir. WHITE introduit le concept de centre régional d'endémisme et a donc une approche à la fois floristique et climatico-physionomique : les mangroves et les forêts denses marécageuses mises à part, les rapports sols/végétation auraient peut-être pu être mieux pris en compte.

### 4. Cartes phytogéographiques à petite échelle en Asie tropicale

CHAMPION (1936) a fortement influencé la cartographie forestière tropicale par sa classification physionomico-phénologique des forêts de l'Inde et de la Birmanie. Sa carte au 1 : 18 000 000 des types forestiers propose 13 classes basées sur le climat et l'altitude en mettant l'accent sur les rythmes foliaires : « wet evergreen, semi-evergreen, moist deciduous, dry deciduous, thorn, dry evergreen forests ».

Cette classification a servi de modèle dans tout le Sud et le Sud-Est asiatique, à des variantes près. Elle a servi de base pour une carte numérisée de la FAO semblable à ce qui avait été obtenu pour l'Afrique et l'Amérique du Sud.

VAN STEENIS (1958) propose une carte au 1/5 000 000 de la végétation de Malesia (Malaisie + Sarawak + Sabah, Philippines, Indonésie, Papua-New Guinea). C'est une carte essentiellement phytosomique avec des surcharges pour les espèces principales dominantes (*Diptérocarpacées*, *Agathis*, *Pinus*, *Metroxylon*, *Casuarina*, *Eusideroxylon*), carte inégale et qu'on jugera peut être insuffisante et ne traduisant pas adéquatement les immenses connaissances de l'auteur : inégale parce que Java est représenté avec un luxe de détails ; insuffisante parce que les forêts de montagne ne sont même pas séparées, ni à Sumatra, ni dans Bornéo, ni en Nouvelle Guinée ; manque de détail pour la moitié Est de la Nouvelle-Guinée ; troncature et arrêt des formations aux frontières politiques.

Pendant les trente dernières années, de nombreuses cartes de la végétation au 1/1 000 000 ont été établies en suivant différents systèmes dans à peu près tous les pays du Sud et du Sud Est asiatiques : Inde, Ceylan, Birmanie, Thaïlande, Cambodge, Viêt-Nam, Sumatra, Papua New Guinea, Hainan, Kwangtung. Des cartes numérisées, généralement très simplifiées par rapport aux cartes précitées mais actualisées quant aux surfaces, ont été réalisées pour plusieurs pays : Inde, Ceylan, Birmanie et sont en cours pour d'autres.

## **Théories et concepts novateurs. Innovations technologiques**

Dans son développement historique la phytogéographie, comme toutes les sciences, offre le spectacle d'une succession d'engouements plus ou moins fugaces, de polémiques brèves ou d'intérêt permanent et de paradigmes tenaces ou rapidement bousculés. Comme science de synthèse elle puise largement hors de son domaine particulier ; par exemple de la géologie elle emprunte la dérive des continents, de la climatologie l'hypothèse de MILANKOVITCH et l'origine astronomique des glaciations. Les théories bien que souvent fausses stimulent la recherche et font progresser la connaissance que leurs idées soient totalement acceptées, ou qu'elles restent contestables (théorie de WILLIS : Age and Area ; théorie des ponts continentaux). Certaines méthodes d'étude jouissent parfois d'une telle faveur qu'on peut les prendre pour des approches définitives, alors que le temps relativise leur intérêt (théorie de l'Island Biogeography de MACARTHUR). D'autres explorent de nouveaux champs (Gradient analysis de WHITTAKER, Architecture des arbres de HALLÉ et OLDEMAN, Approche probabiliste et informationnelle de GODRON, Concept de groupe écologique...).

Il est hors de doute que la méthode doit être adaptée au sujet d'étude : on n'étudie pas une prairie comme on étudie une forêt de séquoias. Si la taxonomie et la phytogéographie étaient nées en zone tropicale, il est probable que bien de vaines constructions échafaudées sur les flores pauvres et certains processus simplifiés des régions tempérées auraient été évités. Certains paradigmes ont la vie dure, exemple : l'antiquité des forêts denses.

C'est par commodité que l'on isole un grand nombre de facteurs en réalité plus ou moins liés comme aux nœuds d'un filet. Peut-on après analyse obtenir une vision globale d'un écosystème qui serait à la fois climatique, géomorphologique, pédologique, géologique, phytosomique, phénologique, anatomique, morphologique, architecturale, physiologique... ? L'esprit de l'homme étant ainsi fait qu'il ne peut voir commodément en plus de trois dimensions, il est bien obligé de recourir à l'outil mathématique pour cerner « une certaine réalité » phytogéographique.

Plutôt que de rappeler le développement chronologique des théories et des concepts en phytogéographie, opération qui serait fort longue et hors du sujet, il paraîtra intéressant d'indiquer quelques thèmes. Précisons que dans leur genèse, certaines définitions peu précises ou incomplètement formulées ont été à l'origine de querelles assez stériles (homogénéité, aire minimale, polémiques autour du concept d'association, de climax, de strates en forêt ...). L'argument d'autorité a souvent bloqué la pensée phytogéographique.

Citons quelques thèmes riches de contenu, dont certaines composantes sont très porteuses de recherche :

- Analyse du milieu : Définition des homoclimats. Rapports climats-forêts. Rapports sols-forêts : évolution à long terme des sols sous forêt dans divers climats (latéritisation, glyeification...) : la forêt, origine de dégradation irréversible ?

- Morphologie et architecture des espèces et des peuplements : Architecture des arbres. Spectre architectural. Synusies et strates. Spectre foliaire et index.
- Climax : Equilibres (fragilité/stabilité). Successions. Séries. Continu/Discontinu. Typologie forestière : ordination et/ou classification. Association (réalité ou indéterminisme ? ; association et analyse combinatoire).
- Dynamique de la végétation : Tempérament et longévité des espèces. Turnover. Régénération (sensibilité aux conditions initiales, indéterminisme). Croissance et mortalité.
- Distribution géographique des espèces. Définition de l'espèce. Précision des distributions. Affinités floristiques.
- Prédiction de la richesse floristique : Bilan des pertes (destructions diverses, extinction naturelle) et des gains (spéciation). Mesures. Dominance, fréquence, grégarisme. Modèles. Courbes aire/espèces. Mesure de la biodiversité (de JENTSCH à SHANNON). Une révolution en faunistique : l'étude des canopées multiplie la richesse par 10.
- Invariants des écosystèmes : Surface terrière. Biomasse aérienne/racinaire. Nécromasse. Indice et spectre foliaires. Productivité ; Richesse et diversité floristiques...
- Mise en perspective géologique : Catastrophes et refuges (paléoclimats, palynologie). Enrichissement floristique global lent, continu mais fluctuant. Effets des glaciations sous les tropiques (connexions terrestres). Composition floristique actuelle comme signature du passé.

### **Innovations technologiques**

En moins d'un demi-siècle on assiste à une triple transformation des techniques intéressant la cartographie de la végétation.

- Les techniques cartographiques : du levé exclusivement de terrain on passe à la prise de photographie aérienne, son interprétation, le transfert photogrammétrique, l'obtention d'image satellitaire, le développement de la cartographie automatique et son corollaire, le suivi par systèmes d'information géographique (GIS). La mutation est si rapide que l'Institut géographique national en France supprime quasi complètement les services d'interprétation photographique conventionnelle. Situation quelque peu inquiétante car la quantité d'information croît monstrueusement tandis que la capacité de contrôle au sol se rétrécit.
- L'accessibilité aux données de terrain : la révolution n'est pas moins grande. Au lieu de parcourir laborieusement des itinéraires terrestres, on accède au site d'observation par hélicoptère, demain par dirigeable individuel. La canopée s'observe non plus seulement à partir de rares tours ou ponts de singe ou encore péniblement par grimpeurs interposés ou escalades périlleuses, mais par le radeau des cimes, dans ses versions successives.
- L'analyse des données : les progrès réalisés en programmation informatique et miniaturisation des calculatrices d'une part, en méthodes de calcul d'autre part (analyses factorielles, classifications, méthode des variables régionalisées, distribution grégaires...), la numérisation des images, ont rénové le traitement des données utilisables en phytogéographie.

### **De la précision dans les sciences naturelles en général et dans la cartographie de la végétation en particulier**

On ne parle jamais (ou presque jamais) de la précision des flores ni de la précision des cartes de végétation, comme si on reconnaissait à l'avance la vanité de la démarche, alors que le souci de précision dans la mesure accompagne immédiatement la découverte d'un phénomène en physique et que son amélioration, une des motivations dans la recherche est presque toujours génératrice de nouvelles découvertes. Rappelons l'extraordinaire précision obtenue dans les mesures de longueur par radar et satellites et de temps (dixième de pico seconde).

Rien de semblable en botanique ou en zoologie et il ne semble pas qu'on puisse changer substantiellement cette situation même si on observe un perfectionnement constant dans la qualité des flores. Quant aux cartes de végétation, si la connaissance des surfaces, des types de végétation

s'améliore, elle ne le fait pas autant que les moyens de prise de vue le permettent : la difficulté de définir les objets d'observation (espèces ou groupements) créent un inévitable flou dans la traduction phytogéographique, à cause de la variation biologique et d'un certain indéterminisme dans la dynamique des compositions floristiques tropicales.

### **Précision des flores**

Les flores les plus simples et les mieux travaillées comme les flores tempérées, en particulier celle de l'Europe jusqu'à l'Oural ne sont guère décrites qu'à 10 % près (AYMONIN, comm. pers.). Il en est vraisemblablement de même pour les flores tropicales les mieux connues, comme celles des petites îles et des pays tropicaux continentaux de petites dimensions (ex. : Costa Rica, Panama, Côte d'Ivoire, Ruanda Burundi...).

La plupart des flores tropicales sont inachevées ou en cours de révision. Les flores des grands ensembles tropicaux : Flora Neotropica, Flora Malesiana ne seront connues que dans 50 ou 100 ans, et comme elles sont publiées par familles, elles risquent d'être en révision pour longtemps. Pour donner un ordre de grandeur, la flore de Panama (1943-1980) décrit 6 200 plantes à fleurs indigènes mais on soupçonne qu'il y en a au moins 7 500 (soit 25 % en plus).

On remarquera que les évaluations du nombre d'espèces dans les flores tropicales vont toujours en augmentant en dépit des réductions de la synonymie et que le nombre d'espèces disparues récemment et en toute certitude sont peu nombreuses. Mais on ne peut cependant rien déduire du bilan de ces deux évaluations incertaines, quant à la réduction du nombre d'espèces et il y a quelque jactance dans les chiffres de pertes périodiquement annoncées, pertes qui ne peuvent être que pressenties, supputées mais non mesurées, compte tenu de l'indigence des moyens mis en œuvre et de la faiblesse des modèles mathématiques utilisés.

### **Précision des cartes de végétation**

Une carte de végétation est une thématique décrivant une situation à un moment donné au moyen d'un certain système d'interprétation. Il serait vain de prétendre qu'elle est établie « en toute objectivité » car trop de paramètres sont en jeu, trop de systèmes sont possibles correspondant à diverses écoles de pensée, pour ne pas dire à certaines modes.

Lorsque l'on compare des cartes de végétation d'une même région levées à des échelles identiques ou voisines mais employant des systèmes différents, on ne peut qu'être frappé par la diversité des légendes et des limites auxquelles on aboutit. Mais, même si on se mettait d'accord sur un système et si on confiait la rédaction de la carte à plusieurs équipes indépendantes (au moins deux équipes) - ce qu'on ne fait évidemment jamais - on serait sans doute surpris par les divergences dans les résultats. Est-il nécessaire de remarquer qu'en physique, une condition essentielle de la crédibilité d'un phénomène ou d'une mesure est sa reproductibilité ?

D'autre part, si la région étudiée est grande, le travail est long et nécessairement confié à plusieurs équipes utilisant les mêmes critères : on n'est pas sûr qu'il n'y aura pas dérive ici ou là ; la connaissance des espèces augmente en général de qualité du début à la fin de l'étude ; on trouve rarement le temps, l'argent et la volonté de rigueur pour recommencer les levés initiaux, encore moins pour effectuer un contrôle de qualité par sous-échantillonnage avec une équipe indépendante. Il est difficile d'éviter des différences d'appréciation et de mesure entre équipes. En un mot, il est difficile d'assurer la consistance de l'étude.

Il est par ailleurs possible que le système de cartographie lui-même soit critiquable, soit dans sa conception, soit parce que des stratifications inefficaces sont employées et que des erreurs d'échantillonnage illusoire sont calculées, par exemple sur les surfaces, à cause d'erreurs systématiques inconsciemment commises ou insuffisamment expurgées.

Il peut être aussi délicat de séparer deux espèces que de mettre une limite entre deux types de forêt, surtout en zone de transition. Certains ont conscience de la difficulté, d'autres la tournent d'un cœur léger. De même que la taxonomie et les flores sont sans cesse en perfectionnement, il serait vain de vouloir figer un système de cartographie. Ce serait imposer le quinquet pour l'éclairage public. On peut même se réjouir qu'il n'y ait pas un trop large consensus ! mais on peut au moins recommander certaines définitions, mesures et méthodes.

## Conclusions

### 1. Quantité d'information disponible en phytogéographie : quelle information ?

La quantité d'information va croissant tant par l'écrit que par l'image. Au temps des Han, le respect de la chose écrite était grand et justifié aussi bien dans son fond que dans sa forme : les supports de l'écrit étaient chers, la qualité de l'écrit calligraphié était élevée, ceux qui pouvaient comprendre étaient peu nombreux.

Aujourd'hui, l'information est pléthorique : on la stocke, on en facilite l'accès mais on n'indique pas sa qualité, qu'elle soit originale ou redondante, excellente ou ordinaire. L'information télédéetectée a presque les mêmes caractéristiques, sauf qu'elle n'est pas toujours aussi accessible, soit à cause des réglementations restrictives, soit à cause du coût ou d'une certaine herméticité de l'outil informatique obligé. Son aspect fascinant est qu'elle est actualisable à tout moment, ce qui est un énorme avantage. Son danger est qu'elle est manipulable *ad libitum* et qu'on observe une disproportion croissante entre la quantité d'images disponibles et la capacité de leur contrôle au sol. On peut craindre pour l'interprétation satellitaire la même dérive que celle observée pour la photographie aérienne : le risque d'interprétation en chambre.

La quantité d'information phytogéographique devient de plus en plus difficile à assimiler et à évaluer, d'où la tentation chez certains d'ignorer le passé, de ne considérer que l'information postérieure à 1945, ou même seulement celles des 20 dernières années.

### 2. Traduction des faits phytogéographiques sur une carte

Faire une carte est toujours un acte simplificateur ; on généralise par nécessité. Le risque est d'être trop réducteur et d'aboutir - au pire - à de la désinformation. Ce n'est pas sans danger qu'on prend les décisions fortes impliquées par la numérisation d'une carte de la végétation, décision plus du fait de l'informaticien que du phytogéographe.

Les auteurs s'enferment souvent dans leurs systèmes et finissent par perdre tout sens du relatif et toute faculté de mise en perspective. Un Amérindien familier de l'*Hylaea* verrait sans doute avec amusement tracer gravement des lignes séparatrices sur nos cartes de la forêt amazonienne.

### 3. Crédibilité des résultats

La taxonomie a des aspects de science molle, dus à l'inévitable bruit de fond de la variation biologique, à l'incertitude sur l'identité de certaines espèces et sur leur distribution géographique et surtout à l'état incomplet des faunes et flores.

Augmenter la précision et la reproductibilité des représentations phytogéographiques, donc leur crédibilité reste un objectif même si on est conscient que seule une certaine approximation de la réalité phytogéographique peut être atteinte. Ne faisons pas que par manque de rigueur et de méthode, cette partie des sciences naturelles verse dans les sciences extra molles <sup>(1)</sup>.

Les organisations internationales ont un rôle à jouer pour corréliser et améliorer les nomenclatures, assurer la comparabilité des résultats, améliorer les méthodes d'enquêtes, veiller à ne pas laisser publier des statistiques médiocres qui peuvent prêter le flanc à des polémiques.

La FAO conserve la distinction forêt fermée/forêt ouverte dans ses statistiques sur les surfaces forestières tropicales probablement par souci de comparabilité avec des résultats antérieurs et parce qu'en l'état actuel des choses les images satellitaires ne permettent guère d'améliorer une typologie globale. Après 50 ans d'activité de cette organisation internationale, on serait en droit d'attendre une classification un peu plus élaborée, prenant au moins en compte la classification phénologique de CHAMPION.

Il est grand temps de faire admettre la nécessité d'une standardisation pantropicale minimale en matière de typologie forestière, de définitions et de mesures en vue d'obtenir des données statistiques meilleures, en particulier une appréciation moins tendancieuse et moins sujette à polémiques

(1) On prend ici les sciences naturelles au sens strict et non dans l'acception allemande (Naturwissenschaften) ou anglo-saxonne (natural sciences) qui inclut la physique et la chimie.

des pertes réelles des surfaces forestières et du nombre des espèces qui disparaissent annuellement. La FAO est chargée d'assurer le suivi des surfaces forestières à l'échelle mondiale. L'Unesco a patronné de grands projets sur la zone aride et les zones tropicales humides. Que ne peut-on envisager, au sein du programme international sur la biodiversité, des sous-programmes élaborés pour de réels bilans d'espèces?

Des esprits distingués prêtent leur autorité pour accréditer des chiffres fantaisistes de destruction. Ce n'est pas ainsi que l'on sert la cause de la protection de la Nature. S'il fallait mesurer l'immensité de l'effort à consentir, peut-être pourrait-on rappeler le mot de J. HUBER, botaniste suisse qui a longtemps travaillé en Amazonie et qui écrivait en 1909 : « Il n'existe pas encore et il n'existera pas de sitôt un travail d'ensemble sur la forêt amazonienne qui soit capable de donner une bonne idée exacte de la composition d'un kilomètre carré de forêt primitive et moins encore d'une surface plus de trois millions de fois supérieure ».

Après presque 100 ans, ce message est toujours valable et invite à un peu d'humilité. Il pourrait servir à tempérer des projets trop ambitieux mais aussi à stimuler l'étude de la flore amazonienne. Au train où vont les choses, la flore de l'Amérique tropicale ne sera pas achevée avant un siècle et il est à craindre que, commencée sur une *hylaea* à peu près intacte, elle se termine sur des fragments dispersés, témoins tronqués d'une réalité à jamais ignorée.



## BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- AUBRÉVILLE A. - 1961 - Etude écologique ... CTFT.
- CAILLEUX A. - 1969 - Biogéographie Mondiale. Presse Univ. France. Que Sais-je? n° 590, 3<sup>e</sup> ed. 128 p.
- CHAMPION H.G., - 1936 - A preliminary survey... *Ind. For. Res.* 1.
- CHRISTIAN C.S. & STEWART, G.A. - 1968 - Methodology of integrated surveys. Proc. Toulouse Conf. Unesco.
- ELLENBERG H. *et al.* - 1965/66. - Tentative physiognomic... *Ber. Geobot. Inst. Ruebel* 37.
- FERRI M.G. - 1943-1971 - *en particulier* Simposio sobre o *Cerrado* 1963, 1966 et 1971.
- HAANTJENS H.A., - 1968 - Methodology of integrated surveys. Proc. Toulouse Conf. Unesco.
- HUBER J., - 1909. - Matas e Madeiras amazônicas. *Bull. Museo Goeldi* vol. 6.
- HUECK K., - 1972 - Vegetationskarte von Südamerika in Walter ed. Stuttgart.
- KEAY R.W.J. - 1959 - Vegetation Map of Africa... Oxford University Press.
- KÜCHER S.W. - 1967 - Vegetation Mapping. Ronald Press, 472 p.
- KÜCHER S.W. & M. ZONNEVELD - 1988. Vegetation Mapping. Nijhof/Jung.
- NUTTONSON M.Y., - 1955 - Wheat-climate... Am. Inst. Crop Ecology, Washington, D.C.
- RAWITSCHER F. - 1948 - *Jour. Ecol.* 36 (2): 237-268.
- RICHARDS P.W. - 1952 - The Tropical Rainforest. An Ecological Study. Cambridge University Press. 450 p.
- SCHMITHÜSEN J. - 1961 - Allgemeine Vegetations Geographie. De Gruyter. Berlin.
- SCHMITHÜSEN J. - 1976 - Atlas zur Biogeographie. De Gruyter. Berlin.
- WARMING J.E.B. - 1892 - Lagón Santa. : 153-488.
- WHITE F., - 1986. - Vegetation map of Africa, Unesco ; Projeto Radam Brasil 1967-1979. Reports, Rio Janeiro.



# STRUCTURES, FLORES, DYNAMIQUES : RÉPONSES DES FORÊTS PLUVIALES DES PETITES ANTILLES AUX MILIEUX MONTAGNARDS

A. ROUSTEAU

Laboratoire de Biologie végétale, université des Antilles et de la Guyane

**Résumé :** Les modifications de la flore et de la structure forestière le long d'un gradient altitudinal, sont décrites pour le versant au vent des montagnes de Guadeloupe. Trois étages forestiers sont définis. Au-dessus de 400 ou 500 m d'altitude, la densité des peuplements augmente, la surface terrière diminue, la dominance des espèces abondantes s'accroît. L'analyse des distributions de fréquence de la densité permet l'interprétation suivante : en altitude, les conditions environnementales limitent la croissance des arbres ; la faiblesse des surfaces terrières explique qu'en sous-bois, l'éclaircissement permette l'établissement et le recrutement lents d'espèces peu tolérantes ; la régénération progresse sous les semenciers (imprégnation du site, auto-remplacement des espèces) ; à l'échelon local, cette flore dominée par des taxons peu tolérants, tend à se simplifier et à se perpétuer.

**Mots-clés :** Structure forestière, flore, gradient altitudinal, conditions environnementales, régénération, montagne, Guadeloupe.

**Abstract:** The modifications of forest structure and flora along an altitudinal gradient are described on the windward slope of Guadeloupe - a Caribbean island. Three altitudinal forest zones are characterized. When elevation is greater than 400 or 500 m (asl), tree density increases and basal area decreases. The dominance of abundant tree species becomes more pronounced. The frequency distribution of the density agrees with the following interpretation : the upslope edapho-climatic conditions are reducing tree growth ; because of low basal area, the understory light is often sufficient for slow establishment and recruiting of slightly tolerant species ; the regeneration tends to develop under the parent tree (site impregnation, species self-replacement) ; at the local scale, the "heliophilous" dominated flora tends to be conserved and to become simpler.

**Keywords:** Forest structure, flora, altitudinal gradient, edapho-climatic conditions, regeneration, mountain, Guadeloupe.



## Introduction

Les petites îles telles que la Guadeloupe, offrent une diversité paysagère et climatique sans rapport avec leurs dimensions. Les *Cereus* du littoral ne sont souvent qu'à quelques kilomètres des forêts de brouillard. En ce qui concerne les forêts denses humides, cette contraction géographique des formations (*Massenerhebung*) rend l'effet d'altitude particulièrement spectaculaire.

On ne cherchera pas ici à identifier les facteurs édapho-climatiques responsables de l'effet d'altitude. Ce travail tente seulement, à propos d'une forêt dense humide naturelle, d'expliquer comment les modifications de la flore et de la structure forestière s'articulent entre elles. Ces modifications seront préalablement décrites. On montrera ensuite comment l'intensité de l'activité métabolique, en agissant sur la structure forestière locale et sa cinétique, détermine l'altération de la composition floristique.

## Domaine d'étude

La Guadeloupe est l'un des éléments de l'arc insulaire des Petites Antilles. Elle est formée de deux îles. La Grande-Terre, basse et calcaire ne sera pas évoquée dans ce travail. La Basse-Terre (ou Guadeloupe proprement dite) est une île montagneuse, située par 16° 10' de latitude nord et par 61° 40' de longitude ouest, dont le substrat géologique est essentiellement de nature volcanique (andésite, dacite). Son point culminant, au sud de l'île, est le volcan actif de la Soufrière (1 467 m).

L'étude proposée porte sur le versant oriental de la chaîne volcanique de la Basse-Terre, et ne concerne que les forêts naturelles situées à des altitudes supérieures ou égales à 300 m. Sur ce versant, la pluviométrie annuelle augmente avec l'altitude selon des gradients variables du nord (de 2 400 mm à 3 500 mm entre 300 et 600 m) au sud de l'île (4 800 mm à 10 000 mm entre 300 et 1 000 m). En revanche, l'évapotranspiration annuelle calculée selon la méthode de Thornthwaite (CLEMENT, 1965) décroît avec l'altitude d'une façon partout identique (de 1 200 mm à 1 000 mm entre 300 et 1 000 m). Il importe d'observer que dans le domaine étudié, au-dessus de 300 m d'altitude, le bilan d'eau annuel est toujours largement excédentaire et les bilans mensuels le sont tous eux aussi. Le gradient altitudinal de température est estimé à 0,6 °C pour 100 m (CABAUSSEL, 1982) et la moyenne thermique annuelle au niveau de la mer, sur la côte au vent, est voisine de 24,5 °C.

Au nord du domaine étudié, le substrat volcanique ancien (jusqu'à -10 Ma, ANDREIEV, BOUYASSE et WESTERCAMP, 1987) fournit des sols ferrallitiques fortement désaturés. Au sud, le volcanisme récent (formé de -60 000 ans jusqu'à aujourd'hui) du massif « Madeleine-Soufrière », produit à des altitudes inférieures à 800 m, des sols profonds à allophanes. A plus haute altitude, ces sols fertiles cèdent la place à des sols jeunes d'éboulis mêlés de cendres (COLMET-DAAGE, 1981).

## Méthodes

### L'inventaire

L'inventaire analysé est constitué de 21 parcelles distribuées le long de 4 transects à peu près perpendiculaires à l'axe principal de la chaîne montagneuse et espacés régulièrement du nord (transect 1) au sud (transect 4). Les parcelles sont placées tous les 100 m d'altitude (de 300 à 600 m pour les transects 1, 2 et 3, de 300 à 1 000 m pour le transect 4). Chaque parcelle est constituée de plateaux carrés de 10 m de côté (100 m<sup>2</sup>) alignés parallèlement aux courbes de niveau. On dispose de 18 parcelles de 8 placeaux, d'une parcelle de 4 placeaux, d'une de 9 et d'une de 10. Au total, les 21 parcelles dispersées sur le terrain correspondent à 167 placeaux de 100 m<sup>2</sup> (1,67 ha au total).

Dans chaque placeau, on a identifié et mesuré la circonférence à hauteur de poitrine des arbres de diamètre supérieur à 10 cm (DBH). 1 808 arbres représentant 85 espèces ont ainsi été inventoriés. Les plantes sont nommées conformément à la nomenclature adoptée par la « Flora of the Lesser Antilles » (HOWARD, 1988, 1989). Onze arbres, soit 0,608 % de l'effectif global, sont restés indéterminés. Cet inventaire a été effectué avec B. ROLLET, en 1985 - avant que le cyclone Hugo ne frappe la Guadeloupe.

## Le traitement des données

### ● Groupements floristiques

Les demi-parcelles (de 400 m<sup>2</sup>) ont été soumises à des classifications hiérarchiques ascendantes. Plusieurs essais ont été réalisés et les meilleurs résultats ont été obtenus en utilisant pour critère d'aggrégation le « lien maximum » à partir de distances de BRAY-CURTIS et de WHITTAKER (logiciel Ecodata, BOUCHON, 1992).

Pour juger de la valeur des hiérarchies réalisées, on a considéré leur capacité à regrouper rapidement les deux moitiés d'une même parcelle et à regrouper ensuite les parcelles en ensembles géographiques cohérents. Certaines parcelles de compositions floristiques singulières, isolées des autres par les premières analyses réalisées, ont été provisoirement exclues du traitement. Quatre groupes de parcelles, correspondant à quatre ensembles floristiques ont pu être distingués. La composition floristique de chaque groupe a été quantifiée. Les parcelles évincées initialement ont ensuite été examinées une à une. Elles ont pu alors être rapportées sans difficulté à l'un des quatre groupes identifiés.

### ● Équitabilité

Les calculs ont été réalisés en utilisant le logiciel « Ecodata » (BOUCHON, 1992). Du fait que les peuplements comparés diffèrent entre eux, tant par leur effectif d'arbres que par leur nombre d'espèces respectif, il convient de rapporter l'indice de diversité calculé à la diversité maximale théorique (DAGET, 1976). On utilise en conséquence l'équitabilité de Pielou (mieux nommée « régularité » selon FRONTIER et PICHOD-VIALE, 1990) :

$$R = \frac{H'}{\log_2 S}$$

(H' : indice de Shannon-Weaver ; S : nombre d'espèces)

Par construction, R varie entre 0 (régularité nulle) et 1 (régularité maximale théorique où toutes les espèces seraient représentées par un même nombre d'arbres).

## Résultats

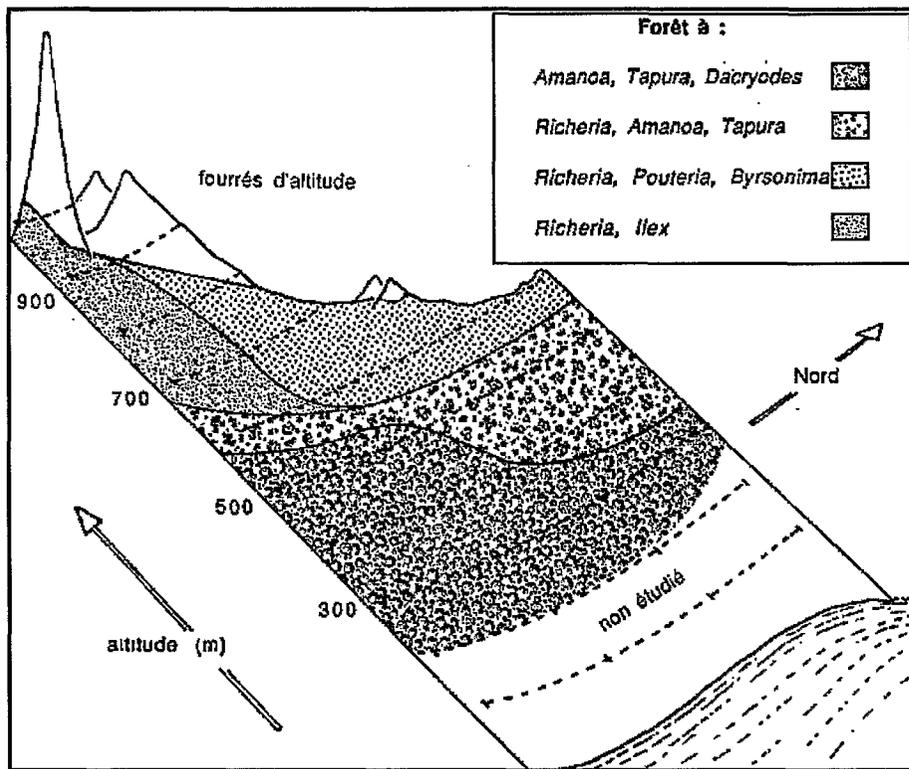
### A. Définition du gradient altitudinal

#### Floristique

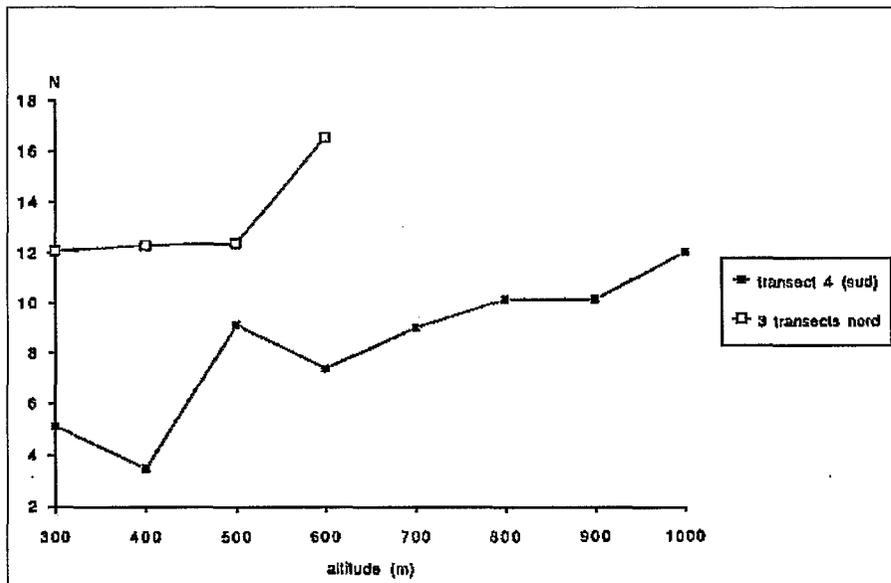
Les parcelles que l'analyse préliminaire a conduit à exclure, se singularisent par l'absence des espèces généralement dominantes. En altitude, *Guarea glabra*, *Cyathea arborea*, *Wercklea tulipiflora* (= *Hibiscus tulipiflorus*) et *Cecropia schreberiana* se substituent parfois, dans une parcelle ou une demi-parcelle, aux codominantes. En basse altitude, dans l'inventaire réalisé, les codominantes habituelles peuvent être remplacées, localement et à titre exceptionnel, par deux ou trois espèces globalement moins abondantes qu'elles : *Calyptanthes forsteri*, *Sterculia caribaea*, *Meliosma herbertii* et *Cecropia schreberiana*. Dans tous ces cas particuliers, la singularité des compositions floristiques s'explique soit par une surabondance localisée d'espèces de lumière (*Cecropia*, *Wercklea*), soit par le comportement grégaire prononcé de certains taxons (*Guarea*, *Calyptanthes*).

L'analyse fait finalement apparaître quatre types forestiers constituant trois étages de végétation (fig.1). Pour les désigner, on ne citera que les plus abondantes des espèces composant la voûte forestière. Les petites espèces telles que *Rudgea citrifolia* et *Cordia reticulata*, souvent très bien représentées, sont répandues dans les trois étages et ne sont en conséquence guère discriminantes dans le domaine étudié ici.

- Une forêt de basse altitude caractérisée par la dominance d'*Amanoa caribaea*, *Tapura latifolia* et *Dacryodes excelsa*. Cette formation s'étend jusqu'à 350 m d'altitude au nord et jusqu'à 550 m au sud.



**Figure 1**  
Étage des types forestiers au vent de la Basse-Terre.



**Figure 2**  
Nombre d'arbres (N) pour 100 m<sup>2</sup>.

- Une forêt d'altitude intermédiaire caractérisée par la codominance de *Richeria grandis*, *Amanoa caribaea* et *Tapura latifolia*. Cette formation est bien représentée au nord de l'île où elle s'étend de 350 à 550 m. Elle n'apparaît au sud, que dans une seule parcelle, à 600 m d'altitude sous forme d'une transition entre l'étage de basse altitude et la forêt de haute altitude. *Richeria* et *Tapura* conservent leur statut mais *Amanoa* est remplacé par *Dacryodes*.
- Une forêt de haute altitude caractérisée par la dominance de *Richeria grandis*. On y distingue deux faciès : un faciès où *Richeria* constitue 30 % des arbres (forêt à *Richeria*, *Pouteria*, *Byrsonima*) et un faciès plus diversifié que l'on ne rencontre qu'au sud de l'île sur les flancs du massif de la Soufrière (forêt à *Richeria*, *Ilex*).

