



**RECHERCHES SUR LA FLORE
ET LA VEGETATION GUYANAISES**

Jean-Jacques de GRANVILLE

ACADÉMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THÈSE

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences Naturelles

RECHERCHES SUR LA FLORE
ET LA VEGETATION GUYANAISES

par

Jean-Jacques de GRANVILLE

Chargé de Recherches à l'ORSTOM

Soutenue le 30 Septembre 1978 devant la Commission d'Examen.

JURY : MM. F. HALLÉ
C. HEBANT
D. LEE
G. MANGENOT
R.A.A. OLDEMAN
R. SCHNELL

ERRATA

- p.9, 1.7 , au lieu de : 8 000 à 10 000, lire : 6 000 à 8 000
- p.11, 1.28-29 au lieu de : inselbergs socle, lire : inselbergs sur socle
- p.12, dern.l., au lieu de : anayler, lire : analyser
- p.13, 1.9 , au lieu de : ce 2^e sujet, lire : cette 2^e partie
- p.14, 1.5 , au lieu de : eclectisme, lire : eclectisme
-
- p.18, 1.9 & 12, au lieu de : Brouissailles, lire : Broussailles
- p.21, 1.3 , ajouter : 4^o) COMPARAISON AVEC DES AFFLEUREMENTS ROCHEUX ASIATIQUES 128
-
- p.22, 1.15(a3) au lieu de : en forêt marécageuse,
lire : en forêt de terre ferme
-
- p.25, (1) , au lieu de : therme, lire : terme
- p.28, 1.7 , au lieu de : OLDEMAN (1974), lire : OLDEMAN (1974 a)
- p.39, 1.25, au lieu de : 1^o ou 2^o, lire : 3^o ou 4^o
- p.42, dern.l., au lieu de : proportions, lire : populations
- p.48, 1.15, au lieu de : ver., lire : var.
- p.48, 1.21, au lieu de : symétrique, lire : dissymétrique
- fig.18 (légende), ajouter en titre : LE PETIT MITARAKA (août 1972)
- p.52, 1.14, au lieu de : sp. inéd., lire : sp. indét.
- fig.27 (légende), 1.6, compléter : dans la forêt basse
1.7, compléter : Toukouchipann
- p.61 (1) , au lieu de : SCHIMMEL, lire : SCHIMWELL
- p.63, 1.20, au lieu de : non phanérophytes, lire : non les phanérophytes
- p.82, 1.7 , au lieu de : réflexion, lire : réflexions
- p.84, 1.28, supprimer : épiphytes
1,29, supprimer : saxicoles
- p.91, 1.21, au lieu de : Bromeliaceae, les plus xérophiles,
lire : Bromeliaceae les plus xérophiles
- p.92, 1.10, au lieu de : Schwenkia, lire : Schwenckia
- p.107, 1.28, au lieu de : Stigmastostalix, lire : Sigmatostalix
- p.109, avant-dern.l., au lieu de : 149, lire : 148
- p.111, 1.15, au lieu de : pectinnatum, lire : pectinatum
- p.112, 1.12, au lieu de : Stigmatostalix, lire : Sigmatostalix
- p.113, 1.31, au lieu de : P. brasiliense, lire : P. triseriale
- p.129 1.21, au lieu de : ne permettant l'implantation,
lire : ne permettant pas l'implantation
-
- p.130 1.8, au lieu de : se couvre, lire : se couvrent
- p.133 1.8, au lieu de : probalités, lire : probabilités.

- p.133, 1.9 , au lieu de : constitutifs, lire : constitutifs
- p.133, 1. 20, au lieu de : mobilisation, lire : immobilisation
- p.133, dern.l., au lieu de : remarque, lire : remarquer
- p.135, 1.26, au lieu de : inenses, lire : intenses
- p.137, 1.22, au lieu de : mobilisée, lire : immobilisée
- p.138, 1.2 , au lieu de : Péistocène, lire : Pléistocène
- p.140, 1.14, au lieu de : Su, lire : Sud
- p.145, 1.21, au lieu de : une, lire : unes
- p.146, 1.17, au lieu de : espèce, lire : espèces
- fig.54 (légende), 1.21, au lieu de : les transports "à longue distance",
lire : les transports "à moyenne et longue distance"
- 1.24, au lieu de : les transports "à moyenne distance",
lire : les transports "à courte distance"
- p.154 1.22, au lieu de : Sapium montanum, lire : S. montanum Lanjou
- p.166, 1.18, au lieu de : Kramer (, lire : Kramer (de G.: 1445)
- fig.55 (légende), 1.13, au lieu de : perturbé, lire : perturbée
- 1.23 & 24, supprimer : parties (répété 2 fois)
- p.176, 1.10, au lieu de : derniers, lire : dernières
- fig.58 (légende), 1.15 & 16, lire : , Oenocarpus bacaba - Arecaceae - (1) et
les frondes de Metaxya rostrata
- Cyatheaceae - (2).
- fig.65 (légende), 1.9, au lieu de : la couche, lire : les couches
- fig.66 (légende), 1.6 & 7, lire : Ischnosiphon obliquus - Marantaceae - (2).
- p.189, 1.16, ajouter : soit au modèle de CHAMBERLAIN (par exemple Tillandsia
- p.190, 1.13, au lieu de : inféolés, lire : inféodés
- p.191, 1.30, au lieu de : M.MADISON, 1977 b), lire : (M.MADISON, 1977 b)
- p.191, dern.l., au lieu de : monocotylédoniennes certaines,
lire : monocotylédoniennes : certaines
- p.204, 1.16, au lieu de : Itiarte, lire : Iriarte
- p.204, 1.17, au lieu de : denirer, lire : dernier
- p.204, 1.18, au lieu de : par, lire : pas
- p.207, 1.24, au lieu de : (comm.pers.), lire : (1969)
- p.210, 1.15, au lieu de : représentées, lire : représentée
- p.212, 1.9 , au lieu de : assimimatrices, lire : assimilatrices
- p.218, 1.5 , au lieu de : SCHULZ, 1960, lire : SCHULZ, 1960)
- p.219, dern.l., au lieu de : en 65 C). , lire : en 65 C.
- p.223, 1.11, au lieu de : solidement étayées, lire : expérimentalement
vérifiables
- p.225, 1.23, au lieu de : épiphytique, lire : épiphytiques

Photographie de couverture :

Ilôt forestier dans la savane Gabriel :
fourche d'un gros arbre portant de nombreux épiphytes.
On distingue, en particulier, les grandes feuilles sagittées
de Philodendron melinonii (Araceae), les tiges grêles et pen-
dantes de Rhipsalis sp. (Cactaceae), et, en haut à gauche une
"rosette" de feuilles de Vriesia sp. (Bromeliaceae).

(cliché J. WEERDENBURG, février 1977).

L I S T E des P R O F E S S E U R S

Administrateur Provisoire : J. ROUZAUD

Vice-Président :

Doyens Honoraires à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc :

P. MATHIAS
B. CHARLES
A. CASADEVALL

Président Honoraire : P. DUMONTET

Professeur Honoraires de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc :

R. JACQUES	Ch. BOUHET	Ch. SAUVAGE
M. CASTERAS	J. SALVINIEN	J.M. MORETTI
E. TURRIERE	M. MOUSSERON	G. COUCHET
C. CAUQUIL	P. CHATELAIN	P. DEMANGEON
G. DENIZOT	A.M. VERGNOUX	
J. GRANIER	E. KAHANE	

Secrétaire Général : E. SIAU

Professeurs titulaires :

- M. J.P. ROIG Physique
- M. J. AVIAS Géologie
- M. J.J. MOREAU Mécanique rationnelle
- M. B. CHARLES Mathématiques pures
- M. R. JOUTY Physique
- M. R. LEGENDRE Zoologie
- M. I. ASSENMACHER Physiologie animale

- M. Ch. ROUMIEU	Analyse supérieure
- M. J. ROBIN	Physique
- M. B. PISTOULET	Physique
- M. A. POTIER	Chimie minérale
- M. R. LAFONT	Physique
- M. R. JACQUIER	Chimie
- M. J. FALGUEIRETTES	Minéralogie
- M. J. REGNIER	Chimie
- Mme J. CHARLES	Mathématiques
- M. J. ROUZAUD	Chimie
- M. P. CAILLON	Physique
- M. H. CHRISTOL (E.N.S.C.M.)	Chimie
- M. H. ANDRILLAT	Astronomie
- Mme G. VERNET	Biologie animale
- M. L. CECCHI	Physique
- M. L. EUZET	Zoologie
- M. C. DELOUPY	Physique
- M. M. MATTAUER	Géologie
- M. M. SAVELLI	Physique
- M. R. MARTY	Psychophysiologie
- M. A. BONNET	Botanique
- M. G. LAMATY	Chimie
- Mme S. ROBIN	Physique
- M. R. CORRIU	Chimie
- Mme N. PARIS	Physiologie végétale
- M. J. ZARZYCKI	Sciences des matériaux
- M. M. MAURIN	Chimie minérale
- M. L. THALER	Paléontologie
- M. S. GROMB	Chimie physique
- M. J.V. ZANCHETTA	Chimie générale
- M. P. SABATIER	Mathématiques
- M. F. SCHUE	Chimie organique
- M. E. GROUBERT	Physique
- M. Ch. CASTAING	Mathématiques
- M. M. ROUZEYRE	Physique
- M. F. PROUST	Géologie
- M. J. PARIS	Biologie animale

- M. A. GROTHENDIECK Mathématiques
- M. C. DURANTE Physique
- M. G. BOUGNOT Physique
- M. G. LECOY E. E. A.
- M. R. GAUFRES Chimie
- M. J.D. BAYLE Physiologie animale
- M. J.L. IMBACH Chimie
- M. J.P. FILLARD E. E. A.
- M. N. ROBY Mathématiques
- M. Ph. JEANTEUR Biochimie

Professeurs sans chaire :

- M. G. TOURNE Chimie
- M. J. REMY Géologie
- Mme H. GUASTALLA Biologie physico-chimique
- M. R. LENEL Biologie animale
- M. A. BASSOMPIERRE Physique
- M. R. JONARD Botanique
- M. R. CANO (I.U.T.) Mesures physiques
- M. P. MOLINO Mathématiques
- M. J. LEGRAND Physiologie animale
- M. J. D'AUZAC Physiologie végétale
- M. G. BOUIX Zoologie
- M. M. AMANIEU (I.S.I.) Hydrologie et mariculture
- M. M. DENIZOT Biologie végétale
- M. B. BRUN Chimie physique
- M. L. GIRAL Chimie organique
- M. J.P. QUIGNARD Zoologie
- M. Ph. VIALLEFONT Chimie
- M. A. RAIBAUT Zoologie
- M. P. VITSE Chimie minérale
- M. J. GRIMAUD (E.N.S.C.M.) Chimie
- M. J. GARCIA (I.U.T. Nimes) Génie mécanique
- M. P. LOUIS Géophysique appliquée
- M. Cl. BOCQUILLON Hydrologie
- M. A. DONNADIEU Physique

- M. M. LEFRANC Mathématiques
- M. G. MASCHERPA Chimie
- M. C. GOUT Physique
- M. J.P. TRILLES Biologie appliquée
- M. F. HALLE Biologie végétale
- M. G. BORDURE Génie électrique
- M. J.P. NOUGIER Electronique
- M. M. GODRON Ecologie végétale
- M. L. LASSABATERE E. E. A.
- M. J. LAPASSET Physique - mesure physique
- M. M. AVEROUS Physique - Génie électrique

Professeurs Associés :

- M. A. MICALI Mathématiques
- M. H. BILGER Physique
- M. G. AUBERSON Mathématiques

Professeurs associés d'Université :

- M. L. DAUZIER Physiologie animale
- M. GALZY Biochimie
- M. C. MAURIN Biologie animale
- M. R. SENOUILLET Economie et gestion
- M. E. SERVAT Géologie
- M. C. VAGO Biologie animale
- Mme M. VAN CAMPO Biologie végétale
- M. E. VERDIER Chimie
- M. F. WINTERNITZ Chimie

Maîtres de conférences :

- M. G. LOUPIAS Mathématiques
- M. R. HAKIM Mathématiques
- M. F. LAPSCHER Mathématiques
- M. J. CROUZET (I.S.I.) Biochimie appliquée
- M. A. COMMEYRAS Chimie organique
- Mlle M. LEVY (I.U.T.) Chimie

- M. J. LAGARRIGUE (I.U.T.) Biologie appliquée
- M. Cl. DROGUE (I.S.I.) Hydrogéologie
- M. P. GENESTE (E.N.S.C.M.) Chimie physique appliquée
- M. J. CHEFTEL (I.S.I.) Biochimie appliquée à
l'alimentation
- M. Y. PIETRASANTA (E.N.S.C.M.) Chimie appliquée
- M. B. LEMAIRE (I.S.I.) Mathématiques appliquées
Informatique
- M. H. MATHIEU E. E. A.
- M. M. VALADIER Mathématiques
- M. J.L. ROBERT (I.U.T. Nîmes) Génie électrique
- M. O. MAISONNEUVE Mécanique
- M. R. BRUNEL Physique
- M. M. CADENE Physique
- M. P. DELORD Physique
- M. A. PAVIA Chimie
- M. J.M. BESSIERES Chimie
- M. J.P. BARD Géologie
- M. P. JOUANNA (I.U.T. Nîmes) Génie Civil
- M. R. BEN AIM (I.S.I.) Génie chimique et traitement
des eaux
- M. P. BESANCON Physiologie de la nutrition
appliquée à l'alimentation
- M. Y. NDUAZE Mathématiques.
- M. J. PETRISSANS Chimie
- M. J.Y. GAL Chimie analytique
appliquée
- M. C. BENOIT Physique
- M. H. GIBERT (I.S.I.) Génie alimentaire
- M. A. LIEGEOIS Automatique
- M. L. COT (E.N.S.C.M.) Chimie
- M. B. TARODO DE LA FUENTE (I.S.I.) Biochimie appliquée et
Techniques des matières
alimentaires
- M. Y. ESCOUFIER Informatique
- M. A. SANS Psychophysiologie
- M. G. DURAND Chimie
- M. B. FILLIATRE Informatique et gestion
- M. J.J. MACHEIX Physiologie végétale

- M. P. HINZELIN Génie civil
- M. Cl. BOKSENBAUM Informatique
- M. G. CAMBON E. E. A.
- M. J. FERRIE Informatique
- M. E. AKUTOWICZ Mathématiques
- M. D. AUVERGNE E. E. A.
- M. B. LEBLEU Biochimie

Maître de conférences agrégé :

- M. R. REIX Sciences de gestion

Maîtres de conférences associés :

- M. M. PETRICH Mathématiques
- M. D. LEE Botanique

Chargé d'enseignement :

Néant

Chargé des fonctions de maître de conférences :

- M. G. SAUMADE (I.U.T.) G. E. A.
(Economie des entreprises)

Chargés de cours :

- M. M. MOUTON (I.U.T.) Economie et gestion
- M. Ph. FOUCOU (I.U.T.) Sciences économiques

A tous mes amis guyanais qui,
comme moi, aiment profondément leur pays,
oeuvrent pour mieux le faire connaître et
préserver l'exceptionnel patrimoine naturel
de notre forêt.

A V A N T - P R O P O S

"Enfin, la passion pour la découverte des plantes vint, comme elle avoit déjà fait, me diminuer les maux que je craignois, grossir les plaisirs et les avantages d'une si belle herborisation et je consentis à partir pour la Guiane".

Fusée AUBLET
Histoire des Plantes de
la Guiane Française, 1775

AUBLET ne fut pas le premier botaniste qui vint en Guyane mais il reste l'un des plus célèbres pour sa remarquable activité et nous lui devons la description d'un grand nombre d'espèces végétales. Selon l'historique, retracé par SCHNELL (1965), une soixantaine de botanistes, professionnels et amateurs, se sont intéressés à la flore des Guyanes. Parmi ceux-ci, 40 ont travaillé au Surinam et en Guyana, une vingtaine seulement en Guyane française. C'est peu pour quelques 90 000 Km² de forêt dense ombrophile, sempervirente, équatoriale, quasiment vierge, vide d'hommes et d'infrastructures : 30 000, parmi les 50 000 habitants, sont regroupés à Cayenne, les autres vivent en majorité dans les communes de la côte. Aussi, le milieu naturel guyanais, en ce qui concerne les plantes, était-il encore bien mal connu vers 1950. La phytogéographie avait été abordée (BENOIST, 1924-1925), mais les seules recherches importantes effectuées jusque là ne relevaient que de l'inventaire floristique.

HOOCK, affecté en Guyane en 1955, étudia essentiellement les savanes et ce n'est qu'avec l'installation d'OLDEMAN, dix ans après, que des recherches sur la forêt furent entreprises dans une voie autre que celle de la prospection pure. C'est dire que lorsqu'à notre tour, nous arrivâmes, en 1969, nous eûmes la nette impression que, hormis l'inventaire floristique qui, cependant, est à poursuivre activement (nous estimons la flore vasculaire guyanaise connue à 90 - 95 % environ) et l'étude architecturale des arbres qu'HALLE & OLDEMAN (1970) venaient d'entreprendre, presque tout restait à faire dans les autres domaines. Notre tâche était de contribuer à la meilleure connaissance de cette extraordinaire forêt néotropicale, une tâche passionnante, certes, mais pas toujours facile pour un premier contact prolongé avec les tropiques humides. Il faut avouer, par ailleurs, que nous n'avions pas un très grand mérite à découvrir de nouvelles choses, risquant peu de piétiner des sentiers déjà battus !

Après la première impression de découragement au milieu de cet océan de quelques 8 000 à 10 000 espèces végétales vasculaires, l'oeuvre devint plus exaltante, le milieu plus familier, le pays de plus en plus attachant : la Guyane ne ressemble pas à ces fleurs voyantes et capiteuses, parfois à la limite du mauvais goût, mais que l'on découvre au premier coup d'oeil. Elle est plutôt de celles qu'il faut se donner la peine de rechercher, d'examiner, de disséquer pour en appréhender la beauté cachée et la complexité.

Notre isolement nous a, par la force des choses, conduit à aborder les domaines de la Botanique les plus divers. A ce stade pionnier de la découverte d'un milieu naturel encore relativement peu exploré, mal connu et dépourvu de voies de pénétration conventionnelles, il était inutile car prématuré et même, souvent, impossible en raison du coût, du poids, et de la fragilité des appareils de mesure, de s'encombrer d'un matériel sophistiqué visant à obtenir des données quantitatives très précises. Nous avons donc, délibérément, choisi de nous limiter aux recherches qualitatives, déjà du plus haut intérêt. Carnets, crayons, ficelle, sabre, sécateur, presse, appareil photographique, éventuellement dendromètre et décamètre furent, avec les canots indigènes, les moteurs hors-bord et les fusils, nos instruments de travail de tous les jours.

Le hasard de nos premiers pas, dans les "grands bois", nous fit découvrir les pneumatophores du palmier "pinot" (Euterpe oleracea) puis, du palmier "bâche" (Mauritia flexuosa), structures encore très imparfaitement décrites chez les palmiers. C'est ainsi que, dans l'immensité de la forêt, la morphologie et l'anatomie d'organes de petites dimensions ouvrirent la voie de nos recherches guyanaises. Pour ce faire, nous avons conçu et créé, au Centre O.R.S.T.O.M. de Cayenne, un laboratoire de cyto-histologie qui nous permit de poursuivre cette étude et de l'élargir à d'autres espèces de palmiers. Les résultats furent encourageants puisque tous les palmiers s'avérèrent posséder, sinon des pneumatophores, du moins des organes respiratoires racinaires, ou pneumatodes, bien particuliers et limités à deux types parfaitement différenciés selon les espèces ("pneumatorhizes" ou "pneumatozones"), d'où le grand intérêt de l'étude de ces structures à des fins systématiques (de GRANVILLE, 1974).

La floristique, le développement intense de l'herbier, créé par OLDEMAN, et l'identification des plantes occupa, d'autre part, une grande partie du temps, tout au long de notre séjour en Guyane : il était en effet nécessaire de bien connaître, avant tout, les objets de nos études. Pour celà, nous réalisâmes, au rythme d'une ou deux par an, une série de longues missions à l'intérieur du pays ayant pour but à la fois l'inventaire floristique systématique et la collecte du maximum de renseignements biologiques et écologiques possible.

L'amélioration de nos connaissances en floristique nous incita, par la suite, à analyser plusieurs parcelles et transects forestiers, en complément de l'étude architecturale des grands arbres effectuée par OLDEMAN (1974 a): sans négliger les critères architecturaux du sous-bois, nous avons surtout mis l'accent sur la flore. L'un de ces transects a été tracé en milieu non forestier, dans un marais subcôtier (de GRANVILLE, 1976b).

Tout en poursuivant nos observations biologiques dans la forêt, en particulier sur les palmiers (de GRANVILLE, 1977), nous tentâmes d'orienter nos recherches vers un aspect de plus en plus global du milieu forestier en essayant de définir plusieurs catégories de forêts selon leur physionomie et leurs principales composantes floristiques (de GRANVILLE, 1976a), tout en recherchant les corrélations avec le socle, la topographie et les conditions de drainage, ces dernières semblant jouer un rôle beaucoup plus important que les deux premiers facteurs. Nous parvenions, entre autres conclusions, à constater qu'... "en raison de la grande richesse de la flore, plusieurs espèces d'exigences écologiques apparemment identiques, également compétitives mais s'excluant mutuellement, paraissent aptes à occuper un même habitat" (de GRANVILLE, 1976a). Ceci est parfaitement en accord avec les conclusions auxquelles est parvenu MANGENOT (1958) pour les forêts sempervirentes équatoriales, en général : "un même groupement, défini par ses propriétés écologiques et par les espèces indicatrices de ses propriétés, peut offrir des compositions tout à fait différentes, en des points suffisamment éloignés du domaine qu'il recouvre".

Par ailleurs, la flore et la végétation des reliefs, encore plus mal connue que celles de la plaine étant données les difficultés d'accès, retinrent notre attention, et nous avons pu constater que des modifications importantes survenaient dès l'altitude de 500 mètres où commence la forêt "à nuages". Cette limite s'avère exceptionnellement basse par rapport aux autres pays tropicaux, y compris le Surinam, voisin. Une importante étude comparative entre les deux principaux types de "sommets" guyanais, les plateaux tabulaires à cuirasse latéritique sur roches vertes et les inselbergs socle cristallin, est entreprise : les premiers recèlent une forêt hygrophile, les seconds une végétation xérophile.

Elargissant ainsi progressivement notre champ d'études, il était tout naturel de répondre aux sollicitations dont nous fumes l'objet pour la réalisation des cartes de la flore et de la végétation destinées à l'Atlas de la Guyane (de GRANVILLE, 1978). A cette occasion, nous avons tenté de délimiter très approximativement les prin-

cipales régions phytogéographiques et phytoécologiques. Ce document, ainsi que l'expérience acquise au cours de nos nombreuses missions, nous servirent, par la suite, à proposer un réseau de réserves naturelles, choisies aussi judicieusement que possible (de GRANVILLE, 1975), dans le cadre d'un développement harmonieux, compatible avec la protection de la Nature, en Guyane française. Nous pensions ainsi contribuer, non seulement à une meilleure connaissance de la forêt, mais aussi à sa préservation, du moins partielle, à l'heure où des exigences, sans cesse croissantes, font peser de lourdes menaces sur les derniers lambeaux de forêt intacte.

Entreprendre des recherches dans des domaines aussi variés ne fut pas sans risques et notre situation était comparable à celle d'OLDEMAN qui, dans le préluce de sa thèse (OLDEMAN, 1974a) fait remarquer que "la marge qui sépare le voyageur de l'apatride est aussi exiguë que celle qui sépare la synthèse scientifique du rêve". Toutefois, la diversité de nos activités qui nous fut imposée par les conditions auxquelles nous avons à faire face, loin d'être un handicap, nous a paru, au contraire, fort enrichissante pour les démarches que l'esprit doit effectuer dans un souci permanent de synthèse.

Il n'était cependant pas souhaitable de faire de cette thèse un ouvrage monumental unique relatant d'innombrables observations parfois très disparates. Aussi, avons-nous préféré développer, dans ce mémoire, deux parties distinctes dont le caractère nous a paru inédit et entre lesquelles des corrélations sont possibles : la deuxième partie résulte en effet, partiellement, des observations effectuées au cours de la première.

La première partie traite de la flore et de la végétation, étudiées de façon classique, d'une région d'accès très difficile et absolument inexplorée botaniquement. Cette région, au nom prestigieux par les légendes qui l'ont mythifiée, les Tumuc-Humac, recèle les plus beaux et les plus grands inselbergs de la Guyane. Nous avons eu la chance de les voir, de les gravir presque tous, de les photographier et d'en analyser le couvert végétal. Une telle étude nous a

amené à aborder la phytogéographie de la Guyane et à retracer l'histoire des fluctuations macroclimatiques qui ont affecté la région au Pléistocène et dont le rôle, dans le peuplement des inselbergs et la richesse de la flore guyanaise, est important.

L'étude de la végétation des inselbergs, si riche en Monocotylédones, fut le complément indispensable aux recherches que nous avons déjà effectuées dans différents biotopes forestiers pour une approche écologique globale de la classe des Monocotylédones. Dans ce deuxième sujet, donc, nous avons essayé de comprendre comment les Monocotylédones sont réparties dans la forêt guyanaise et pourquoi elles occupent préférentiellement certains sites. La dynamique de la végétation n'y est pas oubliée puisque nous traitons du rôle des Monocotylédones dans les cycles sylvi-génétiques.

x
 x x
 x x x

R E M E R C I E M E N T S

Il y a quinze ans, les cours que nous reçûmes de M. le Professeur MANGENOT, à la Faculté des Sciences d'Orsay, ont certainement été l'élément le plus décisif de notre orientation future. Nous admirions l'eclatisme de son savoir, son remarquable esprit de synthèse, l'intérêt permanent qu'il savait susciter chez ses auditeurs. Depuis cette période, M. MANGENOT accepta de guider nos recherches, tant en Métropole qu'en Guyane, avec une sollicitude constante et amicale. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de notre très profonde gratitude.

Non moins précieuse fut l'aide compétente, aussi bien technique que morale, de notre ami et collègue, M. le Professeur OLDEMAN. Ce dernier, qui nous précéda de quelques années dans les sylves guyanaises, a bien voulu mettre à profit son expérience pour nous initier à ce département lointain et à sa flore. Compagnon de tous les jours, sur le terrain comme au laboratoire, il n'hésita pas à consacrer une partie de son temps à d'enrichissantes discussions, ce dont nous lui sommes infiniment reconnaissants.

S'il nous a été possible d'entreprendre ce travail, c'est grâce à l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer dont nous voudrions remercier ici M. CAMUS, Directeur Général.

Au Centre O.R.S.T.O.M. de Cayenne, nous avons bénéficié, dans une ambiance à la fois familiale et studieuse, d'un entourage n'hésitant jamais à prodiguer aide et conseils. Nous ne saurions l'oublier et voudrions témoigner notre vive amitié à M. BRUGIERE, qui sut toujours diriger ce Centre avec efficacité, à Mmes AGNES, CLAIRE, GANTEAUME et GOUGIS dont la compétence, la gentillesse et la conscience

professionnelle permirent la bonne marche du travail dans toutes les circonstances. Nous assurons de notre bien vive reconnaissance les collègues du Centre, en particulier ceux qui nous ont efficacement secondé et avec qui nous eûmes de fructueux échanges d'idées : Mlle VEYRET, MM. CREMERS et LESCURE (Botanique), MM. JACQUEMIN et MORETTI (Phytochimie), M. & Mme GRENAND (Ethnologie), M. CONDAMIN (Zoologie), MM. BLANCANEUX, BOULET, DELHUMEAU, HUMBEL (Pédologie), M. DEGALLIER (Entomologie médicale), M. ROSSIGNOL (Océanographie). Nous n'oublions pas, pour autant, tous les autres qui nous ont, sans relâche, témoigné leur sympathie : Mlle JOLIVET, MM. BOURGES, DEWARD, FRITSCH, GREARD, HOEPFFNER, KONG, LAPLANCHE, LE PONT, LIM, LOCATI, MISSET, MOLEZ, NALOVIC, PAJOT, REMILLET, ROCHE, ROSTAND, THIAIS, THACH, TURENNE. Nous sommes redevable aux techniciennes de l'Herbier de Cayenne grâce à qui nous avons toujours pu disposer d'un matériel parfaitement étiqueté et entretenu : nous voudrions féliciter à cette occasion Mme DEWARD et Mlle ISIDORE de s'être acquittées avec tant de soin et de minutie de ces tâches souvent ingrates. Que tous les autres travailleurs du Centre O.R.S.T.O.M. de Cayenne, auxiliaires précieux et dévoués, trouvent ici l'expression de notre reconnaissance, en particulier MM. CAMMAS, KEREL, MANREDJO, NERIN, PINEL.