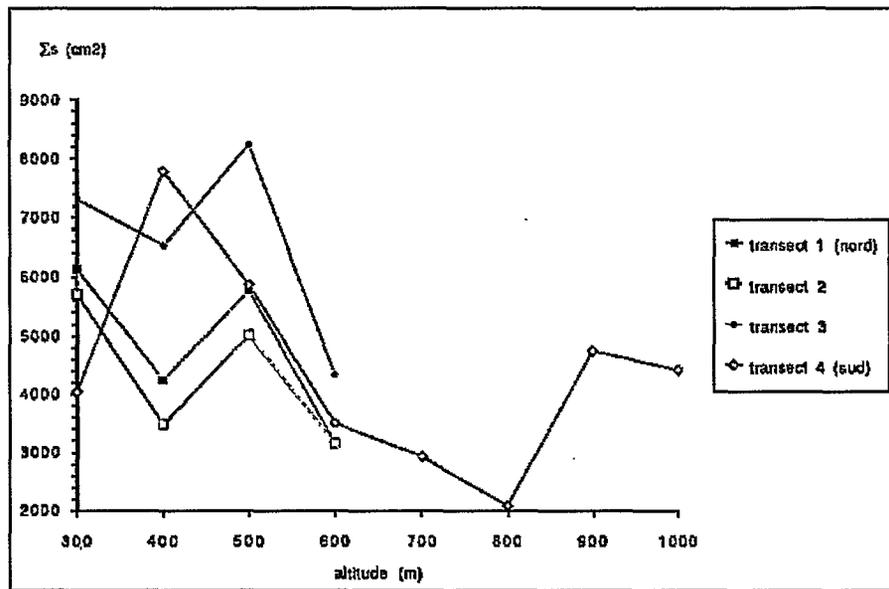
Les listes proposées ci-dessous pour chaque formation distinguée, donnent pour chaque espèce sa fréquence en % du nombre total des arbres relevés. Seules les espèces dont les fréquences sont supérieures à 4 % sont mentionnées.

Forêt à :	<b><i>Amanoa</i></b> <b><i>Tapura</i></b> <b><i>Dacryodes</i></b>	Forêt à :	<b><i>Richeria</i></b> <b><i>Pouteria</i></b> <b><i>Byrsonima</i></b>
<i>Amanoa caribaea</i>	12,40	<i>Richeria grandis</i>	31,47
<i>Rudgea citrifolia</i>	12,24	<i>Rudgea citrifolia</i>	11,89
<i>Tapura latifolia</i>	10,68	<i>Pouteria pallida</i>	10,72
<i>Dacryodes excelsa</i>	10,52	<i>Byrsonima trinitensis</i>	8,86
<i>Cordia reticulata</i>	7,85		
<i>Calyptanthes forsteri</i>	4,24		
<i>Licania ternatensis</i>	4,24		
<i>Prestoea montana</i>	4,24		
Forêt à :	<b><i>Richeria</i></b> <b><i>Amanoa</i></b> <b><i>Tapura</i></b>	Forêt à :	<b><i>Richeria</i></b> <b><i>Ilex</i></b>
<i>Richeria grandis</i>	16,44	<i>Richeria grandis</i>	17,73
<i>Amanoa caribaea</i>	10,19	<i>Guarea glabra</i>	8,03
<i>Rudgea citrifolia</i>	9,95	<i>Ilex sideroxyloides</i>	6,35
<i>Tapura latifolia</i>	9,49	<i>Cyathea arborea</i>	5,69
<i>Cordia reticulata</i>	5,32	<i>Wercklea tulipiflora</i>	5,69
<i>Calyptanthes forsteri</i>	4,63	<i>Inga ingoides</i>	4,35
		<i>Byrsonima trinitensis</i>	4,01
		<i>Cecropia schreberiana</i>	4,01

La circonférence maximale observée de *Cordia reticulata* est inférieure à 80 cm, celle de *Rudgea citrifolia* inférieure à 70 cm. Les abondances respectives de ces petits arbres permettent de les définir dans la forêt à *Amanoa*, comme des espèces du sous-bois relativement tolérantes à la pénombre. Au contraire, dans la forêt à *Richeria*, elles peuvent éventuellement participer à la constitution de la voûte.

Lorsqu'augmente l'altitude, la régularité de la composition floristique des peuplements tend à décroître sur chacun des quatre transects (fig. 2). On note cependant d'importantes différences entre les transects et sur un transect donné, on observe souvent entre deux parcelles voisines, des variations contraires à la tendance générale.

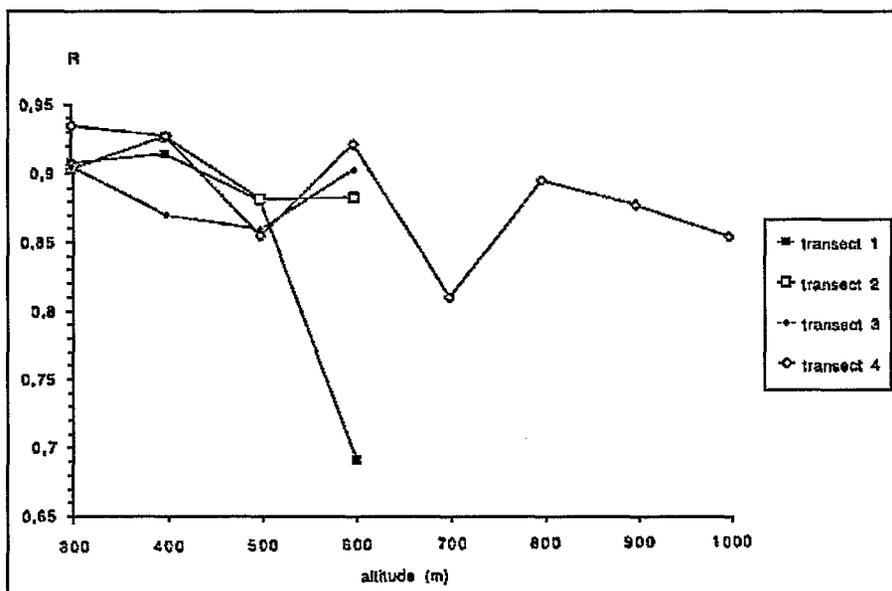
Cette information traduit le fait qu'en altitude, la dominance (en nombre d'arbres) des espèces les plus abondantes s'accroît. C'est d'ailleurs ce que laissent partiellement entrevoir les listes données ci-dessus.



**Figure 3**  
Surfaces terrières pour 100 m<sup>2</sup>.

#### Données structurales

Les données rapportées ici sont des moyennes rapportées à 1 plateau de 100 m<sup>2</sup>. Pour la densité (N) (fig. 3), les 3 transects nord sont très comparables. En revanche, les variations des surfaces terrières (Ss) le long des quatre transects doivent être distinguées (fig. 4).



**Figure 4**  
« Régularité » en fonction de l'altitude.

La densité d'arbres croît pour des altitudes supérieures à 400 ou 500 m. Les surfaces terrières décroissent pour des altitudes supérieures à 500 m sur le transect sud (transect n° 4) et à 400 m sur les autres transects (n° 1, 2 et 3). Ces altitudes correspondent à des seuils.

## B. Floristique et structure

Les données précédentes suggèrent que les modifications floristiques mises en évidence sont liées aux variations observées de la structure forestière.

### « Régularité » et structure

La régularité (ou équitabilité)  $R$  (calculée pour des demi-parcelles de 400 m<sup>2</sup>) est négativement liée à la densité ( $N$ ). La relation illustrée (fig. 5) est statistiquement significative (l'absence de corrélation de rang de Spearman est associée à une probabilité  $p = 0,02$ ).  $R$  répond moins nettement à la valeur de la surface terrière.

Lorsque le nombre d'arbres croît, l'abondance des espèces les mieux représentées augmente au détriment des autres.

En conséquence, la structure d'un peuplement traduit d'une certaine façon l'information floristique contenue dans l'indice  $R$ . Cette information apparaît en outre, plus étroitement liée à certains descripteurs de la structure du peuplement ( $N$ ) qu'à l'altitude.

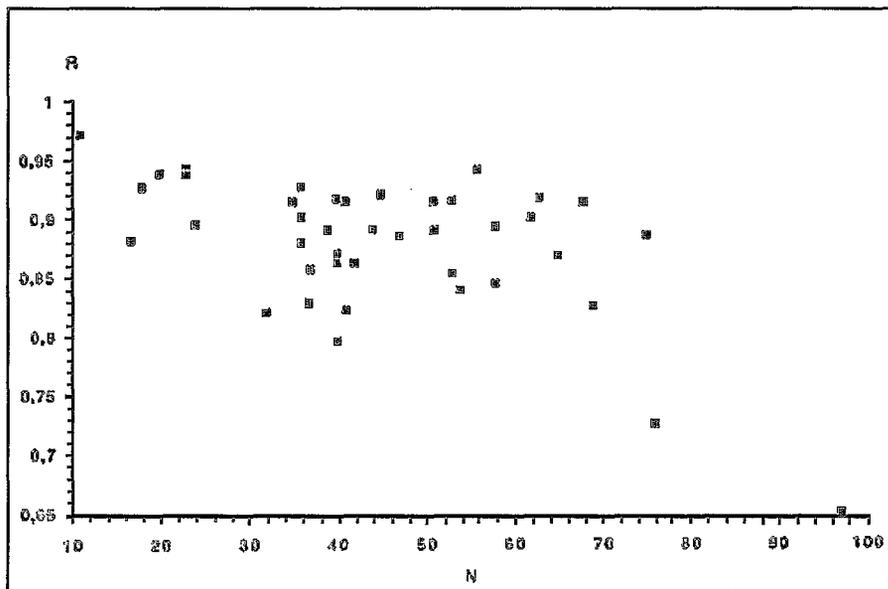


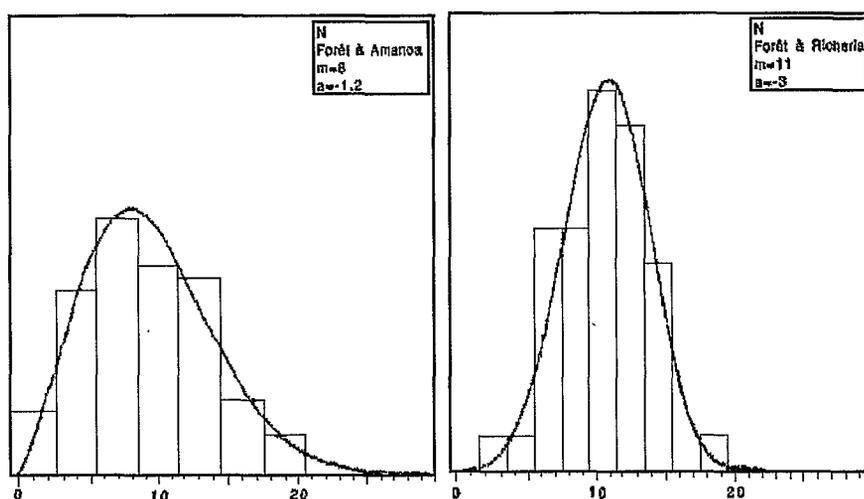
Figure 5

Régularité en fonction de l'effectif ( $N$ ) par demi parcelle (400 m<sup>2</sup>).

### Structures et types forestiers

Les unités floristiques comparées ici présentent des caractères structuraux globaux que l'on peut faire apparaître à travers la distribution de fréquence de la densité ( $N$ ) par placeau de 100 m<sup>2</sup>. Cette présentation apporte évidemment plus d'informations que la seule considération des moyennes. On a exclu de l'analyse, certaines parcelles dont les caractères structuraux étaient manifestement étrangers à ceux de l'ensemble de l'échantillon. L'étude suivante porte donc sur 44 placeaux de 100 m<sup>2</sup> de forêt à *Richeria* et 42 placeaux de forêt à *Amanoa*.

Un modèle théorique, calculé et aimablement communiqué par C. PONTIKIS (cf. annexe), a pu être ajusté à la distribution réelle. A partir de cette distribution (de mode connu), l'ajustement se fait en modifiant la valeur d'un seul paramètre libre «  $a$  ». Pour un mode donné, l'exposant «  $a$  » (négatif), mesure d'abord l'étalement de la distribution : plus il diminue, plus la distribution se resserre autour de son mode. Il intervient ensuite dans l'expression de la vitesse d'évolution de l'effectif  $N$  (cf. annexe) : plus il diminue, plus cette vitesse diminue rapidement en fonction de la variable et plus cette vitesse est grande pour de faibles valeurs de la variable. Cette « vitesse » est le bilan net de deux processus antagonistes : le recrutement et la mortalité. Compte tenu de ce qu'on appelle



**Figure 6**  
Ajustements de la fonction choisie aux distributions d'effectifs ( $N/100 \text{ m}^2$ ) ( $m$  : mode de la distribution ;  
 $a$  : exposant du modèle).

« recrutement » le franchissement du diamètre conventionnel de 10 cm, on observera que ce recrutement est essentiellement une mesure de la croissance des petits arbres.

Les ajustements réalisés (fig. 6) conduisent alors aux interprétations suivantes. Pour de petites valeurs de l'effectif ( $N < 5$ ), lorsque le recrutement l'emporte sur la mortalité, la densité d'arbres s'oppose moins au recrutement dans la forêt à *Richeria* que dans la forêt à *Amanoa*. La forte accumulation de parcelles à proximité du mode ( $N = 11$ ) révèle dans la forêt à *Richeria*, un phénomène de saturation qu'on n'observe pas dans les peuplements à *Amanoa*. La probabilité qu'une parcelle donnée atteigne de hautes densités d'arbres ( $N = 20$ ) est ainsi plus faible en forêt d'altitude - alors que la densité moyenne y est plus élevée. Une mortalité supérieure (peu vraisemblable d'après nos suivis actuels) ou une croissance très faible en sous-bois s'y oppose.

Les croissances faibles de la forêt d'altitude à *Richeria* ont pour conséquences essentielles de permettre au recrutement (nécessairement lent) de se prolonger durablement - même sous des peuplements déjà fournis ( $N < 11$ ).

## Discussion

La forêt dense étudiée, située au-dessus de 300 m d'altitude sur le versant au vent de la Basse-Terre, présente les densités et les surfaces terrières élevées qui caractérisent certaines forêts de montagne tropicale (ROLLET, 1978). La présence de taxons orophiles (*Guarea*, *Ilex*, *Clusia*, *Podocarpus*, *Cyathea*... ; cf. SCHNELL, 1971) parfois abondants même à 300 m (Lauraceae, *Miconia*...) renforce cette parenté.

Le versant analysé ici possède une richesse floristique relativement limitée et de ce fait, présente une certaine unité (STEHLE, 1935 ; PORTECOP, 1980). On peut cependant y distinguer plusieurs groupements.

L'étagement des formations végétales tel que le laissent apparaître les inventaires et les analyses rapportés plus haut, correspond à peu près aux résultats de BEARD (1949) en Dominique, l'île voisine de la Guadeloupe. Les compositions floristiques sont elles-mêmes assez comparables. On a pu néanmoins discerner en Guadeloupe, une forêt à *Richeria*, *Amanoa*, *Tapura*, qui semble devoir prendre place dans ce que BEARD nomme « Lower Montane Rain Forest ».

Si cet étagement procède par une suite de substitutions affectant le cortège des espèces les plus abondantes, il apparaît une césure prononcée vers 550 m (ou 650 m au sud de l'île). Là, la fré-

quence de *Richeria grandis* augmente d'une façon caractéristique. Cette césure se manifestant sur les quatre transects, ne semble imputable ni au bilan hydrique, ni aux facteurs édaphiques (facteurs variant fortement d'un transect à l'autre). En revanche, une moyenne thermique annuelle de l'ordre de 21 ou 22 °C pourrait en rendre compte. De telles césures floristiques imputées à la température semblent exister ailleurs (500 m, à la Réunion, selon DUPOUEY et CADET, 1986 ; 1 200 m, 18 °C au Mont Kinabalu, à Bornéo, selon KITAYAMA, 1992).

Dans le secteur étudié, l'augmentation de la densité et la diminution de la surface terrière interviennent simultanément, vers 400 m au sud de l'île ou 500 m ailleurs. Ces tendances altitudinales, habituelles, ne sont pourtant pas partout corrélatives (GRUBB *et al.*, 1963 ; KITAYAMA, 1992).

L'altitude seuil à partir de laquelle varient la densité et la surface terrière, est inférieure de 150 m environ à la limite inférieure de la forêt à *Richeria*. Or une bonne partie des taxons édificateurs de cette formation (*Richeria grandis*, *Byrsonima trinitiesis*, *Ilex sideroxyloides* et *Inga ingoides*, notamment) ne sont aux altitudes inférieures que des arbres de seconde grandeur, habituellement peu abondants et tolérant peu l'ombre. La forêt d'altitude emprunte donc une fraction importante de sa flore arborée à la strate moyenne et au contingent héliophile des forêts à *Amanoa*. Une telle composition peut en partie expliquer les faibles surfaces terrières enregistrées.

Mieux que l'altitude, la densité des peuplements explique la baisse de l'indice de régularité et par suite, l'accentuation de la dominance (évaluée ici en nombre d'arbres). C'est précisément lorsque la densité augmente et que la surface terrière diminue, que ces espèces pourtant peu tolérantes, se régénèrent abondamment au point de limiter l'effectif des éléments accompagnateurs et d'atteindre un statut accentué de dominantes.

Les forêts antillaises intègrent nécessairement, tant à travers leurs structures qu'à travers leurs compositions floristiques, l'action dévastatrice et récurrente des cyclones. Les pulsations sylvigénétiques imprimées par de tels événements, expliquent sans doute certaines caractéristiques générales des peuplements étudiés ici. L'effet d'altitude observé en Guadeloupe n'est cependant pas fondamentalement différent de ce qu'on observe ailleurs. On doit noter que les dégâts provoqués par les ouragans sont extrêmement variés dans leur intensité et dans leur nature ; ils ne peuvent être considérés homogènes que sur de très petites surfaces. La dispersion géographique des parcelles étudiées ici permet d'atténuer l'incidence d'éventuelles particularités locales, qu'elles soient ou non liées aux cyclones. Tel qu'il est analysé dans ce travail, l'effet d'altitude - ou du moins ses composantes les plus remarquables - s'expriment indépendamment des modes variés que peut revêtir la dynamique forestière locale. L'effet d'altitude ne traduit essentiellement - selon nous - que le ralentissement de la croissance.

On peut comprendre en effet, le long du gradient altitudinal étudié, les modifications structurales et floristiques, intimement liées entre elles, comme une réponse synthétique à la diminution sévère du potentiel écologique. Quelles que soient les contraintes environnementales responsables (hydriques, thermiques, édaphiques...), elles se traduisent par un ralentissement des processus biologiques : les plantes poussent moins vite (MURPHY, 1975 ; GRUBB, 1977 ; GOLLEY, 1979). L'espace disponible se sature moins rapidement ; les surfaces foliaires, qui peuvent être considérées comme grossièrement proportionnelles à la surface terrière (SHINOZAKI *et al.*, 1964 ; LESQUIRE *et al.*, 1983) interceptent moins l'éclairement (GRUBB et WHITMORE, 1967). Le recrutement des jeunes arbres, quoique très lent, se prolonge sans qu'en soient exclues les espèces héliophiles. La profusion des herbacées, des fougères, des épiphytes à la base des troncs, témoignent sans doute de ces conditions d'éclairement peu limitantes. Lorsqu'un arbre meurt, l'ouverture, liée à ses dimensions, reste modérée. L'abondante régénération lentement constituée, autorise un recrutement lent mais non différé. Ce mécanisme presque continu, favorise l'auto-remplacement. C'est simplement sous un *Richeria* que les graines de *Richeria* tombent le plus fréquemment et, du fait que les contraintes biotiques demeurent peu sélectives, cette « imprégnation » du site (ROUSTEAU, 1990) réduit la possibilité qu'une autre espèce s'y installe. Cet effet d'imprégnation entretient, voire explique, l'accentuation de la dominance dans les forêts d'altitude (évaluée par la baisse de l'indice de régularité R).

A basse altitude, dans les forêts vigoureuses, les contraintes qui s'opposent au recrutement des arbres sont pour une certaine part, le fait des grands arbres en place. Pour une autre part elles doi-

vent être imputées à d'autres types de plantes : les héliophiles herbacées ou lianescentes à l'occasion de grandes ouvertures, mais aussi les petits arbres (*Rudgea citrifolia*, *Cordia reticulata*) ou des arbustes (*Psychotria*) qui s'établissent dans les sous-bois longtemps non perturbés.

En somme, lorsque s'accroissent les contraintes mésologiques, les contraintes biotiques s'atténuent. Les modalités de la régénération deviennent plus favorables aux espèces héliophiles et augmentent la probabilité d'auto-remplacement. Elles tendent à conserver et à simplifier la composition floristique locale.

Ces diverses modifications, parce qu'elles ne résultent que du seul ralentissement de la cinétique des peuplements végétaux, doivent se retrouver à chaque fois que les conditions mésologiques se font plus contraignantes (refroidissement, sécheresse, salinité...). Dans le domaine étudié ici, il n'est pas nécessaire d'avoir recours à la spécialisation des taxons pour expliquer la composition floristique des peuplements d'altitude - du moins en ce qui concerne les arbres les plus abondants.

**Remerciements** Nous tenons à remercier C. BOUCHON (laboratoire de Biologie animale, univ. Antilles-Guyane) de nous avoir conseillé dans le domaine de l'analyse des données ; C. ΠΟΝΤΙΚΙΣ (laboratoire de Physique atmosphérique, univ. Antilles-Guyane) pour ses suggestions et la modélisation des distributions de fréquence. Nos remerciements vont aussi à J. JEANNETE (Office national des forêts) pour l'aide apportée à la réalisation du travail de terrain. L'Office national des forêts et le Parc national de la Guadeloupe ont contribué financièrement à la réalisation de ces travaux.



## BIBLIOGRAPHIE

- ANDRIEV P., BOUYSSÉ P. et WESTERCAMP D. - 1987 - Géologie de l'arc insulaire des Petites Antilles et évolution dynamique de l'Est caraïbe. Thèse d'Etat Univ. Bordeaux.
- BEARD J. S. - 1949 - The natural vegetation of the windward & leeward islands. Clarendon Press Oxford.
- BOUCHON C. - 1992 - Logiciel ECODATA. Université des Antilles et de la Guyane, Pointe-à-Pitre.
- CABAUSSEL G. - 1982 - Climatologie. In « La Guadeloupe », Atlas des DOM. CNRS.
- CLEMENT R. - 1965 - Essai de classification des différents climats de la Guadeloupe. Météorologie nationale.
- COLMET-DAAGE F. - 1981 - Pédologie. In « La Guadeloupe », Atlas des DOM. CNRS.
- DAGET J. - 1976 - Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris.
- DUPOUEY J. L. & CADET T. - 1986 - Subdivisions de la forêt de bois de couleur à l'île de la Réunion. *Annales des Sciences Forestières*, 43 (1) : 103-114.
- FRONTIER S. et PICHOD-VIALE D. - 1991 - Ecosystèmes : structure, fonctionnement et évolution. Masson, Paris.
- GOLLEY F. B. - 1979 - Production primaire brute et nette, paramètres de croissance. In Ecosystèmes forestiers tropicaux. UNESCO, Paris.
- GRUBB P. J. - 1977 - Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8 : 83-107.
- GRUBB P. J., LLOYD J. R., PENNINGTON T. D. & WHITMORE T. C. - 1963 - A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I The forest structure, physiognomy and floristics. *Journal of Ecology*, 51 : 567-601.
- GRUBB P. J. & WHITMORE T. C. - 1967 - A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. III The light reach in the ground vegetation. *Journal of Ecology*, 55 : 37-57.
- HOWARD R. A. - 1988-1989 - Flora of the Lesser Antilles. Dicotyledoneae (vol. 4, 5 & 6). Arnold arboretum, Harvard University.
- KITAYAMA K. - 1992 - An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio*, 102 : 149-171.
- LESCURE J.P., PUIG H., RIERA B., LECLERC D., BEEKMAN A. & BENETEAU A. - 1983 - La phytomasse épigée d'une forêt dense en Guyane française. *Acta Oecologica / Oecologia Generalis*, 4 (3) : 237-251.
- MURPHY P. G. - 1975 - Net primary productivity in tropical terrestrial ecosystems. In H. LEITH and R. WHITTAKER (Eds.), Primary Productivity of the Biosphere. Springer-Verlag, Berlin.
- ORTECOP J. - 1980 - Végétation. In « La Guadeloupe », Atlas des DOM, CNRS.
- ROLLET B. - 1978 - Organisation des écosystèmes forestiers tropicaux. In Ecosystèmes forestiers tropicaux. UNESCO, Paris.
- ROUSTEAU A. - 1990 - Essai sur le polymorphisme des plantules d'Angiosperme. Thèse d'Etat Univ. P. et M. Curie.
- SCHNELL R. - 1971 - Introduction à la Phytogéographie des pays tropicaux. Vol. II. Gauthier-Villars, Paris.
- SHINOZAKI K., YODA K., HOZUMI K. & KIRA T. - 1964 - A quantitative analysis of plant form - The pipe model theory. II Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Japanese Journal of Ecology*, 14 (4) : 133-139.
- STEHLE H. - 1935 - Essai d'écologie et de géographie botanique. Flore de la Guadeloupe et dépendances, 1. Basse-Terre.



## ANNEXE

### Modèle de distribution

(dû à C. ΠΟΝΤΙΚΙΣ, laboratoire de Physique atmosphérique, université des Antilles et de la Guyane)

t étant le temps, N(t) le nombre d'arbres présents dans un placeau et F(N,t) la fonction de distribution de N.

$$\frac{\partial}{\partial N} (F \cdot dN/dt) + \frac{\partial F}{\partial t} = 0$$

On pose :  $dN/dt = A \cdot N^a$  (a < 0)

L'intégration fournit :

$$g(N) = K \cdot N^{-a} \cdot \exp \left[ \frac{-b}{A \cdot (1-a)} \cdot N^{(1-a)} \right]$$

(K et b constantes)

En dérivant g par rapport à N et en intégrant g entre 0 et l'infini, on calcule successivement  $\frac{-b}{A}$  et K :

M étant le mode de la distribution, P le nombre total de placeaux,

$$\frac{-b}{A} = a \cdot M^{(a-1)} \quad K = -a \cdot P \cdot M^{(a-1)}$$

La variation de N en fonction du temps peut alors s'écrire :

$$dN/dt = \frac{-b}{a \cdot M^{(a-1)}} \cdot N^a$$



# FERNS AND THE MELASTOMATACEAE AS INDICATORS OF PHYTOGEOGRAPHIC PATTERNS IN AMAZONIA

K. RUOKOLAINEN

Department of Biology, University of Turku, 20500 Turku, Finland

**Résumé :** Les modèles de distribution des plantes de la forêt pluvieuse de l'Amazonie sont peu connus à cause d'une recherche botanique inadéquate et géographiquement inégale. Si les espèces végétales forment de manière récurrente des communautés écologiquement restreintes, il devrait y avoir des modèles de distribution récurrents qui pourraient être découverts en étudiant seulement une partie de la flore. Les comparaisons de la flore de douze terrains d'étude différents dans l'Amazonie péruvienne sur la base d'arbres supérieurs à 2,5 cm diamètre à la hauteur de la poitrine, fougères terrestres et Melastomataceae, indiquent qu'il existe des communautés de plantes récurrentes et que les fougères et Melastomataceae sont de très bons indicateurs de plusieurs modèles phytogéographiques généraux en Amazonie.

**Mots-clés :** forêt pluvieuse de l'Amazonie, Melastomataceae, fougères, indicateurs phytogéographiques.

**Abstract:** The distribution patterns of Amazonian rain forest plants are poorly known as a result of inadequate and geographically uneven botanical exploration. If the plant species form ecologically restricted recurring communities there should also be some repeating patterns of distribution that can be found by studying only a part of the flora. Floristical comparisons of twelve different study plots in Peruvian Amazonia on the basis of trees over 2.5 cm diameter at breast height, terrestrial ferns and the Melastomataceae suggest that there are recurring plant communities and that ferns and Melastomataceae are promising candidates for serving as indicators of more general phytogeographical patterns in Amazonia.

**Keywords:** Amazonian rain forest, Melastomataceae, ferns, phytogeographical indicators.



## Introduction

In the considerations of Amazonian biogeography the central point has been the recognition of separate areas where species richness and endemism is observed to be higher than in the surroundings. These so-called centers of endemism are variously thought to be caused by allopatric speciation in distinct rain forest patches during drier episodes of Pleistocene (HAFFER, 1969), by Holocene dispersal of species to previously water-covered Amazonia (FRAILEY *et al.*, 1988), fluvial dispersal barriers (HAFFER, 1978; HERSHKOVITZ 1977), or by present-day ecological factors that may be induced by climatic differences (ENDLER, 1982) or geologically induced habitat differentiation (ENDLER, 1982; RÄSÄNEN *et al.*, 1987). Despite the essential role that biogeography has played in the development of these theories about the evolution and structure of Amazonian ecosystems, our knowledge of the distribution of species in the area is still quite inadequate. The general collection activity in Amazonia has been very low (CAMPBELL & HAMMOND, 1989) in spite of recently increasing effort and, more importantly, collections are very unevenly distributed so that even the very idea of centers of endemism remains unsupported under a closer scrutiny (NELSON *et al.*, 1990).

Evidently, one of the central tasks in Amazonian phytogeographical studies has to be the revealing of true patterns in the distribution of plant species. To achieve this goal collection intensity and geographical coverage must be considerably increased. It is especially important to gather observations that are quantitatively comparable among separate sites so that site to site floristic differences and similarities can be revealed in an unbiased way. The standard method is to use sampling units within which all the plant species are recorded and the size of the sampling unit is defined so that nearly all species present in the community are met (BRAUN-BLANQUET, 1932). However, in tropical rain forests this approach is in practice nearly impossible because of the great species richness and the inability in most cases to distinguish any clear limits for plant communities (MANGENOT, 1955).

An obvious way to avoid the special difficulties of rain forests is to sample only a part of the flora and to use it as an indicator of the rest. Such an indicator group should 1) be easy to recognize in the field, 2) be easy to sample, 3) be species-rich enough to reflect different kinds of distribution patterns and ecological responses, 4) be species-poor enough to enable rapid field and laboratory work, 5) be present in all parts of the study area, and 6) reproduce as accurately as possible the general distribution patterns of the total flora. A group of species that fits with the first five requirements can be considered a potential indicator and the sixth condition is a test for real applicability. The sixth condition necessarily includes the idea that in rain forests there should be distinct plant communities that are determined by some environmental constraints like precipitation, temperature and soil quality largely in the same manner as in the temperate part of the world. So, a good indicator group should be able to present equally unique species combinations for given ecological conditions as are observable among the rest of the flora. The assumption of separable and in a predictable manner recurring plant communities in unflooded Amazonian forests is, however, not approved neither much studied and there are also several theories supposing that different kinds of stochastic phenomena (HUBBELL & FOSTER, 1986) largely define the species composition of any given site.

The idea of a certain kind of indicator group has been applied in Amazonian phytogeographical studies by eg. KAHN & GRANVILLE (1992) and PRANCE (1973) but these authors have not tried to estimate if their indicator groups can really reproduce a pattern common to the rest of the flora. To my knowledge, the only such attempt in rain forests has been made by WEBB *et al.* (1967) in Australia where it was found that big trees work best. It is also intuitively appealing to think that trees could be good phytogeographical indicators. The biomass of trees is biggest of different life forms in tropical rain forests and trees are the main component in determining the structure of the forest. Furthermore, they have a major contribution to the species richness of the forest (BALSLEV & RENNER, 1989). However, trees are not a very practical indicator group because of the high number of species involved and the laborious sampling of especially big individuals. Potentially better indicator groups can be found among smaller plants, such as ferns and the family Melastomataceae. Both taxa fulfil all the

first five conditions described above. In this paper I shall explore how well these two plant groups fulfil the requirement of reproducing a floristic pattern that is common to other parts of the flora. For practical reasons not the whole flora but only trees are compared to ferns and Melastomataceae.

### Data collecting and analysis

Twelve plots of 25 m per 25 m (0.0625 ha) were established in two separate localities (fig. 1) close to the city of Iquitos in primary unflooded rain forest avoiding recent tree falls as far as possible. The average annual rainfall of the area is ca. 2600 mm and mean annual temperature 25.9°C (PEÑAHERRERA, 1986). The study area along Río Momón was a remnant rain forest patch on clay soil belonging to the tourist enterprise "Amazon Selva Tours" that was surrounded by cultivations. Two plots (n° 1 and 2) were set on an old flat terrace of Río Momón and two other (3 and 4) on a somewhat undulating terrain (relative height differences ca. 5-10 m) beside the terrace.

The locality along Río Nanay was close to the village of Mishana and the plots were established in a more or less linear south-north orientation in the same area where GENTRY (1988) has reported one of the most species-rich hectare-plots of the world. Plots n° 5 to 7 were established on an essentially flat terrace of Río Nanay about 1.5 km south from the village of Mishana. Four plots (9 to 12) were put ca. 2-3 km south from Mishana on white sand forest on a hilly terrain (relative height diffe-

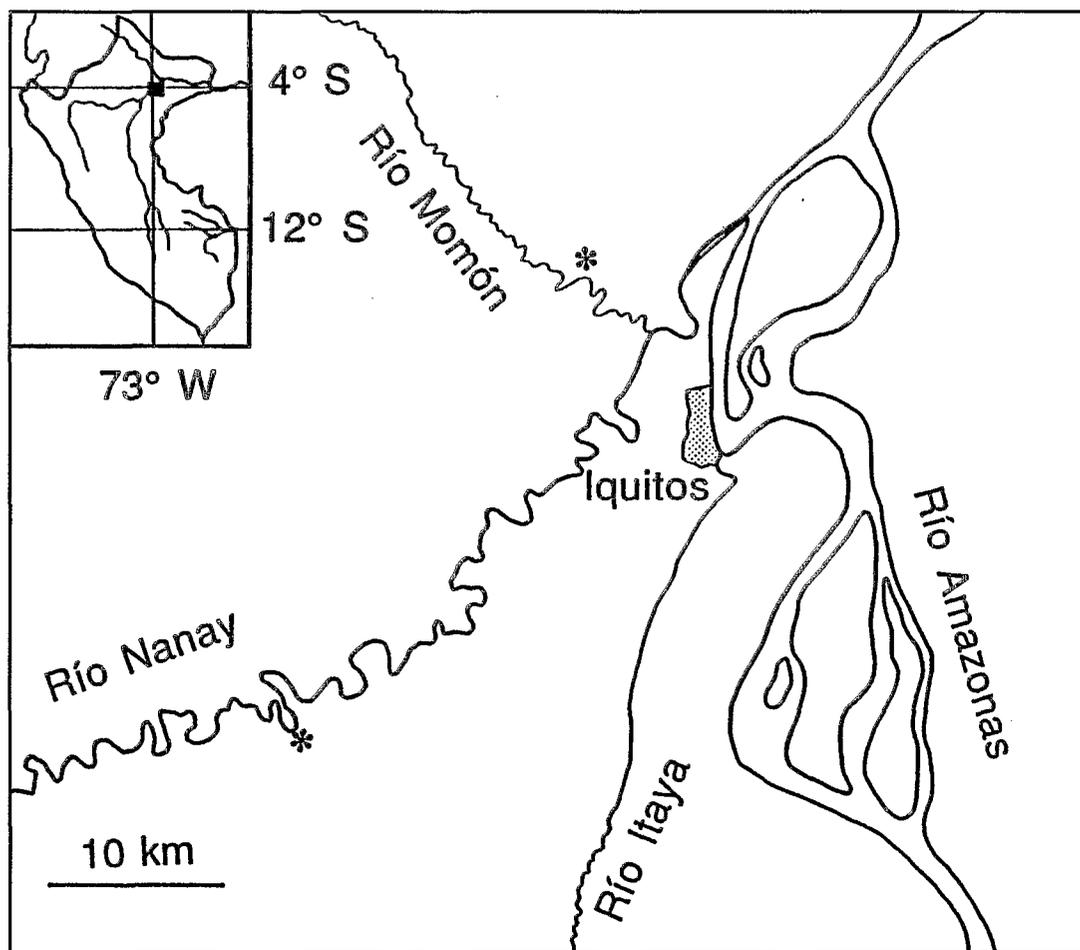


Figure 1

The study area in Peruvian Amazonia. Collecting localities are indicated with stars.

rences ca. 10 m) bordered by the terrace. Plot n° 8 was set exactly in the limit between the white sand area and the clayey terrace.

Within the plots, all the terrestrial and low epiphytic (below the height of 2 m) species of ferns, the height and number of individuals of all Melastomataceae species, and the circumference and number of individuals of all tree species having more than 2.5 cm diameter at breast height (DBH) were recorded.

Two different methods, correspondence analysis (CA), HILL (1973) and Mantel's test (MANTEL 1967) were used to investigate the similarity of the floristic relationships that are produced independently with ferns, the Melastomataceae and trees. In CA ordination, presence-absence data was used. Because the number of tree species exceeded the capacity of the computer program CANOCO (TER BRAAK, 1987), those species that were represented by only one individual were excluded from the analysis. This arrangement does not affect the resulting ordination. For Mantel's test, floristic similarity matrices of the plots were computed using each plant group separately. The Jaccard coefficient of community (JACCARD, 1901) was used for ferns, and the percentage similarity (BRAY & CURTIS, 1957) based on the importance value index (IVI, CURTIS & MCINTOSH, 1950) for Melastomataceae and trees. Because most species of the Melastomataceae are small, the IVI values were calculated using the height of each individual instead of basal area. The use of height gives relatively more importance for vines and instead of biomass probably reflects more of the capability of capturing light.

In Mantel's test, a test criterion (Z) is calculated as the sum of the cross products of the corresponding values in the two similarity matrices. Then one of the matrices is kept constant while the other has its cells randomly permuted. After each permutation the test criterion is calculated again (Z'). When all permutations are made, the statistical significance of the original test criterion is computed: the commonness of Z' values that exceed Z gives the probability of getting a value at least as extreme as the original test criterion by chance only. The Mantel's test was calculated with the computer program "R-package" (LEGENDRE and VAUDOR 1991) using 2000 permutations and a standardized form of the test criterion (equivalent to the Pearson correlation coefficient (SMOUSE *et al.*, 1986).

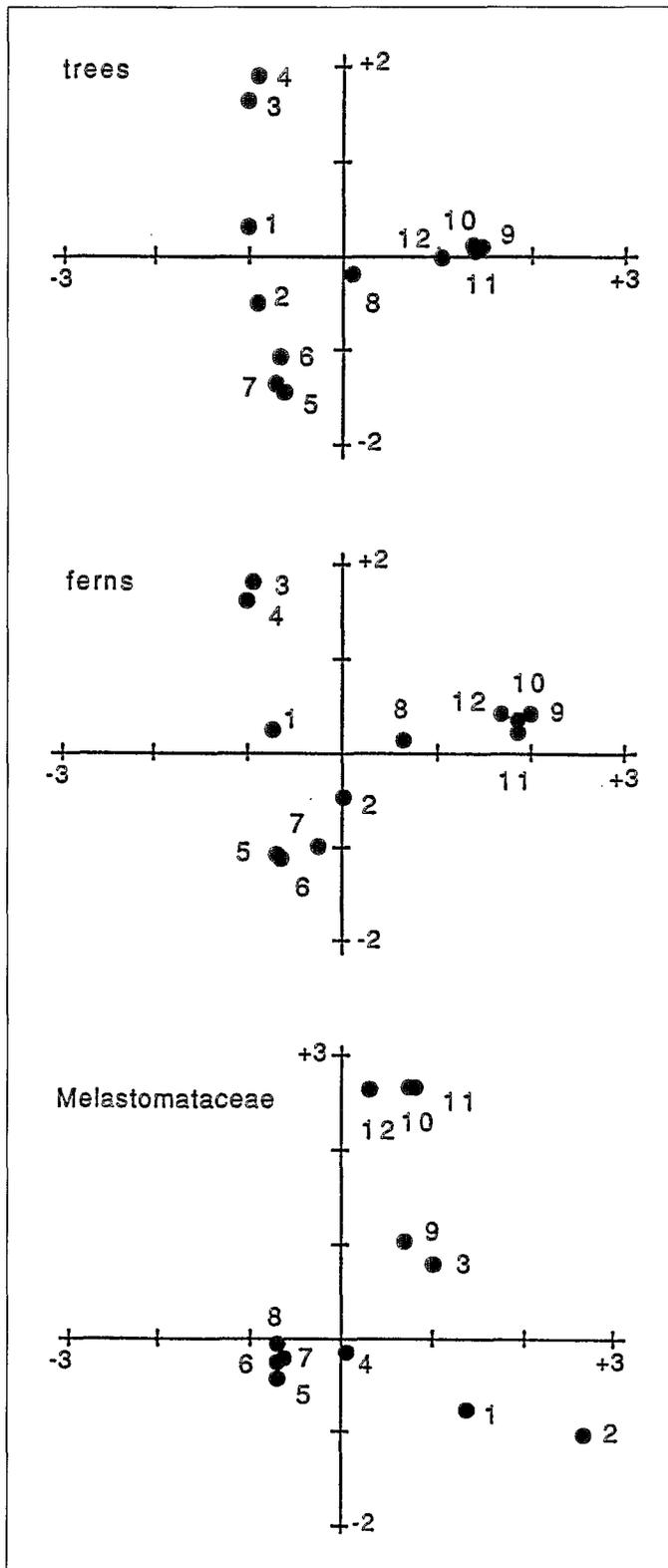
## Results

The study included 2114 individuals and 505 species of trees over 2.5 cm DBH, 457 individuals and 29 species of Melastomataceae, and 53 species of ferns. The floristical list of trees is presented in the appendix and Melastomataceae and ferns are found in RUOKOLAINEN *et al.* (in press).

The CA ordination gave almost identical results in trees and ferns but in the Melastomataceae the result was somewhat different (fig. 2). In all three ordinations it was possible to distinguish the plots on clayey soil and respectively on white sand soil along Río Nanay. Plots 5, 6 and 7 formed a distinct group as well as plots 10, 11 and 12. Trees and ferns located plot n° 9 among other plots on white sand and n° 8 that situated in the transition zone between clayey and white sand soil was found in between the corresponding plots in the ordination, too. In the Melastomataceae, however, plot 8 clustered together with clayey soil plots and the first plot (n° 9) on white sand took an intermediate position in the ordination.

The plots along Río Momón do not separate as a very tight group but in all the three ordinations plots 1 and 2 and, respectively 3 and 4 formed fairly clear pairs. In ferns and trees the former pair has a more or less central position in the ordination whereas the latter pair is relatively far from all the other plots. In the Melastomataceae this pattern is rather the opposite.

Each of the three plant groups gave a relatively similar indication of the floristic distances among the study plots as shown by the highly significant positive correlations in the Mantel's test (table 1). Between ferns and trees the correlation is very high, and even though the correlation coefficients involving the Melastomataceae have lower values, they are still statistically significant.



**Figure 2**

CA ordinations of the twelve study plots using independently presence-absence data of trees, ferns and the Melastomataceae.

	Melastomataceae	Trees
Ferns	0.396 **	0.823 ***
Melastomataceae		0.553 ***

**Table 1**

Standardized correlations among three different plant groups according to Mantel's test. The probability (P) to observe equal or better correlation by chance is indicated by stars:

\*\* =  $P < 0.01$ , \*\*\* =  $P < 0.001$ .

## Discussion

The ordination result given by ferns was almost identical to the one given by trees, which was also reflected in the high correlation coefficient between these groups. The same overall pattern was also produced by the Melastomataceae, but in this case the details of the ordination differed more, and the correlation coefficients with the other plant groups were lower. Hence, it is possible that ferns and trees bear more resemblance to each other than to the Melastomataceae in their phytogeographical behaviour. However, it is also possible that the result is partly a sampling artifact. The Melastomataceae had notably fewer individuals and species than the other groups, and therefore random variation may have played a greater role. In a more detailed scrutiny of the same data set (RUOKOLAINEN *et al.* in press), it was found that also another small group, the Myristicaceae, differed somewhat from the general pattern of ferns and trees. It must be noted that the total flora was not inventoried, but trees were taken as a representative sample of it. Trees certainly form an important part of the total floristical diversity, but their correlation with the rest of the flora is unknown. However, in any case the positive geographical correlations between all the three plant groups studied here suggest that

there were really non-random plant species assemblages and therefore the very possibility for defining relevant phytogeographical indicators is supported.

An important part of the surveyed plots were situated in white sand forest that is known to be floristically distinct (ANDERSON 1981) and therefore there was probably a tendency to get better correlations in Mantel's test than would have been the case without the white sand plots. On the other hand, the CA ordination indicated that especially between ferns and trees there was almost exact one to one correspondence in the floristic distances among the plots, and therefore the positive result in Mantel's test can be considered fairly reliable.

Despite differences in details, two relatively species-poor groups have produced generally the same floristical overview of the plots as the species-rich group of trees. This means that both ferns and the Melastomataceae are promising as indicator groups in the search of phytogeographical patterns in Amazonia. Faced with the huge size of Amazonia, phytogeographers need methods that can be learned and practiced rapidly by as many people as possible during the limited time left to study the rain forests in a relatively undisturbed state. Even though ferns and the Melastomataceae are species-poor groups only in relation to the rest of Amazonian flora, it is still feasible or at least more rapid to make workable field guides for them than for the whole flora. Therefore, it might even be possible to train relatively modestly educated people to collect the urgently needed field data of these potential indicator groups, in the same way as the parataxonomists work in Costa Rica (TANGLEY 1990).

**Acknowledgements.** I am grateful to Hanna TUOMISTO for providing the fern data presented in this study as well as for cooperation in several phases of the work and to Mildred GARCÍA, Richer RÍOS, Juan RUIZ and Alberto TORRES for their assistance in the field work. I also thank Cornelius C. BERG, Al GENTRY, Bruce HOLST, Ron LIESNER, Paul J. M. MAAS, Robbin MORAN, Mónica Palacios RÍOS, Terry PENNINGTON, Susanne S. RENNER, Carlos REYNELL, Charlotte TAYLOR, Henk van der WERFF and Rodolfo VÁSQUEZ for identifying plant specimens. The study was financed by FINNIDA and the Finnish Academy.



## REFERENCES

- ANDERSON A.B. - 1981 - White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica*, 13(3): 199-210.
- BALSLEV H. & RENNER S.S. - 1989 - Diversity of east Ecuadorean lowland forests. In: HOLM-NIELSEN, L. B., NIELSEN, I. C. & BALSLEV, H. (eds.), *Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity*, pp. 287-295. Academic Press, London.
- BRAUN-BLANQUET J. - 1932 - *Plant sociology: the study of plant communities*. Hafner, London. 439 p.
- BRAY J.R. & CURTIS J.T. - 1957 - An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325-349.
- CAMPBELL D.G. & HAMMOND H.D. (eds.) - 1989 - *Floristic Inventory of Tropical Countries*. New York Botanical Garden, New York. 545 p.
- CURTIS J.T. & MCINTOSH R.P. - 1950 - The interrelation of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology*, 31: 435-455.
- ENDLER J.A. - 1982 - Pleistocene forest refuges: fact or fancy? In: Prance, G. T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, pp. 641-657. Columbia University Press, New York.
- FRAILEY C.D., LAVINA E. L., RANCY A. & de SOUZA FILHO J.P. - 1988 - A proposed Pleistocene/Holocene lake in the Amazon basin and its significance to Amazonian geology and biogeography. *Acta Amazonica* 18: 119-143.
- GENTRY A.H. - 1988 - Patterns of plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Garden*, 75: 1-34.
- HAFFER J. - 1969 - Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165: 131-137.
- HAFFER J. - 1978 - Distribution of Amazon forest birds. *Bonn. zool. Beitr.*, Heft 1-3: 38-78.
- HERSHKOVITZ P. - 1977 - *Living New World Monkeys (Platyrrhini)*, vol. 1. Chicago University Press.
- HILL M. O. - 1973 - Reciprocal averaging - an eigenvector method of ordination. *J. Ecol.*, 61:237-249.
- HUBBELL S.P. & FOSTER R.B. - 1986 - Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: DIAMOND, J. & CASE, T.J. (eds.), *Community ecology*, pp. 314-329. Harper & Row Publishers, New York.
- JACCARD P. - 1901 - Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques régions voisines. *Bull. Soc. vand. Sci. Nat.*, 37: 241-272.
- LEGENDRE P. & VAUDOR A. - 1991 - The R package - multidimensional analysis, spatial analysis. Département de sciences biologiques, Université de Montréal. iv + 142 p.
- MANGENOT G. - 1955 - Etude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. *Etudes éburnéennes, IFAN*, 4:5-61.
- MANTEL, N. - 1967 - The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. *Cancer Research*, 27(2): 209-220.
- NELSON B. W., FERREIRA C.A., DA SILVA M.F., KAWASAKI M.L. - 1990 - Refugia, endemism centers and botanical collecting density in Brazilian Amazonia. *Nature*, 345: 714-716.
- PENAHERRERA DEL A.C. - 1986 - Geografía Física del Perú. In: Manfer: Mejia Baca, J. (ed.), *Gran Geografía del Perú, Naturaleza y Hombre*, vol. 1. Barcelona.
- 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.
- RUOKOLAINEN K., TUOMISTO H., RÍOS R., TORRES A. & GARCÍA M. - in press - Comparación florística de doce parcelas en bosque de tierra firme en la Amazonia peruana. *Acta Amazonica*.
- RÄSÄNEN M.E., SALO J.S., & KALLIOLA R.J. - 1987 - Fluvial perturbation in the western Amazon basin - regulation by long-term sub-Andean tectonics. *Science* 238: 1398-1401.
- SMOUSE P.E., LONG J.C. & SOKAL R.R. - 1986 - Multiple Regression and Correlation Extensions of the Mantel Test of Matrix Correspondence. *Syst. Zool.*, 35(4): 627-632.
- TANGLEY L. - 1990 - Cataloging Costa Rica's diversity. *BioScience* 40(9): 633-636.
- TER BRAAK C.J.F. - 1987 - CANOCO: a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Agricultural Mathematics Group, Wageningen. 95 pp.
- WEBB L.J., TRACEY W.T., WILLIAMS W.T. & LANCE G.N. - 1967 - Studies in the numerical analysis of complex rainforest communities II. The problem of species-sampling. *J. Ecol.*, 55 - 525-538.



## APPENDIX

Observed species of trees, followed by a number of a representative voucher  
(K. RUOKOLAINEN *et al.*) and number(s) of study plot(s) that include the species.

### ANACARDIACEAE

<i>Astronium leiconte</i> Ducke, 528 .....	1, 2
<i>Astronium</i> sp.1, 1510 .....	9
<i>Tapirira retusa</i> Ducke, 1929 .....	12
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl., 1298 .....	1, 5, 7
<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) O.K., 2653 .....	3
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth., 2571 .....	2

### ANNONACEAE

<i>Anaxagorea</i> cf. <i>dolichocarpa</i> Sprag. & Sandw., 2206 .....	12
<i>Anaxagorea brevipes</i> Benth., 1349 .....	8, 10, 12
<i>Annona</i> sp.1, 1001 .....	6, 9, 10, 11
<i>Bocageopsis mattogrossensis</i> (R.E. Fr.) R.E. Fries, 414 .....	2, 6, 7
<i>Cremaosperma cauliflorum</i> R.E. Fries, 756 .....	4
<i>Cymbopetalum sanchezii</i> N.A. Murray, 679 .....	4
<i>Cymbopetalum aequale</i> N.A. Murray, 647 .....	3
<i>Diclinanona tessmannii</i> Diels, 953 .....	5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12
<i>Duguetia cauliflora</i> R.E. Fries, 1571 .....	8, 9, 10, 12
<i>Duguetia macrophylla</i> R.E. Fries, 843 .....	5
<i>Duguetia latifolia</i> R.E. Fries, 467 .....	2
<i>Ephedranthus guianensis</i> R.E. Fries, 277 .....	1
<i>Froesiodendron amazonicum</i> R.E. Fries, 2500 .....	1, 7
<i>Guatteria decurrens</i> R.E. Fries, 2178 .....	4, 8, 10
<i>Guatteria</i> cf. <i>elata</i> R.E. Fries, 1085 .....	6
<i>Guatteria megalophylla</i> Diels, 1729 .....	1, 2, 3, 5, 8, 10, 12
<i>Guatteria multivenia</i> Diels, 631 .....	3
<i>Guatteria schomburgkiana</i> Mart s.l., 2537 .....	1, 2
<i>Guatteria</i> sp.1, 1311 .....	7
<i>Oxandra xylopioides</i> Diels, 711 .....	4
<i>Oxandra macrophylla</i> R.E. Fries, 682 .....	3, 4
<i>Rollinia</i> sp.1, 2675 .....	4
<i>Tetrameranthus pachycarpus</i> Westra, 1875 .....	9, 10, 11, 12
<i>Trigynaea</i> sp.1, 2133 .....	8
<i>Unonopsis guatterioides</i> (DC.) R.E. Fries, 1457 .....	8
<i>Unonopsis spectabilis</i> Diels, 569 .....	3, 4
<i>Unonopsis stipitata</i> Diels, 330 .....	1, 2, 3, 6, 7
<i>Xylopia benthamii</i> R.E. Fries, 2217 .....	11
<i>Xylopia cuspidata</i> Diels, 2081 .....	6
<i>Xylopia parviflora</i> Spruce, 1279 .....	5, 6, 7
<i>Annonaceae</i> sp.1, 2115 .....	7

### APOCYNACEAE

<i>Aspidosperma exelsum</i> Benth., 1392 .....	8, 9, 10, 11, 12
<i>Aspidosperma rigidum</i> Rusby, 1211 .....	7
<i>Aspidosperma schultesii</i> Woodson, 1830 .....	11
<i>Aspidosperma spruceanum</i> Benth. ex Muell.Arg., 1526 .....	9, 10, 12
<i>Aspidosperma</i> sp.1, 1208 .....	7
<i>Couma macrocarpa</i> Barbosa Rodrigues, 1491 .....	8

<i>Himatanthus sucuuba</i> (Spruce) Woods., 2659 .....	3, 4
<i>Lacmellea</i> cf. <i>klugii</i> Monach., 1530 .....	9, 10, 11
<i>Lacmellea</i> cf. <i>floribunda</i> (Poepp.) Benth., 945 .....	5
<i>Macoubea guianensis</i> Aubl., 1319 .....	7
<i>Macoubea</i> cf. <i>sprucei</i> (M.Arg.) Mgrf., 1216 .....	7, 8
<i>Malouetia quadrecasarum</i> Woodson, 741 .....	4
<i>Rauvolfia sprucei</i> Muell.Arg. in Mart., 316 .....	1
<i>Tabernaemontana macrocalyx</i> Muell.Arg., 2564 .....	2

#### AQUIFOLIACEAE

<i>Ilex</i> sp.1, 1808 .....	9, 11
------------------------------	-------

#### ARALIACEAE

<i>Dendropanax macropodus</i> (Harms) Harms, 561 .....	1, 3
<i>Dendropanax umbellatus</i> (R. & P.) Dcne. & Planch., 1765 .....	8, 10
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyer. & Frodin, 1288 .....	9, 7

#### ARECACEAE

<i>Bactris</i> sp.1, 650 .....	3
<i>Bactris</i> sp.2, 833 .....	5
<i>Euterpe precatoria</i> Mart., 1006 .....	6, 8
<i>Geonoma juruana</i> Damm., 2674 .....	4
<i>Geonoma</i> sp.1, 2708 .....	4
<i>Jessenia bataua</i> (Mart.) Burret, 368 .....	1, 5, 6, 7, 8
<i>Mauritia flexuosa</i> L.f., 1358 .....	8
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) Wendl., 427 .....	1, 2

#### BIGNONIACEAE

<i>Jacaranda macrocarpa</i> Bur. & K. Schum., 920 .....	5, 6, 8, 9, 10, 11, 12
<i>Tabebuia obscura</i> (Bur. & Schum.) Sandw., 1773 .....	10

#### BOMBACACEAE

<i>Matisia malacocalyx</i> (Robyns & Nilsson) Alverson, 580 .....	3
<i>Rhodognaphalopsis brevipes</i> Robyns, 1558 .....	9, 10

#### BORAGINACEAE

<i>Cordia nodosa</i> Lam., 638 .....	1, 3, 5, 6, 8
<i>Cordia toqueve</i> Aubl., 1408 .....	8
<i>Cordia ucayaliensis</i> Johnst., 817 .....	5

#### BURSERACEAE

<i>Crepidospermum prancei</i> Daly, 1917 .....	5, 7, 12
<i>Dacryodes chimantensis</i> Steyer. & Maguire, 490 .....	2, 5, 7
<i>Dacryodes</i> cf. <i>peruviana</i> (Loes.) Lam., 531 .....	2, 3, 6, 7, 9
<i>Dacryodes</i> sp.1, 1062 .....	2
<i>Protium alstonii</i> Sandw., 698 .....	4
<i>Protium</i> cf. <i>apiculatum</i> Swart, 866 .....	5, 6, 7
<i>Protium</i> cf. <i>carosum</i> A.C. Smith, 2129 .....	5, 7
<i>Protium decandrum</i> (Aubl.) Marchand, 2125 .....	7
<i>Protium divaricatum</i> Engl., 517 .....	2
<i>Protium ferrugineum</i> (Engl.) Engl., 1563 .....	9
<i>Protium fimbriatum</i> Swart, 276 .....	1, 2, 3, 6, 7
<i>Protium grandifolium</i> Engl., 2055 .....	2, 5, 7, 8
<i>Protium</i> cf. <i>klugii</i> Macbr., 322 .....	1, 3, 4, 7, 8
<i>Protium nitidifolium</i> (Cuatr.) Daly, 921 .....	5, 6
<i>Protium nodulosum</i> Swart, 338 .....	1, 4
<i>Protium paniculatum</i> Engl., 1869 .....	2, 9, 12

<i>Protium strumosum</i> Daly, 290 .....	1, 3, 4
<i>Protium subserratum</i> (Engl.) Engl., 634 .....	3
<i>Protium tenuifolium</i> (Engl.) Engl., 662 .....	1, 4
<i>Protium</i> sp.1, 2533 .....	1, 3, 4
<i>Trattinickia aspera</i> (Standl.) Swart., 1067 .....	6, 7
<i>Burseraceae</i> sp.1, 725 .....	4

#### CARYOCARACEAE

<i>Caryocar glabrum</i> (Aubl.) Pers., 733 .....	1, 4
--------------------------------------------------	------

#### CECROPIACEAE

<i>Cecropia</i> cf. <i>membranacea</i> Trécul, 1010 .....	6
<i>Pourouma bicolor</i> Mart., 358 .....	1
<i>Pourouma</i> cf. <i>cecropiifolia</i> Mart., 687 .....	4
<i>Pourouma cuspidata</i> Warb. ex Ule in Engl., 2706 .....	4
<i>Pourouma guianensis</i> Aubl., 894 .....	5, 6
<i>Pourouma minor</i> Benoist, 502 .....	2, 3, 4, 6
<i>Pourouma ovata</i> Trécul, 1542 .....	9, 11, 12
<i>Pourouma tomentosa</i> Miq., 390 .....	1, 6, 7, 8

#### CHRYSOBALANACEAE

<i>Couepia bernardii</i> Prance, 891 .....	5
<i>Couepia dolichopoda</i> Prance, 323 .....	1
<i>Couepia guianensis</i> Aubl., 345 .....	1
<i>Couepia parillo</i> DC., 1651 .....	9, 10
<i>Couepia williamsii</i> Macbr., 1277 .....	7, 11, 12
<i>Licania harlingii</i> Prance, 929 .....	5
<i>Licania heteromorpha</i> Benth., 1952 .....	2, 6, 7, 12
<i>Licania hypoleuca</i> Benth., 1314 .....	7
<i>Licania intrapetiolaris</i> Spr. ex. Hook.f., 1350 .....	8, 12
<i>Licania lata</i> Macbr., 809 .....	5, 8
<i>Licania</i> cf. <i>macrocarpa</i> Cuatr., 677 .....	4
<i>Licania oblongifolia</i> Standl., 2072 .....	6
<i>Hirtella</i> cf. <i>guainiae</i> Spr. ex Hook., 1980 .....	5
<i>Hirtella racemosa</i> Lam., 2677 .....	3, 4
<i>Chrysobalanaceae</i> sp.1, 586 .....	3

#### COMBRETACEAE

<i>Buchenavia macrophylla</i> Spruce ex Eichl., 380 .....	1
<i>Buchenavia</i> cf. <i>pallidovirens</i> Cuatr., 1804 .....	1, 11
<i>Buchenavia parvifolia</i> Ducke, 1536 .....	9
<i>Buchenavia</i> cf. <i>seriocarpa</i> Ducke, 1092 .....	4, 6, 8
<i>Terminalia amazonica</i> (J.F. Gmel.) Exell, 457 .....	2

#### CONNARACEAE

<i>Connarus fasciculatus</i> (DC.) Planch., 2531 .....	1
<i>Rourea amazonica</i> (DC.) Planch., 286 .....	1

#### DICHAPETALACEAE

<i>Tapura juruana</i> (Ule) Rizzini, 753 .....	4
<i>Tapura juliana</i> Macbr., 309 .....	1
<i>Tapura amazonica</i> P. & E., 289 .....	1

#### EBENACEAE

<i>Diospyros</i> cf. <i>tessmannii</i> Mildbr., 1905 .....	9, 12
<i>Diospyros</i> sp.1, 1483 .....	8
<i>Lissocarpa stenophylla</i> Steyer., 1389 .....	8, 9, 10, 11, 12

## ELAEOCARPACEAE

<i>Sloanea durissima</i> Spruce ex Benth., 287	1
<i>Sloanea</i> cf. <i>gracilis</i> Uittien, 1304	7
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth., 305	1, 2, 11
<i>Sloanea latifolia</i> (Rich.) Schum., 498	2
<i>Sloanea meianthera</i> Donn.Sm., 351	1
<i>Sloanea pubescens</i> (P. & E.) Benth., 495	2, 4, 8
<i>Sloanea</i> cf. <i>sinemarensis</i> Aubl., 283	1, 5, 7
<i>Sloanea spathulata</i> C.E. Smith, 344	1
<i>Sloanea</i> sp.1, 2538	2
<i>Sloanea</i> sp.2, 2053	5, 8
<i>Sloanea</i> sp.3, 374	1
<i>Sloanea</i> sp.4, 1287	7

## ERYTHROXYLACEAE

<i>Erythroxylum macrophyllum</i> Cav., 841	5
--------------------------------------------	---

## EUPHORBIACEAE

<i>Aparisthium cordatum</i> (A.Juss.) Baill., 1545	9, 10, 11
<i>Conceveiba martiana</i> Baill., 950	5, 6, 7
<i>Conceveiba rhytidocarpa</i> Muell.Arg., 744	3, 4, 7
<i>Gavaretia terminalis</i> Baill., 1681	9, 10
<i>Hevea guianensis</i> Aubl., 377	1, 4, 8
<i>Hieronyma oblonga</i> (Tul.) M.Arg., 970	6
<i>Mabea</i> cf. <i>maynensis</i> M.Arg., 2655	3
<i>Mabea</i> cf. <i>occidentalis</i> Benth., 775	3, 4
<i>Mabea</i> cf. <i>pulcherrima</i> Muell.Arg., 416	2
<i>Mabea</i> cf. <i>speciosa</i> M.Arg., 795	5, 6, 7, 8
<i>Mabea subsessilis</i> Pax & Hoffman, 1501	9, 10, 11, 12
<i>Micrandra elata</i> (Diedr.) Muell.Arg., 1504	9, 11, 12
<i>Micrandra spruceana</i> (Baill.) R.E. Schultes, 1412	8, 10
<i>Nealchornea yapurensis</i> Huber, 628	3, 4
<i>Pausandra trianae</i> (M.Arg.) Baill., 301	1, 9, 10, 11, 12
<i>Senefeldera inclinata</i> M.Arg., 1430	8

## FLACOURTIACEAE

<i>Carpotroche longifolia</i> (P. & E.) Benth., 612	3, 4
<i>Casearia javitensis</i> H.B.K., 550	1, 3, 4, 8, 9, 10, 12
<i>Casearia pitumba</i> Sleum., 1747	8, 10
<i>Casearia</i> sp.1, 699	3, 4
<i>Laetia procera</i> (P. & E.) Eichl., 773	4
<i>Lindackeria paludosa</i> Benth., 572	3, 4
<i>Ryania speciosa</i> Vahl., 1918	2, 9, 10, 12
<i>Tetrathylacium macrophyllum</i> P. & E., 710	4

## GUTTIFERAE

<i>Calophyllum brasiliense</i> Camb., 2562	2, 8
<i>Caraipa tereticaulis</i> Tul., 1468	8
<i>Garcinia macrophylla</i> C. Mart., 928	5, 6, 7
<i>Haploclathra paniculata</i> (Mart.) Benth., 1544	9, 10, 11, 12
<i>Tovomita</i> cf. <i>calophyllophylla</i> Hammel, 1385	8, 10, 11, 12
<i>Tovomita</i> cf. <i>krukovii</i> A.C. Smith, 1042	6
<i>Tovomita</i> cf. <i>laurina</i> Pl. & Tr., 2503	1
<i>Tovomita</i> cf. <i>umbellata</i> Benth., 1648	7, 9, 10
<i>Tovomita</i> sp.1, 422	2, 4, 5, 6
<i>Tovomita</i> sp.2, 1096	6, 8
<i>Tovomita</i> sp.3, 1714	9, 10

<i>Tovomita</i> sp.4, 2652 .....	2, 3, 7
<i>Vismia</i> cf. <i>sprucei</i> Sprague, 1973 .....	12
<i>Vismia</i> cf. <i>tomentosa</i> R. & P., 1075 .....	6

#### HIPPOCRATEACEAE

<i>Hylenaea praecelsa</i> (Miers) A.C. Smith, 333 .....	1
<i>Salacia macrantha</i> A.C. Smith, 472 .....	2

#### HUMIRIACEAE

<i>Humiriastrum cuspidatum</i> (Benth.) Cuatr., 1274 .....	7
<i>Saccoglottis guianensis</i> Benth., 2182 .....	7, 9, 10
<i>Saccoglottis</i> sp.1, 688 .....	4
<i>Vantanea</i> sp.1, 522 .....	2

#### ICACINACEAE

<i>Discophora guianensis</i> Miers, 2197 .....	7, 9, 12
<i>Emmotum acuminatum</i> (Benth.) Miers, 1503 .....	9, 10

#### LACISTEMATACEAE

<i>Lacistema nena</i> Macbr., 1043 .....	6
<i>Lacistema</i> sp.1, 2575 .....	2

#### LAURACEAE

<i>Anaueria brasiliensis</i> Kosterm., 469 .....	2, 3, 4, 6
<i>Aniba megaphylla</i> Mez, 1456 .....	2, 8
<i>Aniba rosaeodora</i> Ducke, 1361 .....	8
<i>Endlicheria citriodora</i> v.d. Werff, 1381 .....	8
<i>Endlicheria formosa</i> A.C. Smith, 2627 .....	3
<i>Endlicheria gracilis</i> Kosterm., 611 .....	3
<i>Endlicheria mishuyacensis</i> A.C. Smith, 1108 .....	6
<i>Endlicheria sprucei</i> (Meissn.) Mez, 1961 .....	5, 12
<i>Endlicheria</i> cf. <i>tessmannii</i> O.C. Schmidt, 332 .....	1
<i>Endlicheria</i> cf. <i>verticillata</i> Mez, 750 .....	4
<i>Licaria aurea</i> (Huber) Kosterm., 2031 .....	5, 7
<i>Licaria brasiliensis</i> (Nees) Kosterm., 1451 .....	8
<i>Licaria canella</i> (Meissn.) Kosterm., 352 .....	1
<i>Licaria macrophylla</i> (A.C. Smith) Kosterm., 1227 .....	7
<i>Mezilaurus opaca</i> Kubitzki & v.d. Werff, 1213 .....	3, 7
<i>Nectandra</i> cf. <i>globosa</i> (Aubl.) Mez, 1153 .....	7
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees) Mez, 2214 .....	2, 5, 6, 7, 12
<i>Ocotea argyrophylla</i> Ducke, 670 .....	4, 12
<i>Ocotea bofo</i> H.B.K., 410 .....	2
<i>Ocotea cernua</i> (Nees) Mez s.l., 748 .....	4
<i>Ocotea costulata</i> (Nees) Mez, 1864 .....	10, 11
<i>Ocotea gracilis</i> (Meissn.) Mez, 331 .....	1, 3, 4
<i>Ocotea leucoxydon</i> (Sw.) de Laness, 1766 .....	9, 10
<i>Ocotea</i> cf. <i>myriantha</i> (Meissn.) Mez, 1312 .....	7
<i>Ocotea oblonga</i> (Meissn.) Mez, 302 .....	1
<i>Ocotea olivacea</i> A.C. Smith, 2148 .....	9
<i>Ocotea teleiandra</i> (Meissn.) Mez, 1560 .....	9
<i>Ocotea venenosa</i> Kosterm. & Pinkley, 2734 .....	1, 2, 3, 4
<i>Ocotea</i> sp.1, 777 .....	4
<i>Ocotea</i> sp.2, 555 .....	1, 3
<i>Ocotea</i> sp.3, 1077 .....	6
<i>Ocotea</i> sp.4, 511 .....	2, 5, 12
<i>Ocotea</i> sp.5, 1464 .....	8, 9, 12
<i>Ocotea</i> sp.6, 1207 .....	7