L'organisation, si complexe, des longues missions, les déplacements en canots sur les fleuves barrés de "sauts" et de rapides, l'exploration du milieu naturel, l'ouverture de centaines de km de layons en forêt dense et la vie en autarcie pendant des semaines, voire des mois, n'eussent jamais été possibles sans l'expérience et la bonne volonté illimitée de nos fidèles compagnons de terrain, témoignant bien souvent d'un cumul de compétences les transformant tour à tour en guides, boussoliers, navigateurs et motoristes, collecteurs, porteurs, chasseurs, cuisiniers : nous les assurons de notre très profonde amitié, en particulier MM. BOSSOU, BURGOT, ELFORT, HENRY, TINGO, ZEPPINA. C'est, en vérité, à la Guyane toute entière et à ses habitants qui nous ont adopté avec tant de gentillesse que nous voudrions rendre hommage.

Ayant achevé cette thèse au Laboratoire de Botanique de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, à Montpellier, nous sommes vivement reconnaissants à M. le Professeur HALLE, qui le dirige, d'avoir bien voulu nous y accueillir et nous prodiguer ses

conseils. Nous lui sommes également redevable de son amitié et d'un précieux soutien moral. Les recherches effectuées au sein de son laboratoire, orientées depuis plusieurs années vers la Guyane et l'expérience acquise dans cette région nous procurèrent un cadre de travail et de discussion idéal. A l'Institut de Botanique de Montpellier, comme au Centre O.R.S.T.O.M. de Cayenne, nous avons trouvé, parmi nos collègues, une atmosphère chaleureuse et sympathique à laquelle nous sommes très sensibles.

Que M. le Professeur SCHNELL, dont les suggestions et critiques constructives nous ont beaucoup apporté, soit assuré de notre sincère reconnaissance. De même les nombreux chercheurs, français et étrangers, qui ont grandement contribué à la réussite de nos recherches, soit par d'intéressantes discussions lors de visites en Guyane ou en Métropole, soit par l'envoi de documents, de publications et de renseignements au cours de fructueux échanges épistolaires. Ce sont, en particulier : MM. BENZING, BERG, BETOLAUD, BLANC, BONARDI, KOYAMA, LEEUWENBERG, LESCURE, LINDEMAN, MADISON, MAGUIRE, MALEY, MOORE, NICOLSON, PABST, PRANCE, RODRIGUEZ, SCHULZ, SMITH, STEYERMARK, TOMLINSON, WEERDENBURG. Nous remercions également les taxonomistes qui ont participé à l'identification de nos récoltes, entre autres, Mme RAYNAL, Mlle MENNEGA, MM. ANDERSSON, GENTRY, KRAMER, KRUKOFF, MAAS, MORI, PLOWMAN, PUNT, SLEUMER, WESSELS BOER.

L'équipe de chercheurs du Muséum de Paris est assurée de notre cordiale gratitude, en particulier, M. SASTRE qui fut, en Guyane, un sympathique compagnon de terrain, et M. MOUTON dont la diligence à nous renseigner, toujours avec précision, nous a beaucoup touchés.

Enfin, nous sommes sensibles au fait que MM. les Professeurs HEBANT et LEE aient bien voulu faire partie de notre jury.

Nous ne saurions clore cette liste sans adresser nos remerciements à ceux et celles qui ont assuré la réalisation technique de cet ouvrage, essentiellement Mmes BARBRY et HALLE pour leur précieuse aide dactylographique, M. BARBRY à qui nous devons le tirage des nombreuses photographies et M. CORDIER qui lui donna sa forme définitive.

S O M M A I R E

=====

	<u>Pages</u>
AVANT-PROPOS	8
REMERCIEMENTS	14

<p>##### ##### ##### ##### ##### ##### ##### ##### ##### ##### ##### ##### #####</p>	
<p><u>PREMIERE PARTIE</u></p>	
CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA FLORE ET DE LA VEGETATION DES INSELBERGS DES TUMUC-HUMAC (GUYANE FRANCAISE)	24

INTRODUCTION.	25
<u>Ch. I</u> LA FORET DENSE DANS LA REGION DES TUMUC-HUMAC	28
1°) <u>LA FORET MARECAGEUSE</u>	28
2°) <u>LA FORET DENSE DE TERRE FERME</u>	29
a) <u>Les "flats", vallées et bas de pentes humides</u>	30
b) <u>La flore saxicole des "têtes de criques"</u>	31
c) <u>Les pentes bien drainées</u>	31
d) <u>Les hauts de pentes, crêtes et sommets boisés</u>	32
<u>Ch. II</u> LES INSELBERGS DES TUMUC-HUMAC : ORIGINE, EVOLUTION ET CONDITIONS ACTUELLES DU MILIEU	34
1°) <u>DEFINITION ET ORIGINE DES INSELBERGS</u>	34
a) <u>Définitions</u>	34
b) <u>Genèse</u>	35
c) <u>Evolution</u> sous les climats à forte pluviosité annuelle	35
2°) <u>PRINCIPAUX FACTEURS ECOLOGIQUES</u>	37
a) <u>Quelques données concernant le sol et les microclimats</u>	37
b) <u>Le facteur anthropique</u>	40

	<u>Pages</u>
<u>Ch. III</u> DESCRIPTION DES INSULBERGS PROSPECTES, DE LEUR FLORE ET DE LEUR VEGETATION	41
1°) <u>LE TEMOMAIREM</u>	41
a) <u>"Savane-roche"</u>	41
b) <u>Lisière</u>	42
c) <u>Mosaïque de forêt basse et de petites clairières</u>	42
d) <u>Cambrouse</u>	43
2°) <u>LE PALOULOUMEUENPEU</u>	43
a) <u>Brouissailles (400-500 m)</u>	44
b) <u>Forêt basse (500-600 m)</u>	44
c) <u>Forêt dense (600 m)</u>	44
d) <u>Brouissailles (600-700 m)</u>	45
e) <u>Forêt basse (700 m)</u>	45
f) <u>"Savane-roche" (700 m)</u>	45
3°) <u>LA "SAVANE-ROCHE" DU P.K. 7.5</u>	46
a) <u>"Savane-roche" à Pitcairnia geyskesii</u>	46
b) <u>"Savane-roche" à Ischaemum guianense</u>	47
c) <u>Forêt basse de transition</u>	47
4°) <u>LE PETIT MITARAKA</u>	48
a) <u>Le sommet</u>	49
b) <u>Les pentes sous le vent</u>	49
c) <u>Les pentes au vent</u>	49
d) <u>La forêt basse de transition</u>	49
5°) <u>LE MASSIF DU MITARAKA</u>	50
a) <u>Le Mitaraka Nord</u>	50
b) <u>Le Mitaraka Sud</u>	51
6°) <u>LE TOUKOUCHIPANN</u>	53
7°) <u>LA "SAVANE-ROCHE" DU P.K. 23</u>	55
a) <u>La crête</u>	55
b) <u>La pente</u>	56

	Pages
8°) <u>LE "SOMMET EN CLOCHE"</u>	56
a) <u>La lisière inférieure</u>	56
b) <u>La "savane-roche"</u>	57
c) <u>Broussailles et lisière de la forêt sommitale</u>	57
d) <u>La forêt basse sommitale</u>	58
9°) <u>L'INSELBERG DE LA BORNE FRONTIERE N° 1</u>	59
a) <u>La "savane-roche"</u>	59
b) <u>La lisière de la forêt sommitale</u>	60
c) <u>La forêt basse sommitale</u>	60
<u>Ch. IV</u> <u>LES FORMATIONS VEGETALES</u>	61
1°) <u>DÉSCRIPTION</u>	61
a) <u>Les forêts</u>	63
a ₁ - Les plantes terrestres des ensembles structuraux supérieurs	64
a ₂ - Les plantes terrestres des ensembles structuraux inférieurs	65
a ₃ - Les épiphytes	65
b) <u>Les fourrés</u>	70
b ₁ - Les fourrés de lisières	70
b ₂ - Les fourrés isolés	71
b ₃ - Les broussailles sur pentes ou fourrés en mosaïque	73
b ₄ - Les "cambrouses" ou fourrés de bambous	73
c) <u>Les "savanes-roches"</u>	76
c ₁ - Faciès à <u>Ischaemum guianense</u>	76
c ₂ - Faciès à <u>Pitcairnia geyskesii</u>	78
c ₃ - Faciès à succulentes	80
c ₄ - Bas de pentes et zones de suintements	80
2°) <u>STRUCTURE ET DYNAMIQUE</u>	83
a) <u>Structure</u>	83
b) <u>Dynamique</u>	85
3°) <u>LES ADAPTATIONS A LA SECHERESSE</u>	89
a) <u>Diminution de la taille du limbe</u>	89
b) <u>Les hémicryptophytes et les géophytes</u>	90
c) <u>La succulence</u>	91

	<u>Pages</u>
d) <u>Les sclérophylles</u>	91
e) <u>Les thérophytes</u>	92
f) <u>La pilosité du limbe</u>	92
g) <u>Les citernes</u>	92
h) <u>La caducité des feuilles en saison sèche</u>	93
i) <u>Autres</u>	93
j) <u>Les adaptations multiples</u>	94
4°) <u>LES MECANISMES DE DISSEMINATION DES ESPECES</u>	97
a) <u>Par voie sexuelle</u>	97
b) <u>Par voie végétative</u>	102
<u>Ch. V</u> <u>LA FLORE</u>	103
1°) <u>LES GRANDS TAXONS</u>	103
2°) <u>LES GENRES</u>	105
3°) <u>LES ESPECES</u>	109
a) <u>Espèces pantropicales</u>	110
b) <u>Espèces néotropicales</u>	110
b ₁ - A très large répartition	110
b ₂ - Guyano-amazoniennes	111
b ₃ - Guyano-Caraïbes	113
b ₄ - Endémiques des Guyanes	113
b ₅ - A aires disjointes	116
<u>Ch. VI</u> <u>COMPARAISON AVEC D'AUTRES FORMATIONS BASSES HELIOPHILES</u>	118
1°) <u>COMPARAISON AVEC LES SAVANES DE PLAINE DES REGIONS VOISINES</u>	118
a) <u>Les savanes côtières de Guyane</u>	119
b) <u>Les savanes du Surinam méridional</u>	119
c) <u>Les savanes de l'Amazonie centrale</u>	119
2°) <u>COMPARAISON AVEC D'AUTRES INSELBERGS NEOTRO- PICAUX DU DOMAINE FORESTIER</u>	121
a) <u>Le Mont Saint-Marcel</u>	121
b) <u>Les inselbergs du Surinam</u>	122

	<u>Pages</u>
3°) <u>COMPARAISON AVEC DES INSELBERGS AFRICAINS</u>	123
a) <u>Végétation</u>	124
b) <u>Flore</u>	125
<u>DISCUSSION ET CONCLUSIONS</u>	129
1°) <u>LA VEGETATION : STRATEGIE DE DEVELOPPEMENT</u>	129
2°) <u>LES HYPOTHESES QUE SUGGERE L'ETUDE DES AFFINITES FLORISTIQUES</u>	131
3°) <u>EXISTENCE DE PERIODES SECHES QUATERNAIRES ET DE REFUGES FORESTIERS EN AMERIQUE DU SUD</u>	132
a) <u>Les fluctuations du climat au cours du Quaternaire</u>	132
b) <u>Conséquences biogéographiques des fluctuations climatiques au Pléistocène tardif et à l'Holocène</u>	134
b1 - Dates des épisodes secs récents en Amérique du Sud et leurs conséquences sur la végétation	135
b2 - Localisation des refuges forestiers pendant les épisodes secs	137
b3 - Le déplacement des zones climatiques en Amérique du Sud.	139
4°) <u>LES INSELBERGS DES TUMUC-HUMAC DANS LE CONTEXTE DES FLUCTUATIONS DES CLIMATS ET DE LA VEGETATION</u>	141
a) <u>Positions relatives du refuge forestier guyanais et des inselbergs des Tumuc-Humac</u>	141
b) <u>Origine de la flore des Tumuc-Humac</u>	143
5°) <u>CONCLUSIONS</u>	146

Appendice

LISTE DES ESPECES COLLECTES DANS LA REGION DES TUMUC-HUMAC AU COURS DE LA MISSION O.R.S.T.O.M.-MUSEUM DE 1972

149

Pages	
	<u>DEUXIEME PARTIE</u>
	MONOCOTYLEDONES ET CONTRAINTES ECOLOGIQUES :
	L'EXEMPLE DE LA FORET GUYANAISE
	169

<u>INTRODUCTION</u>	170
---------------------	-----

- A -

	REPARTITION DES MONOCOTYLEDONES	
	+++++	
	ET DESCRIPTION DES FORMATIONS A MONOCOTYLEDONES	
	+++++	173
Ch. I	<u>LES MONOCOTYLEDONES DANS LA FORET GUYANAISE</u>	174

1°)	<u>LES MONOCOTYLEDONES TERRESTRES</u>	174
a)	<u>Forêt de pente ou de plateau sur sol bien drainé</u>	174
a ₁	Les palmiers et autres Monocotylédones arborescentes	174
a ₂	Les Monocotylédones herbacées du sous-bois	177
a ₃	Proportion de Monocotylédones terrestres en forêt marécageuse	179
b)	<u>Forêt marécageuse</u>	182
b ₁	Les palmiers et autres Monocotylédones arborescentes	182
b ₂	Les Monocotylédones herbacées	183
b ₃	Proportion de Monocotylédones terrestres en forêt marécageuse	184
2°)	<u>EPIPHYTES ET PLANTES MOBILES GRIMPANTES</u>	186
a)	<u>Les épiphytes</u>	186
a ₁	Les taxons épiphytiques monocotylédoniens	186
a ₂	Les principales adaptations à l'épiphytisme chez les Monocotylédones	188
a ₃	Croissance et architecture des Monocotylédones épiphytes	188
a ₄	Répartition des épiphytes	189
a ₅	Proportion de Monocotylédones épiphytes	190
b)	<u>Les plantes mobiles grimpantes</u>	191