<i>Ocotea</i> sp.7, 1419 .....	8
<i>Pleurothyrium acuminatum</i> v.d. Werff, 822 .....	2, 5
<i>Pleurothyrium brochidodromum</i> v.d. Werff, 1490 .....	8
<i>Rhodostemonodaphne</i> cf. <i>grandis</i> (Mez) Rohwer, 578 .....	3
<i>Lauraceae</i> sp.1, 994 .....	6
<i>Lauraceae</i> sp.2, 1461 .....	8
<i>Lauraceae</i> sp.3, 1914 .....	12
<i>Lauraceae</i> sp.4, 657 .....	4
<i>Lauraceae</i> sp.5, 1234 .....	7
<i>Lauraceae</i> sp.6, 1291 .....	7
<i>Lauraceae</i> sp.7, 2108 .....	6, 7
<i>Lauraceae</i> sp.8, 1948 .....	12
<i>Lauraceae</i> sp.9, 2142 .....	9
<i>Lauraceae</i> sp.10, 1427 .....	8

#### LECYTHIDACEAE

<i>Couratari</i> cf. <i>guianensis</i> Aubl., 667 .....	4
<i>Eschweilera andina</i> (Rusby) Macbride, 2033 .....	2, 3, 5, 6, 7
<i>Eschweilera</i> cf. <i>chartaceifolia</i> Mori, 1276 .....	2, 7
<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) Mori, 464 .....	2, 5
<i>Eschweilera gigantea</i> (Knuth) Macbr., 785 .....	4
<i>Eschweilera</i> cf. <i>itayensis</i> Knuth, 846 .....	5, 6
<i>Eschweilera micrantha</i> (Berg) Miers, 754 .....	4
<i>Eschweilera ruffifolia</i> Mori, 548 .....	3, 4
<i>Eschweilera tessmannii</i> Knuth, 2604 .....	2, 5, 7
<i>Eschweilera wachenheimii</i> (R. Ben.) Sandw., 295 .....	1, 2
<i>Eschweilera</i> sp.1, 799 .....	5
<i>Eschweilera</i> sp.2, 317 .....	1

#### LEGUMINOSAE

<i>Brownea</i> sp.1, 1579 .....	9
<i>Cedrelinga catenaeformis</i> Ducke, 1127 .....	6
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandw., 2118 .....	3, 7
<i>Dipteryx micrantha</i> Harms, 691 .....	3, 4
<i>Hymenaea oblongifolia</i> Huber, 1293 .....	2, 7
<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd., 2711 .....	3, 4
<i>Inga brachyrhachis</i> Harms, 659 .....	3, 4
<i>Inga</i> cf. <i>coruscans</i> Humb. & Bonpl. ex Willd., 830 .....	5, 6
<i>Inga lopadadenia</i> Harms, 1080 .....	6, 12
<i>Inga</i> cf. <i>macrophylla</i> Humb. & Bonpl. ex Willd., 1081 .....	6
<i>Inga</i> cf. <i>nobilis</i> Willd., 404 .....	2
<i>Inga pruriens</i> Poeppig, 2703 .....	4
<i>Inga semialata</i> (Veil. Conc.) Mart., 1896 .....	12
<i>Inga tenuistipula</i> Ducke, 776 .....	2, 4
<i>Inga tessmannii</i> Harms, 627 .....	3
<i>Inga vismiifolia</i> Poeppig, 669 .....	4
<i>Inga yacoana</i> Macbr., 2609 .....	3
<i>Inga</i> sp.1, 1070 .....	6
<i>Inga</i> sp.2, 2128 .....	7
<i>Inga</i> sp.3, 771 .....	4
<i>Macrolobium angustifolium</i> (Benth.) Cowan, 1566 .....	9, 10, 11, 12
<i>Macrolobium</i> cf. <i>discolor</i> , 1278 .....	7
<i>Macrolobium limbatum</i> Spruce ex Benth., 930 .....	5, 8, 9, 10, 11, 12
<i>Macrolobium microcalyx</i> Ducke, 658 .....	4, 9, 10, 11
<i>Ormosia coccinea</i> (Aubl.) Jacks., 1616 .....	9
<i>Parkia igneiflora</i> Ducke, 1511 .....	9
<i>Parkia panurensis</i> Benth. ex Hopkins, 1152 .....	7, 10, 12

<i>Pithecellobium basijugum</i> Ducke, 1163 .....	7
<i>Pithecellobium macbridii</i> Barbosa, 2656 .....	3
<i>Pithecellobium nuriensis</i> Irwin, 1506 .....	9
<i>Pithecellobium unifoliolatum</i> Benth., 709 .....	4
<i>Sclerolobium</i> cf. <i>bracteosum</i> Huber, 1347 .....	8, 11, 12
<i>Swartzia benthamiana</i> Miq., 1435 .....	8, 10, 12
<i>Swartzia cardiosperma</i> Spr. ex Benth., 1708 .....	5, 10
<i>Swartzia cuspidata</i> Spr. ex Benth., 1270 .....	7
<i>Swartzia pendula</i> Spr. ex Benth., 306 .....	1, 9, 10, 11
<i>Swartzia polyphylla</i> DC., 2563 .....	2, 3, 5, 6, 12
<i>Swartzia racemosa</i> Cowan, 808 .....	5, 6, 8, 12
<i>Swartzia</i> cf. <i>tessmannii</i> Harms, 913 .....	5
<i>Swartzia</i> sp.1, 896 .....	5
<i>Swartzia</i> sp.2, 915 .....	5
<i>Swartzia</i> sp.3, 278 .....	1
<i>Swartzia</i> sp.4, 1679 .....	10, 11, 12
<i>Tachigalia multijuga</i> Benth., 1313 .....	5, 6, 7
<i>Tachigalia paniculata</i> Aubl., 1341 .....	8, 9, 10, 11, 12
<i>Tachigalia ptychophysca</i> Spruce ex Benth., 1617 .....	9, 10
<i>Tachigalia</i> sp.1, 2135 .....	4, 8
<i>Taralea oppositifolia</i> Aubl., 1667 .....	10, 11
<i>Vatairea erythrocarpa</i> (Ducke) Ducke, 304 .....	1
<i>Caesalpinioideae</i> sp.1, 1577 .....	9, 12
<i>Caesalpinioideae</i> sp.2, 1768 .....	10
<i>Papilionoideae</i> sp.1, 1594 .....	9

#### LINACEAE

<i>Hebepetalum humiriifolium</i> (Planch.) Benth., 350 .....	1
<i>Roucheria punctata</i> Ducke, 1666 .....	9, 10
<i>Roucheria schomburgkii</i> Planchon, 1775 .....	10

#### LOGANIACEAE

<i>Potalia amara</i> Aubl., 1683 .....	9, 10, 11, 12
----------------------------------------	---------------

#### MAGNOLIACEAE

<i>Talauma</i> sp.1, 590 .....	3, 8
--------------------------------	------

#### MALPIGHIACEAE

<i>Byrsonima poeppigiana</i> A. Juss., 356 .....	1
<i>Byrsonima stipulina</i> Macbr., 1898 .....	9, 12
<i>Byrsonima</i> sp.1, 1535 .....	9, 12

#### MELIACEAE

<i>Cedrela odorata</i> L., 716 .....	4
<i>Guarea cinnamomea</i> Harms, 645 .....	3, 4, 5, 6
<i>Guarea cristata</i> Penn., 2167 .....	9, 10, 12
<i>Guarea grandifolia</i> DC., 644 .....	1, 3, 4, 8
<i>Guarea juglandiformis</i> Penn., 1126 .....	6, 7
<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss., 764 .....	4
<i>Guarea pubescens</i> (Rich.) A. Juss., 1018 .....	4, 6, 7
<i>Guarea trunciflora</i> DC., 868 .....	5, 7
<i>Guarea</i> sp.1, 848 .....	2, 5
<i>Guarea</i> sp.2, 452 .....	2, 9, 12
<i>Guarea</i> sp.3, 2700 .....	4
<i>Trichilia</i> cf. <i>maynasiana</i> DC., 1981 .....	5
<i>Trichilia micrantha</i> Benth., 800 .....	5, 6
<i>Trichilia rubra</i> DC., 423 .....	2, 5, 6, 7

<i>Trichilia septentrionalis</i> DC., 361 .....	1, 5, 6, 7
<i>Trichilia</i> sp.1, 740 .....	4

#### MONIMIACEAE

<i>Mollinedia krukovii</i> A.C. Smith, 680 .....	4
<i>Mollinedia</i> sp.1, 2104 .....	6
<i>Siparuna cristata</i> (P. & E.) DC., 693 .....	3, 4, 6
<i>Siparuna</i> cf. <i>cuspidata</i> (Tul.) DC, 2678 .....	3, 4
<i>Siparuna decipiens</i> (Tul.) DC., 1439 .....	8
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl., 329 .....	1, 2, 3, 4
<i>Siparuna</i> cf. <i>micrantha</i> DC., 2132 .....	8

#### MORACEAE

<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C. Berg, 583 .....	3
<i>Brosimum parinarioides</i> Ducke, 432 .....	2
<i>Brosimum rubescens</i> Taubert, 990 .....	6, 8, 9, 12
<i>Brosimum utile</i> H.B.K., 451 .....	2
<i>Helicostylis</i> cf. <i>elegans</i> (Macbr.) C.C. Berg, 2539 .....	2
<i>Helicostylis scabra</i> (Macbr.) C. Berg, 1066 .....	6, 8
<i>Helicostylis tomentosa</i> (P. & E.) Rusby, 608 .....	2, 3
<i>Naucleopsis amara</i> Ducke, 549 .....	3, 4
<i>Naucleopsis imitans</i> (Ducke) C.C.Berg, 433 .....	1, 2, 4, 6, 8
<i>Naucleopsis mello-barretoii</i> (Standl.) C. Berg, 981 .....	6, 7
<i>Naucleopsis ulei</i> Warb., 1459 .....	5, 8
<i>Perebea</i> cf. <i>mollis</i> (P. & E.) Huber, 2560 .....	2
<i>Perebea xanthochyma</i> Karst., 765 .....	4
<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trecul, 318 .....	1, 2, 4, 5, 7, 8
<i>Pseudolmedia laevis</i> (R. & P.) Macbr., 2103 .....	4, 6
<i>Sorocea muriculata</i> Miq., 382 .....	1
<i>Sorocea pubivera</i> Hemsley, 319 .....	1

#### MYRISTICACEAE

<i>Compsonera capitellata</i> (DC.) Warb., 523 .....	1, 2
<i>Iryanthera elliptica</i> Ducke, 1266 .....	1, 5, 7
<i>Iryanthera</i> cf. <i>juruaensis</i> Warb., 2629 .....	3, 4, 7, 8
<i>Iryanthera lancifolia</i> Ducke, 1399 .....	6, 7, 8
<i>Iryanthera macrophylla</i> (Benth.) Warb., 347 .....	1, 2, 3, 4, 6, 8
<i>Iryanthera</i> cf. <i>paraensis</i> Hub., 291 .....	1, 2, 4, 6, 8
<i>Iryanthera polyneura</i> Ducke, 820 .....	5, 6, 11, 12
<i>Iryanthera tricornis</i> Ducke, 485 .....	2, 5, 6, 7
<i>Iryanthera ulei</i> Warb., 832 .....	5, 8, 10, 11, 12
<i>Osteophloem platyspermum</i> (DC.) Warb., 1240 .....	5, 7
<i>Otoba glycyarpa</i> (Ducke) Rodr., 642 .....	3
<i>Virola calophylla</i> Warb., 342 .....	1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 11
<i>Virola decorticans</i> Ducke, 381 .....	1
<i>Virola elongata</i> (Benth.) Warb., 816 .....	5, 6, 7
<i>Virola</i> cf. <i>flexuosa</i> A.C. Smith, 606 .....	3
<i>Virola marlenei</i> Rodr., 1272 .....	5, 7
<i>Virola mollissima</i> (DC.) Warb., 2071 .....	6
<i>Virola obovata</i> Ducke, 297 .....	1, 2, 7
<i>Virola pavonis</i> (DC.) Smith, 339 .....	1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12
<i>Virola peruviana</i> (DC.) Warb., 730 .....	4
<i>Virola sebifera</i> Aubl., 853 .....	5
<i>Virola</i> sp.1, 308 .....	1
<i>Virola</i> sp.2, 2621 .....	1, 3

## MYRSINACEAE

<i>Cybianthus</i> cf. <i>peruvianus</i> (DC.) Miq., 1299 .....	7, 9, 12
<i>Cybianthus resinusus</i> Mez, 1722 .....	10, 12
<i>Cybianthus</i> sp.1, 1239 .....	7
Myrsinaceae sp.1, 1636 .....	9
Myrsinaceae sp.2, 1758 .....	10

## MYRTACEAE

<i>Calyptranthes crebra</i> McVaugh, 1943 .....	12
<i>Calyptranthes</i> cf. <i>longifolia</i> O. Berg, 734 .....	4
<i>Calyptranthes</i> cf. <i>speciosa</i> Sagot., 349 .....	1
<i>Eugenia florida</i> DC., 751 .....	4, 8, 9, 11, 12
<i>Eugenia</i> cf. <i>macrocalyx</i> (Rusby) McVaugh, 719 .....	3, 4
<i>Eugenia</i> sp.1, 676 .....	4, 12
<i>Eugenia</i> sp.2, 435 .....	2, 7
<i>Eugenia</i> sp.3, 1873 .....	12
<i>Marlierea caudata</i> McVaugh, 1537 .....	9, 10, 11, 12
<i>Marlierea imperfecta</i> McVaugh, 1692 .....	8, 10
<i>Marlierea</i> cf. <i>umbraticola</i> (HBK.) DC., 2109 .....	6
<i>Myrcia</i> cf. <i>guianensis</i> (Aubl.) DC., 738 .....	4
<i>Myrcia sylvatica</i> (G. Meyer) DC., 1844 .....	11
<i>Myrcia</i> sp.1, 1776 .....	10
<i>Myrcia</i> sp.2, 1881 .....	5, 12

## NYCTAGINACEAE

<i>Neea</i> cf. <i>divaricata</i> P. & E., 1589 .....	9, 10, 11, 12
<i>Neea parviflora</i> P. & E., 639 .....	3, 4
<i>Neea</i> cf. <i>verticillata</i> R. & P., 668 .....	4, 8, 9, 10, 11, 12
<i>Neea</i> sp.1, 757 .....	4
<i>Neea</i> sp.2, 1580 .....	9
<i>Neea</i> sp.3, 1557 .....	9, 10, 11, 12
<i>Neea</i> sp.4, 1807 .....	9, 11, 12

## OCHNACEAE

<i>Ouratea</i> cf. <i>aromatica</i> Macbr., 1727 .....	10
<i>Ouratea amplifolia</i> Sleum., 1494 .....	8

## OLACACEAE

<i>Dulacia candida</i> (Poepp.) Ktze., 1797 .....	3, 7, 9, 11
<i>Heisteria duckei</i> Sleum., 919 .....	5
<i>Heisteria insculpta</i> Sleum., 2625 .....	3, 4
<i>Heisteria nitida</i> Engl., 641 .....	3
<i>Tetrastylidium peruvianum</i> Sleum., 294 .....	1, 3, 5, 6, 7, 10

## OLEACEAE

<i>Chionanthus</i> cf. <i>implicatus</i> (Rusby) P.S. Green, 2150 .....	9
-------------------------------------------------------------------------	---

## PIPERACEAE

<i>Piper arboreum</i> , Aubl., 372 .....	1, 3, 4
------------------------------------------	---------

## QUIINACEAE

<i>Quiina obovata</i> Tul., 303 .....	1
---------------------------------------	---

## RHIZOPHORACEAE

<i>Anisophyllea guianensis</i> Sandw., 963 .....	5
<i>Sterigmatopetalum obovatum</i> Kahlm., 1940 .....	7, 12

## RUBIACEAE

<i>Alibertia hispida</i> Ducke, 1508 .....	9, 10, 11, 12
<i>Amaioua corymbosa</i> H.B.K., 1386 .....	8
<i>Borojoa clariflora</i> (Schumann) Cuatrec., 1955 .....	12
<i>Borojoa patinoi</i> Cuatr., 588 .....	3
<i>Botryarhena pendula</i> Ducke, 1089 .....	6, 8
<i>Calycophyllum megistocaulon</i> (Krause) Taylor, 782 .....	4
<i>Capiroa decorticans</i> Spruce, 565 .....	3
<i>Elaegia</i> cf. <i>mariae</i> Wedd., 2037 .....	5
<i>Faramea anisocalyx</i> P. & E., 547 .....	3
<i>Faramea</i> sp.1, 2705 .....	4
<i>Ferdinandusa clorantha</i> (Wedd.) Standl., 1652 .....	9, 10, 11, 12
<i>Ferdinandusa lorentensis</i> Standl., 373 .....	1, 2
<i>Hoffmannia</i> sp.1, 1079 .....	6
<i>Ixora panurensis</i> Muell.Arg., 835 .....	5
<i>Kotchubaea sericantha</i> Standl., 1972 .....	12
<i>Ladenbergia amazonensis</i> Ducke, 411 .....	2
<i>Pagamea guianensis</i> Aubl., 1825 .....	11
<i>Palicourea nigricans</i> K. Krause, 2707 .....	3, 4, 7
<i>Pentagonia parvifolia</i> Steyerl., 2710 .....	4
<i>Posoqueria</i> cf. <i>panamensis</i> (Walp. & Duchass.) Walp., 1497 .....	1, 6, 8
<i>Remijia ulei</i> Krause, 1273 .....	7
<i>Remijia peruviana</i> Standl., 917 .....	5
<i>Rudgea fissistipula</i> M.Arg., 1724 .....	8, 10
<i>Rudgea</i> cf. <i>lorentensis</i> Standl., 546 .....	3
<i>Simira</i> cf. <i>pisoniiformis</i> (Baill.) Steyerl., 2676 .....	4
<i>Simira</i> sp.1, 704 .....	4
<i>Warscewiczia coccinea</i> (Vahl) Kl., 629 .....	3

## RUTACEAE

<i>Adiscanthus fusciflorus</i> Ducke, 1543 .....	9, 10, 11, 12
<i>Galipea</i> sp.1, 610 .....	3, 4
<i>Ravenia biramosa</i> Ducke, 1576 .....	9, 10, 11

## SABIACEAE

<i>Ophiocaryon heterophyllum</i> (Benth.) Urban, 937 .....	5, 6, 7, 8, 9
<i>Ophiocaryon klugii</i> Barneby, 654 .....	3, 4

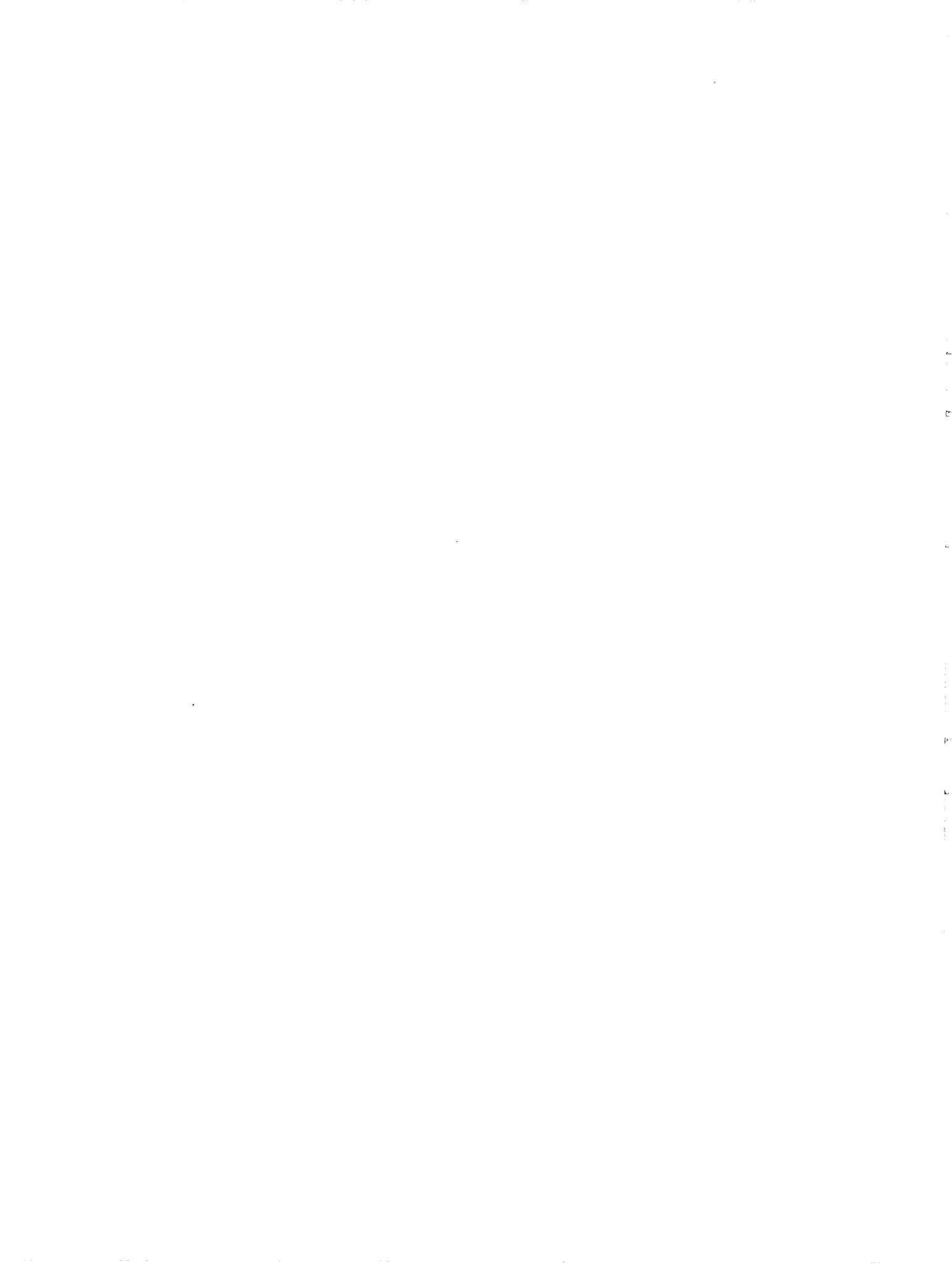
## SAPINDACEAE

<i>Cupania</i> sp.1, 1470 .....	8
<i>Matayba inegans</i> Spr. ex Radlk., 1362 .....	8, 9, 10, 11, 12
<i>Matayba macrocarpa</i> Gereau, 1284 .....	5, 7
<i>Matayba</i> sp.1, 1612 .....	9, 12
<i>Talisia</i> sp.1, 2603 .....	2

## SAPOTACEAE

<i>Chrysophyllum bombycinum</i> Penn., 823 .....	5, 6, 8, 11, 12
<i>Chrysophyllum</i> cf. <i>colombianum</i> (Aubl.) Penn., 310 .....	1
<i>Chrysophyllum manaosense</i> (Aubl.) Penn., 1620 .....	9, 10, 11
<i>Chrysophyllum</i> cf. <i>prieurii</i> DC., 1828 .....	9, 11, 12
<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i> (Pierre) Baehni, 852 .....	5, 8, 9, 10, 11, 12
<i>Chrysophyllum</i> sp.1, 1562 .....	9, 10
<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma, 805 .....	5
<i>Ecclinusa lanceolata</i> (M. & E.) Pierre, 951 .....	4, 5
<i>Micropholis egensis</i> (DC.) Pierre, 1739 .....	10
<i>Micropholis guyanensis</i> (DC.) Pierre, 341 .....	1, 5, 6, 7, 10, 11
<i>Micropholis madeirensis</i> (Baehni) Aubr., 1963 .....	12

<i>Micropholis</i> cf. <i>obscura</i> Penn., 1635 .....	9, 10, 11, 12
<i>Micropholis porphyrocarpa</i> (Baehni) Monachino, 1120 .....	6
<i>Micropholis sanctae-rosae</i> (Baehni) Penn., 620 .....	3
<i>Micropholis venulosa</i> (M. & E.) Pierre, 1533 .....	9, 10, 11, 12
<i>Pouteria caimito</i> (R. & P.) Radlk., 837 .....	5, 6
<i>Pouteria cuspidata</i> (DC.) Baehni, 646 .....	3, 4, 5, 6, 9, 10, 11, 12
<i>Pouteria</i> cf. <i>deliciosa</i> Penn., 1302 .....	7
<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni, 321 .....	1
<i>Pouteria filipes</i> Eyma, 724 .....	4
<i>Pouteria</i> cf. <i>hispida</i> Fynn., 798 .....	5, 9, 11, 12
<i>Pouteria lucumifolia</i> (Reisseck ex Max) Penn., 1551 .....	9, 10, 11, 12
<i>Pouteria oblanceolata</i> Pires, 1588 .....	9, 11
<i>Pouteria putamen-ovi</i> Penn., 505 .....	2, 3, 7, 12
<i>Pouteria reticulata</i> (Hub.) Baehni, 1170 .....	7
<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk., 478 .....	2, 4, 5, 7
<i>Pouteria trilocularis</i> Cronq., 2671 .....	4
<i>Pouteria</i> sp.1, 2578 .....	2
<i>Pouteria</i> sp.2, 703 .....	4
<i>Pouteria</i> sp.3, 2146 .....	9
<i>Pouteria</i> sp.4, 1772 .....	10
<i>Pradosia</i> cf. <i>cochlearia</i> (Lecomte) Penn., 1755 .....	8, 10
<i>Sapotaceae</i> sp.1, 1326 .....	8
<i>Sapotaceae</i> sp.2, 1641 .....	9
<i>Sapotaceae</i> sp.3, 475 .....	2
<i>Sapotaceae</i> sp.4, 1858 .....	9, 11
<i>Sapotaceae</i> sp.5, 2106 .....	6
<i>Sapotaceae</i> sp.6, 2638 .....	3
<b>SIMAROUBACEAE</b>	
<i>Simaba</i> sp.1, 399 .....	1
<i>Simaba</i> sp.2, 2509 .....	1
<i>Simaba</i> sp.3, 1682 .....	10
<b>STERCULIACEAE</b>	
<i>Sterculia frondosa</i> Rich., 1069 .....	4, 6
<i>Sterculia killipiana</i> E. Taylor, 2577 .....	2, 7
<i>Sterculia peruviana</i> (Simpson) Taylor, 714 .....	4
<i>Sterculia</i> sp.1, 633 .....	3
<i>Theobroma obovatum</i> Kl. ex Bern, 2630 .....	3
<i>Theobroma subincanum</i> Mart., 441 .....	2, 6
<b>THEACEAE</b>	
<i>Ternstroemia klugiana</i> Kobuski, 1749 .....	10, 11, 12
<b>TILIACEAE</b>	
<i>Luehea</i> sp.1, 2112 .....	6
<b>ULMACEAE</b>	
<i>Ampelocera edentula</i> Kuhlm., 690 .....	3, 4
<b>VIOLACEAE</b>	
<i>Leonia crassa</i> Smith & Fernandez, 652 .....	3, 4
<i>Leonia glyxicarpa</i> R. & P., 280 .....	1, 2, 4, 6
<i>Rinorea flavescens</i> (Aubl.) Ktze., 312 .....	1, 2
<i>Rinorea lindeniana</i> (Tul.) Ktze., 736 .....	4
<i>Rinorea racemosa</i> (Mart.) Ktze., 825 .....	5, 7
<b>FAMILY INDET.</b>	
sp.1, 2222 .....	11, 12



# HABITAT DIVERSITY AND THE DISTRIBUTION OF SPECIES IN THE RAIN FORESTS OF PERUVIAN AMAZONIA

H. TUOMISTO

Department of Biology, University of Turku, FIN-20500 Turku, Finland

**Résumé :** L'Amazonie est constituée d'une mosaïque complexe d'aires avec différentes histoires géologiques. Par conséquent, plusieurs types de sols sont présents dans les différentes aires, la nature tout comme l'activité du processus géologique actuel présentent de larges variations. Dans les dernières années, les recherches botaniques en Amazonie ont donné de plus en plus d'importance aux effets des conditions géologiques et géomorphologiques dans la distribution et l'écologie des espèces végétales et des types de végétaux. La présente étude résume ces résultats à propos de l'Amazonie péruvienne.

**Mots-clés :** Histoire géologique, conditions édaphiques, écologie du paysage, végétation de la forêt pluvieuse, modèles de distribution des espèces

**Abstract:** Amazonia consists of a complex mosaic of areas with different geological histories. Consequently, different kinds of soils are found in different areas, and both the nature and activity of present-day geological processes show wide variation. In recent years, botanical research in Amazonia has paid increasing attention to the effects of the geological and geomorphological conditions on the distribution of plant species and vegetation types. The present paper summarizes such results from Peruvian Amazonia.

**Keywords:** Geological history, edaphic conditions, landscape ecology, rain forest vegetation, species distribution patterns



## Introduction

The Amazon basin can be roughly divided in three regions, each of which is characterized by its special geochemical conditions (FITTKAU *et al.*, 1975). The Guayanan and Brazilian shields are characterized by old crystalline rocks, Central Amazonia by nutrient-poor recycled sands, and Western Amazonia by relatively young sediments of Andean origin. At a more detailed scale within this general framework, each of the major regions is geologically heterogeneous.

The western periphery includes the entire Amazonian Peru, within which several smaller regions can be distinguished on the basis of such characteristics as geological history and topography. As these factors largely determine the local edaphic conditions, each region provides very different growth conditions for plants. Consequently, if edaphic preferences are found among Amazonian plant species, it can be expected that their distribution patterns reflect the regional and local geochemical differences.

## Landscapes in Peruvian Amazonia

Peruvian Amazonia is situated in the geologically active foreland basin of the uplifting Andes. During its history, a variety of geological processes have taken place, and as a result the sediments that at present cover the land surface have widely different origins and ages (RÄSÄNEN *et al.* 1987, 1990). A recent geocological map has distinguished four major groups of landscapes in lowland Peruvian Amazonia (PAUT, 1993; RÄSÄNEN *et al.*, 1993): 1) areas of modern (Holocene) fluvial deposition, 2) areas of Pleistocene deposition, 3) old dissected terrain, and 4) uplifted mountains.

Areas of modern fluvial deposition cover 29% of Peruvian Amazonia, and they include the present meander belts of rivers, seasonally or permanently inundated floodbasins, and recent fan formations (RÄSÄNEN *et al.*, 1993). All these environments are characterized by some degree of environmental liability due to the effects of sediment accumulation, erosion and river channel migration. Especially dynamic are the meander belts of actively migrating white-water rivers, and they are usually covered by vegetation in different stages of succession. The structure and floristic composition of the vegetation vary locally according to the severity of the flood stress and the age of the soil underneath (LAMOTTE, 1990; LAMOTTE-PEZO, 1992; PUHAKKA *et al.*, 1993).

Floodbasins are found along the larger rivers but further from them, beyond natural levees. They are not much influenced by direct fluvial dynamics, and therefore the changes in their vegetation are more related to such gradual processes as changes in ground water level. Consequently, the vegetation patches are relatively large in area and more diffuse than in the meander belt. Floodbasins are characterized by extensive swamps that may be covered by trees, palms, shrubs or open vegetation depending on the degree of waterlogging of the soil (KALLIOLA *et al.*, 1991). The largest of these basins extends over 47,000 km<sup>2</sup> between the rivers Ucayali, Marañon and Huallaga (RÄSÄNEN *et al.*, 1992).

Fan formations occur all along the Andes where rivers enter the Amazonian plains and rapidly deposit a large part of their sediment load. Most of the fans are rather small, but between the rivers Morona and Tigre in northern Peru a fan of the river Pastaza covers 54,000 km<sup>2</sup>. This fan is special not only because of its huge size, but because its sediments have a volcanic origin and are therefore geochemically very different from the sediments elsewhere in Amazonia (RÄSÄNEN *et al.*, 1992). The Pastaza fan is covered by a complex mosaic of swamps and forests, but since not many botanical studies have been conducted there, it is not known whether the area is floristically as distinct as geologically.

Areas of Pleistocene deposition cover 7% of Peruvian Amazonia (RÄSÄNEN *et al.*, 1993). They consist of old river terraces and other formations of fluvial origin, such as river channels and floodplains that have become abandoned because of tectonical uplifting or other reasons. These forma-

tions are especially found along the Ucayali river and in eastern Madre de Dios. Abandoned river channels seem often to be covered by swamp forests and palm swamps, although open swamp vegetation also occurs. The terrain over vast areas in Madre de Dios is very flat and covered by tall forest.

The most extensive landscape is old dissected terrain, which covers 62% of Peruvian Amazonia (RÄSÄNEN *et al.*, 1993). In PAUT (1993), this landscape group was divided in five smaller ones on the basis of their appearance in satellite imagery. The northeastern area is the largest one, and it presents an undulating topography with few striking features. The most notable exception is formed by some white sand areas, supporting forests that are both structurally and floristically distinct from the surrounding rain forest on clay soil.

In the more southern areas, the topography of the terrain becomes much steeper and the color patterns more distinct. Especially striking are the patterns found in the Fitzcarrald watershed area, which correspond with the alternating of structurally complex rain forest with bamboo forest. Bamboo forest was described by HUBER already in 1906, and has since then been mentioned in several articles dealing with the vegetation of Acre and adjacent areas of Peru (RADAMBRASIL, 1976; SOARES BRAGA, 1979; ONERN, 1980; PRANCE, 1989). The most common bamboo species seem to belong to *Bambusa* subgenera *Guadua* and *Merostachys*, but not much more can be said of these forests because of lack of botanical research.

Uplifting mountains are found scattered at Serra do Divisor and around the city of Pucallpa, and they cover 2% of Peruvian Amazonia (RÄSÄNEN *et al.*, 1993). In some places, the uplifted sediments may be as old as Cretaceous in origin. No botanical work has apparently been done in these mountains, but their isolated position and geological distinctness may have given rise to special floras.

## Distribution of plant species

It is widely recognized that extreme edaphic conditions, such as prevail in for example white sand areas, rock outcrops, and inundated areas, exert a strong influence on the vegetation. The vegetation in such areas is often both structurally and floristically less complex than is the surrounding rain forest. Generally, the overall floristic similarity between inundated and non-inundated areas is low, and the vegetation in non-inundated areas is on average richer in species (cf. DUMONT *et al.*, 1990). It has also been reported that in some plant groups the species are specialized in one or the other of the edaphically different environments. For example, the *Passiflora vitifolia* complex can be divided into four species, each of which is restricted to one of the following substrates: seasonally inundated soils, non-inundated alluvial soils, non-inundated lateritic soils, and non-inundated white sands (GENTRY, 1981). The regional differences in the landscape and geology described above suggest that this kind of distribution patterns may be more widespread than has hitherto been realized. Not only can edaphic specialization be expected in other plant groups, but also the edaphic factors that determine it may turn out to be more subtle than the ones recognized before.

In inundated areas, the striking difference in the color of white-water, clear-water and black-water rivers is known to correlate with nutrient content and acidity of the water, which together with the predictability and severity of the floods is reflected in the structure and floristical composition of the vegetation (PRANCE, 1979; JUNK, 1989; KUBITZKI, 1989; KLINGE *et al.*, 1990; LÓPEZ PARODI & FREITAS, 1990; PUHAKKA *et al.*, 1992, 1993). However, these river types are not clear-cut, and the chemical characteristics of the sediments of different rivers in Peruvian Amazonia show wide variation between the extremes (KALLIOLA *et al.*, 1993). Regional studies have shown that the species composition of young successional vegetation along different rivers can be very different, which may partly be due to differences in sediment chemistry and partly due to differences in river channel dynamics (PUHAKKA *et al.*, 1992, 1993). More extensive floristic work is needed to clarify how distinct the floras of chemically different rivers actually are, and whether there are general biogeographical patterns to be found in the distribution of the species growing in flooded habitats.

Within the non-inundated rain forest, DUCKE and BLACK (1953) noted that sites with unusually fertile, alkaline or sandy soils are found in several parts of Brazilian Amazonia, and that each of these

soil types supports a number of endemic plant species. The most well-known of these special soils are the extremely nutrient-poor white sands, because the vegetation that grows on them is structurally distinct and has attracted repeated scientific attention (ANDERSON, 1981; ENCARNACIÓN, 1985; VAN DER WERFF, 1992; GENTRY & ORTIZ, 1993; RUOKOLAINEN & TUOMISTO, 1993; TUOMISTO & RUOKOLAINEN, 1994; RUOKOLAINEN *et al.*, in press).

Although extensive in the northwestern parts of Brazilian Amazonia, in Peruvian Amazonia white sand soils are found only as restricted patches. The most extensive of these are situated along the valley of the Nanay river, and minor areas are found close to the lower Ucayali river. At least ferns and the Melastomataceae react strongly to the change in soil texture; there is an almost complete turnover of species at the sand-clay transition (TUOMISTO & RUOKOLAINEN, 1994). In some genera of ferns, the species form two groups: those that grow only on clayey soil, and those that grow only on sandy soil. For example, *Lindsaea lancea* (L.) Bedd. var. *lancea* is only found on clay, while *Lindsaea divaricata* Kl. is typically found on sand. The genus *Trichomanes* has at least three species that are restricted to sand, namely *T. bicornes* Hook., *T. cf. crispum* L., and *T. martiusii* Presl, while *T. elegans* Rich. and *T. pinnatum* Hedwig grow in the immediate vicinity but only where the soil is clayey (TUOMISTO & RUOKOLAINEN, 1994). Among sandy soil sites, there are differences in drainage, with the waterlogged sand areas supporting vegetation that is both structurally and floristically distinct from vegetation on well-drained sand (KAHN & de GRANVILLE, 1992; RUOKOLAINEN & TUOMISTO, 1993; TUOMISTO *et al.*, in press). In some sandy sites, the forest is reduced to low scrub with very low species diversity (ENCARNACIÓN, 1985; RUOKOLAINEN & TUOMISTO, 1993). The change from clay soil to sand soil may be abrupt or gradual, and intermediate soils are frequently found. There seems to be a gradation of different soil types between the extremes, and a corresponding gradation of intermediate vegetation types. Also less extreme differences in soil texture, such as between clay and sandy loam, have been reported to correspond with species composition of fern communities (YOUNG & LEÓN, 1989).

In clay soil areas it has been observed that fern species react strongly to local differences in drainage that are caused by the undulating topography (POULSEN & BALSLEV, 1991; RUOKOLAINEN & TUOMISTO, 1993). Different species of the same genera may be found in different parts of the moisture gradient. Of the tree ferns, for example, *Cyathea lasiosora* (Mett. ex Kuhn) Domin is found mainly on the relatively dry hill tops and slopes, while *C. pungens* (Willd.) Domin is exclusively found in waterlogged valleys and may there form almost monospecific stands. Similarly, *Polybotrya caudata* Kze. is only found on waterlogged soils, while *P. pubens* Mart. and *P. osmundacea* Willd. are mainly found in drier sites (pers. obs.). Similar observations have been made with trees in French Guiana (LESCURE & BOULET, 1985) and Colombia (DUIVENVOORDEN & LIPS, 1993). Amazonian palms have been well studied in this respect: it has been found that the species growing on well-drained soil are different from those on waterlogged soil, and that the degree and seasonality of waterlogging promote further floristic differences among swamp communities (KAHN & CASTRO, 1985; KAHN & MEJIA, 1990; KAHN & MEJIA, 1991; KAHN & de GRANVILLE, 1992).

## Conclusion

Whenever edaphic gradients in Amazonia have been floristically studied, the distribution patterns of many plant species have been strongly skewed, suggesting that the species in question have marked edaphic preferences. It seems therefore a reasonable working hypothesis that if edaphic differences are found among rain forest sites, floristic differences can also be expected. In those cases that have been studied until now, this has indeed been the result. However, many of the different geocological units that PAUT (1993) distinguished in Peruvian Amazonia on the basis of satellite imagery have never been visited by a botanist, and the overwhelming majority of all plant collections have been obtained from rather restricted areas and often without reference to edaphic conditions. Therefore the current phytogeographic data are seriously biased and incomplete, and much field work is still needed if even the most basic questions are to be answered. Furthermore, new

approaches need to be adopted to make most use of the field work efforts. As satellite images make it possible to monitor large areas and to estimate the spatial representativeness of field results, they have proved especially useful in geological and vegetation studies in Amazonia (e.g. KALLIOLA *et al.*, 1991; RÄSÄNEN *et al.*, 1993; TUOMISTO *et al.*, in press). Hence, phytogeographical research can benefit immensely from the use of satellite images in combination with data from other sources to explain the present distribution patterns of the rain forest species.

## REFERENCES

- ANDERSON A.B. - 1981 - White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13(3): 199-210.
- DUCKE A. & BLACK G.A. - 1953 - Phytogeographical notes on the Brazilian Amazon. *Anals da Academia Brasileira de Ciencias* 25 (1): 1-46.
- DUIVENVOORDEN J.F. & LIPS J. M. - 1993 - Landscape Ecology of the Middle Caqueta Basin. Explanatory notes to the maps. Studies on the Colombian Amazonia III A, Tropenbos Colombia.
- DUMONT J.F., LAMOTTE S. & KAHN F. - 1990. - Wetland and upland forest ecosystems in Peruvian Amazonia: Plant species diversity in the light of some geological and botanical evidence. *Forest Ecology and Management* 33/34: 125-139.
- ENCARNACIÓN F. - 1985 - Introducción a la flora y vegetación de la Amazonia peruana: estado actual de los estudios, medio natural y ensayo de una clave de determinación de las formaciones vegetales en la llanura amazónica. *Candollea* 40: 237-252.
- FITTKAU E.J., JUNK W., KLINGE H. & SIOLI H. - 1975 - Substrate and vegetation in the Amazon region. In Dierschke, H. (ed.), *Vegetation und Substrat. Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde*. J. Cramer, Vaduz.
- GENTRY A.H. - 1981 - Distributional patterns and an additional species of the *Passiflora vitifolia* complex: Amazonian species diversity due to edaphically differentiated communities. *Pl. Syst. Evol.* 137: 95-105.
- GENTRY A.H. & ORTIZ S. R. - 1993 - Patrones de composición florística en la Amazonia peruana. In KALLIOLA, R., PUHAKKA, M. & DANJOY, W. (eds.), *Amazonia peruana: Vegetación húmeda tropical en el llano subandino*. PAUT and ONERN, Jyväskylä, Finland.
- HUBER J. - 1906 - La végétation de la vallée du Rio Purus (Amazone). *Bulletin de l'Herbier Boissier* 2<sup>e</sup> Série 6 (4): 249-276.
- JUNK W.J. - 1989 - Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. In L. B. HOLM-NIELSEN, I. NIELSEN & H. BALSLEV (eds), *Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. Academic Press, London.
- KAHN F. & CASTRO A. de - 1985 - The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 17(3): 210-216.
- KAHN F. & de GRANVILLE J.-J. - 1992 - Palms in forest ecosystems of Amazonia. Springer-Verlag, Berlin.
- KAHN F. & MEJIA K. - 1990 - Palm communities in wetland forest ecosystems of Peruvian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 33/34: 169-179.
- KAHN F. & MEJIA K. - 1991 - The palm communities of two terra firme forests in Peruvian Amazonia. *Principes* 35: 22-26.
- KALLIOLA R., LINNA A., PUHAKKA M., SALO J. & RÄSÄNEN M. - 1993 - Mineral nutrients in fluvial sediments from the Peruvian Amazon. *Catena* 20: 333-349.
- KALLIOLA R., PUHAKKA M., SALO J., TUOMISTO H. & RUOKOLAINEN K. - 1991 - The dynamics, distribution and classification of swamp vegetation in Peruvian Amazonia. *Ann. Bot. Fennici* 28: 225-239.
- KLINGE H., JUNK W.J. & REVILLA C.J. - 1990 - Status and distribution of forested wetlands in tropical South America. *Forest Ecology and Management* 33/34: 81-101.
- KUBITZKI K. - 1989 - The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. *Pl. Syst. Evol.* 162: 285-304.
- LAMOTTE S. 1990. Fluvial dynamics and succession in the Lower Ucayali River basin, Peruvian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 33/34: 141-156.
- LAMOTTE-PEZO S. - 1992 - An attempt for a vegetation dynamics interpretation in a tropical environment liable to flooding: The alluvial plain of high Amazonia. PhD thesis, University of Montpellier.
- LESCURE J.-P. & BOULET R. - 1985 - Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* 17(2): 155-164.
- LÓPEZ PARODI J. & FREITAS D. - 1990 - Geographical aspects of forested wetlands in the Lower Ucayali, Peruvian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 33/34: 157-168.
- ONERN - 1980 - Inventario, evaluación e integración de los recursos naturales de la zona de los ríos Alto Yuruá-Breu. Lima, Perú.
- PAUT (Proyecto Amazonia de la Universidad de Turku) - 1993 - Geoecological map of Peruvian lowland Amazonia. Map printed at Karttakeskus, Helsinki.
- POULSEN A. D. & BALSLEV H. - 1991 - Abundance and cover of ground herbs in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* 2: 315-322.
- PRANCE G.D. - 1979 - Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 31 (1): 26-38.
- PRANCE G.T. - 1989 - American tropical forests. In LIETH, H & WERGER, MJA (eds.), *Ecosystems of the world* 14B. Tropical Rain Forest Ecosystems: Biogeographical and Ecological Studies. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- PUHAKKA M., KALLIOLA R., RAJASILTA M. & SALO J. - 1992 - River types, site evolution and successional vegetation patterns in Peruvian Amazonia. *Journal of Biogeography* 19: 651-665.
- PUHAKKA M., KALLIOLA R., SALO J. & RAJASILTA M. - 1993 - La sucesión forestal que sigue a la migración de ríos en la selva baja peruana. In KALLIOLA, R., PUHAKKA, M. & DANJOY, W. (eds.), *Amazonia peruana: Vegetación húmeda tropical en el llano subandino*. PAUT and ONERN, Jyväskylä, Finland.
- RADAMBRASIL - 1976 - Levantamento de recursos naturais. Vol. 12, Folha SC. 19: Rio Branco. Ministerio das Minas e Energia, Departamento Nacional da Produção Mineral, Projeto Radambrasil, Rio de Janeiro.

- RUOKOLAINEN K. & TUOMISTO H. - 1993 - La vegetación de terrenos no inundables (tierra firme) en la selva baja de la Amazonia peruana. In KALLIOLA, R., PUHAKKA, M. & DANJOY, W. (eds.), Amazonia peruana: Vegetación húmeda tropical en el llano subandino. PAUT and ONERN, Jyväskylä, Finland.
- RUOKOLAINEN K., TUOMISTO H., RÍOS R., TORRES A. & GARCÍA M. - In press - Comparación florística de doce parcelas en bosque de tierra firme en la Amazonia peruana. *Acta Amazonica* 23.
- RÄSÄNEN M., KALLIOLA R. & PUHAKKA M. - 1993 - Mapa geocológico de la selva baja peruana: explicaciones. In KALLIOLA, R., PUHAKKA, M. & DANJOY, W. (eds.), Amazonia peruana: Vegetación húmeda tropical en el llano subandino. PAUT and ONERN, Jyväskylä, Finland.
- RÄSÄNEN M., NELLER R., SALO J. & JUNGNER H. - 1992 - Recent and ancient fluvial depositional systems in the Andean forelands of the Peruvian Amazon. *Geological Magazine* 129 (3): 293-306.
- RÄSÄNEN M., SALO J. & KALLIOLA R. - 1987 - Fluvial perturbation in the Western Amazon Basin: regulation by long-term Sub-Andean tectonics. *Science* 238: 1398-1401.
- RÄSÄNEN M. E., SALO J.S., JUNGNER H. & PITTMAN R. - 1990 - Evolution of the western Amazon lowland relief: impact of Andean foreland dynamics. *Terra Nova* 2: 320-332.
- SOARES BRAGA P. I. - 1979 - Subdivisão fitogeográfica, tipos de vegetação, conservação e inventário florístico da floresta amazônica. Supl. *Acta Amazonica* 9 (4): 53-80.
- TUOMISTO H., LINNA A. & KALLIOLA R. - In press - Use of digitally processed satellite images in studies of tropical rain forest vegetation. *International Journal of Remote Sensing*.
- TUOMISTO H. & RUOKOLAINEN K. - 1994 - Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* 5: 25-34.
- WERFF H. VAN DER 1992. Substrate preference of Lauraceae and ferns in the Iquitos area, Peru. *Candollea* 47: 11-20.
- YOUNG K. R. & LEÓN B. - 1989 - Pteridophyte species diversity in the central Peruvian Amazon: importance of edaphic specialization. *Brittonia* 41(4): 388-395.

# ANALYSE SPATIALE DU GRADIENT FLORISTIQUE ARBORESCENT DANS LES FORÊTS DE PLAINE DU SE LIBERIA ET SW CÔTE D'IVOIRE

R.S.A.R. VAN ROMPAEY et R.A.A. OLDEMAN

Chaire de Sylviculture et d'Ecologie forestière, université agronomique de Wageningen,  
Postbus 9101 (bode 31), NL-6700 HB Wageningen, Pays-Bas

**Résumé :** Le changement graduel de la composition des forêts de la côte pluvieuse vers l'intérieur du pays a été décrit par plusieurs auteurs en Côte d'Ivoire, au Ghana et au Libéria. Les critères différentiels habituels étaient les taxons arborescents de grande taille. Depuis quelques années ces typologies sont aussi fondées sur des relevés traités numériquement et qui utilisent notamment l'analyse factorielle de correspondance. Nous présentons ici une méthode d'interpolation spatiale des résultats d'une telle analyse de correspondance, ce qui permet de dresser la carte du gradient de composition floristique sans être obligé de le découper en types.

Nous avons utilisé les résultats des inventaires forestiers nationaux qui ont été effectués au Libéria entre 1960 et 1970 et en Côte d'Ivoire entre 1970 et 1980. A ces époques, les forêts inventoriées étaient encore peu exploitées et l'identification des arbres était parfois effectuée par des forestiers plutôt que par des taxonomistes. Pour compléter l'image nous y avons ajouté l'inventaire de trois parcelles étudiées par le premier auteur et situées dans le Parc national de Taï.

Les sites et les espèces ont été arrangés suivant le gradient principal climatique de pluviosité décroissante du sud-ouest au nord-est à l'aide d'une analyse factorielle de correspondance. Pour ce faire, les 53 plus grandes espèces arborescentes ont été utilisées. Ensuite, les scores des sites sur l'axe principal ont été placés sur la carte et des courbes d'égale composition floristique ont été tracées à l'aide de la méthode du krigeage pour l'interpolation spatiale.

Les résultats montrent un gradient en courbe sigmoïde avec un point d'inflexion qui correspond au changement d'un relief montant de façon monotone à partir de la mer jusqu'à une topographie ondulante avec de larges vallées. Au Libéria, près de la mer, on trouve des forêts riches en Caesalpinioideae (*Tetraberlinia tubmaniana*, *Didelotia brevipaniculata*, *Loesenera kalantha*, etc.) dans la partie la plus pluvieuse du gradient. De telles forêts n'existent ni en Côte d'Ivoire, ni au Ghana. Ce n'est qu'au Cameroun et Gabon qu'ont été décrites des forêts comparables. Le taux élevé de spéciation qui s'est produit entre-temps dans chacune des deux aires de cette forêt à Caesalpinioideae suggère une séparation beaucoup plus longue que celle supposée pour les forêts sempervirentes des secteurs occidental et congolais des forêts guinéennes.

**Mots-clés :** Forêt tropicale, composition floristique, analyse factorielle de correspondance, krigeage, Afrique de l'Ouest, forêt à Caesalpinioideae.

**Abstract:** The gradual change in species composition of the tropical rain forests in West Africa has been described by many authors, mainly based on large tree species. Since a number of years these typologies are also based on results of numerical analysis of relevés, e.g. by correspondence analysis. In this paper we present a method of spatial interpolation of such ordination scores, in order to map the compositional gradient without being obliged to split it up in types.

Results from national forest inventories in Liberia (sixties) and Ivory Coast (seventies) were reanalysed by using DCA. We included also three pristine study sites in Taï National Park which were inventoried recently by the first author. 53 species and 33 sites were ranked along the main gradient, corresponding with decreasing rainfall from the southwest towards the northeast. The site scores were placed on the map and curves of equal species composition were drawn using the Kriging method for spatial interpolation.

The results show a sigmoid-shaped gradient with an inflexion point at that point inland where the relief changes from monotonically rising to undulating with large valleys. In Liberia, next to the coast, the forests are very rich in Caesalpinioideae tree species (*Tetraberlinia tubmaniana*, *Didelotia brevipaniculata*, *Loesenera kalantha*, etc.) and form the wettest forests in the region. Such forests are neither found in Côte d'Ivoire nor in Ghana, but species from the same genera exist in Cameroon and Gabon. The high degree of speciation in these genera between Liberia and the Central African countries suggest a much longer separation of these wettest forests than suggested between Upper and Lower Guinea.

**Keywords:** Tropical rain forest, species composition, detrended correspondence analysis, DCA, kriging, West Africa, Caesalpinioideae forest.



## Introduction

Le changement graduel de la composition des forêts de la côte pluvieuse vers l'intérieur du pays a été décrit par plusieurs auteurs en Côte d'Ivoire (SCHNELL, 1950; MANGENOT, 1955; AUBREVILLE, 1959; GUILLAUMET & ADJANOHOON, 1971); au Ghana (TAYLOR, 1952; HALL & SWAINE, 1976 et 1981), au Liberia (VOORHOEVE, 1965; SACHTLER 1968), enfin pour l'Afrique entière (WHITE, 1983). Tous ces auteurs ont essayé de grouper les espèces naturelles en groupes floristiques afin de définir plusieurs zones ou types, puis cherché à tracer les limites entre ces zones sur la carte. La procédure de groupement des espèces et des forêts par zone n'était pas standardisée. Ainsi, chaque nouvelle carte était différente des précédentes. C'est pourquoi il est quasi-impossible de vérifier, voire corriger ces cartes.

En plus, les données taxonomiques avaient un biais vers les ligneux empiriquement désignés comme « les grands arbres ». Ceci est dû au fait que ce furent les forestiers parmi les premiers botanistes de cette région, à commencer avec A. AUBREVILLE, qui ont identifié pas mal d'espèces-clefs. Malgré les efforts de botanistes comme MANGENOT (1955) pour inclure la totalité des taxons végétaux, force nous est de conclure avec le phytosociologue BARKMAN (ex OLDEMAN, 1990), que cela mène à une masse de données défiant l'analyse, même si l'on pouvait résoudre le problème de l'échelle commune aux grands arbres et aux bactéries. Que faire, face à un corps de données hétérogènes avec des biais évidents, devenues en partie incontrôlables par la disparition des forêts? La seule voie ouverte était de s'appuyer sur les données communes à toutes ces sources, d'y ajouter des vérifications sur le terrain et d'employer les moyens de dépouillement de cette fin de siècle.

Depuis quelques années ces typologies forestières sont plutôt fondées sur des relevés traités numériquement, notamment utilisant l'analyse factorielle de correspondance (HALL & SWAINE; 1976 et 1981; de Rouw, 1991). A l'aide de cette technique, nous avons vu apparaître l'image d'un arrangement unique des espèces et des relevés le long d'un gradient principal. Ce gradient principal correspondait avec le gradient climatique orienté SO-NE. Dans le tableau espèces-relevés on retrouve le long de la diagonale ce gradient d'humidité. Dans ce tableau non classifié certaines espèces ne couvrent qu'un trajet assez restreint du gradient (par ex. *Cynometra ananta*, espèce de forêt très humide en Afrique de l'Ouest), tandis que d'autres espèces couvrent tout le gradient (par ex. *Piptadeniastrum africanum*) tout en étant plus abondantes sur un trajet donné (VAN ROMPAEY, 1993).

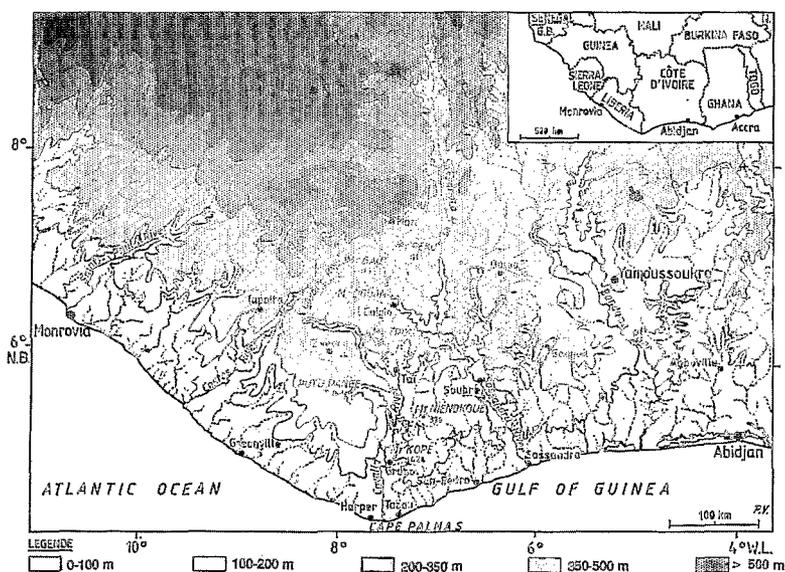
Ces techniques numériques ont déjà résolu la moitié du problème : les espèces ne doivent plus être attribuées à des groupes distincts mais elles sont arrangées de façon continue le long de l'axe principal (SWAINE & HALL, 1976). Pourtant, les auteurs cités ont toujours groupé les relevés en cinq ou six types pour les forêts, ce qui correspond à une zonation sur la carte du pays étudié (ZONNEVELD, 1988). Ceci facilite la cartographie mais nie la variation graduelle évidente à l'intérieur d'un même type de forêt (OLDEMAN, 1990).

Nous présentons ici une méthode d'interpolation spatiale des résultats d'une telle analyse de correspondance, ce qui permet de dresser la carte du gradient de composition floristique sans être obligé de le découper en types. Cette méthode est basée sur les tracés des courbes isocompositionnelles joignant les forêts d'égale composition floristique. Ainsi la partie 'forêts' de l'analyse obtient un aspect continu, ce qui correspond à la réalité observée sur le terrain.

## Région étudiée

En Afrique de l'ouest et à l'intérieur du bloc forestier dite de « Haute Guinée », nous avons étudié les forêts de plaine du SE Libéria et SO Côte d'Ivoire. Elles ne dépassent guère 400 m d'altitude (Figure 1) et se trouvent sur des roches-mères gneissiques et granitiques avec une bande de schistes sériciteux au niveau du parc national de Taï (Fig. 2).

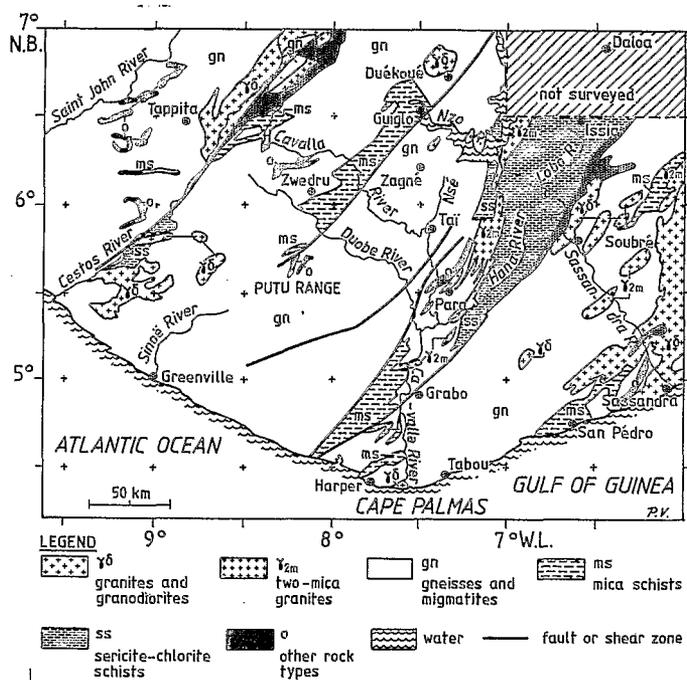
Les postes pluviométriques sont rares dans cette région, surtout au Libéria (VAN ROMPAEY, 1994). La figure 3 montre les 25 stations avec leur pluviosité annuelle moyenne en dm par an. La côte libérienne reçoit plus de 40 dm d'eau par an, tandis qu'à la limite forêt-savane la pluviosité n'atteint que 13 dm par an (ELDIN, 1971 ; ASECNA, 1979 ; MEIJERS, 1981 ; MEIJERS & SAYE, 1983 ; ANAM, 1987).



**Figure 1**

Relief et hydrographie du Libéria et de la partie sud de Côte d'Ivoire. Des courbes de niveau ont été tracées à 100, 200, 350 et 500 m d'altitude (Sources : IFAN 1968, points avec altitude du Libéria : MPEA 1983). Remarquez que la région de Taï ne fait pas directement face aux moussons du sud-ouest.

### Les roches-mères



**Figure 2**

Lithologie du SE Libéria et du SW de la Côte d'Ivoire. Les principaux types de roche sont des gneiss, migmatites, granites à deux micas, granodiorites, micaschistes et schistes sériciteux-chloriteux. Les failles sont orientées SW-NE. Cette carte lithologique est basée sur les cartes géologiques les plus récentes de la région (pour le Libéria : MPEA (1983) dans le 'Planning and Development Atlas of Liberia', pour le SO de la Côte d'Ivoire, PAPON (1973).

Nous avons analysé les résultats des inventaires forestiers nationaux (Figure 4) qui ont été effectués au Libéria entre 1960 et 1970 (GFML, 1967; SACTLER & HAMER, 1967 ; SACTLER, 1968) et en Côte d'Ivoire entre 1970 et 1980 (CLÉMENT, 1973 ; SODEFOR, 1978 et 1979). Pendant ces époques-là, les forêts inventoriées étaient encore peu exploitées. Le taux de sondage variait entre 0,1 et 5 % (VAN ROMPAEY, 1993). Le total des surfaces relevées monte à presque 22 000 ha. Tout arbre dépassant 40 cm de diamètre a été inventorié mais seule une cinquantaine d'espèces principales ont été identifiées.

Pour compléter l'image nous y avons ajouté l'inventaire de trois parcelles d'étude situées dans le parc national de Taï et établies par l'un d'entre nous en 1989-1990 (VAN ROMPAEY, 1993).

### Méthodes

Les sites et les espèces ont été arrangés suivant l'axe principal de la variation à l'aide d'une analyse factorielle de correspondance (DECORANA ou DCA ; HILL, 1979 ; TER BRAAK, 1987). Cet axe principal reflétait le gradient principal climatique de pluviosité décroissante du sud-ouest au nord-est. Nous avons utilisé les 53 espèces arborescentes les plus grandes, identifiées sur le tableau 1. Toutes peuvent dépasser 70 cm de diamètre du tronc à hauteur d'homme.

L'analyse spatiale trouve son application de plus en plus dans le domaine de l'écologie et de la phytogéographie (BURROUGH, 1987; LEGENDRE & FORTIN, 1989; BORCARD *et al.*, 1992; HILL 1993). Nous avons cartographié les scores des sites sur le premier axe produit par DCA comme des points sur la carte. Puis nous avons interpolé des courbes d'égale composition floristique à travers ce nuage de points à l'aide de la méthode du krigeage (KRIGE, 1951; MATHÉRON, 1965; STEIN & CORSTEN, 1991) pour l'interpolation spatiale, en utilisant le logiciel SURFER 4.13 (II 1989 Golden Software). Cette méthode est basée sur la théorie des variables régionalisées (MATHÉRON, 1965) qui permet d'estimer précisément la valeur d'une variable (ici : composition floristique, premier axe de DCA) en tenant compte de son autocorrélation spatiale. Ce terme indique que la composition floristique dans un endroit donné

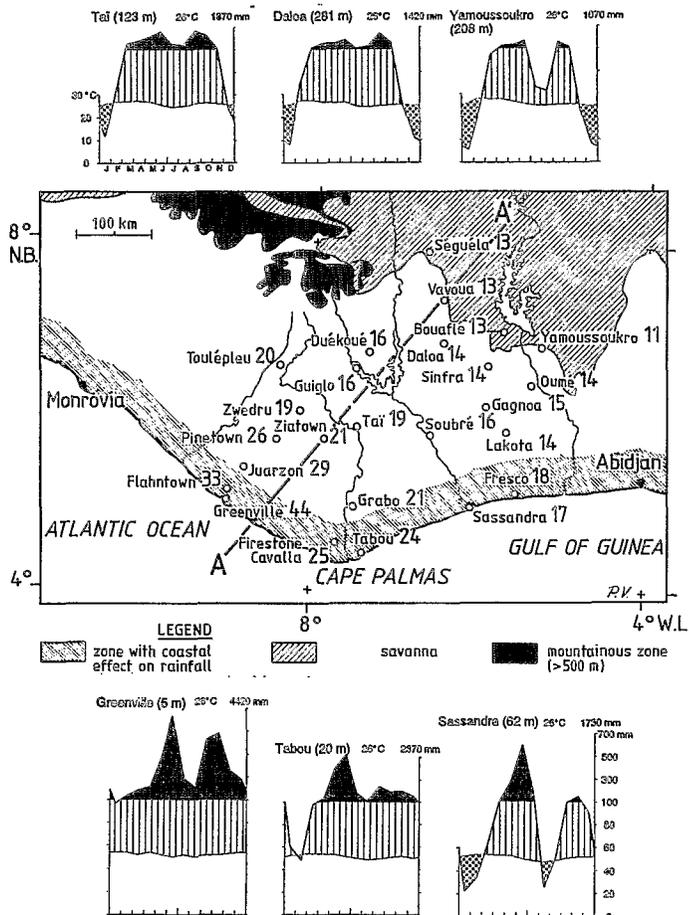
### Arrangement des espèces et des forêts par AFC

			Z
		KKSKSKKSKKKKPPGGG	a
		1 a 417T232565g14367	
		669696666666r555NXCaNNXXCnNXNN	
		9826377153421a213WVStWVWVSWéWVWVW	
u. DCA1	22222222211111111		
Large tree species	43311110099864320866655433333221		
	320653390716887168654770988548390		
<i>Didelotia brevipaniculata</i> . . . . .	346	25922--41-1-----	-----
<i>Loasnera kalantha</i> . . . . .	325	987959939979-----	-----
<i>Tetraberlinia tubmaniana</i> . . . . .	320	9999995999745-1-1-----	-----
<i>Brachystegia leonensis</i> . . . . .	312	-12111-72-53-----	-----
<i>Cynometra ananta</i> . . . . .	305	32231612223-1-211-----	-----
<i>Cassipourea</i> spp. . . . .	296	--2-3--3111--1-1-----	-----
<i>Monopetalanthus</i> spp. . . . .	269	--1-1--114141-111-----	-----
<i>Arallopsis soyauxii</i> . . . . .	268	-11-1--111111-111-----	-----
<i>Heritiera utilis</i> . . . . .	248	996974165977945342612122111-11111	
<i>Didelotia lida</i> . . . . .	231	11-1-111111-1-1413-----	-----
<i>Gilbertodendron preussii</i> . . . . .	226	112222-328899-532114-31--21-1--1--	
<i>Sacoglottis gabonensis</i> . . . . .	224	154142224211192127-1-24--1--1--	
<i>Cryptosepalum tetraphyllum</i> . . . . .	223	-----1111-111-----	-----
<i>Mitragyna ciliata</i> . . . . .	223	2531353431111-211211-1111113-21111	
<i>Lophira alata</i> . . . . . bd	216	2991979564346-642351-791115141211	
<i>Oldfieldia africana</i> . . . . .	212	1111111123123-6312--51-----	-----
<i>Canarium schweinfurthii</i> . . . . . bd	180	1-11123211111112111-1111111111111	
<i>Lovoa trichiloides</i> . . . . .	163	111-1111111111112111-111111-11111	
<i>Daniellia</i> spp. . . . . d	156	-111111211111-111111-1112111111111	
<i>Anopyxis klaniana</i> . . . . .	154	11211111111111111-11-1133111111111	
<i>Nuclea diderrichii</i> . . . . .	149	121313211111223324423125211111111	
<i>Parinari/Marantodes</i> spp. . . . .	145	11313213111229363734322334111211-	
<i>Azella bella</i> . . . . . d	137	-11111-111-111111111-1111111111111	
<i>Amphimas pterocarpoides</i> . . . . . d	134	-11111-11111111111111111111111311-	
<i>Terminalia ivorensis</i> . . . . . d	117	-111--111111111111-11311111-111	
<i>Tighehemia heckelii</i> . . . . .	109	1--1--11111131111113111111-11111	
<i>Chlorophora</i> spp. . . . . d	95	1-1-11-111111-111111-1111111123111	
<i>Turraeanthus africanus</i> . . . . . d	94	-----111111--11-1-11111-11-11	
<i>Distemonanthus benthamianus</i> . . . . .	87	-----11-111111-111111-1111113111111	
<i>Anthonotha fragrans</i> . . . . .	77	12111111111121222393312462311151-	
<i>Berlinia</i> spp. . . . .	76	1111111111111-111162-112722-14311	
<i>Entandrophragma</i> spp. . . . . d	54	-----1-1111115331119111111215111	
<i>Rhodognaphalon brivicusp</i> . . . . . d	51	-----1-11111111113111133121111111	
<i>Khaya anthotheca</i> . . . . . bd	48	-----11111-1111112111111-11111	
<i>Piptadeniastrum africanum</i> . . . . . d	44	113123231154314567799979988189951-	
<i>Erythrophloeum ivorense</i> . . . . .	44	112111212211213223914348715633532	
<i>Pycnanthus angolensis</i> . . . . .	43	111112111122116675529556734143851-	
<i>Antiaris toxicaria</i> . . . . . d	35	-----11111111111111111111125111	
<i>Klaineodora gabonensis</i> . . . . .	30	11111111211212124653238822115723	
<i>Petersianthus macrocarpus</i> . . . . . bd	15	--111--11111112433242431552255241	
<i>Riclinodendron heudelotii</i> . . . . . d	14	--1--1--1111--1111111111112221	
<i>Guarea cedrata</i> . . . . .	7	-----1-11-111111-1111111111111	
<i>Celba pentandra</i> . . . . . d	-35	-1-111-111211-1123333655247293789	
<i>Terminalia superba</i> . . . . . d	-35	--1-1-111111-1122412224343421559	
<i>Nesogordonia papyrifera</i> . . . . .	-36	-----1--111111111111111111111	
<i>Celtis</i> spp. . . . .	-61	-----11-----111-111111-15211	
<i>Albizia ferruginea</i> . . . . . d	-111	-----11-----111-1112111111111	
<i>Mansonia altissima</i> . . . . . d	-112	-----11-----111111-11111	
<i>Aningeria robusta</i> . . . . .	-114	-----1111111211111112211	
<i>Triplachton scleroxylon</i> . . . . . d	-115	-----1132321699679499999	
<i>Gulbourtia ehii</i> . . . . . d	-116	-----11--1112111111111	
<i>Sterculia rhinopetala</i> . . . . . d	-119	-----11-111111-11111	
<i>Pterygota macrocarpa</i> . . . . . d	-120	-----111-111111-1-113	
Number of species: . . . . .		223332244444324344442444444343343	
		381239103330901922002320020028917	

Tableau 1

Tableau espèces-relevés arrangé selon le premier axe de l'analyse factorielle de correspondance AFC (u.DCA1 = unités sur cet axe). Les 53 espèces de grands arbres ont été inventoriées dans 33 forêts dans le SE Libéria et le SO Côte d'Ivoire. Les codes des forêts et leur score se lisent verticalement. Les espèces qui sont connues pour être (brièvement) caducifoliées (HALL & SWAINE, 1981) sont marquées avec « (b) d ».