	<u>Pages</u>
3°) <u>CONVERGENCES ECOLOGIQUES ET MORPHOLOGIQUES</u> <u>ENTRE MONOCOTYLEDONES ET PTERIDOPHYTES</u>	192
<u>Ch. II</u> <u>LES MONOCOTYLEDONES DANS LES FORMATIONS OUVERTES</u>	195
1°) <u>LES SAVANES COTIERES</u>	195
2°) <u>LES MARAIS COTIERS</u>	197
3°) <u>LES INSELBERGS</u>	199
4°) <u>LES "CAMBOUSES"</u>	201
- B -	
CROISSANCE ET DYNAMIQUE +++++	202
<u>Ch. III</u> <u>MONOCOTYLEDONES TERRESTRES ET ROLE DES CHABLIS</u>	203
1°) <u>LES PALMIERS ET AUTRES MONOCOTYLEDONES</u> <u>ARBORESCENTES</u>	204
a) <u>Les palmiers caulescents croissant selon</u> <u>le modèle de CORNER</u>	204
b) <u>Les palmiers croissant selon le modèle</u> <u>de TOMLINSON</u>	207
c) <u>Rôle des palmiers dans l'établissement</u> <u>de la forêt</u>	207
2°) <u>LES MONOCOTYLEDONES HERBACEES</u>	209
a) <u>Les Monocotylédones herbacées terrestres</u> <u>du sous-bois</u>	209
b) <u>Les Monocotylédones herbacées des lieux</u> <u>découverts</u>	210
<u>Ch. IV</u> <u>EPIPHYTES ET PLANTES MOBILES GRIMPANTES : LES</u> <u>ECHANGES VOUTE-SOL DE MONOCOTYLEDONES HERBACEES</u>	211
1°) <u>MOUVEMENT ASCENDANT : LES PLANTES MOBILES</u> <u>GRIMPANTES</u>	211
2°) <u>LA CHUTE DES EPIPHYTES</u>	214

	<u>Pages</u>
Ch. V MONOCOTYLEDONES ET CYCLES SYLVIGENETIQUES	215
1°) <u>LES NOTIONS D'ENSEMBLE D'AVENIR ET D'ENSEMBLE DU PRESENT CHEZ LES MONOCOTYLEDONES</u>	215
2°) <u>LE ROLE DES MONOCOTYLEDONES DANS LES CYCLES SYLVIGENETIQUES</u>	217
DISCUSSION ET CONCLUSIONS	219
1°) <u>CONCLUSIONS D'ORDRE ECOLOGIQUE</u>	219
2°) <u>QUELQUES CONSIDERATIONS PHYLOGENIQUES</u>	223
a) <u>Les taxons terrestres</u>	224
b) <u>Les taxons ayant à la fois des représentants terrestres et des représentants épiphytes</u>	225
c) <u>A propos de l'origine des Monocotylédones et de leur amplitude écologique</u>	232
CONCLUSION GENERALE	235
BIBLIOGRAPHIE	242
INDEX ALPHABETIQUE DES GENRES ET DES ESPECES CITES	253

P R E M I E R E P A R T I E

=====

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA FLORE
ET DE LA VEGETATION DES INSELBERGS
DES TUMUC-HUMAC (GUYANE FRANCAISE)

=====

I N T R O D U C T I O N

=====

Le sud-ouest de la Guyane française, particulièrement la région située sur la ligne de partage des eaux entre les bassins du Maroni au nord et du Mapaoni au sud, entre le point de trijonction à l'ouest et la borne frontière n° 1 Brésil-Guyane à l'est (Fig. 1 et 2) offre l'un des paysages les plus beaux parmi ceux que l'on peut admirer en Guyane : de grandes collines boisées, très accidentées, irrégulières et aux pentes exceptionnellement fortes, sont parsemées de dômes rocheux, ou inselbergs partiellement recouverts de "savanes-roches" (1). La multiplicité et les dimensions de ces inselbergs, sur une surface relativement restreinte, font l'originalité de cette région et lui confèrent un caractère spectaculaire indéniable (Fig. 15 A et 22 C). Il faudrait cependant se garder de faire renaître la légende des Tumuc-Humac née vers 1860, amplifiée par COUDREAU, et, par la suite, démythifiée par HURAUULT (1957 et 1972) qui explique clairement l'origine de ce nom, le développement et l'évolution de la légende et les raisons qui l'ont amené à supprimer des cartes géographiques le nom de Tumuc-Humac : "il s'agissait, en fait de la transcription erronée du nom d'une montagne, Tumunucuraque, relevée en 1768 par José SOLANO... aux Sources du Rio Branco, sur la frontière de l'actuel Vénézuéla" (MARCEL, 1898 in : HURAUULT, 1972).

Bien que ces collines ne forment pas une chaîne continue et ne recèlent pas le point culminant du département, situé dans la chaîne Inini-Camopi, à l'est de Maripasoula (Fig. 1), il faut cependant admettre qu'une telle concentration de gros inselbergs est unique en Guyane française. Pour cette raison nous continuerons à utiliser, avec réserve cependant, et uniquement pour la portion de la ligne

(1) Savane-roche : terme guyanais désignant les formations basses, herbacées et discontinues à caractère xérique sur affleurements rocheux.

GUYANE FRANÇAISE

Fig.1

Carte générale :

Emplacement des localités citées.

***** Itinéraire d'accès à la région des Tumuc-Humac.

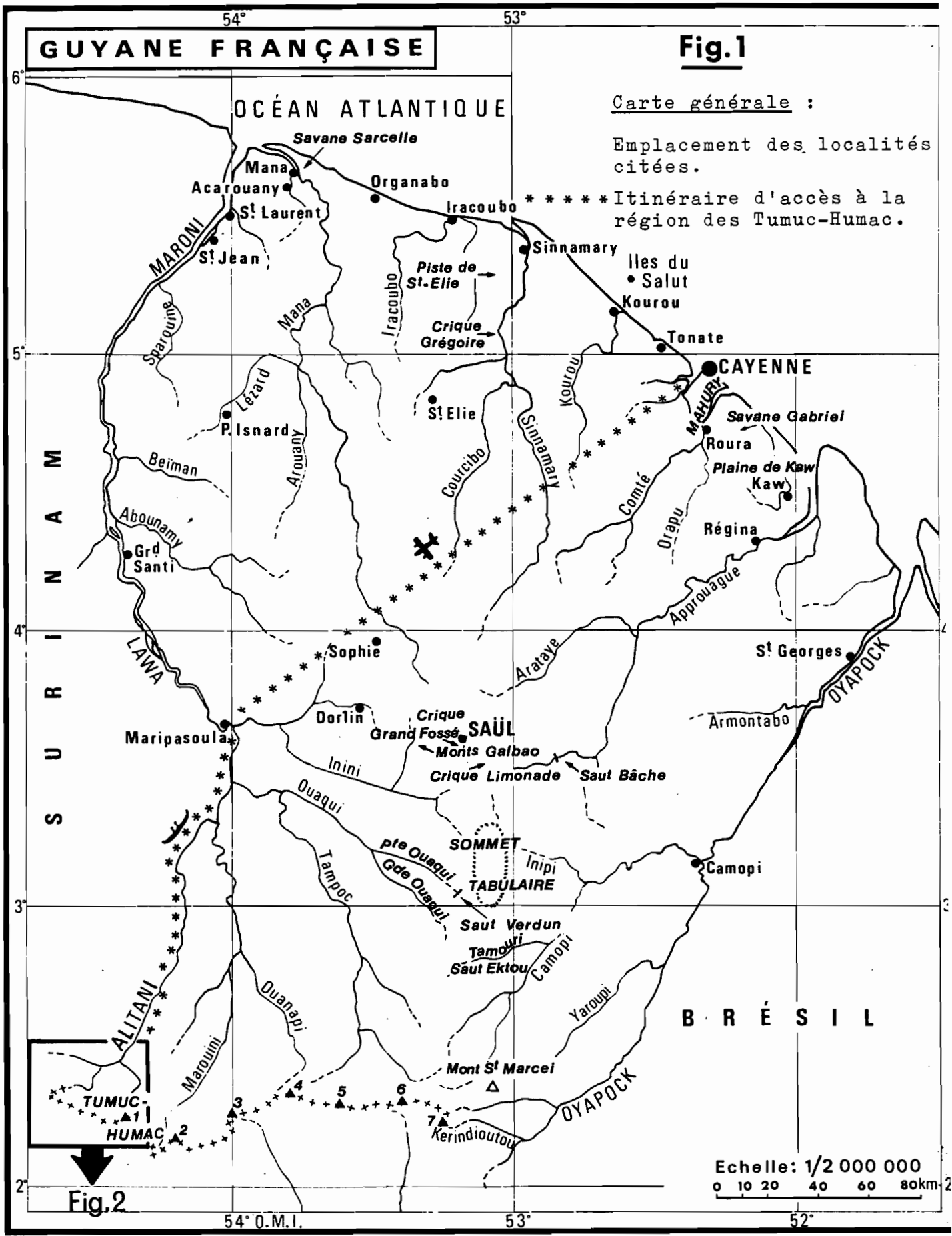


Fig.2

Echelle: 1/2 000 000
0 10 20 40 60 80km

54° O.M.I. 53° 52°

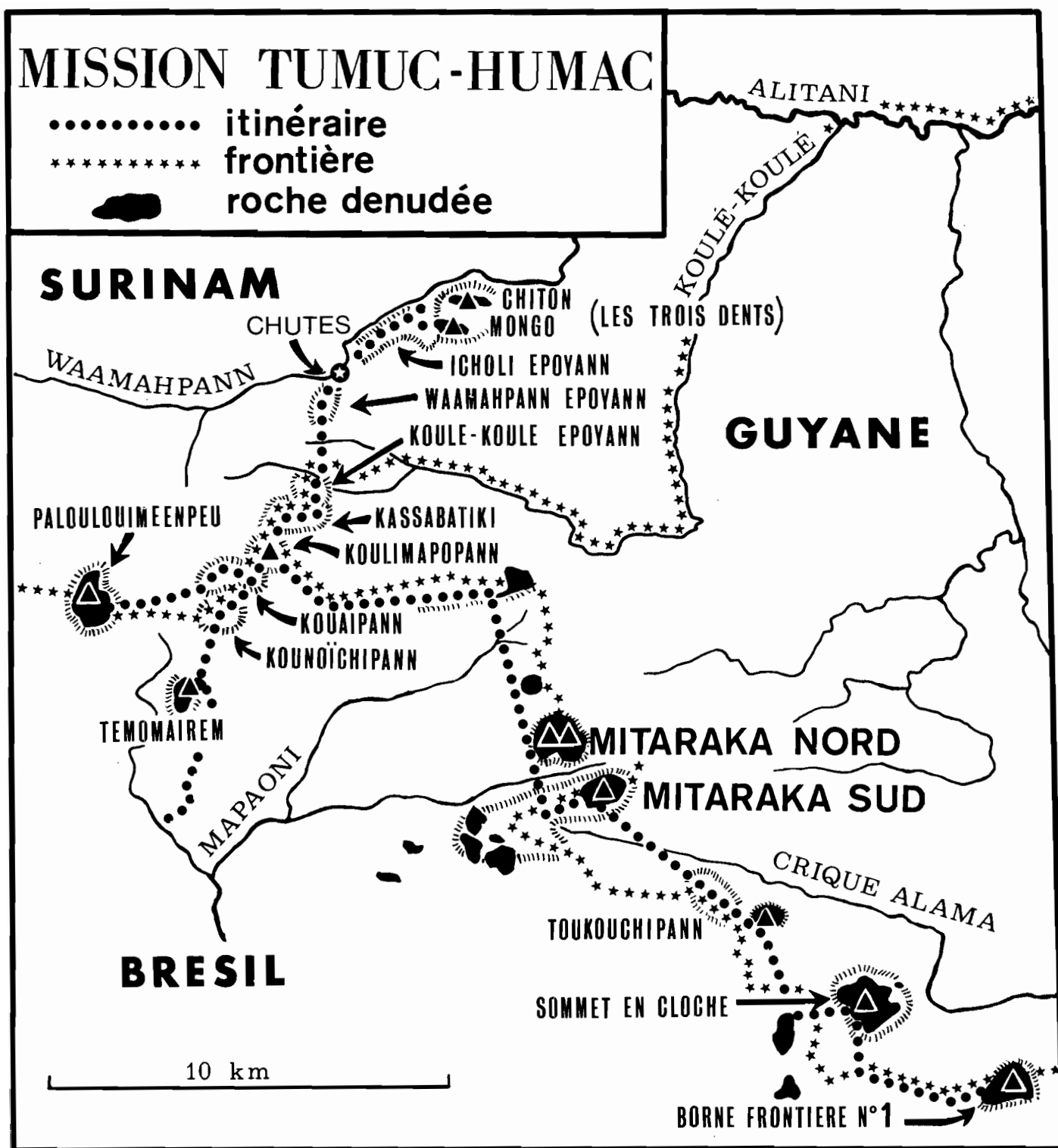


Fig. 2 : Plan de la région prospectée.

de partage des eaux située à l'ouest de la borne frontière n° 1, le terme commode et connu de tous de Tumuc-Humac. Le point culminant de cette zone, le Mitaraka (740 mètres), est approximativement à mi-distance entre la borne n° 1 et le point de trijonction (Koulimapann) des frontières entre le Brésil, la Guyane et le Surinam, fixé par le capitaine Richard en 1939 et où a été construite par les surinamiens, il y a une dizaine d'années, une tour métallique de 25 mètres de haut.

Au cours des séances de la Société de Biogéographie, nous avons déjà donné un premier aperçu de la végétation (de GRANVILLE et SASTRE, 1974) et des affinités floristiques (SASTRE et de GRANVILLE, 1975) des inselbergs de l'extrême sud-ouest de la Guyane française, à la suite d'une importante expédition de l'O.R.S.T.O.M. et du Muséum de Paris dans cette région, de juillet à septembre 1972, c'est-à-dire au début de la saison sèche.

Cette mission, qui, pour les botanistes, entrait dans le cadre général de l'inventaire floristique de la Guyane, visait, en outre, à l'étude de la faune, de la végétation et, surtout de la flore et de ses affinités, sur de grands inselbergs. Pour les raisons exposées précédemment, en particulier leur altitude et leur situation géographique à la limite des Guyanes et de l'Amazonie, les Tumuc-Humac ont été choisis. L'inexistence de prospections botaniques antérieures dans cette région, exceptées les récoltes effectuées par GEYSKES sur le Té-momaïrem, étaient un atout supplémentaire.

Après avoir remonté le cours du Lawa, de l'Alitani, puis de la petite crique Waamahpann, l'itinéraire pédestre de la mission devait, dans un premier temps, emprunter le tracé indien actuellement bien peu visible mais utilisé autrefois par les Wayana pour passer du bassin du Jari (Brésil) à celui du Maroni, avec une "antenne" à percer à l'ouest sur le Paloulouimeuénpeu. Dans un deuxième temps, nous avons ouvert un layon d'une trentaine de kilomètres le long de la frontière sud entre le Koulimapann et la borne n° 1 (Fig. 1, 2 et 3).

Outres les collectes d'insectes, d'amphibiens, de reptiles et de mammifères par nos collègues du Muséum, les résultats botaniques de cette difficile mais passionnante mission, eu égard au temps et aux moyens dont nous disposions, dépassèrent nos espérances, totalisant un grand nombre de schémas, plus de 600 photographies et un millier de spécimens d'herbier. Parmi ces récoltes, évidemment non exhaustives, nous avons dénombré 573 espèces vasculaires, dont 491 Angiospermes et 82 Ptéridophytes. Les nombreuses données recueillies étant, maintenant, à peu près complètement dépouillées, en particulier l'identification des récoltes, nous nous proposons d'établir une mise au point plus complète de ce que nous connaissons de la flore et de la végétation de ces inselbergs.

Auparavant, les remarques suivantes s'imposent :

- afin d'alléger le texte, les noms des auteurs, des familles et les références d'herbier se rapportant aux espèces citées figurent dans l'appendice et dans l'index alphabétique,
- les noms des inselbergs mentionnés sont ceux qui figurent sur les "Croquis de la région frontrière" au 1/50 000 publiés par l'Institut Géographique National (feuilles 1 et 2). Ils sont d'origine Caraïbe, langue indienne utilisée, entre autres, par les Wayana,
- à l'aide d'un altimètre barométrique, nous avons corrigé certaines altitudes manifestement fausses, en particulier celle du Sommet en Cloche qui est de 675 m et non de 520 m comme le laissent supposer les courbes de niveau des cartes I.G.N. Par contre, sur ces dernières le Mont Saint-Marcel, dont l'altitude est indiquée comme étant de 635 m, ne mesure, en fait, que 550 m,
- enfin, n'ayant pu examiner les systèmes racinaires, nous ne les avons pas représentés sur les schémas ; faute de mesures précises, nous y avons figuré de façon très approximative l'épaisseur du sol sur la dalle rocheuse.

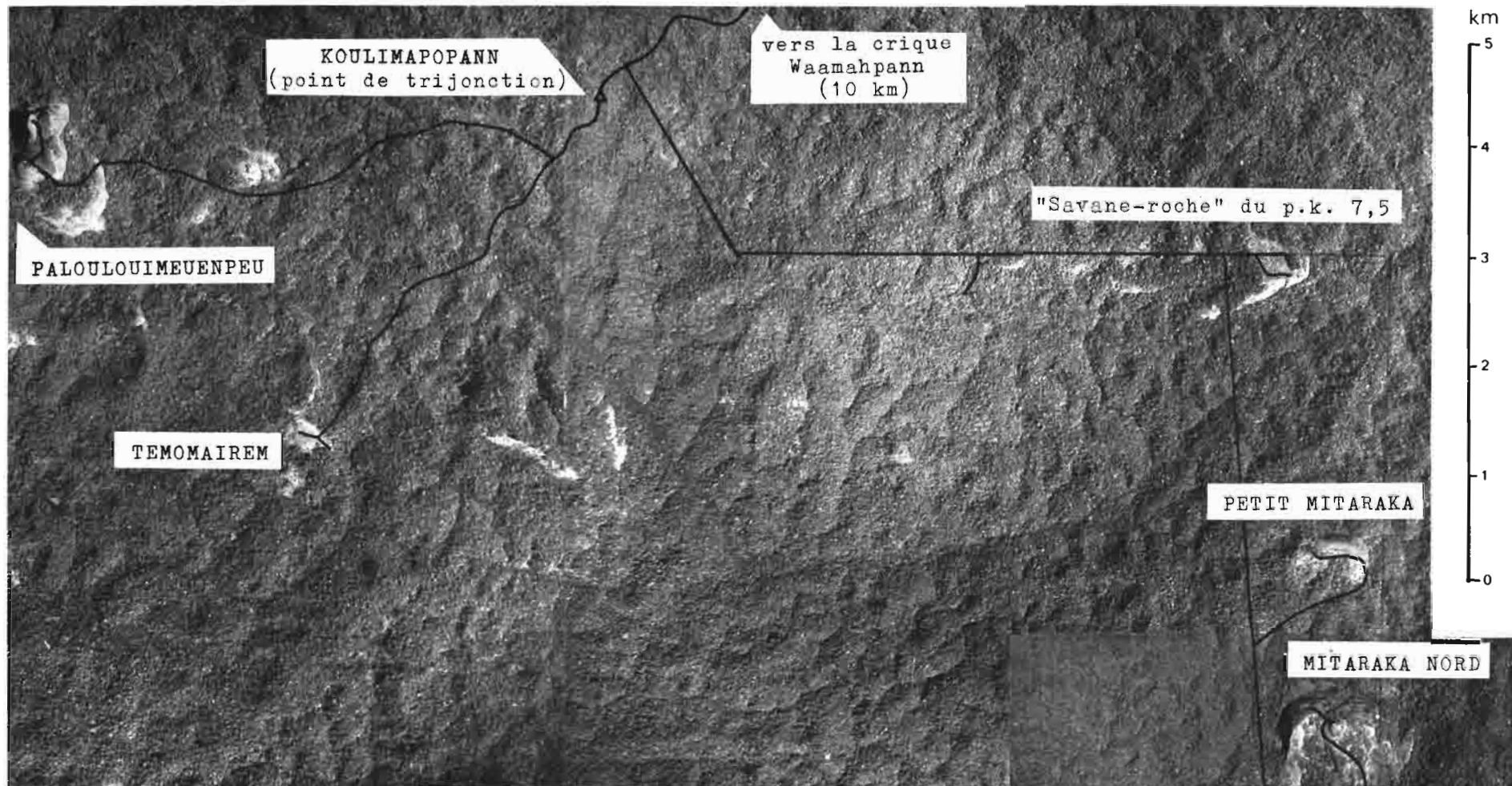


Fig.3 : Vue aérienne de la région prospectée :
A : partie occidentale
 En noir : itinéraire de la mission.



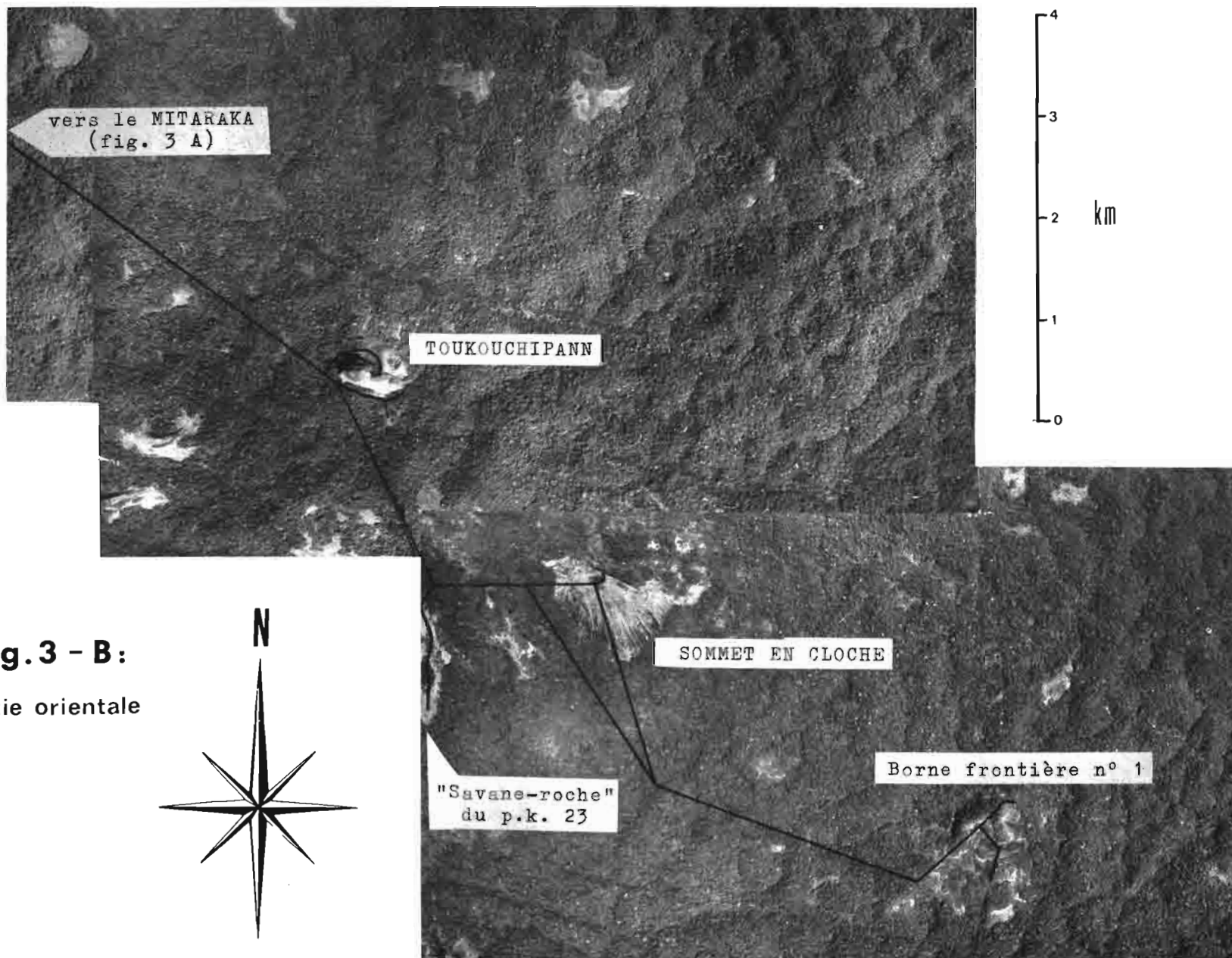


Fig.3 - B:
partie orientale

(Photos I.G.N.)

CHAPITRE I

LA FORET DENSE DANS LA REGION DES

TUMUC - HUMAC

Il est hors de question de décrire et d'analyser ici en détails cette formation très complexe, mais globalement homogène ; sa physiologie ne diffère guère, en effet, dans l'ensemble, de la forêt dense ombrophile sempervirente qui recouvre la Guyane, et dont OLDEMAN (1974) a étudié l'architecture.

Nous ne pouvons, cependant, l'ignorer complètement, car les inselbergs sont dispersés dans un contexte strictement forestier qui les isole les uns des autres, et joue un rôle dans leur peuplement végétal et dans les échanges floristiques entre eux (fig.3).

Dans la brève et très incomplète description qui suit, nous ne retiendrons donc que les éléments les plus fréquents de la flore dans la région des Tumuc-Humac, en fonction de la topographie, et ceux qui marquent le plus la physionomie de la forêt, en mettant l'accent sur les caractéristiques particulières à cette région.

1°/ LA FORET MARECAGEUSE

=====

Lorsque les vallées ne sont pas encaissées, généralement dans le cours inférieur des "criques", on observe des "bas-fonds" marécageux, alluvionnaires où les ruisseaux s'étalent et se divisent en plusieurs bras d'eau plus ou moins stagnante. C'est le domaine des "pinotières", d'aspect et de composition floristique relativement uniformes dans

toute la Guyane et déjà décrites par OLDEMAN (1969). Les palmiers pinots, Euterpe oleracea, mélangés à quelques espèces arborescentes, Lecythis sp., Symphonia globulifera, Virola surinamensis, abritent une végétation luxuriante riche en Ptéridophytes et en Monocotylédones (cf. 2ème partie de ce mémoire) : certaines Marantaceae, Ischnosiphon obliquus et Monotagma spicatum, en colonies denses ; quelques Musaceae, Heliconia spatho-circinata, et, plus rarement, Phenakospermum guianense de petits palmiers, Bactris sp., Geonoma stricta, et surtout, Geonoma baculifera ; des Rapateaceae, Rapatea paludosa, Saxofridericia aculeata, Spathantus unilateralis ; des Zingiberaceae, Costus claviger et Costus scaber ; Cyclanthus bipartitus. Nous avons remarqué, parmi les fougères, Cyathea oblonga, Dennstaedtia obtusifolia, Didymochlaena truncatula, Lomariopsis japurensis, Polybotria caudata (ces deux dernières étant des espèces grimpantes), Pteris altissima, Stigmatopteris meniscioides, Stigmatopteris rotundata. Les Dicotylédones n'y sont représentés que par un petit nombre d'espèces. Ce sont, le plus souvent, des Melastomaceae, Clidemia sp., Maieta guianensis ; des Piperaceae, Piper augustum, Piper dumosum ; plus rarement des Gesneriaceae, Napeanthus macrostoma, Nauticalalyx pictus. On y rencontre aussi, parfois, une curieuse Urticaceae rampante aux feuilles charnues, Pilea imparifolia. Sur le lit sableux de certains ruisseaux d'eau limpide et courante pousse Thurnia sphaerocephala.

2°/ LA FORET DENSE DE TERRE FERME

=====

Partout où d'importants facteurs limitants n'entrent pas en jeu, sur les pentes et les sommets des collines, dans les vallées non marécageuses, au pied des inselbergs, la forêt est généralement riche et belle.

Les essences de la voûte (1), très variées, sont le plus souvent

(1) "ensemble structural II" (OLDEMAN, 1974 a).

des Légumineuses (Caesalpinaceae, Mimosaceae, Papilionaceae) mais aussi des Apocynaceae, des Burseraceae, des Caryocaraceae, des Chrysobalanaceae, des Lauraceae, des Lecythidaceae, des Meliaceae, des Myristicaceae, des Sapotaceae, des Vochysiaceae. Les émergents (1) demeurent, en général, inidentifiables. Nous en avons rencontré deux atteignant 60 mètres de haut, ce qui est exceptionnel dans la forêt guyanaise : l'un serait une Meliaceae et l'autre, peut-être, une Légumineuse, avec des contreforts de 16 mètres de haut. Un relevé approximatif, sur la crête du Mitaraka sud, en forêt haute bien structurée, fait ressortir la prédominance numérique des pieds de Minuartia guianensis, Diplostropis purpurea, puis Luheopsis rugosa, Ocotea sp., enfin Vouacapoua americana et Virola melinonii. Les autres essences, où dominent les Légumineuses, ne sont représentées que sporadiquement.