## Pluviosité



**Figure 3**

Pluviométrie dans le SE du Libéria et le SO de la Côte d'Ivoire. Précipitations annuelles moyennes en dm par an (sources voir VAN ROMPAEY 1993). La coupe transversale A-A' correspond à la Figure 6. Les diagrammes climatiques, originellement appelés des 'ombrothermogrammes' par GAUSSEN (1954), ont été dessinés d'après la procédure de WALTER (1979).

hyètes de plus en plus espacées. Au contraire, vers le pôle humide du gradient, le gradient floristique s'aplatit tandis que le gradient pluviométrique devient de plus en plus raide vers la côte. La composition des grands arbres ne change donc plus beaucoup dans l'intervalle entre 2.5 et 4 m de pluies annuelles.

Sur une partie de la carte, le gradient AFC floristique dévie du gradient pluviométrique. Cette déviation s'explique par une bande de schiste sériciteux qui se trouve dans une partie du parc national de Tai et qui s'étend vers le nord-est. Apparemment, il existe une compensation entre une pluviosité moindre et une capacité plus grande de rétention d'eau des sols issus de schistes. Une zone de transition floristique plus rapide au Libéria se trouve à l'abri des pluies dû au Mont Putu (753 m) et son plateau. Les résultats se joignent à ceux d'autres études de gradients floristiques au Ghana (HALL & SWAINE, 1976), en Côte d'Ivoire (GUILLAUMET, 1967; DE ROUW *et al.*, 1990) et au Libéria (SACHTLER, 1968).

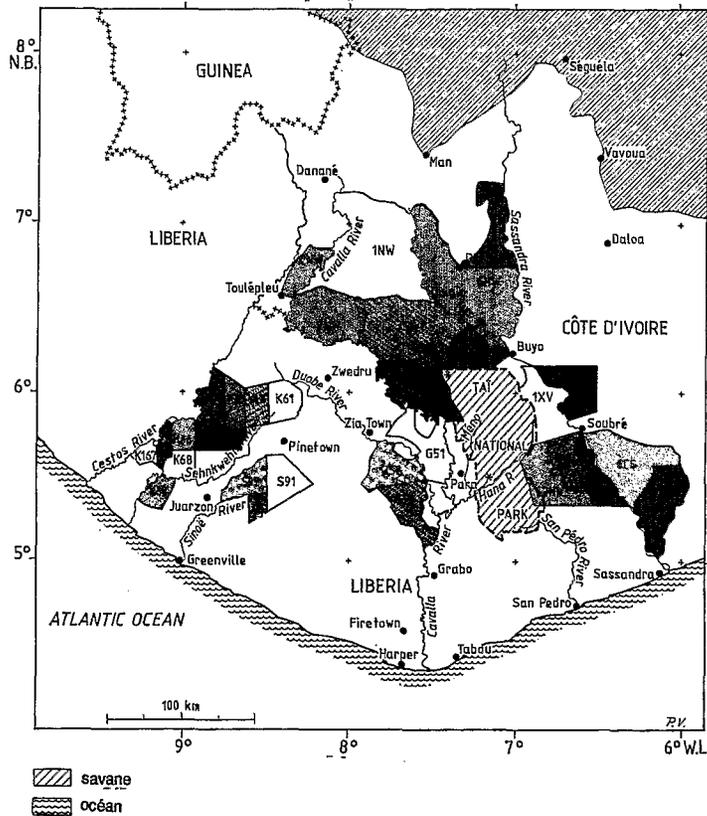
a une grande probabilité d'être intermédiaire entre celles de deux endroits voisins. La théorie classique part de l'hypothèse d'indépendance des observations. C'est-à-dire, qu'à deux endroits voisins la composition est censée pouvoir être totalement différente sans dépendre de leur distance réciproque (LEGENRE & FORTIN, 1989).

## Résultats

Le gradient avait une longueur de 243 unités statistiques AFC sur le premier axe. Nous avons tracé des courbes d'égale composition floristique toutes les 20 unités (Figure 5). Le logiciel Decorana pour l'AFC est construit de telle façon que les distances sur les axes sont comparables, c'est-à-dire qu'entre la courbe de 200 et 160 le changement de la composition est le même qu'entre 80 et 40, que le 'turnover' d'espèces est le même (HILL & GAUCH, 1980).

En coupe transversale (Figure 6), les résultats montrent un gradient en courbe sigmoïde avec un point d'inflexion qui correspond au changement d'un relief montant de façon monotone à partir de la mer jusqu'à une topographie ondulante avec de larges vallées. Le gradient s'aplatit vers la savane en accord avec les iso-

## Les forêts inventoriées



**Figure 4**

Les forêts inventoriées dans le SE Libéria et le SO Côte d'Ivoire, dont les résultats sont utilisés pour l'AFC (voir VAN ROMPAEY, 1993 pour les détails). Les diverses teintes de gris ne

Au Libéria, près de la mer, on a trouvé des forêts riches en Caesalpinioideae (*Tetraberlinia tubmaniana*, *Didelotia brevipaniculata*, *Loesenera kalantha*, etc.) dans la partie la plus pluvieuse du gradient. De telles forêts n'existent ni en Côte d'Ivoire, ni au Ghana. La Figure 7 montre l'aire de distribution de quatre espèces arborescentes de la sous-famille des Caesalpinioideae au Libéria (SACHTLER, 1968).

Ce n'est qu'au Cameroun et Gabon que LETOUZEY (1968) et RIETKERK *et al.* (1994) ont décrit des forêts comparables où poussent les mêmes genres (espèces vicariantes). Le taux élevé de spéciation qui s'est produit entre-temps dans les deux aires de cette forêt à Caesalpinioideae (comparez VOORHOEVE, 1965 à LETOUZEY, 1968) suggère une séparation écogénétique beaucoup plus longue que celle supposée pour les forêts sempervirentes des secteurs occidental et congolais des forêts guinéennes (MALEY 1987, 1991).

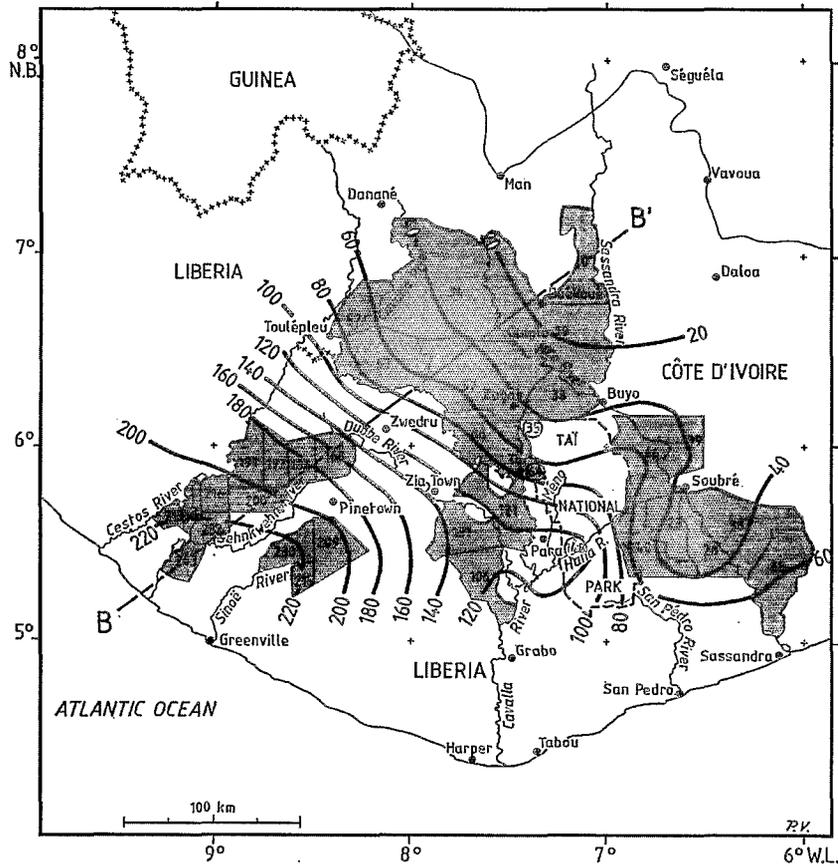
## Conclusions et recommandations

Le changement continu et non pas discret de la composition floristique des forêts ouest-africaines a des implications pour leur aménagement et pour la conservation de la biodiversité. Le long des gradients, les mesures sylvicoles doivent s'adapter à la position individuelle de chaque partie de forêt. Ceci s'exprime dans le choix d'espèces et dans l'évaluation individuelle de chaque site forestier.

La conservation de la biodiversité en Afrique de l'ouest devrait comprendre la protection de forêts tout le long du gradient régional. Chaque position sur ce gradient indique l'optimum écologique d'autres espèces. Un « Croissant Vert » (Figure 8) est proposé qui se fonde sur l'analyse des gradients et qui devrait lier entre eux les parcs nationaux et les forêts classées allant de la savane au nord jusqu'à la côte atlantique au Libéria.

Dans la partie ouest de la Côte d'Ivoire deux régions existent où la conservation de la nature peut encore espérer beaucoup de succès. D'abord, les collines de Grabo sont un refuge forestier glacial supposé où poussent beaucoup d'espèces trouvées nulle part ailleurs en Côte d'Ivoire (GUILLAUMET, 1967; SOSEF, 1994). Ces forêts méritent le statut de parc national. Ensuite, les forêts semi-décidues, qui à leur tour hébergent beaucoup d'espèces originales, méritent d'être protégées au même titre.

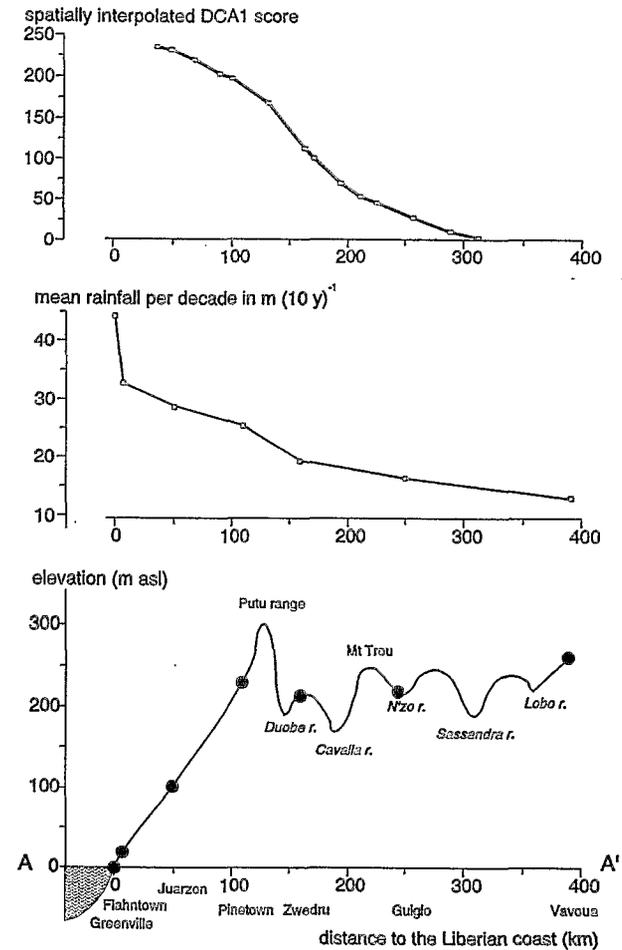
### Courbes isocompositionnelles



**Figure 5**

Analyse spatiale du gradient floristique dans les forêts du SE Libéria et SO Côte d'Ivoire. Les parties foncées indiquent les forêts dont les données ont été utilisées. Le score sur le premier axe AFC de chaque forêt est indiqué sur la carte. Les trois sites cerclés sont nos parcelles de recherche dans le parc national de Taï. Les courbes joignent des forêts à égale composition floristique des grands arbres. La coupe transversale BB' réfère à la Figure 6.

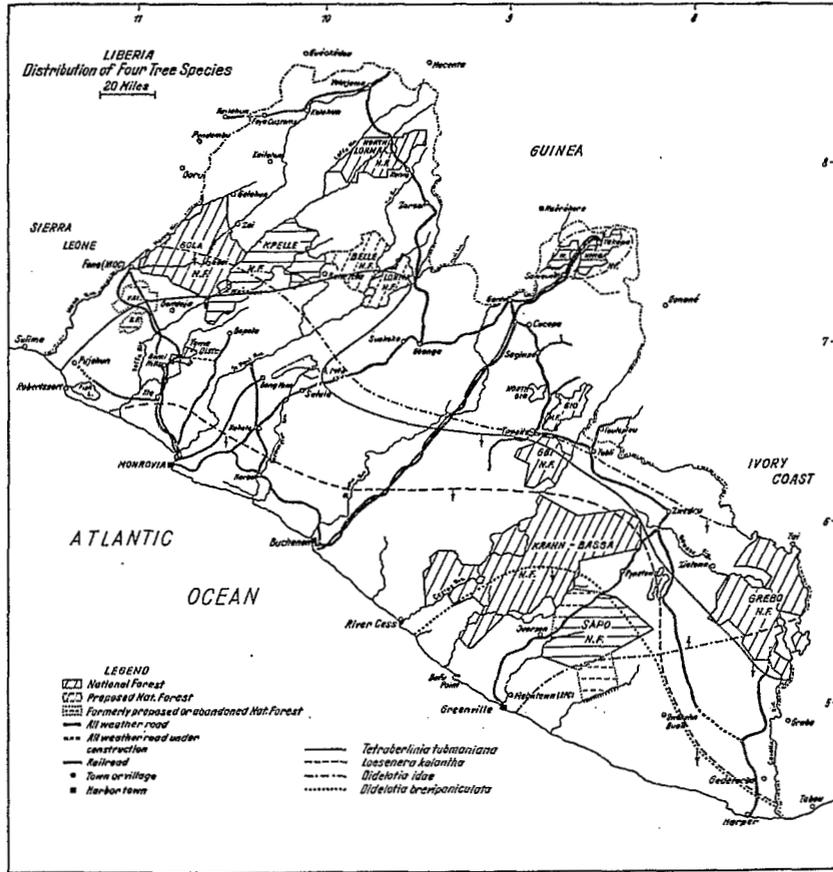
### Coupe transversale



**Figure 6**

Les gradients floristiques et pluviométriques le long de la coupe transversale AA' ou BB' (voir Figure 3 et 5) à travers le SE Libéria et le SO Côte d'Ivoire. L'altitude moyenne le long de la coupe est donnée en bas.

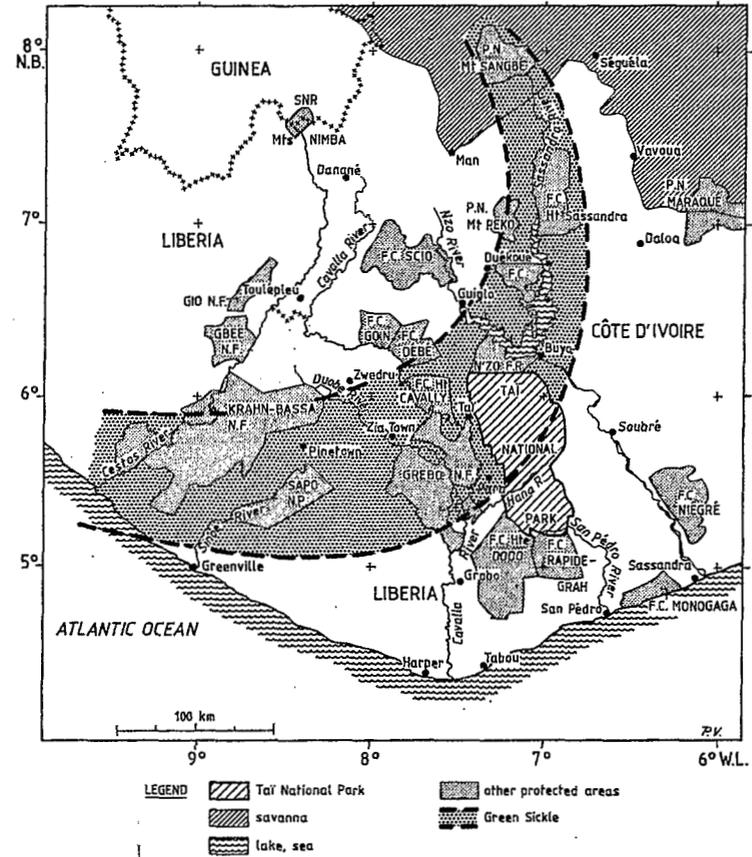
### Aires de distribution de 4 Caesalpiniaceae



**Figure 7**

L'aire de distribution de quatre Caesalpinoideae arborescentes, qui sont limitées aux forêts très humides du Liberia (SACHTLER 1968).

### Le « Croissant Vert »



**Figure 8**

Le « Croissant Vert », une zone verte qui pourrait s'étendre du parc national de mont Sangbé en savanna en passant par le parc national de Taï jusqu'à l'océan Atlantique. L'installation de corridors entre les forêts classées existantes peut garantir la conservation de biodiversité tout le long du gradient.

**Remerciements** : Nous remercions Monsieur le ministre de la Recherche scientifique en Côte d'Ivoire pour nous avoir accordé son autorisation de recherche. Ce travail a été financé et supporté par l'université agronomique de Wageningen à partir du Centre néerlandais, Abidjan. Nous sommes très reconnaissants au directeur de ce centre, M. Fred VOOREN, pour avoir si effectivement facilité et encadré nos recherches en Côte d'Ivoire. Nous remercions sincèrement le SODEFOR et le CTFT Abidjan, qui nous ont fourni les rapports d'inventaire indispensables. Qu'enfin les professeurs I.S. ZONNEVELD et M.J.A. WERGER, le docteur N.R. de GRAAF reçoivent nos cordiaux remerciements pour avoir positivement contribué en libérant un temps important pour la lecture critique.

## RÉFÉRENCES

- ANAM - 1987 - Les normales pluviométriques 1951-1980. Agence nationale des aéroports et de la météorologie, Abidjan-Port Bouet, 37 p.
- ASECNA - 1979 - Le climat de la Côte d'Ivoire. ASECNA, Abidjan, 74 p.
- AUBREVILLE A. - 1959 - La flore forestière de la Côte d'Ivoire. Publ. CTFT n° 15 - 3 tomes, Nogent-sur-Marne, 1 031 p.
- BORCARD D., LEGENDRE P. & DRAPEAU P. - 1992 - Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73(3) : 1045-1055.
- BURROUGH P.A. - 1987 - Spatial aspects of ecological data. In: JONGMAN R.H.G., ter BRAAK C.J.F. and van TONGEREN O.F.R. - eds - Data analysis in community and landscape ecology, pp. 213-252. Pudoc, Wageningen.
- CLÉMENT J. - 1973 - Inventaire forestier du Périmètre Industriel XV. CTFT, Nogent-sur-Marne, 68 p.
- de ROUW A. - 1991 - Rice, weeds and shifting cultivation in a tropical rain forest. A study of vegetation dynamics. PhD thesis, Agricultural University, Wageningen, 263 p.
- de ROUW A., VELLEMA H.C. & BLOKHUIS W.A. - 1990 - Land unit survey of the Taï region, south-west Côte d'Ivoire. Tropenbos Technical series 7, Tropenbos, Ede, 222 p.
- ELDIN M. - 1971 - Le climat. In : Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Mémoires ORSTOM n° 50, pp. 73-108.
- GFML - 1967 - Inventory of Grebo National Forest. German Forestry Mission to Liberia, Technical report n° 5, Monrovia, 54 p.
- GUILLAUMET J.L. - 1967 - Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally - Côte d'Ivoire - Mém. ORSTOM n° 20, Paris, 247 p.
- GUILLAUMET J.L. & ADJANOHOUN E. - 1971 - La végétation de la Côte d'Ivoire : le milieu naturel de la Côte d'Ivoire, mémoires ORSTOM n° 50, p. 156-263.
- HALL J.B. & SWAINE M.D. - 1976 - Classification and ecology of closed-canopy forest in Ghana. *J. Ecology* 64: 913-951.
- HALL J.B. & SWAINE M.D. - 1981 - Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest: forest vegetation in Ghana. Geobotany 1, Dr W. Junk Publishers, The Hague, 383 p.
- HILL M.O. - 1979a - Decorana. A Fortran programme for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Ecology and systematics, Cornell University, Ithaca, New York, 52 p.
- HILL M.O. & GAUCH H.G. - 1980 - Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47-58.
- HILL M.O. - 1991 - Patterns of species distribution in Britain elucidated by canonical correspondence analysis. *J. Biogeography* 18: 247-255.
- IFAN - 1968 - International atlas of West Africa = Atlas international de l'Ouest africain. Organization of African Unity, Scientific, Technical and Research Commission, Dakar, 44 plates + text.
- KRIGE D.G. - 1951 - A statistical approach to some basic mine evaluation problems on the Witwatersrand. *J. Chem. Metal. & Min. Soc. S. Africa* 52: 119-138.
- LEGENDRE P. & FORTIN N.-J. - 1989 - Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- LETOUZEY R. - 1968 - Etude phytogéographique du Cameroun. Lechevalier, Paris.
- MALEY J. - 1987 - Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au quaternaire récent : nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeo-ecology of Africa* 18 : 307-334, Balkema, Rotterdam.
- MALEY J. - 1991 - The African rain forest vegetation and palaeoenvironments during late Quaternary. *Climatic Change* 19: 79-98.
- MANGENOT G. - 1955 - Etude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. *Etudes éburnéennes IV*, pp. 5-61, Inst. Fr. d'Afr. noire, centre de Côte d'Ivoire .
- MATHERON G. - 1965 - Les variables régionalisées et leur estimation : une application de la théorie des fonctions aléatoires aux sciences de la nature. Masson, Paris.
- MEIJERS G.J. - 1981 - Rainfall data book of Liberia f From inception till 1980. Liberian Hydrological Service, Monrovia, 133 p.
- MEIJERS G.J. & SAYE J. - 1983 - Rainfall data book of Liberia 1981. Liberian Hydrological Service, Monrovia, 37 pp.
- MPEA - 1983 - Republic of Liberia planning and development atlas. Ministry of Planning and Economic Affairs, Monrovia, Liberia, 67 p.
- OLDEMAN R.A.A. - 1990 - Forests: elements of silvology. Springer, Heidelberg, 624 p.
- PAPON A. - 1973 - Côte d'Ivoire. Synthèse des travaux de l'opération Sacs 1962-1968. SODEMI, Abidjan.
- RIETKERK M., KETNER P. & de WILDE J.J.F.E. - 1994 in prep - Diversity and distribution of Caesalpinioideae tree species: indicators for climatic change in the Late Quaternary in Central Africa. Submitted to *Adansonia*.
- SACHTLER M. - 1968 - General report on National Forest Inventory in Liberia. Technical report n° 1, German Forestry Mission to Liberia, Monrovia, 149 p.

- SACHTLER M. AND HAMER K. - 1967 - Inventory of Krahn-Bassa and Sapo National Forest. Technical report n° 7, German Forestry Mission to Liberia, Monrovia, 92 p.
- SCHNELL R. - 1950 - La forêt dense. Introduction à l'étude botanique de la région forestière d'Afrique occidentale. Manuels ouest-africains 1, P. Lechevalier, Paris, 330 p.
- SODEFOR - 1978 - Inventaire forestier national. Résultats de la région centre-sud. SODEFOR, Abidjan.
- SODEFOR - 1979 - Inventaire forestier national. Résultats de la région nord-ouest. SODEFOR, Abidjan.
- SOSEF M.S.M. - 1994 - Refuge *Begonias*: taxonomy, phylogeny and historical biogeography of *Begonia* sect. *Loasibegonia* and sect. *Scutobegonia* in relation to glacial rain forest refuges in Africa. Wageningen Agricultural Univ. Papers 94.1, Wageningen, 313 p.
- STEIN A. and CORSTEN L.C.A. - 1991 - Universal kriging and cokriging as a regression procedure. *Biometrics* 47: 575-587.
- SWAINE M.D. & HALL J.B - 1976 - An application of ordination to the identification of forest types. *Vegetatio* 32: 83-86.
- TAYLOR C.J. - 1952 - The vegetation zones of the Gold Coast. *Bull. Gold Coast For. Dep.* 4: 1-12.
- TER BRAAK C.J.F. - 1987 - Ordination. In: JONGMAN R.H.G., ter BRAAK C.J.F. and van TONGEREN O.F.R. - eds - Data analysis in community and landscape ecology, pp. 91-173. Pudoc, Wageningen.
- VAN ROMPAEY R.S.A.R. - 1993 - Forest gradients in West Africa. A spatial gradient analysis. Doctoral thesis, Agricultural University Wageningen, 142 p.
- VAN ROMPAEY R.S.A.R. - 1994 - Climat. In RIEZEBOS E.P., VOOREN A.P. et GUILLAUMET J.L. - eds - Le parc national de Taï, Côte d'Ivoire. I : Synthèse des connaissances. Tropenbos séries 8, la Fondation Tropenbos, Wageningen, p. 42/50.
- VOORHOEVE A.G. - 1965 - Liberian high forest trees. A systematic botanical study of the 75 most important or Frequent high Forest trees, with reference to numerous related species. Pudoc, Wageningen, 416 p.
- WHITE F. - 1983 - The vegetation of Africa, a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. Natural resources research XX, UNESCO, Paris, 384 p.
- ZONNEVELD L.S. - 1988 - Establishing a floristic classification. In: KUCHLER A.W. & ZONNEVELD I.S. - eds - Vegetation mapping, p. 81-88. Handbook of Vegetation Science 10, Kluwer, Dordrecht.

## UN EXEMPLE DE BIODIVERSITÉ : LE GENRE *ACACIA* SUBGEN. *HETEROPHYLLUM*

J. VASSAL

Institut de la carte internationale de la végétation - CNRS - Université P. Sabatier  
39, Allée J. Guesde, 31062 Toulouse Cedex, France

**Résumé :** Dans le genre *Acacia*, le sous-genre *Heterophyllum* constitue un immense groupe, fondamentalement australien, de 900 espèces environ. Ce taxon est l'un des plus remarquables exemples de biodiversité chez les Angiospermes. BENTHAM le subdivise en trois séries (*Pulchellae*, *Botrycephalae*, *Phyllodineae*) essentiellement à partir des caractéristiques végétatives de l'adulte. Cette note illustre différents aspects du polymorphisme de l'appareil végétatif (types de feuilles bipennées et de phyllodes, particularités phyllotaxiques, écailles, phylloclades, spinescence) dans ce groupe. L'accent est mis sur 1/ les étapes morpho-anatomiques de la spécialisation foliaire et caulinare au cours de l'ontogénèse ; 2/ l'intérêt taxonomique des caractères des plantes (cotylédons et éophylles). Les deux principaux groupes mis en évidence sont centrés sur les deux séries d'espèces à feuilles bipennées (*Pulchellae*, *Botrycephalae*) et constituent des ensembles par enchaînement amalgamant différentes fractions de la série hétérogène des *Phyllodineae*.

**Mots-clés :** Genre *Acacia* sous-genre *Heterophyllum*, biodiversité, caractères végétatifs, polymorphisme, phyllodes, phylloclades, spinescence, *Phyllodineae*.

**Abstract:** In the genus *Acacia*, the subgenus *Heterophyllum* forms a huge group of around 900 spp. mainly distributed in Australia. This taxon is one of the most remarkable examples of biodiversity in the Angiosperms. It was subdivided by BENTHAM into three series (*Pulchellae*, *Botrycephalae*, *Phyllodineae*) mainly on the basis of vegetative characteristics of adults. This paper takes into account several aspects of the polymorphism of vegetative characters (types of bipinnate leaves and phyllodes, phyllotactic patterns, scales, phylloclades, spines) in this group. It emphasises 1/ the morphological and anatomical stages of specialization of leaves and stems through the ontogenetic sequence ; 2/ the taxonomic interest of seedling characters (cotyledons and eophylls). Two main sets of species are recognized: they include, separately, the two series of taxa with bipinnate leaves (*Pulchellae*, *Botrycephalae*) which amalgamate fractions of the heterogeneous series *Phyllodineae*.

**Keywords:** Genus *Acacia*, sub-genus *Heterophyllum*, biodiversity, vegetative characters, polymorphism, phyllode, phylloclade, spines, *Phyllodineae*.



## Introduction

Dans le très vaste genre *Acacia*, qui compte aujourd'hui 1 300 à 1 400 espèces, le sous-genre *Heterophyllum* Vas. constitue un exemple remarquable de biodiversité. Endémique à 98 % du continent australien (où le « wattle » est l'emblème floral national), ce groupe compte aujourd'hui 900 espèces environ dont certaines sont depuis longtemps introduites en Europe sous le nom de « mimosas ». En Australie, elles colonisent des milieux variés, surtout arides à semi-arides, grâce à une large gamme de « stratégies adaptatives ». La feuille phyllodique, majoritaire dans le groupe, est souvent considérée comme une réponse adaptative aux conditions sèches. Certains acacias dominent les communautés végétales, comme le « brigalow » (*A. harpophylla*) du Queensland ou le « mulga » (*A. anura*), fortement présent de l'est à l'ouest du continent (MASLIN & PEDLEY, 1982). D'autres, comme *A. melanoxyton*, ont un rôle pionnier notamment en milieu forestier. Les acacias australiens jouent de façon générale un rôle important sur le plan écologique notamment grâce à leurs capacités à coloniser et fixer les sols pauvres (parfois salés), à résister au feu et à se multiplier abondamment (NEW, 1984).

L'objectif de cette note est d'illustrer quelques aspects de la diversité de l'appareil végétatif dans ce groupe et de montrer comment l'étude des phases du développement hétéroblastique peut aider à déterminer les degrés d'affinité systématique entre espèces et les niveaux de spécialisation des taxons. Nous débordons nécessairement du cadre biogéographique strictement tropical pour inclure des espèces de tempérament méditerranéen de la moitié sud de l'Australie.

## Traits principaux de la biodiversité dans le sous-genre *Heterophyllum* : conceptions systématiques de BENTHAM et des auteurs contemporains

La classification des Acacias australiens publiée par BENTHAM en 1875 se fonde sur l'étude de 300 espèces environ. Elle rend compte de la diversité phénotypique des espèces au stade adulte et distingue trois séries :

### Les *Pulchellae*

Petit groupe sud-occidental, composé d'espèces de taille réduite, à feuilles bipennées et fleurs en épis ou glomérules axillaires, solitaires ou fasciculés (ex. *A. drummondii*).

### Les *Botrycephalae*

Taxon sud-oriental et tasmanien, de faible importance numérique, rassemblant des espèces arbustives ou arborescentes à feuilles bipennées et glomérules floraux disposés en grappes (ex. *A. dealbata*, « mimosa » le plus commun en Europe).

### Les *Phyllodineae*

Vaste taxon très diversifié répandu à travers toute l'Australie, caractérisé par la présence de phyllodes de types divers, à fleurs en glomérules / épis isolés ou associés en grappes ou fascicules (ex. *A. retinodes* : « mimosa des 4 saisons »). Pour rendre compte de la diversité de ce groupe, BENTHAM a créé huit sous-séries. Les *Uninerves* (à phyllodes uninervés et glomérules floraux axillaires, isolés, fasciculés à racémeux - ex. *A. retinodes*), les *Plurinerves* (à phyllodes à nervures parallèles et glomérules axillaires isolés, fasciculés ou en courtes grappes - ex. *A. melanoxyton*) et les *Juliflorae* (à phyllodes à nervures parallèles et fleurs en épis - ex. *A. longifolia*) sont les groupes plus importants numériquement. Les *Alatae* et *Continuae* ont des phyllodes décourants (respectivement deux et trois expansions ailées sur la tige). Les phyllodes sont linéaires, rigides et pointus chez les *Pungentes* ; leur section est subcylindrique/tétraogonale chez les *Calamiformes*. Ils sont linéaires, verticillés à fasciculés dans la sous-série des *Brunioideae*. Les nervations phyllodiques, dans ces cinq

groupes, ne sont généralement pas précisées. Les fleurs sont en épis ou glomérules (*Continuae*, *Pungentes*) ou uniquement en glomérules (*Alatae*, *Calamiformes*, *Brunioideae*).

Les spécialistes australiens se réfèrent encore globalement à la conception de BENTHAM (adaptée par PEDLEY, 1978) pour la rédaction de la Flore d'Australie. Ils reconnaissent ainsi les sections *Botrycephalae* (une quarantaine d'espèces), *Alatae* (une dizaine d'espèces), *Phyllodineae* (près de 400 espèces - groupe centré sur les *Uninerves* Benth.), *Plurinerves* (près de 200 espèces), *Juliflorae* (près de 230 espèces) et *Pulchellae* (une trentaine d'espèces). Le système que nous avons publié en 1972 est pour une part fondé sur des données ontogéniques et séminologiques et admet trois sections (*Uninerveae*, *Heterophyllum* et *Pulchelloideae*) clairement démarquées de la classification de BENTHAM. Ces subdivisions sont partiellement reprises par PEDLEY dans un nouveau système de classification (1986) où le sous-genre *Heterophyllum* est élevé au rang de genre (*Racosperma*) <sup>(1)</sup>.