Beaucoup d'espèces ne sont pas de bons "indicateurs" et poussent indifféremment dans n'importe quel biotope forestier, comme Bactris gastoniana, Calathea elliptica, Conohoria pubiflora, Duroia aquatica, Hirtella cauliflora, Hyospathe elegans, Inga stipularis, Maieta guianensis, Pourouma minor. Ce sont fréquemment des espèces de chablis et de stades de régénération moyens de la forêt. D'autres, au contraire, sont plus localisées, et leur répartition semble imposée par les conditions édaphiques et hydriques. Elles permettent de faire ressortir l'existence d'un gradient de sécheresse et de pauvreté édaphique croissant du bas vers le haut des collines.

a) Les "flats", vallées et bas de pentes humides :

La forêt y est généralement broussailleuse, obscure et dense dans le sous-bois, riche en lianes, et en épiphytes, à cause des rosées nocturnes dans les vallées. Il est vraisemblable que la présence d'eau à faible profondeur dans le sol est un facteur limitant l'enracinement profond des grands arbres. Carpotroche longifolia, petit arbre cauliflore à grandes feuilles, longues et dentées, est particulièrement abondant et localisé à ce faciès forestier dans la région des Tumuc-Humac. On le rencontre souvent avec Cordia nodosa qui est une espèce myrmécophile. Parmi les autres arbrisseaux pouvant former des populations

(1) "ensemble structural III" (OLDEMAN, 1974 a).

importantes dans le sous-bois, il convient de signaler Bonafousia undulata, Conohoria flavescens, Conohoria neglecta et le petit palmier Geonoma euspatha.

Les herbes les plus caractéristiques de ce biotope sont Hylaeanthe unilateralis et les Fougères Adiantum latifolium et Tectaria incisa. On peut aussi y rencontrer Calathea propinqua, Heliconia acuminata, Noisettia longifolia, Odontonema variegata, ainsi que les Ptéridophytes suivants : Asplenium abscissum, Diplazium cristatum, Diplazium expansum, Selaginella radiata, Tectaria plantaginea, Thelypteris leprieurii, Trichomanes diversifrons, Trichomanes radicans.

b) La flore saxicole des "têtes de criques" :

La plupart des ruisseaux ont leur source et leur cours supérieur situés au fond des vallées encaissées, dans des amas de rochers granitiques dont nous avons déjà dit (1974) qu'ils seraient, d'après HURULT, les témoins d'un paléoclimat plus sec. Il est fréquent d'y entendre couler l'eau sans pouvoir l'atteindre, ni même la voir. La flore saxicole, à la fois sciaphile et hygrophile, se compose, entre autres, de Begoniaceae (Begonia glabra, Begonia prieurii), de Gesneriaceae (Episcia ciliosa), mais, surtout, de Ptéridophytes (Asplenium hostmanii et Asplenium perkinsii, Hymenophyllum sp. pl., Polytaenium cajenense, Selaginella radiata, Trichomanes sp. pl.

c) Les pentes bien drainées

Situation intermédiaire entre les flats, mal drainés et les crêtes trop sèches ; c'est là que s'épanouit généralement la forêt la plus haute et la mieux structurée sur sol profond, à condition, bien entendu que la pente ne soit pas trop forte.

Dans la voûte, on remarque une Légumineuse, sans doute du genre Phitecellobium, particulièrement abondante, mais stérile à cette saison et inidentifiable, tandis que le sous-bois est caractérisé par Miconia diaphanea qui forme un remarquable ensemble structural entre un et deux

mètres, sur presque toutes les pentes. Abuta grandifolia et Guarea affinis sont disséminés, mais présents presque partout. Rudgea stipulacea Ischnosiphon gracilis, Heisteria microcalyx sont beaucoup plus localisés, bien que formant, en certains endroits, des populations importantes. Outre ces quelques espèces, les familles les mieux représentées dans le sous-bois sont les Melastomaceae, les Rubiaceae, certaines Piperaceae, quelques Erythroxylaceae et Myrtaceae. Les palmiers sont rares et dispersés : Astrocaryum munbacæ, Astrocaryum sciophilum, Geonoma leptospadix et, très localisé dans les "têtes de criques", à une altitude au moins égale ou supérieure à 500 mètres, Geonoma umbraculiformis.

Les ensembles herbacés sont moins riches et moins caractéristiques de la région que dans les bas-fonds et au bas des pentes humides. Tout au plus peut-on noter la présence de tapis localisés de Calathea sp. nov., du groupe comosa, dans les taches de lumière (cf. 2° partie du mémoire).

d) Les crêtes et sommets boisés

Tous les intermédiaires existent entre les crêtes à sol profond recouvertes d'une majestueuse futaie, par exemple, le Mitaraka sud, analogue à celle des pentes, et les crêtes plus étroites, à sol relativement peu épais, et présentant un léger caractère xérique, où la forêt est moins haute, par exemple, le Kassabatiki (fig. 2).

C'est dans ce dernier biotope que l'on peut voir en abondance Bonafousia undulata, Geonoma leptospadix (1), Henrietella caudata, Ischnosiphon gracilis, et, dans la voûte, Geissospermum sericeum et Oenocarpus bacaba. Le palmier Astrocaryum sciophilum, caractéristiques des socles cristallins, apparaît localement en sous-bois.

(1) Nous n'avons retrouvé cette espèce, en Guyane, que dans un seul autre endroit, le Chemin des Emerillons, où il présente une architecture cespiteuse (modèle de TOMLINSON ; HALLE et OLDEMAN, 1970) différente de celle des individus des Tumuc-Humac, tous monocaules (modèle de CORNER) - de GRANVILLE, 1977.-

Parmi les Rubiaceae arbustives, richement représentées, poussent Faramea lourteigiana, Faramea umbelliflora, espèce que nous n'avons jamais trouvé ailleurs, en Guyane, Psychotria platypoda, parfois Rudgea stipulacea, et, dans les endroits les plus secs, où le sous-bois est bien éclairé, quoique broussailleux, Psychotria iodotricha et Psychotria bremekampiana. Certains petits arbres comme Neoptychocarpus apodanthus peuvent être localement très abondants. On observe aussi Bactris simplicifrons, Bactris gastoniana, Eugenia pseudopsidium, Geonoma euspatha, Hyospathe elegans, Inga stipularis, Miconia chrysophylla, Piper bartlingianum, Swartzia cf. arborescens.

Parmi les herbes, on trouve, entre autres, Pharus virescens, Psychotria ulviformis, Psychotria variegata, et, surtout, des fougères; Adiantum cajenense, Adiantum leprieurii, et, parfois, Adiantum petiolatum, Ctenitis protensa var. funesta, Diplazium celtidifolium, Metaxya rostrata, Trichomanes pinnatum.

Des rochers isolés, souvent volumineux, plus ou moins érodés en crêtes verticales séparées par des cannelures (formes d'altération pseudokarstiques ; BLANCANEUX et POUYLLAU 1977), ou arrondis et formant des surplombs, jonchent le sous-bois de certains sommets. Leur flore, plus pauvre que celle des rochers des "criques" en raison du milieu plus sec, recèle des Begonia, certains Peperomia et quelques fougères, Asplenium feei, Asplenium salicifolium. Lorsque ces rochers sont très gros, ils forment une trouée dans la voûte et possèdent une flore héliophile voisine de celle de la lisière des inselbergs, en particulier Maranta divaricata.

CHAPITRE II

LES INSELBERGS DES TUMUC-HUMAC :

ORIGINE, EVOLUTION ET CONDITIONS ACTUELLES DU MILIEU

1°/ DEFINITION ET ORIGINE DES INSELBERGS

Parmi les nombreuses recherches spécifiques qui ont été effectuées sur l'origine, la géologie et la géomorphologie des inselbergs, très comparables dans l'ensemble des pays tropicaux, on ne peut passer sous silence celles de FREISE (1936), ROUGERIE (1955), BIROT (1958), TRICART (1965) et surtout HURAUULT (1963, 1967, 1973) qui est le seul, parmi ces auteurs, à posséder une grande expérience de la Guyane.

a) Définitions

HURAUULT (1967) donne les définitions suivantes : on appelle "inselberg" (en général) tout relief isolé dans une zone soumise à un processus d'aplanissement" et "inselbergs rocheux nus, les reliefs isolés, souvent en forme de dôme, plus rarement de barres ou de crêtes, présentant des dalles rocheuses continues. Ce phénomène se rencontre presque exclusivement dans les granites, gneiss et migmatites".

Les reliefs dont nous avons étudié la végétation, dans les Tumuc-Humac, sont donc, suivant cette terminologie, des "inselbergs rocheux nus", bien que partiellement recouverts de forêt. Tous les affleurements qui ont été étudiés par AUBERT DE LA RÜE (1953) dans cette région sont constitués de granite monzonitique, appelés localement "granites caraïbes" sur la carte géologique (CHOUBERT, 1957). Ils font partie du socle guyanais d'âge précambrien.

b) Genèse

Les inselbergs rocheux ne sont pas, selon HURAUULT (1967) des formes structurales exhumées résultant de diaclases courbes suggérant un emboîtement en "pelures d'oignon" ou encore de noyaux plus résistants, préexistant dans la roche. Ils représenteraient des formes d'érosion pure résultant de l'entraînement des altérites (1) au cours de l'érosion régressive du relief, plus particulièrement là où le granite présente une direction dominante de diaclases. L'entraînement des altérites se produit sous l'effet d'averses torrentielles lors de périodes climatiques sèches, aux saisons plus contrastées, pendant lesquelles le couvert forestier, disparu, n'offre plus aucune protection contre l'érosion pluviale. Les inselbergs rocheux apparaissent ainsi comme les témoins de phases climatiques sèches anciennes impossibles à dater mais qui ont pu se renouveler à plusieurs époques géologiques. Ce processus de dégagement des inselbergs est confirmé par JOURNAUX (1975).

c) Evolution sous les climats à forte pluviosité annuelle

(plus de 2 000 m)

"Le relief rocheux tend à être recolonisé par la forêt quand la phase climatique sèche prend fin, ... la roche est de nouveau affectée par l'altération ; ces reliefs s'abaissent progressivement et se fondent dans le paysage à coupoles" (HURAUULT, 1973).

Sur les pentes les plus fortes, cependant, une telle évolution n'est pas possible car l'érosion, par un violent écoulement en nappes pendant les pluies, l'emporte sur la tendance à la reconstitution d'un tapis végétal. HURAUULT insiste sur l'importance d'un drainage divergent à partir du sommet aboutissant à la régularisation du profil, au polissage de la roche et parfois à la formation de cannelures suivant la ligne de plus grande pente. Ces inselbergs ont souvent une forme de pain de sucre et de dômes paraboliques réguliers. Il faut ajouter à l'effet du ruissellement celui du fractionnement de la roche selon les principaux plans de fracture. Les différentes formes d'altération

(1) Altérites : roches altérées à structure conservée.

des inselbergs, aboutissant à la formation de cannelures verticales, de crevasses, vasques et "baignoires", ont été étudiées par BLANCANEAUX & POUYLLAU (1977) sur les granites précambriens du territoire fédéral de l'Amazonie, au Venezuela. Ces formes d'altération de roches peu solubles, dites pseudokarstiques en raison de leur analogie avec celles des roches karstiques, très solubles, sont d'origines diverses : physique (corrosion et désintégration thermoclastique), chimique (décomposition des minéraux, dissolution), physico-chimique (exfoliation), biologique et biochimique (action des plantes en particulier). Nous reviendrons à plusieurs reprises sur l'existence, à la surface des dalles rocheuses, d'écaillés de desquamation ou d'exfoliation du granite, de quelques mm à quelques dizaines de cm d'épaisseur. Cet écaillage serait dû, selon BLANCANEAUX & POUYLLAU, à l'augmentation du volume des minéraux secondaires par hydratation. Il est probable aussi que les variations thermiques quotidiennes, à la surface de la roche, jouent un rôle dans ce phénomène, comme le suppose BIROT (1959).

Quant à la recolonisation par la forêt, elle s'effectuerait, selon HURAUULT (1967), à partir du sommet où "... la faible vitesse de circulation des eaux favorise le maintien ou la reconstitution d'un bouquet d'arbres". En Guyane, ... "de nombreuses plaques rocheuses dénudées apparaissent aux flancs des reliefs constitués dans le sud-ouest du pays par les granites caraïbes. Mais il semble s'agir d'un équilibre anciennement établi. Ici également, la tendance actuelle semble être la recolonisation par la forêt des versants rocheux dénudés". Nous estimons également, d'après nos observations, que, si l'équilibre érosion-reforestation est atteint sur la plupart des fortes pentes sans doute restées dénudées depuis la genèse des inselbergs, il n'en est pas de même des "savanes-roches" à pente faible où la forêt semble progressivement gagner du terrain. Cette hypothèse sera discutée ultérieurement (Cf. Chapitre IV, § 2 b et Conclusion).

2°/ PRINCIPAUX FACTEURS ECOLOGIQUES

L'absence totale de données concernant les sols et les climats, dans cette région, ne nous permet guère de développer ce paragraphe à la mesure de son importance. Il n'existe aucune station météorologique, même rudimentaire, dans un rayon de 150 km autour des Tumuc-Humac et nous n'avons pas les moyens de transporter des échantillons de sols, lourds, sur l'itinéraire pédestre.

Le climat général de la région, estimé d'après les informations météorologiques des stations de Guyane et des pays limitrophes, semble être caractérisé par une pluviosité annuelle de l'ordre de 2 000 mm au moins. C'est un climat équatorial, chaud et humide, à saison sèche centrée sur les mois de septembre et octobre. Pour la Guyane, en général, la température moyenne annuelle, calculée à partir des différentes stations dont l'altitude est comprise entre 0 et 200 m, est de 26° C.

Nous pensons que les brèves mesures que nous avons pu effectuer à l'aide d'un thermomètre-hygromètre enregistreur bien que grossières et très fragmentaires, peuvent fournir des indications ponctuelles utiles sur les microclimats qui règnent, en saison sèche, dans certaines "savanes-roches".

a) Quelques données concerant le sol et les microclimats

Le facteur écologique le plus déterminant est la minceur ou l'absence de sol sur les pentes les plus fortes (Fig. 23 A). Les débris organiques ne peuvent s'accumuler que dans les rares anfractuosités du rocher, les fissures et les petites cuvettes. L'analyse des sols n'a pas été faite mais il est probable qu'ils sont très acides : BLANCANEUX & POUYLLAUX (1977) font remarquer, à propos des inselbergs du sud du Vénézuéla dont nous avons parlé au paragraphe précédent, que "la surface de toutes les formations granitiques apparaît noircie car recouverte de lichen et de diverses formes de vie qui, certainement, libèrent des acides organiques, cause principale du pH très bas des eaux observé dans la région (pH 4,1)".

L'altération superficielle du granite en écaillés (Fig. 18 C) favorise, dans une certaine mesure, la fixation des débris qui sont aussitôt colonisés par des espèces herbacées ou ligneuses de petite taille (Fig. 22 B). Il est évident que des sols aussi peu profonds n'offrent guère de réserve hydriques, celle-ci étant presque immédiatement épuisée pendant les périodes de beau temps. Durant les pluies, par contre, l'eau ruisselle abondamment et violemment sur les pentes rocheuses, entraînant les débris mal fixés. Il en résulte une végétation basse et discontinue, bien adaptée à cette sécheresse et à cette pauvreté édaphiques, mais qui, dans la plupart des cas, est incapable de protéger le substrat d'un ensoleillement intense. Ceci, lié à la couleur généralement noire de la roche, provoque un échauffement élevé de cette dernière, rendant le milieu encore plus hostile à la vie : en Guyane, cette pellicule noire ne paraît pas due à la présence de lichens comme le suggèrent BLANCANEAUX & POUYLLAU mais proviendrait, selon HURAUULT (1963), d'une exsudation ferromagnésienne qui semble se renouveler rapidement car elle, n'existe pas sous le couvert végétal, ni dans les Tumuc-Humac (Fig. 23 A), ni en Côte d'Ivoire forestière (BONARDI, 1966). Elle n'existe pas non plus à l'ombre : sous les écaillés d'altération jonchant les pentes dénudées, la roche est gris clair. La température du granite, noir, au soleil, atteint 60 ° sur les inselbergs ivoiriens, selon BONARDI, elle dépasse 80° sur ceux du Vénézuéla méridional, d'après BLANCANEAUX & POUYLLAU.

Corrélativement l'hygrométrie varie beaucoup dans la journée. Les mesures que nous avons effectuées pendant une quinzaine de jours sur le Mitaraka Sud, montrent qu'en saison sèche, sur le rocher (altitude 720 mètres, Fig. 4), l'hygrométrie relative peut descendre jusqu'à 40 % par temps clair et ensoleillé. Les minimums sont alors observés aux environs de 14 heures. Elle remonte progressivement au cours de l'après-midi et de la soirée et n'atteint généralement son maximum que tard dans la nuit, vers 2 ou 3 heures du matin, parfois même à l'aube seulement (rosées). A ce moment, elle est équivalente à celle du sous-bois de la forêt dense (98 % environ). Dès huit heures du matin, elle accuse à nouveau une baisse brutale, à condition, bien entendu, que le temps reste ensoleillé. En lisière de "savane-roche" et dans le sous-bois de la forêt basse de transition ou sommitale,

Figure 4 : "Savane-roche" du sommet du Mitaraka Sud (alt.: 720 m).

Température (en haut) et hygrométrie (en bas), en saison sèche, par beau temps, sous abri sommaire.

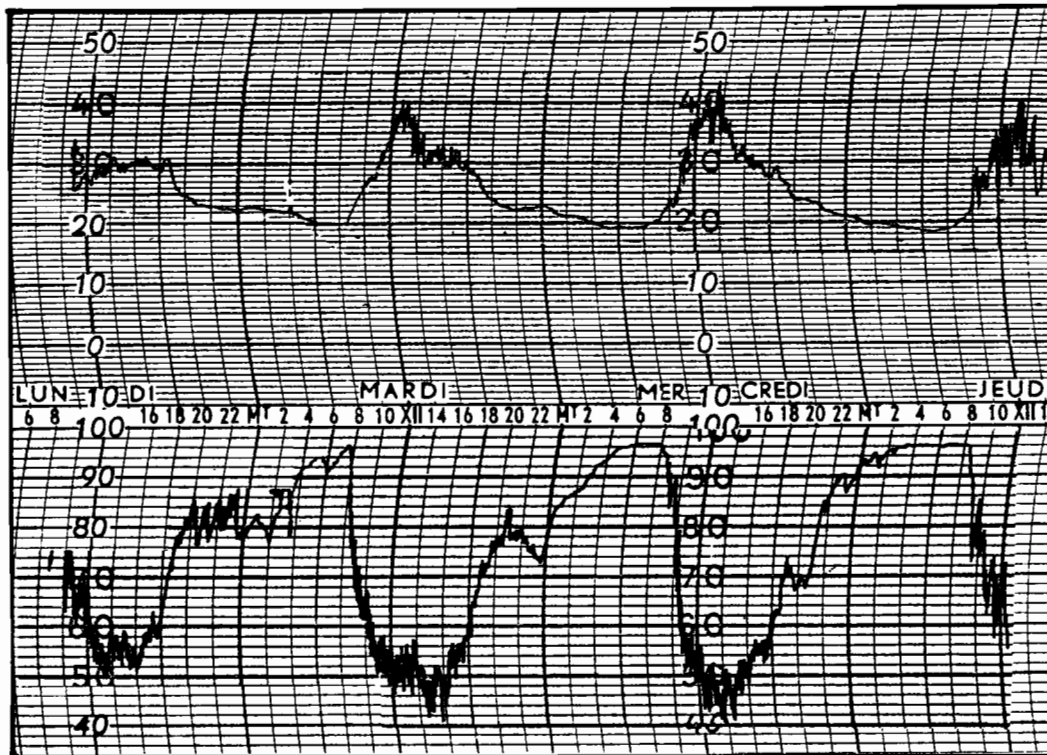
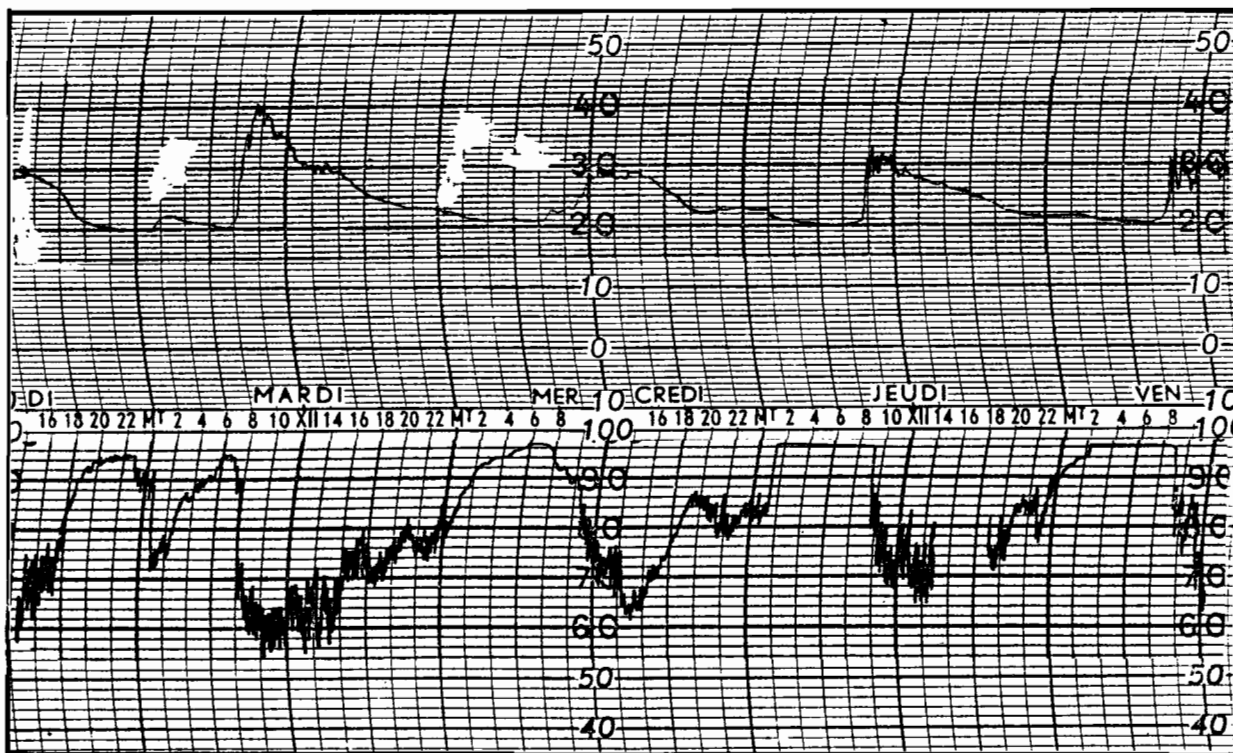


Figure 5 : Lisière inférieure de la "savane-roche du Mitaraka Sud (alt.: 670 m).

Température (en haut) et hygrométrie (en bas), en saison sèche, par beau temps, sous abri sommaire.



Dans les deux cas, on remarque l'aspect en zig-zag des courbes, pendant la journée, dû au passage des nuages devant le soleil.

Figure 6 : Sous-bois de la forêt basse sommitale du Mitaraka Sud (alt.: 740 m).

Température (en haut) et hygrométrie (en bas), en saison sèche, sous abri sommaire.

On note la régularité des courbes dans la journée du Vendredi, en raison de pluies continues. Après le retour du beau temps, Samedi, en milieu de journée, on remarque la forme en zig-zag des courbes due au passage de nuages devant le soleil.

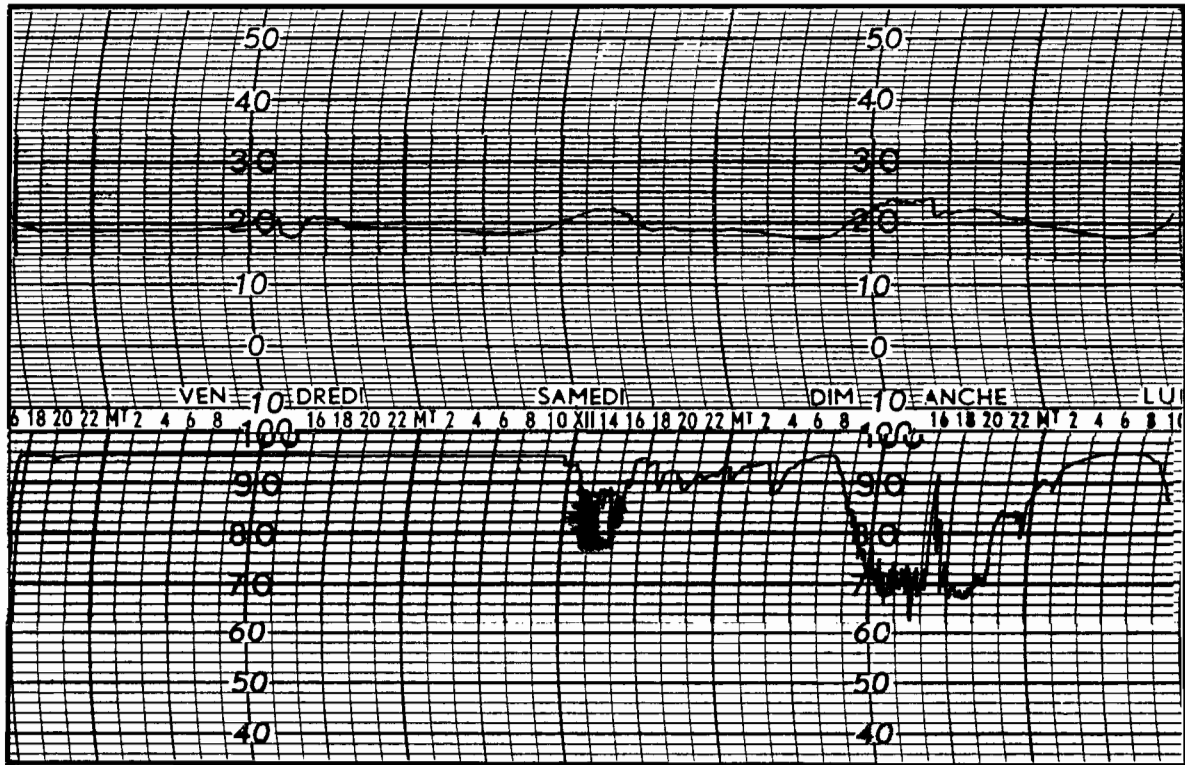
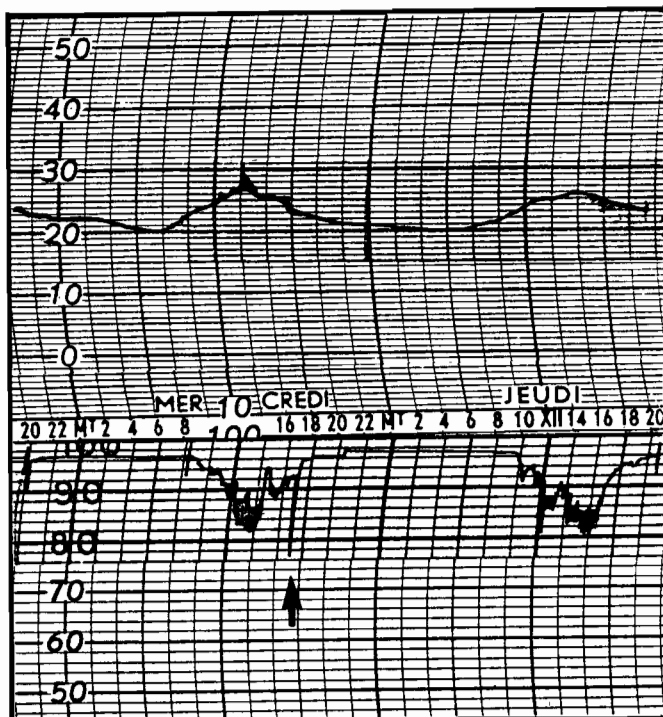


Figure 7 : Sous-bois de la forêt dense, au pied du Mitaraka (alt.: 390 m).



Température (en haut) et hygrométrie (en bas), en saison sèche, sous abri sommaire.

La baisse brutale et très passagère de l'hygrométrie observée Mercredi à 17 h (flèche) correspond à un violent coup de vent rabattant dans le sous-bois l'air sec de la voûte, avant l'éclatement d'un orage.

La forme en zig-zag de la courbe de l'hygrométrie est due à la fois aux ombres des nuages et des arbres de la voûte.

les variations journalières de l'hygrométrie sont semblables à celles observées en lieu découvert, sur le rocher, mais d'amplitude moindre : les maxima restent voisins de 98 % mais les minima ne descendent guère au-dessous de 60 % (lisière inférieure, altitude 670 m, Fig. 5) ou 70 % (forêt basse du sommet, altitude : 740 m, Fig. 6). A titre comparatif, dans le sous-bois de la forêt dense, au pied du Mitaraka (altitude : 390 m) l'hygrométrie varie quotidiennement entre 80 et 98 % (Fig. 7).