## Quelques aspects de la diversité de l'appareil végétatif adulte dans le sous-genre *Heterophyllum*

### La feuille bipennée

C'est chez les *Botrycephalae* que la diversité des feuilles bipennées est la plus marquée. Le nombre de paires de pennes varie de 1 (*A. terminalis*, *A. muellerana*) à 22 (*A. trachyphloia*). Le nombre de paires de folioles s'échelonne de 6 (*A. leptoclada*) à 68 (*A. filicifolia*). La gamme de variation des dimensions des folioles est par ailleurs très grande : de 1 mm (*A. cardiophylla*) à 80 mm (*A. elata*). La diversité est nettement plus faible chez les *Pulchellae* où l'on observe en général 1-2 (3) paires de pennes portant 2 à 10 paires de pinnules. L'espèce *A. pentadenia* fait exception avec une feuille à 2-5 paires de pennes et 20-30 paires de pinnules. Une particularité de ce groupe, bien distinct des *Botrycephalae*, est la réduction du pétiole. Ainsi, chez *A. pulchella*, les 2 pennes de la feuille semblent s'insérer directement sur le rameau et s'associent aux 2 stipules ainsi qu'à deux organes normalement situés à l'apex du pétiole : une glande longuement pédonculée et une languette rigide ou « terminal seta » (VASSAL, 1971). A l'aisselle de cet ensemble faussement fasciculé s'insèrent d'autre part 1 à 2 rameaux courts, épineux et écailleux (fig. 25ab). On note une morphologie assez comparable chez les espèces voisines *A. megacephala* et *A. lasiocarpa* (épine axillaire possible). La variété *epacantha* d' *A. lasiocarpa* présente curieusement un glomérule submédian sur l'épine courte axillaire.

### Le phyllode

#### Types phyllodiques

Les formes et dimensions des phyllodes (que nous considérons comme des pétioles modifiés) sont telles que les différents types observés simulent une large gamme de feuilles entières d'Angiospermes voire de Gymnospermes (figs 1-18). Les descriptions données par BENTHAM se fondent sur un vocabulaire relativement pauvre et imprécis. Ainsi a été notamment ignorée l'existence de phyllodes atypiques aplatis horizontalement (et non verticalement comme dans le cas le plus « classique »). Dans une étude sur les phyllodes et la phyllodisation dans le genre *Acacia* (VASSAL et MASLIN, 1979), nous avons rendu compte de la diversité des types et structures phyllodiques en établissant une nomenclature descriptive qui distingue :

● 3 types fondamentaux de phyllodes <sup>(1)</sup> :

**l' orthophyllode** <sup>(2)</sup> : phyllode nettement aplati verticalement (largeur/épaisseur > 2 - fig. 39 d)

**le diaphyllode** : phyllode nettement aplati horizontalement (largeur/épaisseur > 2 - fig. 42 d),

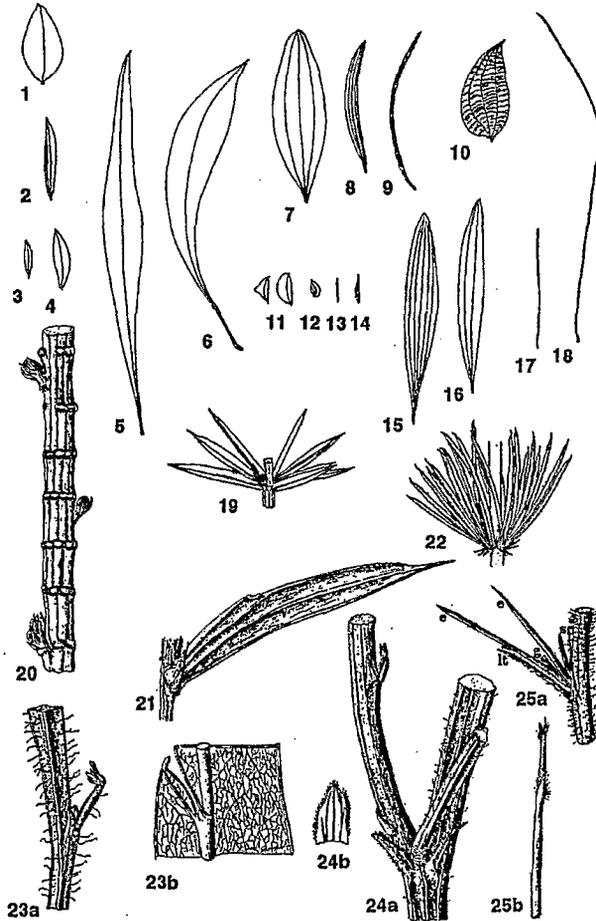
(1) Décision jugée prématurée par les spécialistes du groupe international pour l'Étude des Mimosoideae au congrès international de Botanique à Berlin (1987).

(2) HOCHREUTNER (1896) a été le premier à reconnaître l'existence d'orthophyllodes et diaphyllodes chez les Phyllodineae.

le **pachyphyllode** <sup>(3)</sup> : phyllode linéaire, non aplati, à symétrie axiale/subaxiale (largeur/épaisseur = 1 - fig. 41c).

● 2 types intermédiaires pour lesquels le rapport largeur/épaisseur est compris entre 1 et 2 : l'**orthopachyphyllode** phyllode faiblement aplati verticalement (fig. 40 d) et le **diapachyphyllode** ; phyllode faiblement aplati horizontalement.

Notons que les diaphyllodes/diapachyphyllodes ne sont observés que dans une vingtaine d'espèces.



#### Appareil végétatif adulte

1-18. Diversité des types phyllodiques (x 0,38) : 1. *A. podalyriifolia*. 2. *A. dodonaeifolia*. 3. *A. decora*. 4. *A. myrtifolia*. 5. *A. saligna*. 6. *A. pycnantha*. 7. *A. cyclopis*. 8. *A. confusa*. 9. *A. elongata*. 10. *A. urophylla*. 11. *A. cultriformis*. 12. *A. glandulicarpa*. 13. *A. verticillata*. 14. *A. oxycedrus*. 15. *A. heterophylla*. 16. *A. longifolia*. 17. *A. calamifolia*. 18. *A. peuce* - 19. Pseudovercillation des phyllodes d'ordre 1 et 2 chez *A. verticillata* (x 2,5 - RUTISHAUSER, 1986) - 20. Cicatrices des phyllodes d'ordre 1 (avec bourgeons axillaires et stipules) et 2 (sans ces caractères) chez *A. verticillata* (x 3) - 21. Phyllode d'ordre 1 stipulé et glanduleux (bourgeon axillaire non représenté) chez *A. verticillata* (x 6) - 22. Verticille de phyllodes chez *A. longipedunculata* (x 1,5 - RUTISHAUSER, 1986) - 23. Phyllocladisation d'*A. wildenowiana* (x 3,5) : a. stade 5<sup>e</sup> feuille avortée et articulée ; b. stade 8<sup>e</sup> feuille phyllodique décurrente - 24. Rameau écailleux et écaille d'*A. spinescens* : a. niveau 8<sup>e</sup> feuille (stipulée et bipennée - pétiole à tendance phyllodique partiellement représenté) et ramification à tendance écailleuse (x 5) ; b. nervation d'une écaille (x 13) - 25. *A. pulchella* : a. fraction de rameau avec association des stipules (s), glande stipitée (g), rameaux axillaires écailleux (e) et languette terminale (lt) plus ou moins spinescence de la feuille (x 5 - les 2 pennes de la feuille sessile correspondante ne sont pas représentées pour clarifier le dessin). b. rameau axillaire écailleux (x 13).

#### Phyllotaxie des phyllodes verticilles à pseudovercilles

Nous avons déjà souligné (VASSAL, 1970) des particularités phyllotaxiques chez certaines *Phyllodineae* (*A. oxycedrus*, *rossei*, *ulicifolia*, *verticillata*.) où les phyllodes sont très nombreux et tendent à se regrouper en verticilles (figs 19, 22). Chez *A. verticillata* (figs 19 à 21), dont les particularités phyllodiques ont déjà été remarquées par différents auteurs (dont GOEBEL, 1928), on distingue morphologiquement : 1/ des phyllodes d'ordre 1, stipulés, pourvus d'une glande et à bourgeon axillaire ; 2/ des phyllodes d'ordre 2, généralement non stipulés, dépourvus de glande et de bourgeon axillaire, disposés en pseudovercilles et assimilables, pour KAPLAN (1984) à des stipules modifiées. Les phyllodes d'ordre 1 se situent sur les deux hélices fondamentales auxquelles appartiennent les feuilles primordiales. On note d'autre part, dans cette espèce, une augmentation du nombre d'hélices foliaires entre les phyllodes d'ordre 1. Chez *A. oxycedrus* il y a également accroissement du nombre d'hélices foliaires dès l'apparition du phyllode chez le jeune individu. Malgré un nombre encore insuffisant d'observations sur cette dernière espèce, il semble qu'il apparaisse 6 hélices sénestres succédant aux 2 hélices dextres amorcées au niveau des feuilles primordiales (comm. pers. J.E. LOISEAU).

Des recherches récentes sur la phyllotaxie des phyllodes ont été effectuées par RUTISHAUSER (1986) et RUTISHAUSER & SATTLER (1986).

(3) Les termes de pachyphyllodes, ortho- et pachyphyllode ont été créés par VASSAL et MASLIN (1979).

Elles mettent en évidence :

- des caractéristiques et arrangements des phylloides analogues chez *A. baueri* subsp. *aspera* et *A. verticillata* (1-3 trace(s) vasculaire(s) par phylloide selon qu'il est exstipulé ou stipulé),
- des regroupements de 5-27 phylloides stipulés en verticilles réguliers chez *A. hippuroides* et *A. longipedunculata* (fig. 22), espèces de la section *Lycopodiifoliae* Pedley (anneau nodal à nombre restreint de traces vasculaires primaires : 6 chez *A. longipedunculata*),
- des dispositions désordonnées « chaotiques », des phylloides, tous stipulés (1 trace vasculaire par phylloide) chez *A. conferta*.

RUTISHAUSER (1986) a également observé des dispositions en fascicules ou demi-verticilles. Cette distribution foliaire est régulière (*A. minutifolia*, *A. conjunctifolia*, *A. subternata*) ou occasionnelle (*A. verticillata*, *A. longipedunculata*, *A. conferta*).

### **Le phylloclade**

La tendance « tige ailée » est rare et plus ou moins nette selon les espèces. Elle est caractérisée par une décurrence plus ou moins prononcée du phylloide sur la tige (fig. 23b). La phyllocladisation est ainsi soit partielle et localisée (*A. triptera*, *A. continua*), soit constante sur la tige, l'alation étant alors largement marquée tout au long de l'axe caulinaire (*A. glaucoptera*, *A. willdenowiana* - fig. 23b).

### **L'écaïlle et les rameaux épineux**

Les feuilles-écaïlles sont rares et s'observent sur des espèces essentiellement buissonnantes ou sous-arbustives et épineuses. Chez les *Phyllodineae*, *A. spinescens*, *A. aphylla* sont « aphyllées » et portent de minuscules écaïlles. Celles-ci existent en mélange avec des phylloides chez *A. jacksonioides* et *A. restiacea*. Chez les *Pulchellae*, on note des modifications foliaires écaïlleuses sur les différentes épines (axillaires ou terminales) d'*A. pulchella* (fig. 25b). Les espèces proches *A. megacephala* cf. p. 8. et *A. lasiocarpa* portent également des écaïlles sur les courts rameaux axillaires épineux, fait non mentionné par MASLIN dans son mémoire sur les *Pulchellae* (1975).

## **Les étapes ontogéniques de la diversification de l'appareil végétatif : implications taxonomique et phylogénique**

Les classifications traditionnelles (de BENTHAM ou dérivées) se fondent sur le constat brut de la diversité phénotypique de l'adulte. Elles peuvent difficilement rendre compte des phénomènes de parallélisme évolutif ou des éventuelles affinités entre taxons dont les appareils végétatifs sont morphologiquement très différents.

L'étude des étapes du développement hétéroblastique des acacias australiens peut apporter un éclairage particulier à l'étude de la diversité dans ce groupe en illustrant les étapes de spécialisation de l'appareil végétatif et en aidant à déceler les parentés profondes entre taxons. L'interprétation des séquences ontogéniques constitue ainsi un utile auxiliaire pour la révision systématique du sous-genre *Heterophyllum* sur des bases évolutives. Nous envisagerons ici comment ces données peuvent être exploitées pour apprécier les niveaux de spécialisation de l'appareil végétatif et contribuer à la révision systématique du sous-genre *Heterophyllum*.

## **Ontogénèse et spécialisation foliaire**

Au stade plantule, toutes les espèces du sous-genre *Heterophyllum* observées (à l'exception d'une seule sur les 218 étudiées : *A. diaphylloidea*, à éophylle phyllocladisée) ont au moins une feuille initiale pennée. Ceci illustre l'unité générale du taxon. Au-delà de ce stade foliaire, on assiste à la mise en place plus ou moins précoce de différents types foliaires : feuille bipennée, phylloides articulés ou non (après phyllocladisation de la tige), écaïlles.

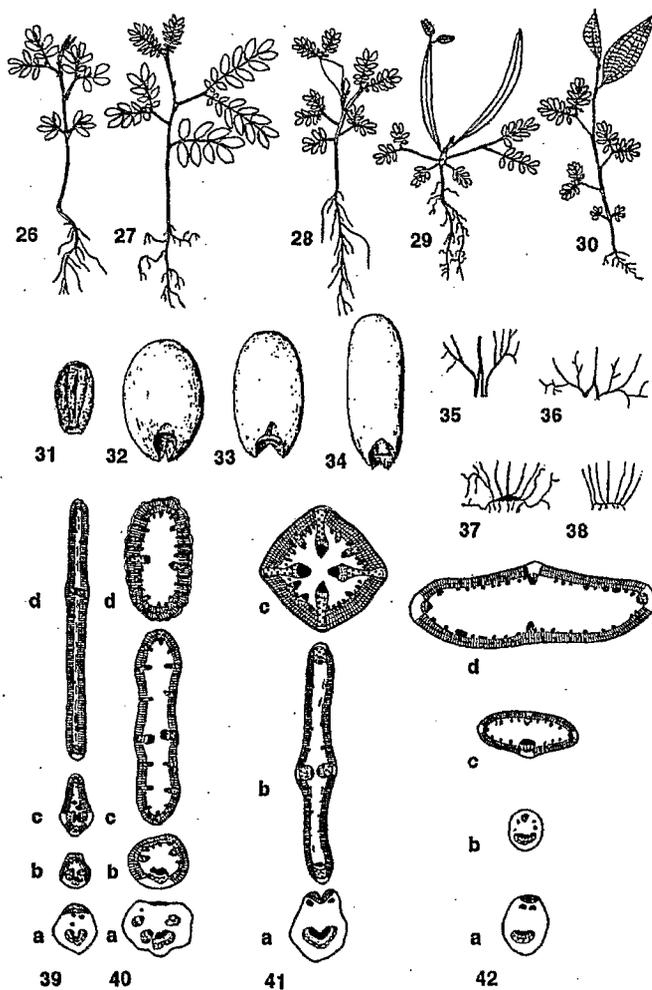
## La feuille bipennée

La feuille bipennée, qui succède à la feuille pennée initiale, constitue le morphotype foliaire commun à l'ensemble du genre *Acacia* (figs 26 à 30 - fig. 43).

Chez les *Botrycephalae* : à spécialisation foliaire, au cours de l'ontogénèse, consiste en une augmentation plus ou moins marquée du nombre de paires de pennes et de folioles. On note une tendance à la réduction de longueur du pétiole chez *A. baileyana* et *A. cardiophylla*. La glande pétiole tend à devenir distale alors que les glandes du rachis (rarement couplées) sont préalablement inter-pennaires et se disposent progressivement à l'intersection des pennes.

Chez les *Pulchellae* : l'ontogénèse est marquée par : 1/ la stabilisation précoce du nombre de paires de pennes (limité à 1 dans la plupart des espèces) ; 2/ la réduction nette du pétiole ; 3/ le développe-

ment de la languette terminale (« terminal seta »), plus ou moins rigide et spinescente ; 4/ la persistance des stipules tendant à devenir épineuses. Ce phénomène est particulièrement marqué chez *A. pulchella* (fig. 25a) où l'on note progressivement une pseudofasciculation des pennes, stipules, glande stipitée, languette terminale de la même feuille (cf. § 2), fait révélateur d'une spécialisation foliaire très prononcée. Une morphologie assez similaire s'observe chez les *A. megacephala* et *A. lasiocarpa*.



## Le phyllode

A de rares exceptions près (*A. diaphyllodinea*, *A. confusa*, *A. grasbyi*), on assiste, au cours de l'ontogénèse, à une différenciation du phyllode par transformation de la feuille bipennée (figs. 28, 29). Dans la plupart des 180 espèces à phyllodes étudiées, la phyllodisation s'effectue par modification progressive (figs 28, 29) ou brutale (fig. 30) du pétiole des feuilles bipennées successives finalement privées de leurs pennes. Elle est particulièrement précoce chez *A. diaphyllodinea* (1<sup>re</sup> feuille phyllodisée), *A. confusa* (2<sup>e</sup> feuille souvent phyllodisée), *A. peuce* et *A. grasbyi* (3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> feuilles phyllodisées). Lorsqu'elle est tardive, le rachis peut, dans quelques cas, être lui-même affecté par le phénomène (chez *A. heterophylla* et *A. melanoxyton* par exemple). KAPLAN (1980, 1984) reprend notamment l'interprétation de FLETCHER (1920) et s'appuie

### Plantules et ontogénèse du phyllode

26-30. Quelques types de plantules (x 0,7) : 26. *A. drummondii*. 27. *A. terminalis*. 28. *A. podalyriifolia*. 29. *A. saligna*. 30. *A. urophylla* - 31-34. Quelques types cotylédonnaires (x 3,5) : 31. *A. acinacea*. 32. *A. confusa*. 33. *A. brachystachya*. 34. *A. cyclopis* - 35-38. Types de nervation cotylédonnaire (x 8) : 35. *A. cyclopis*. 36. *A. iteaphylla*. 37. *A. stronglyphylla*. 38. *A. urophylla* - 39-42. Ontogénèse du phyllode (sections transversales des pétioles des feuilles pennée, bipennée et des phyllodes - x 15) : 39. *A. decora*. a,b,c. feuilles n° 1,2,3. d. orthophyllode de l'adulte. 40. *A. aneura*. a,b. feuilles n° 1, 2. c. orthophyllode juvénile au niveau de la feuille n° 5. d. orthopachyphyllode de l'adulte. 41. *A. peuce*. a. feuille n° 1. b. orthophyllode juvénile au niveau de la feuille n° 3. c. pachyphyllode de l'adulte. 42. *A. spatulifolia*. a,b,c. feuilles n° 1,5,7. d. diaphyllode de l'adulte.

essentiellement sur l'ontogénèse d' *A. melanoxyton* pour considérer que le phyllode est l'équivalent de l'axe pétiole-rachis. Pour notre part, nous maintenons la conception classique, discutée dans une de nos études sur les acacias à phyllodes (VASSAL, 1970 : 56-62) et fondée sur l'homologie entre phyllode et pétiole de la feuille composée. Si l'on considère en effet des types foliaires mixtes observés au cours de l'ontogénèse, il apparaît que : 1/ le pétiole de la feuille bipennée est équivalent au pétiole de la feuille pennée initiale ; 2/ le phyllode, succédant à la feuille bipennée, correspond au pétiole de la feuille bipennée précédente car, même s'il y a parfois tendance à la phyllodisation du rachis (sur des feuilles pluri-pennées tardivement persistantes), on assiste, au cours de la séquence ontogénique, à la *réduction progressive du rachis et à la disparition basipète des paires de pennes*. Notons d'ailleurs que la différenciation ontogénique du phyllode se fait le plus souvent directement à partir du pétiole d'une feuille bipennée dont l'unique paire de pennes disparaît (figs 28, 29).

La différenciation morpho-anatomique de l'*orthophyllode* s'effectue généralement de façon progressive sur les pétioles successifs des feuilles bipennées. Elle est marquée par l'apparition d'une crête d'abord adaxiale puis abaxiale (ex. *A. decora*, fig. 39 bc) dans laquelle se différencient des faisceaux conducteurs ainsi qu'un parenchyme palissadique bifacial (VASSAL et MASLIN, *op. cit.*).

L'émergence du *diaphyllode* (ex. *A. spathulifolia*, fig. 42 a-d) est marquée par un étirement bilatéral progressif des pétioles créant une lame foliacée horizontale où se différencient des faisceaux conducteurs et un parenchyme assimilateur dorsi-ventral (VASSAL et MASLIN, *op. cit.*).

Le *pachyphyllode* peut résulter du fractionnement de faisceaux vasculaires et du développement d'un parenchyme palissadique sur toutes les faces sans modification fondamentale de la symétrie du pétiole (ex. *A. calamifolia*, VASSAL et MASLIN, *op. cit.*). Dans quelques cas néanmoins, un *orthophyllode juvénile* peut précéder ontogéniquement le *pachyphyllode*. C'est le cas chez *A. peuce*, curieuse espèce arborescente du désert de Simpson à longs phyllodes filiformes chez l'adulte (fig. 41 bc). Un fait assez analogue s'observe chez *A. aneura* (fig. 40 cd) mais, dans ce cas, l'*orthophyllode* peut persister jusqu'à l'adulte, d'où la diversité de formes observées dans les populations de cette espèce. Cette différenciation, au cours de la séquence ontogénique, d'un *orthophyllode juvénile* constitue un fait important sur le plan évolutif car ce type structural pourrait représenter un stade de spécialisation adaptative du phyllode dans des biotopes très arides.

### **Le phylloclade**

Chez les *Phyllodineae Alatae* et *Continuae* : un phylloclade apparaît après une phase ontogénique plus ou moins brève à phyllodes articulés (ex. *A. willdenowiana* - fig. 23 ab ; *A. triptera*) marquée par une réduction puis une disparition de l'articulation foliaire, c'est-à-dire du pulvinus. La phyllocladisation constituerait donc une étape de spécialisation plus avancée que la phyllodisation.

### **L'écaïlle**

L'écaïlle semble avoir une origine légèrement différente selon les espèces. Chez *A. spinescens* (*Phyllodineae Pungentes*), nous avons observé qu'elle résulte de la fusion de l'axe foliaire avorté et des stipules (VASSAL, 1970 - fig. 24 ab). On constate en effet, au cours de l'ontogénèse foliaire, une réduction progressive de l'axe de la feuille composée, puis la coalescence plus ou moins complète des stipules et de la feuille avortée. Ainsi s'expliquerait la présence d'une nervation subparallèle de l'écaïlle et la persistance possible d'une denticulation, témoin de la soudure incomplète d'une stipule. Il est important de noter que le pétiole des feuilles bipennées précédant l'écaïlle montre une nette tendance à la phyllodisation (fig. 24 a). Chez *A. restiacea*, la feuille-écaïlle succède à des phyllodes par avortement de l'axe phyllodique. Elle est d'abord flanquée de stipules et, par la suite, sa différenciation paraît similaire de celle d'*A. spinescens*. Chez *A. aphylla* et *A. jacksonioides* son origine pourrait être identique mais ceci reste à confirmer par un suivi ontogénique précis. Chez *A. pulchella* (VASSAL, 1971 - fig. 25 b), où les écaïlles se situent sur les rameaux épineux courts (axillaires) et les extrémités des rameaux moyens à longs, la séquence ontogénique rappelle celle observée chez *A. spinescens* et *A. restiacea* : il semble qu'il y ait coalescence des stipules et de l'axe foliaire avorté (voire de la languette terminale ?). Nous avons fait une observation comparable chez *A. lasiocarpa*. Au total l'écaïlle, compte tenu de son ontogénèse, illustre une étape de spécialisation foliaire très avancée s'effectuant à partir de structures foliaires soit bipennées soit phyllodiques.

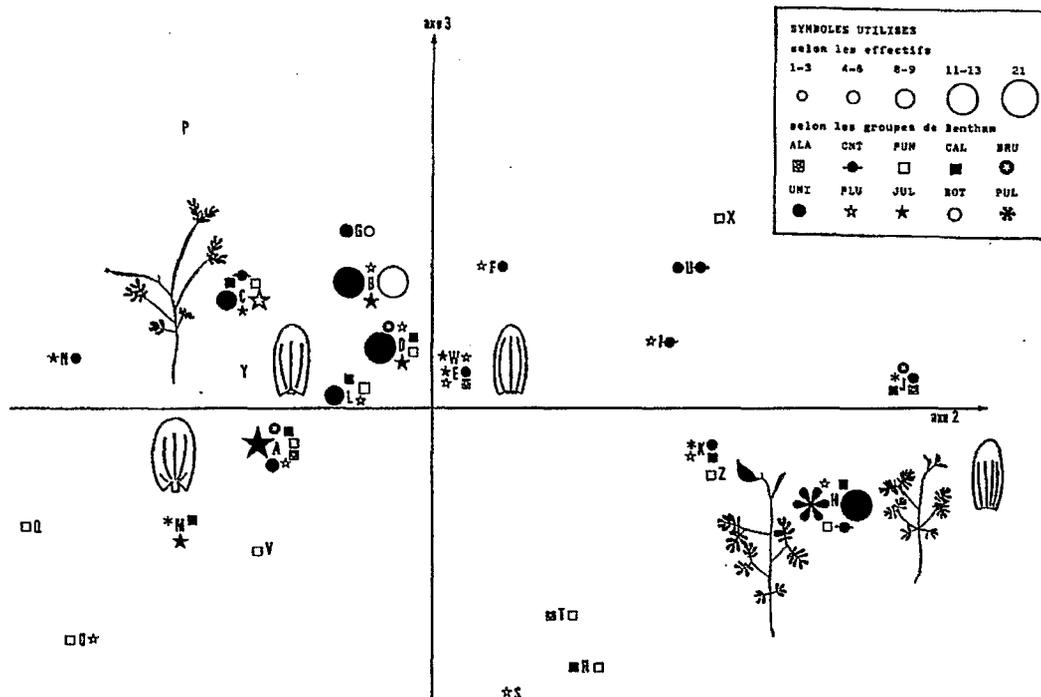


Figure 43

Principales étapes ontogénétiques de la spécialisation foliaire dans le genre *Acacia* sous-genre *heterophyllum*.

L'ensemble des séquences ontogénétiques foliaires observées peut être résumé dans un schéma général illustrant les liens de continuité pouvant exister entre les divers types de feuilles (fig. 43). Nous considérons que ces différentes étapes de l'ontogénèse foliaire sont autant de niveaux de spécialisation illustrant des phases de l'évolution de l'appareil végétatif dans le sous-genre *Heterophyllum*. Nous faisons ainsi l'hypothèse que ce groupe dérive d'un stock ancestral caractérisé par un feuillage bipenné (VASSAL, 1972 ; GUINET et VASSAL, 1978), type foliaire caractéristique des deux autres sous-genres du genre *Acacia*.

#### Formes juvéniles et taxonomie

Nous avons caractérisé les formes juvéniles de 218 espèces du sous-genre *Heterophyllum* (VASSAL, 1981 ; VASSAL et ROUANE, 1991) en vue de tester la classification traditionnelle de BENTHAM. Deux types nettement distincts de plantules ont été distingués :

- l'un a des cotylédons pétiolés, avec limbe auriculé à nervation flabellée, relativement charnus et persistants (figs 34, 35) et une feuille primordiale pennée (type 2A in VASSAL, 1981 - figs 27, 28) ;
- l'autre a des cotylédons sessiles, avec limbe tronqué à nervation subparallèle, non charnus et éphémères (figs 31, 38) et deux feuilles primordiales pennées (type 1B in VASSAL, 1981 - figs 26, 29, 30).

Différents types cotylédonnaires intermédiaires ont été également observés (figs 32, 33, 36, 37). Rappelons que les stades primordiaux à feuilles composées sont parfois occultés par une phyllodisation très précoce (ex. *A. diaphyllodinea* et *A. confusa*).

Un traitement des données par la méthode d'Analyse Factorielle des Correspondances (fig. 44) a permis de confronter 26 « noyaux » d'espèces (obtenus par croisement de deux méthodes de traitement numérique : une analyse factorielle discriminante et une analyse en nuées dynamiques) et 27 « variables juvéniles ». Le plan 2-3 retenu (4) (exprimant 35,1 % de l'inertie) distingue deux

(4) Le plan 1-2 n'a pas été retenu car le noyau Y s'opposant, de part et d'autre de l'axe 2, à l'ensemble des autres « noyaux », ces derniers sont ainsi étroitement agglomérés d'où une difficulté d'interprétation.

ensembles principaux de « noyaux » de part et d'autre de l'axe 3 (noyaux ABCDGL et HJKZ) qui rassemblent au total 85 % des espèces étudiées. Nous considérons que ces deux groupes d'espèces appartiennent à deux lignées évolutives distinctes.

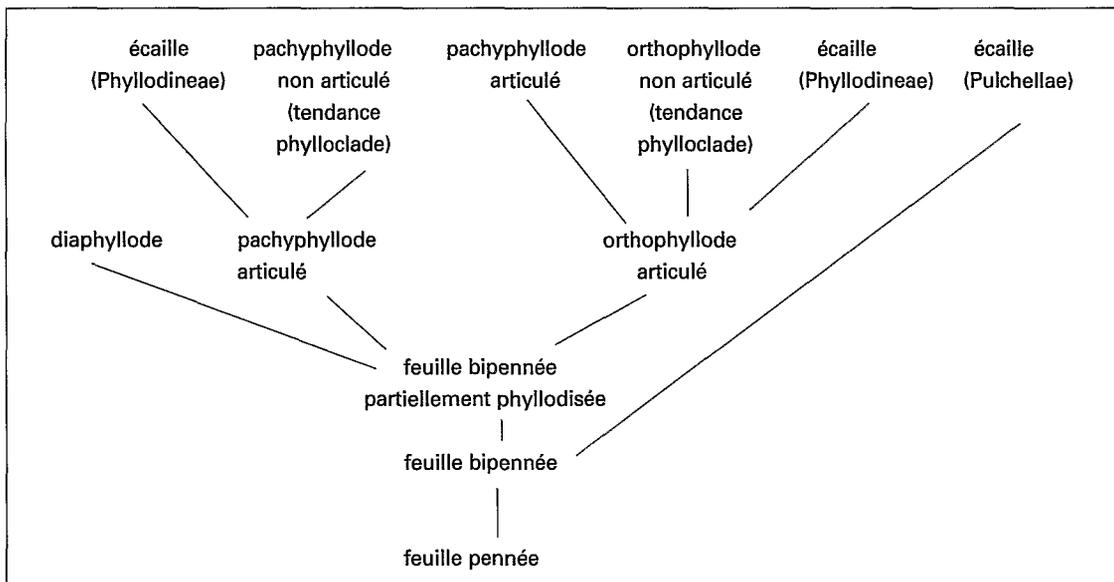
L'analyse de la distribution des espèces dans les différents « noyaux » (l'appartenance de celles-ci aux diverses subdivisions de BENTHAM est figurée par des symboles distincts - fig. 44) met en évidence quelques faits importants sur le plan taxonomique.

- Les deux séries d'espèces à feuilles bipennées (*Botrycephalae* Benth. et *Pulchellae* Benth.) sont ici ventilées dans deux ensembles distincts. On admet aujourd'hui, sur la base d'une série de données morphologiques, anatomiques, palynologiques, séminologiques, phytodermologiques et phytochimiques que ces deux groupes d'espèces sont effectivement indépendants taxonomiquement (VASSAL, 1972 ; PETTIGREW et WATSON, 1975 ab ; GUINET *et al.* 1980 ; WEDER et MURRAY, 1981 ; MAUMONT, 1990 ; GROSSO, 1988). Cette concordance des résultats confirme la valeur taxonomique des caractères juvéniles.
- Les espèces des différentes subdivisions des *Phyllodineae* Benth. sont réparties dans un grand nombre de « noyaux ». Ceci est particulièrement net pour les grands groupes *Uninerves* et *Plurinerves*. Seule la série des *Juliflorae* semble conserver une cohérence partielle. Les espèces à phyllodes uninerves ou plurinerves ne sont donc pas des groupes naturels. Les deux types de nervation phyllodique pourraient s'être ainsi différenciés indépendamment par *parallélisme évolutif*.

Analysons de façon plus détaillée les deux ensembles principaux obtenus par l'AFC :

- l'ensemble ABCDGL, le plus important numériquement, est structuré autour des *Botrycephalae*, groupe sud-oriental d'espèces arborescentes et à feuillage bipenné que nous considérons, avec TINDALE et ROUX (1973), comme le moins spécialisé dans le sous-genre *Heterophyllum* (GUINET et VASSAL, 1980). Ce groupe est amalgamé à des espèces à phyllodes uninervés (du groupe *Racemosae* Benth.) avec lesquelles il a en commun outre la disposition des glomérules en grappes différents caractères séminaux, (VASSAL, 1971 ; MAUMONT, 1990), anatomiques (PETTIGREW et WATSON, 1973), phytochimiques (TINDALE et ROUX, 1969, 1974 ; PETTIGREW et WATSON, 1975 b ; WEDER et MURRAY, 1981) et phytodermologiques (GROSSO, 1988). Les liens de continuité entre les *Phyllodineae Uninerves (Racemosae)* et les *Botrycephalae* sont illustrés par des espèces charnières telles que *A. muellerana (Botrycephalae -* feuilles bipennées à tendance phyllode) et *A. rubida (Phyllodineae -* longue persistance du feuillage bipenné - phyllodisation retardée). Nous considérons que les espèces *Phyllodineae Uninerves Racemosae* dérivent des *Botrycephalae*. C'est pour rendre compte de tels enchaînements entre groupes d'espèces que nous avons créé la section *Uninervea* (VASSAL, 1972) qui s'identifie aujourd'hui à la section *Racosperma* PEDLEY (1986). A ce « pôle Uninervea » s'associent en outre des espèces à phyllodes plurinervés que nous avons préalablement classées dans une section particulière (*Heterophyllum* VASSAL, 1972 - conception reprise par PEDLEY dans sa section *Plurinervia*, 1986). Les données que nous possédons aujourd'hui sur les formes de jeunesse ne confirment donc pas la possibilité d'établir deux groupes taxonomiques à partir du nombre de nervures du phyllode.
- l'ensemble HJKZ réunit le quart des espèces étudiées. Il est centré sur les *Pulchellae*, groupement d'espèces sud-occidentales à port buissonnant à herbacé. Il comprend un important effectif de taxons à phyllodes uninervés (comme *A. myrtifolia*, *A. scirpifolia*...) et associe des espèces présentant des morphologies foliaires très diverses : phyllodes plurinervés (*A. urophylla*...), écailles (*A. spinescens*, *A. aphylla*) ou tendance écailles (*A. restiacea*, *A. jacksonioides*), phyllodes décurvants (*A. continua*) et phylloclades (*A. willdenowiana*). Les 4/5 des espèces qui composent l'ensemble ont, comme les *Pulchellae*, une répartition sud-occidentale et un port sous-arbustif/herbacé. On y observe des taxons « charnières » comme *A. insolita* (qui a toutes les caractéristiques des *Pulchellae* mais forme, outre des feuilles bipennées, des phyllodes uninerves), *A. spinescens* (tendance phyllode avant l'apparition des écailles - spinescence), *A. restiacea*, *A. jacksonioides* (feuillage mixte associant phyllodes et écailles - spinescence) et *A. pulchella*, *A. lasiocarpa*, *A. megacephala* (feuilles bipennées et écailles - spinescence). Cet ensemble par enchaînement correspond à notre conception de la section *Pulchelloidea* (VASSAL, 1972). Des liens entre espèces

*Phyllodineae* de ce groupement et les *Pulchellae*, déjà très sensibles chez *A. insolita*, ont été mis en évidence sur la base de différents marqueurs morphologiques, palynologiques, séminaux, histologiques (téguments séminaux) et phytodermologiques (VASSAL, 1971 ; GUINET *et al.*, 1980 ; GROSSO, 1988 ; GROSSO, SAINT-MARTIN & VASSAL, article soumis ; MAUMONT, 1990). Au total, nous considérons que ce groupe « *Pulchelloidea* » constitue une lignée marquée par une grande diversité morphologique et un degré élevé de spécialisation et de réduction de l'appareil végétatif. Il est intéressant de remarquer que *A. insolita*, espèce herbacée à phyllodes uninerves mais d'aspect « *Pulchellae* » (voir plus haut) peut fleurir au stade foliaire bipenné. Il s'agit là, vraisemblablement, d'une tendance de type *néoténique*. Les *Pulchellae* pourraient ainsi dériver d'une souche d'espèces à phyllodes uninerves.



**Figure 44. A.F.C. confrontant 26 noyaux d'espèces (A à Z) et 27 caractères juvéniles**  
(plan factoriel 2-3)

Symboles des groupes de Bentham : série *Botrycephalae* (BOT) ; série *Pulchellae* (PUL) ; sous-séries de la série *Phyllodineae* : *Alatae* (ALA), *Continuae* (CNT), *Pungentes* (PUN), *Calamiformes* (CAL), *Brunioideae* (BRU), *Uninerves* (UNI), *Plurinerves* (PLU), *Juliflorae* (JUL). Pour alléger la figure les symboles des variables juvéniles ne sont pas figurés. Les noyaux P et Y, n'étant pas représentés dans le plan 2-3, ne sont pas analysés.

## Conclusion

Le genre *Acacia*, sous-genre *Heterophyllum*, apparaît comme l'un des meilleurs exemples de biodiversité au sein des Angiospermes. Un des aspects les plus marquants de l'*explosion évolutive* observée dans ce groupe, à travers le vaste continent australien, est certainement l'émergence de cet organe foliaire particulier, diversement spécialisé et très « plastique », qu'est le *phyllode*. Dans un écheveau complexe de formes et de similitudes morphologiques trompeuses, l'étude ontogénique offre un fil conducteur précieux pour l'interprétation des structures si l'on admet que les séquences observées illustrent les phases de diversification et de spécialisation de l'appareil végétatif.

Sur le plan systématique, les conceptions sont longtemps demeurées figées car fondées sur les caractéristiques des phénotypes adultes. L'étude des caractères juvéniles de 218 espèces d'acacias australiens montre que les *Botrycephalae* Benth. et les *Pulchellae* Benth. constituent des entités distinctes auxquelles s'associent des espèces à phyllodes. Les *Phyllodineae* Benth. apparaissent très hétérogènes et ne constituent pas un ensemble taxonomique cohérent. Ces résultats étayent partiellement le système de classification que nous avons publié en 1972. Les *Pulchellae* et les espèces

« gravitant » autour d'elles forment un ensemble s'identifiant bien à la section *Pulchelloidea* Vas. Par contre, la distinction entre les espèces à phyllodes uninerves et plurinerves (sections *Uninervea* Vas. et *Heterophyllum* Vas.), qui fut ensuite reprise par PEDLEY, n'apparaît pas justifiée par ces nouveaux résultats. Il reste à préciser dans quelle mesure les deux grands ensembles d'espèces mis en évidence peuvent s'identifier à deux taxons différenciés dans deux voies évolutives distinctes.

L'étude des formes juvéniles contribue donc à remettre en cause la classification traditionnelle des acacias australiens. Les travaux en cours dans notre équipe visent à tester les hypothèses et résultats obtenus en exploitant d'autres types de marqueurs (phytodermologiques : types stomatiques - coll. B. GROSSO et M. SAINT-MARTIN - histologiques : téguments séminaux - coll. S. MAUMONT - moléculaires : ADN chloroplastique - S. MAUMONT) et en traitant l'ensemble des données par des analyses cladistiques. Ils s'inscrivent dans un vaste programme de recherches concertées initiées à l'échelon international en vue de la révision biosystématique concertée du genre *Acacia*.

## BIBLIOGRAPHIE

- BENTHAM G. - 1875 - Revision of the suborder Mimoseae. *Trans. Linn. Soc. London*, 30, 335-668.
- FLETCHER J.J. - 1920 - On the correct interpretation of the so-called phyllodes of the Australian phyllodineous Acacias. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 45, 24-47.
- GOEBEL K. von - 1928 - *Organographie der Pflanzen. I. Allgemeine Organographie*. Gustav Fisher Verlag, Jena.
- GROSSO B. 1988. - Contribution à l'étude phytodermologique du genre *Acacia*. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, univ. P. Sabatier, Toulouse, 171 p.
- GROSSO B., SAINT-MARTIN M. & VASSAL J. - Stomatal types of the genus *Acacia* (Fabaceae, Mimosoideae). An appraisal of diversity and taxonomic interest (soumis à publication).
- GUINET P. & VASSAL J. - 1978 - Hypotheses on the differentiation of the major groups in the genus *Acacia*. *Kew Bull.*, 32, 509 - 527.
- GUINET P., VASSAL J., EVANS C.S. & MASLIN B.R. - 1980 - *Acacia* (Mimosoideae): composition and affinities of the series *Pulchellae* Benth. *Bot. J. Linn. Soc. London*, 80, 53-68.
- KAPLAN D.K. - 1980 - Heteroblastic leaf development in *Acacia*. Morphological and morphogenetic implications. *La Cellule*, 73 (2), 137-203, 20 pl.
- KAPLAN D.K. - 1984 - The concept of homology and its central role on the elucidation of plant systematic relationship. In : STUESSY T. & DUNCAN T., eds., Columbia Univ. Press, New York, 51-70.
- MASLIN B.R. - 1975 - Studies in the genus *Acacia* (Mimosaceae) - 4. A revision of the series *Pulchellae*. *Nuytsia*, 1 (5), 388-494.
- MASLIN B.R. & PEDLEY L. - 1982 - The distribution of *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae) in Australia. Part 1. Species distribution maps. *Research Notes*, Western Australian Herbarium, 6, 1-128.
- MAUMONT S. - 1990 - Intérêt taxonomique de l'histologie des téguments séminaux chez les *Acacieae* et les *Ingeae*. Thèse univ. P. Sabatier, Toulouse, 194 p.
- NEW T.R. - 1984 - A biology of Acacias. A new source book and bibliography for biologists and naturalists. Oxford Univ. Press Melbourne, 153 p.
- PEDLEY L. - 1978 - A revision of *Acacia* Mill. in Queensland. *Austrobaileya*, 1, 75-234.
- PEDLEY L. - 1986 - Derivation and dispersal of *Acacia*, with particular reference to Australia, and the recognition of *Senegalia* and *Racosperma*. *Bot. J. Linn. Soc. London*, 92, 219-254.
- PETTIGREW C.J. & WATSON L. - 1975 a - Taxonomic patterns in amino-acids of *Acacia* seed globulins. *Phytochemistry*, 14, 2623-2625.
- PETTIGREW C.J. & WATSON L. - 1975 b - On the classification of Australian Acacias. *Aust. J. Bot.*, 23, 833-847.
- RUTISHAUSER R., 1986. - Phyllotactic patterns in phyllodinous Acacias (*Acacia* subgen. *Heterophyllum*). Promising aspects for systematics. *Bull. Int. Group Study Mimosoideae*, 14, 77-106.
- RUTISHAUSER R. & SATTLER R. - 1986 - Architecture and development of the phyllode - Stipule whorls of *Acacia longipedunculata*: controversial interpretations and continuum approach. *Canad. J. Bot.*, 64 (9), 1987-2019.
- TINDALE M. & ROUX D.G. - 1969 - A phytochemical survey of the Australian species of *Acacia*. *Phytochemistry*, 8, 1713-1727.
- TINDALE M. & ROUX D.G. - 1974 - An extended phytochemical survey of Australian species of *Acacia*: chemotaxonomic and phylogenetic aspects. *Phytochemistry*, 13, 829-839.
- VASSAL J. - 1970 - Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'Acacias. Acacias insulaires des océans Indien et Pacifique : Australie, Formose, îles Maurice et Hawaï. 1<sup>re</sup> partie : Acacias à phyllodes ou *Phyllodineae*. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 106 (1/2), 191-276.
- VASSAL J. - 1971 - Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'Acacias. Acacias insulaires des Océans Indien et Pacifique : Australie, Formose, îles Maurice et Hawaï. 2<sup>e</sup> partie : Les Acacias bipennés : *Pulchellae*, *Botrycephalae*, *Gummiferae*. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 107 (1/2) : 247-278.
- VASSAL J. - 1972 - Apport des recherches ontogéniques et séminologiques à l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre *Acacia*. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 108 (1/2), 125-247.
- VASSAL J. - 1981 - New data on seedlings and taxonomy in *Acacia* subgen. *Phyllodineae* Ser. (= subgen. *Heterophyllum* Vas.). *Bull. Int. Group Study Mimosoideae*, 9, 50-55.
- VASSAL J. & MASLIN B.R. - 1979 - Phyllodes et phyllodisation dans le genre *Acacia*. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 115 (3/4), 393-401.
- VASSAL J. & ROUANE P. - 1991 - Apport des caractères juvéniles à la classification des Acacias australiens. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 127, 101-109.
- WEDER J.K.P. & MURRAY D.R. - 1981 - Distribution of proteinase inhibitors in seeds of Australian Acacias. *Z. Pflanzenphysiol.*, 103, 317-322.



# VARIATION IN TREE SPECIES STRUCTURE, COMPOSITION AND PHYTOGEOGRAPHICAL AFFINITIES OF THE CLOUD FOREST ALONG AN ALTITUDINAL GRADIENT IN VERACRUZ, MEXICO

G. WILLIAMS-LINERA

Instituto de Ecología Apartado Postal 63 Xalapa, Ver. 91000 Mexico. Tel:+52 (281) 86000 Fax: 86310

**Résumé :** La végétation de la forêt de nuages du Mexique est composée d'éléments phytogéographiques holarctiques et tropicaux. Cependant, les familles tropicales peuvent être divisées en deux centres de distribution : taxa d'origine amazonienne et d'origine andine. Cette étude a été établie pour décrire les changements des espèces d'arbres en fonction de leur affinité phytogéographique et de la structure de la végétation le long d'un gradient altitudinal de la forêt de nuage du Centre de l'État de Veracruz. La densité, l'aire basale, les espèces d'arbres dominantes (plus de 10 % de l'aire basale) ont été estimées pour six sites, localisés entre 1 250 et 2 050 m d'altitude. La densité des arbres a varié de 510 à 1 340 individus ha<sup>-1</sup>, et leur aire basale de 25.1 à 60.6 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>. Les densités ont été semblables pour tous les sites, excepté pour le site 5 qui a eu la densité la plus haute. Les sites de basse altitude (sites 1, 2 et 3) ont eu une aire basale inférieure à celle des trois autres sites. La plus grande aire basale a été enregistrée dans le site le plus élevé. Dans toutes les localités les espèces dominantes d'arbres sont des éléments holarctiques. Les trois sites de basse altitude possèdent les mêmes espèces dominantes (*Carpinus caroliniana*, *Liquidambar macrophylla*, *Quercus germana*, et *Q. xalapensis*). Le site 5 a trois espèces dominantes, mais il a en commun seulement une espèce avec les sites 1, 2 et 3 (*C. caroliniana*) et une avec le site 4 (*Ostrya virginiana*). Dans les sites 4 et 6, la seule espèce dominante est *O. virginiana* et *Q. salicifolia* respectivement. En altitude élevée, la plupart des espèces néotropicales appartiennent aux familles d'origine andine, et quelques espèces holarctiques sont absentes : par exemple, *L. macrophylla* est absente des sites au-dessus de 1 800 m. *Ostrya virginiana* est absente du site le plus élevé. *Carpinus caroliniana* n'a pas été trouvée dans le site 4 et 6. D'autres espèces ont seulement été relevées dans les sites les plus hauts, e.g. *Alnus* spp., *Cleyera theaeoides*, *Drymis granadiensis*, *Ternstroemia sylvatica*, et *Weinmannia intermedia*. Néanmoins, les deux sites les plus élevés ont trois espèces en commun *Clethra mexicana*, *Ilex toluicana*, et *Saurauia leucocarpa*. Dans la forêt de nuages du Veracruz central, la diminution relative apparente d'éléments holarctiques au profit d'éléments néotropicaux d'origine andine le long de l'accroissement en altitude doit être liée à la fragmentation de la forêt, au climat actuel et aux changements historiques ou géologiques de l'environnement.

**Mots-clés :** Forêt de nuages, gradient altitudinal, néotropical, Veracruz, Mexique.

**Abstract:** The vegetation of the Mexican cloud forest is composed of both holartic and tropical phyto-geographical elements. Tropical families, however, can be divided into two major distributional groups: Amazonian-centered taxa and Andean-centered taxa. This study was designed to describe changes in tree species phyto-geographical affinities and vegetation structure along an altitudinal gradient in the cloud forest of central Veracruz. Density, basal area, and dominant tree species (more than 10% of basal area) were estimated for six sites located between 1250 and 2050 m. Density of trees varied between 510 and 1340 individuals ha<sup>-1</sup>. Basal area varied between 25.1 and 60.6 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>. Densities were similar at all sites except site 5 which had the highest density. The sites at lower altitudes (sites 1, 2 and 3) had smaller basal area than the other three sites. The largest basal area was recorded at the highest altitude. In all the sites the dominant tree species were holartic elements. The three sites located at lower altitudes had the same dominant species (*Carpinus caroliniana*, *Liquidambar macrophylla*, *Quercus germana*, and *Q. xalapensis*). Site 5 had three dominant species, but only shared one with sites 1, 2 and 3 (*C. caroliniana*), and one with site 4 (*Ostrya virginiana*). At sites 4 and 6, the only dominant species were *O. virginiana* and *Q. salicifolia*, respectively. At the highest altitudes most of the neo-tropical species belong to Andean-centered families, and some holartic species were absent. For instance, *L. macrophylla* was absent from sites above 1800 m. *Ostrya virginiana* was absent from the site at the highest altitude. *Carpinus caroliniana* was not found at site 4 or 6. Other species were only recorded at the highest elevations, e.g. *Alnus* spp., *Cleyera theaeoides*, *Drymis granadiensis*, *Ternstroemia sylvatica*, and *Weinmannia intermedia*. However, the two sites at higher altitudes had three species in common which were also present at

lower altitudes: *Clethra mexicana*, *Ilex toluhana*, and *Saurauia leucocarpa*. The apparent relative decrease of holarctic elements and increase of Andean-centered neotropical elements with increase in altitude in the cloud forest of central Veracruz may be related to forest fragmentation, present climate, and historical or geological environmental changes.

**Keywords:** Cloud forest, altitudinal gradient, neotropics, Veracruz, Mexico.

## Introduction

Variations in plant species composition along elevational gradients is well documented (KITAYAMA 1992), and can occur over small distances within what may be classified as a single vegetation type (TERBORGH 1971, LIEBERMAN *et al.* 1985, LEE *et al.* 1986, GENTRY 1988, WEAVER 1991). Mexican cloud forest is composed of both northern (holartic) and southern (tropical) elements (MIRANDA & SHARP 1950, GRAHAM 1976, RZEDOWSKI 1978, GENTRY 1982); the plant species composition of this forest varies with latitude, altitude and topography (RZEDOWSKI 1978). Where this variation occurs in the major Mexican mountainous zones needs to be investigated. This study was designed to describe changes in tree species composition along an altitudinal gradient, within a cloud forest region.

## Study area

In central Veracruz, altitude varies from 0 to 4300 m over a distance of 100 km. The cloud forest (lower montane forest, HOLDRIDGE *et al.* 1971; "bosque mesofilo de montana", RZEDOWSKI 1978) occurs between 1200 and 2100 m. At present, this type of forest is represented by remnant patches surrounded by agroecosystems and human settlements.

## Study sites

Six sites were selected with altitudes ranging from 1250 to 2050 m a.s.l. on the Sierra Madre Oriental around Xalapa, Veracruz (Figure 1). Each site had at least 10 ha of forest and a minimum core area of 2 ha of forest with no evidence of human disturbance. Site characteristics are presented in Figure 2.

Site 1. Rancho Guadalupe is a protected forest area, next to the Francisco Javier Clavijero Botanical Garden, at km 2.5 Xalapa-Coatepec road (19° 30' N, 96° 57' W).

Site 2. San Antonio Tlalnehuayocan is a forest patch (19° 32' N, 90° 80' W) surrounded by pasture, macadamia plantation and an old field.

Site 3. Rancho La Mesa is located 2 km north of Banderilla (19° 35' N, 96° 75' W). The protected forest patch is surrounded by pasture.

Site 4. This forest covers the NW slope of the crater in the Acatlàn volcano (19° 41' N, 96° 51' W).

Site 5. The site atop Acatlàn volcano is a forest remnant (19° 41' N, 96° 51' W). The volcano foothills have been transformed into *milpas* (corn fields) and pastures.

Site 6. The Planta del Pie forest (19° 44' N, 96° 48' W) lies 10 km west of Chiconquiaco. This forest is at the elevational agricultural frontier in this region.

## Methods

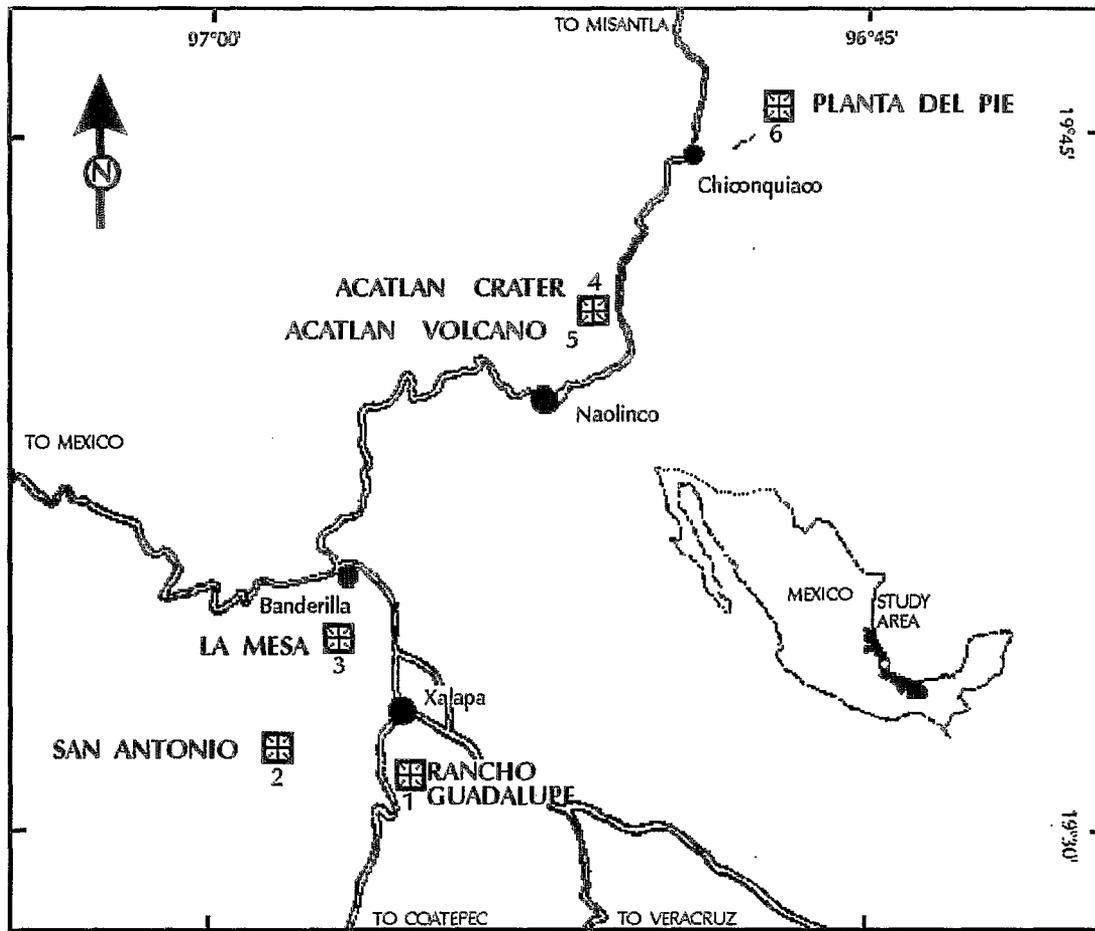
At each site, randomly selected 10 x 10 m plots were located at least 20 m away from any forest edge. Because some sites are part of ongoing projects, the number of plots differed between sites. Sampled areas per site varied between 0.01 ha and 0.02 ha (Figure 3).

In each plot all trees  $\geq 5$  cm dbh (diameter at 1.3 m) were measured and identified. Voucher specimens were deposited at the Herbarium XAL, Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, Mexico. Canopy height (m) was measured with a Haga clinometer.

Density (individuals ha<sup>-1</sup>) and basal area (m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>) among sites were compared by one-way ANOVA, and significantly different means were separated by a Tukey's test at P = 0.05.

Similarities based on tree species composition and abundance of each species among the study sites were determined using the Morisita index (SNEATH & SOKAL, 1973).

$$I_M = 2 \sum n_{1i} n_{2i} / (\lambda_1 + \lambda_2) N_1 + N_2$$



**Figure 1**

Map of the study area. The squares represent location of the study sites in central Veracruz, Mexico.

	Altitude m a.s.l.	Precipitation mm	Mean T°C	Density ind/ha	Basal Area m <sup>2</sup> /ha	Canopy Height (m)
1. RANCHO GUADALUPE	1250	1514	17,9	873	34,8	24,6
2. SAN ANTONIO	1400	1451	18,2	730	30,0	23,0
3. LA MESA	1470	1451	18,2	745	25,1	23,0
4. ACATLÁN CRATER	1840	1730	16,8	510	48,8	23,8
5. ACATLÁN VOLCANO	1900	1730	16,8	1340	43,6	17,3
6. PLANTA DEL PIE	2050	1806	14,2	645	60,6	25,5

**Figure 2**

Altitude (m a.s.l.), precipitation (mm), temperature (°C), density (individuals/ha), basal area (m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>), and canopy height (m) of the study sites in central Veracruz, Mexico.

Instead of using the number of individuals per species, the density of each species ( $n_{1i}$ ,  $n_{2i}$ ) was used.  $N$  is the total density, and is a measure of diversity devised by E. H. SIMPSON (SNEATH & SOKAL, 1973), estimated as:

$$n_{1i} (n_{1i} - 1) / N_1 (N_1 - 1).$$

### Temperate affinity index

An index of tree life-form temperate affinity was calculated. The temperate affinity index (TAI) was a transformation of the SIMPSON'S index:

$$TAI = \frac{t}{\sum_{i=1}^s p_i^2} / \sum_{i=1}^s p_i^2$$

where:  $p_i$  is the proportion of individuals density that species  $i$  contributes to the total density in the site, and  $t$  is the total number of temperate genera common to eastern deciduous forest in the United States and lower montane forests in central Veracruz, Mexico, and  $s$  is the total number of species in the sampled area.

Since site sampled plots number differ, less common tree species may have appeared on smaller sampled sites if sampled areas were larger in size. With this limitation in mind, TAI is used here as a first approximation to compare phytogeographical affinities among sites.

## Results and discussions

### Vegetation structure

Density of trees varied between 510 and 1340 individuals  $ha^{-1}$  (Figure 2); however, densities were not significantly different at all sites except site 5 which had the highest density ( $P = 0.0001$ ). Basal area varied between 25.1 and 60.6  $m^2 \cdot ha^{-1}$  (Figure 2). The sites at lower altitudes (sites 1, 2 and 3) differed from the others in having smaller basal area per hectare. The largest basal area was recorded at the highest altitude, site 6 ( $P < 0.05$ ). Mean canopy height varied between 17.3 and 25.5 m and the tallest trees were observed at site 6 (Figure 2).

In the temperate deciduous forests of the eastern United States, basal area of trees  $\geq 10$  cm dbh, roughly approximates 30  $m^2 \cdot ha^{-1}$  (HELD & WINSTEAD, 1975; GENTRY, 1988). The floristic composition of this forest includes temperate species that are common in some Mexican cloud forests. Mexican cloud forest sites with those temperate tree species seem to have a basal area close to 30  $m^2 \cdot ha^{-1}$  e.g., sites 1, 2 and 3, and the Biosphere Reserve El Cielo, Tamaulipas, where basal area was 31.5  $m^2 \cdot ha^{-1}$  (PUIG *et al.* 1987). In contrast, cloud forest sites with more neotropical tree species seem to present higher basal areas. In the Biosphere Reserve El Triunfo, Chiapas, basal area was 54  $m^2 \cdot ha^{-1}$  (WILLIAMS-LINERA, 1991). In Omiltemi, Guerrero, where temperate elements are less important than neotropical ones, the reported basal area was 49.8  $m^2 \cdot ha^{-1}$ , but *Pinus ayacahuite* represented 14.8% of the total basal area (MEAVE *et al.*, 1992). In Costa Rica, basal areas were 39.7, 59.5, and 39.5  $m^2 \cdot ha^{-1}$  for moist, wet, and rain lower montane forests, respectively (HOLDRIDGE *et al.*, 1971).

### Similarities among sites

According to the Morisita index (Figure 3), the largest similarity exists between sites 1, 2 and 3. The similarity between the two highest sites was relatively low ( $MI = 0.35$ ) but they had the highest number of genera in common (eight). The Morisita index indicated that site 4 had the smallest similarity with the other sites ( $MI < 0.08$  when compared to sites 1, 2, 3 and 6). The similarity between sites 4 (Acatlàn crater) and 5 (Acatlàn volcano) was also relatively low ( $MI = 0.39$ ), but with five genera in common. The forest in the Acatlàn crater was the most different, apparently owing to aspect. This forest occupies the NW-facing slope inside the crater and thus it receives the least total insolation with respect to the other study sites.

### Tree species composition

Tree species composition and families phylogeographical origin for each site are presented in the Appendix.

The TAI's were high for the six study sites, indicating that temperate tree species dominate these forests (Figure 4). The highest altitude sites, however, had lower values of TAI than the lower altitude sites.

	2. San Antonio	3. La Mesa	4. Acatlàn Crater	5. Acatlàn Volcano	6. Planta del Pie
1. RANCHO GUADALUPE	0,74	0,54	0,01	0,63	0,24
2. SAN ANTONIO		0,93	0,02	0,50	0,58
3. LA MESA			0,02	0,38	0,70
4. ACATLÀN CRATER				0,39	0,03
5. ACATLÀN VOLCANO					0,35

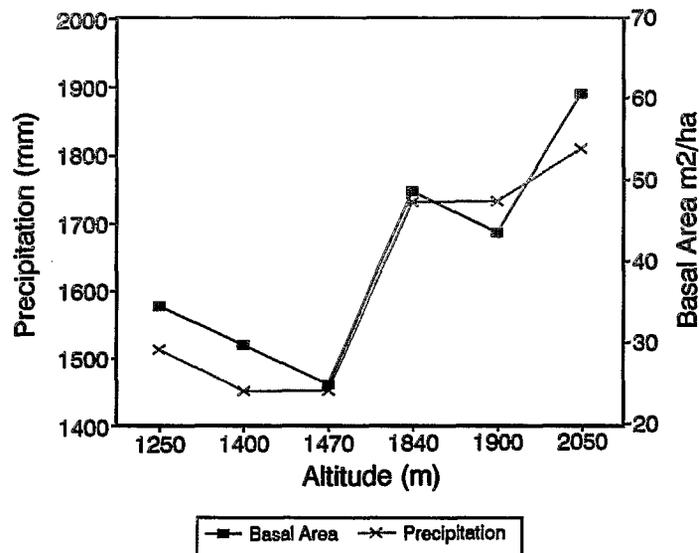
**Figure 3**

Morista index for pairs of study sites in central Veracruz, Mexico.

	TAI	Total N° Tree spp.	Temperate Genera	Sampled Area
1. RANCHO GUADALUPE	0,867	15	5	1700
2. SAN ANTONIO	0,982	13	4	2000
3. LA MESA	0,921	17	6	2000
4. ACATLÀN CRATER	0,987	7	4	1000
5. ACATLÀN VOLCANO	0,798	23	7	1000
6. PLANTA DEL PIE	0,743	13	5	2000

**Figure 4**

Temperate affinity index (TAI), total number of genera, number of temperate genera, and sampled area for each study site in central Veracruz, Mexico.



**Figure 5**

Variation in precipitation (mm) and basal area (m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>) along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico.

Main species of a forest site were defined as those having a basal area representing 10% or more of the total. Because basal area is closely correlated with biomass, it is one of the most useful measures of species importance in community dynamics (TANNER, 1977). The study sites at the lowest altitudes (sites 1 and 2) had the same dominant species (*Carpinus caroliniana*, *Liquidambar macrophylla*, *Quercus germana*, and *Quercus xalapensis*). Site 3 shared three main species with sites 1 and 2. Site 4 has only one main species (*Ostrya virginiana*), and shares it only with site 5. Site 5 had three main species, but only shared one with sites 1, 2 and 3 (*Carpinus caroliniana*). At site 6, the only main species was *Quercus salicifolia*.

The two sites at higher altitudes (5 and 6) had three species in common which were also present at lower altitudes: *Clethra mexicana*, *Ilex tolucana*, and *Saurauia leucocarpa*. Other species were only recorded at the highest elevations, e.g. the temperate genus *Alnus*, and the tropical species *Cleyera theaeoides*, *Ternstroemia sylvatica*, and *Weinmannia intermedia*. The holartic species, *Liquidambar macrophylla* was absent from the study sites above 1800 m (sites 4, 5 and 6). *Ostrya virginiana* was absent from site 6 and 1; however, some individuals of *Ostrya virginiana* were found outside the sampling plots at site 1. *Carpinus caroliniana* was found neither at site 4 nor at site 6. Interestingly, a similar observation was made at El Triunfo, Chiapas, with *Liquidambar macrophylla* and *Carpinus caroliniana* being dominant tree species below an altitude of 1800 m, and tree species such as *Weinmannia pinnata*, *Ternstroemia tepezapote*, *Cleyera theaeoides*, and *Drymis granadensis* being dominant at the highest altitudes (WILLIAMS-LINERA 1991).

Variation in species composition with altitude has been observed in tropical montane forest, e.g., in the Andes (GENTRY, 1988), Monteverde, Costa Rica (LEE *et al.*, 1986), the Luquillo Mountains, Puerto Rico (WEAVER, 1991), and El Triunfo, Chiapas (WILLIAMS-LINERA, 1991). In neotropical forests there is a strong relationship between species richness and precipitation (GENTRY 1988). In a montane habitat in Puerto Rico there is evidence that greater rainfall and cloud cover may be the critical factors in the distribution of tree species (WEAVER, 1991).

I conclude that, in central Veracruz, tree stratum structure (density and basal area), tree species composition and their relative dominance vary with elevation. The sites located at lower altitudes are more similar among themselves in basal area (Figure 5) and tree species than sites at higher altitudes. Some holartic tree species were absent from sites at the highest altitudes, and some neotropical species were present only at these highest altitude sites. Most of the neotropical tree species were members of Andean-centered families (GENTRY, 1982). Representation of the latter group is highest in mountainous phytogeographic regions (GENTRY, 1982). Presence/absence of some temperate or tropical species at higher altitudes within the cloud forest of central Veracruz may be related to present higher precipitation, but also may result from historical events such as small or transient environmental changes (see SPRUGEL, 1991) as well as to geological time climatic changes (GRAHAM, 1976).

## LITERATURE CITED

- ANTONIO-GRAHAM A. - 1976 - Studies in neotropical paleobotany. II. The Miocene community of Veracruz, Mexico. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63: 787-842.
- GENTRY A.H. - 1982 - Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 557-593.
- GENTRY A.H. - 1988 - Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1-34.
- HELD M. E. and WINSTEAD J.E. - 1975 - Basal area and climax status in mesic forest systems. *Ann. Bot.* 39: 1147-1148.
- HOLDRIDGE L.R., GRENKE W.C., HATHEWAY W.H, LIANG T. and TOSI J.A. - 1971 - Forest environments in tropical life zones: a pilot study. Pergamon Press, Oxford.
- KITAYAMA K. - 1992 - An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio* 102: 149-171.
- LEE M.A.B., BURROWES P.A., FAUTH J.E., KOELLA J.C. and PETERSON S.M. - 1986 - The distribution of tree ferns along an altitudinal gradient in Monteverde, Costa Rica. *Brenesia* 25- 26: 45-50.
- LIEBERMAN M., D. LIEBERMAN G.S. HARTSHORN and R. PERALTA - 1985 - Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *J. Ecol.* 73: 505-516.
- MEAVE DEL CASTILLO J., SOTO M.A., CALVO L. M.I., PAZ H.H. and VALENCIA S.A. - 1992 - Análisis en ecológico de un bosque mesofilo de montaña de Guerrero, México. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 52: 31-77.
- MIRANDA F. and SHARP A.J. - 1950 - Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology* 31: 13-333.
- PUIG H., BRACHO R. and SOSA V.J. - 1987 - El bosque mesofilo de montaña: composición florística y estructura. In: H. Puig and R. BRACHO (eds.) El bosque mesofilo de montaña de Tamaulipas. Pp. 55-79. Publicación 21. Instituto de Ecología, México, D.F.
- RZEDOWSKI J. - 1978 - Vegetación de México. Editorial Limusa. Mexico, D. F.
- SNEATH P.H.A., and SOKAL R.R. - 1973 - Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. W.H. FREEMAN and Company. San Francisco.
- SPRUGEL D.G. - 1991 - Disturbance, equilibrium, and environmental variability: what is 'natural' vegetation in changing environment? *Biological Conservation* 58: 1-18.
- TANNER E.V.J. - 1977 - Four montane rain forests of Jamaica: a quantitative characterization of the floristics, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelation. *J. Ecol.* 65: 883-918.
- TERBORGH J. - 1971 - Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23-40.
- WEAVER P.L. - 1991 - Environmental gradients affect forest composition in the Luquillo mountains of Puerto Rico. *Interciencia* 16: 142-151.
- WILLIAMS-LINERA G. - 1991 - Nota sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesofilo de montaña en los alrededores del campamento « El Triunfo », Chiapas. *Acta Botànica Mexicana* 13: 1-7.

ORSTOM éditions  
213, rue La Fayette  
F-75480 Paris Cedex 10  
Diffusion  
32, avenue Henri Varagnat  
F-93143 Bondy Cedex  
ISSN : 0767-2896  
ISBN : 2-7099-1356-9

*Illustration de couverture :*  
*Palmiers en forêt néotropicale,*  
*d'après la planche 45 du volume II*  
*de « Historia naturalis palmarum... »*  
*de Karl von Martius. Trois volumes,*  
*T. O. Weigel, Liprial, 1823 -1850.*  
© Bibliothèque centrale  
du Muséum National d'Histoire Naturelle