Par temps couvert et pluvieux, par contre, même en saison sèche, les variations journalières de l'hygrométrie sont négligeables : nous avons observé une persistance de l'hygrométrie maximum pendant près de deux jours de suite au sommet du Mitaraka. Nous supposons qu'en saison des pluies, il doit presque toujours en être ainsi et il est vraisemblable que les sommets de ces inselbergs sont souvent enveloppés de nuages bas à cette période, comme en témoigne l'abondance des épiphytes et des épiphyllés dans le sous-bois des forêts sommitales.

La température de l'air, en lieu découvert mais sous abri (alt. : 720 m) par beau temps, est d'environ 18° en fin de nuit ; elle monte dès huit heures pour atteindre un maximum de 30° à 32° entre 12 et 18 heures et descend ensuite progressivement jusqu'à l'aube. En sous-bois de la forêt basse, au sommet du Mitaraka (alt. : 740 m), elle ne dépasse guère 24°. Ces informations sont beaucoup trop ponctuelles dans le temps et dans l'espace pour qu'on puisse les comparer aux températures de la plaine dont les moyennes ne doivent différer que de 1° ou 2° au plus.

L'altitude, en comparaison des facteurs précédents, paraît jouer un rôle minime. Son influence sur la température de l'air n'est sensible qu'au dessus de 500 m environ.

Enfin, le vent semble jouer un rôle sur la structure et la densité de la végétation selon l'exposition des pentes : les pentes orientées vers l'Est et le Nord-Est sont exposées à l'alizé qui souffle faiblement mais presque constamment tandis que celles situées vers l'Ouest et le Sud-Ouest sont sous le vent.

b) Le facteur anthropique

Actuellement, la région des Tumuc-Humac est vide d'hommes à l'exception d'un ou plusieurs petits groupes nomades de quelques individus vivant à l'âge de la pierre, de chasse et de cueillette. Ces indiens, sans doute apparentés à la tribu des Trio du haut Tapanahony, au Surinam (groupe linguistique Caraïbe) ont été signalés le long de la ligne de partage des eaux (GRENAND, comm. pers.) et même contactés par COGNAT dans la région de la crique Waamahpann. Nous avons recueillis des indices sûrs de leur passage relativement récent aux alentours du Paloulouimeuènpou et du Petit Mitaraka (Fig. 3 A) : empreinte d'un pied à proximité de notre bivouac, vagues tracés dans le sous-bois, dont les branches ont été brisées à la main et non coupées. Les rejets ont été eux même cassés lors de passages ultérieurs, témoignant de l'utilisation épisodique des mêmes "sentiers". Ces hommes, dont le nombre ne doit pas dépasser quelques dizaines, ne connaissent pas l'agriculture ni la navigation. Ils se déplacent sur de longues distances, à l'ombre des sylves, et leur influence sur la forêt est négligeable. Elle est nulle sur les inselbergs, toujours redoutés et entourés de légendes par les indiens, en général. Nous n'avons, par ailleurs, trouvé aucune trace de feu.

Il semble que, par contre, dans le passé, l'influence humaine ne fut pas toujours négligeable. HURAUULT (1972), publie d'intéressantes cartes de l'évolution du peuplement indien de la Guyane française. On y remarque que les Wayana auraient, à plusieurs reprises, transité par cette région à partir du haut Paru pour rejoindre le bas Oyapock jusque vers 1750, l'Alitani ensuite. Au 18^e et au 19^e siècle, ils auraient eu une ou plusieurs implantations dans la région des Tumuc-Humac, comme en témoignent, sans doute, les polissoirs que nous avons vus à proximité du Toukouchipannet les assemblages de pierres sur l'inselberg de la borne frontière n° 1 (Cf. Chapitre III, § 9 a). Il ne reste plus aucune trace, sur la végétation, des abattis de ces indiens mais, d'après HURAUULT, FRESNAY & RAOUX (1963), "...on trouve encore, dans la région du Mitaraka, des plantes cultivées retournées à l'état sauvage (manioc, ignames)". Nous avons également remarqué, au cours de notre mission, quelques pieds de cacao.

CHAPITRE III

DESCRIPTION DES INSELBERGS PROSPECTES, DE LEUR

FLORE ET DE LEUR VEGETATION

Les principaux inselbergs décrits sont au nombre de dix, assez variés dans leur aspect et leurs dimensions. L'ordre qui a présidé à leur étude est l'ordre géographique selon lequel nous les avons visités, au fur et à mesure de notre progression en forêt (fig. 2 et 3).

1°/ LE TEMOMAÏREM (altitude : 454 m)

C'est une double "savane-roche" peu spectaculaire, témoin d'un inselberg presque entièrement reconquis par la forêt (selon l'hypothèse de HURAUULT), constitué de deux principaux affleurements rocheux en pente très douce, sur le flanc d'une colline. Le plus important, le seul que nous ayons visité, mesure environ 500 x 300 m. Dans sa partie orientale, la plus basse, qui atteint le sentier indien, est implantée une petite borne en ciment, vraisemblablement coulée par le Capitaine RICHARD en 1935. Dans ce secteur, nous avons distingué quatre principaux faciès de végétation, depuis la "savane" jusqu'à la forêt dense (fig. 8 et 9).

a) La "savane-roche" (fig. 10) proprement dite est une étendue herbeuse discontinue, laissant apparaître de nombreuses plages de roche dénudée, parsemées d'écaillés de granit altéré. Les plaques de végétation herbacée sont essentiellement formées par Ischaemum guianense, espèce très abondante et plus ou moins mêlée aux "rosettes" épineuses

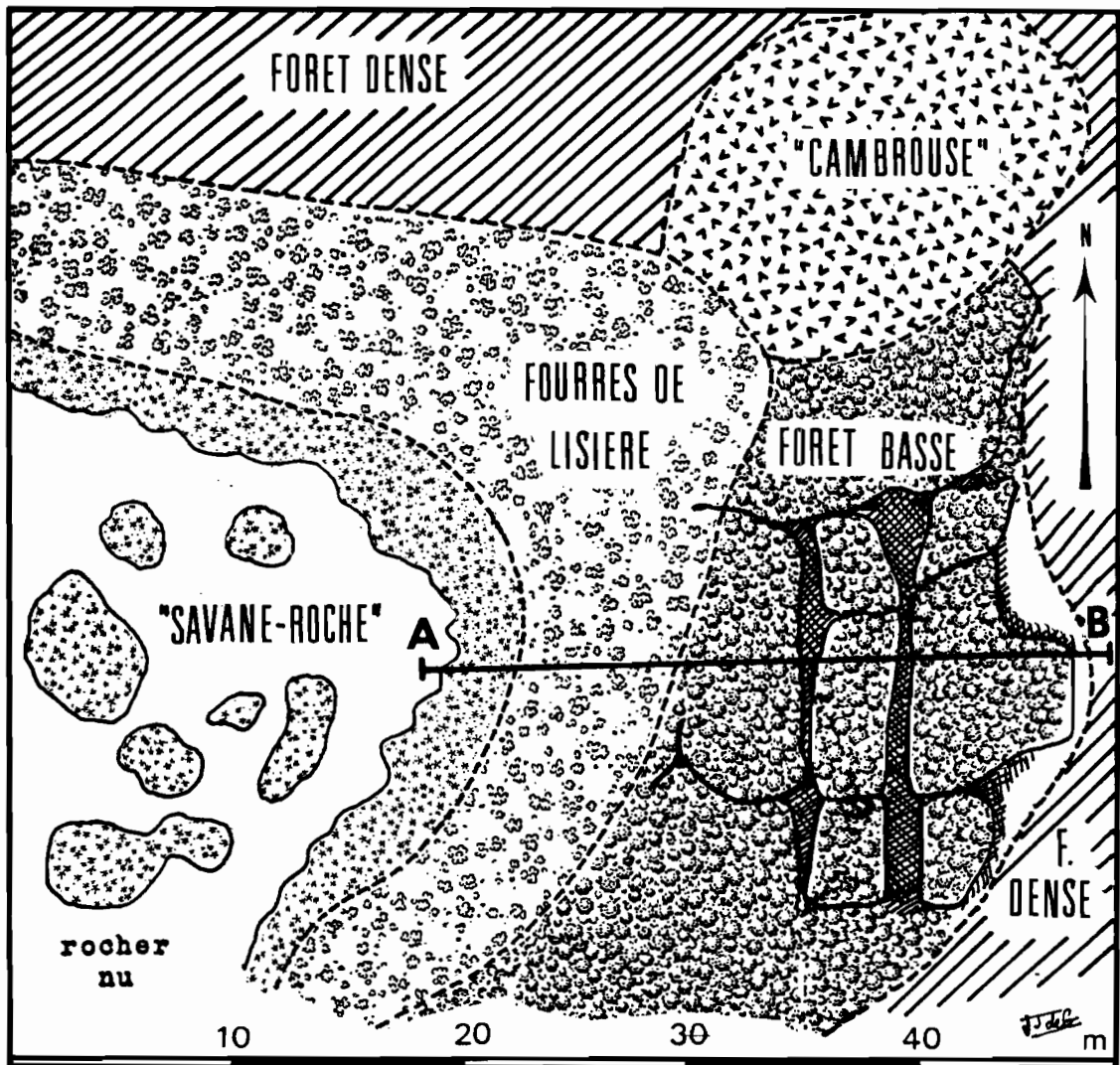


Figure 8 : Détail de la région orientale du Témomaïrem.
Plan des différentes formations végétales.



Crevasse.

A - B : Coupe schématique de la végétation
(voir figure 9).

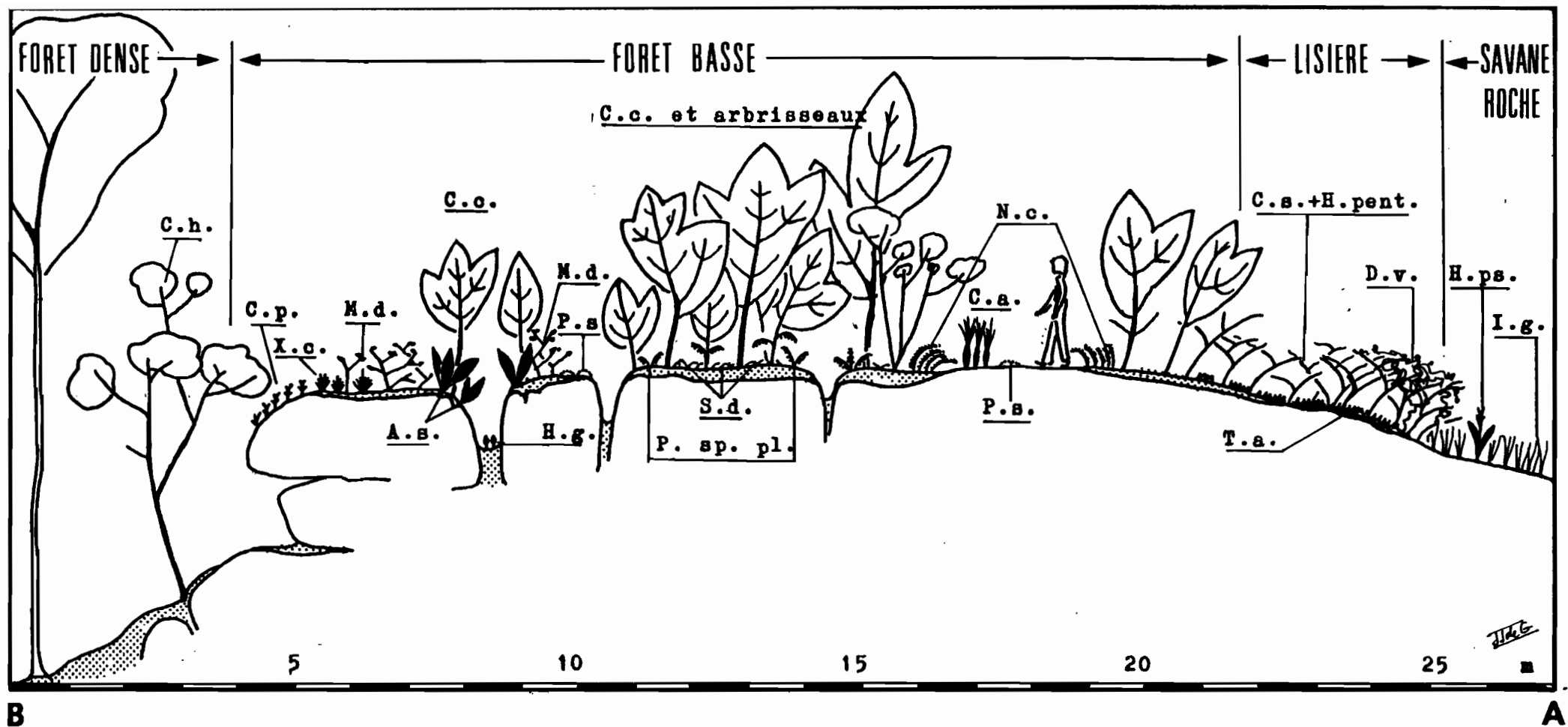


Figure 9 : Détail de la région orientale du Témomaïrem.
Coupe A - B, très schématisée.

A.s.: Anthurium solitarium (Araceae)
 C.a.: Cyrtopodium andersonii (Orchidaceae)
 C.c.: Clusia cf. colorans (Clusiaceae)
 C.h.: Coutarea hexandra (Rubiaceae)
 C.p.: Chrysothemis pulchella (Gesneriaceae)
 C.s.: Cassia stenocarpa (Caesalpinaceae)
 D.v.: Dioclea virgata (Papilionaceae)
 H.g.: Helosis guianensis (Balanophoraceae)
 I.g.: Ischaemum guianense (Gramineae)

H.pent.: Helicteres pentandra (Sterculiaceae)
 H.ps.: Heliconia psittacorum (Musaceae)
 M.d.: Maranta divaricata (Marantaceae)
 N.c.: Nephrolepis cordifolia (Oleandraceae) } P. pectinatum
 P.sp.pl.: Polypodium sp.pl. (Polypodiaceae) } P. plumula
 P.s.: Portulaca sedifolia (Portulacaceae) } P. triseriale
 S.d.: Selaginella densifolia (Selaginellaceae)
 X.c.: Xiphidium coeruleum (Haemodoraceae)
 T.a.: Teliostachya alopecuroidea (Acanthaceae)

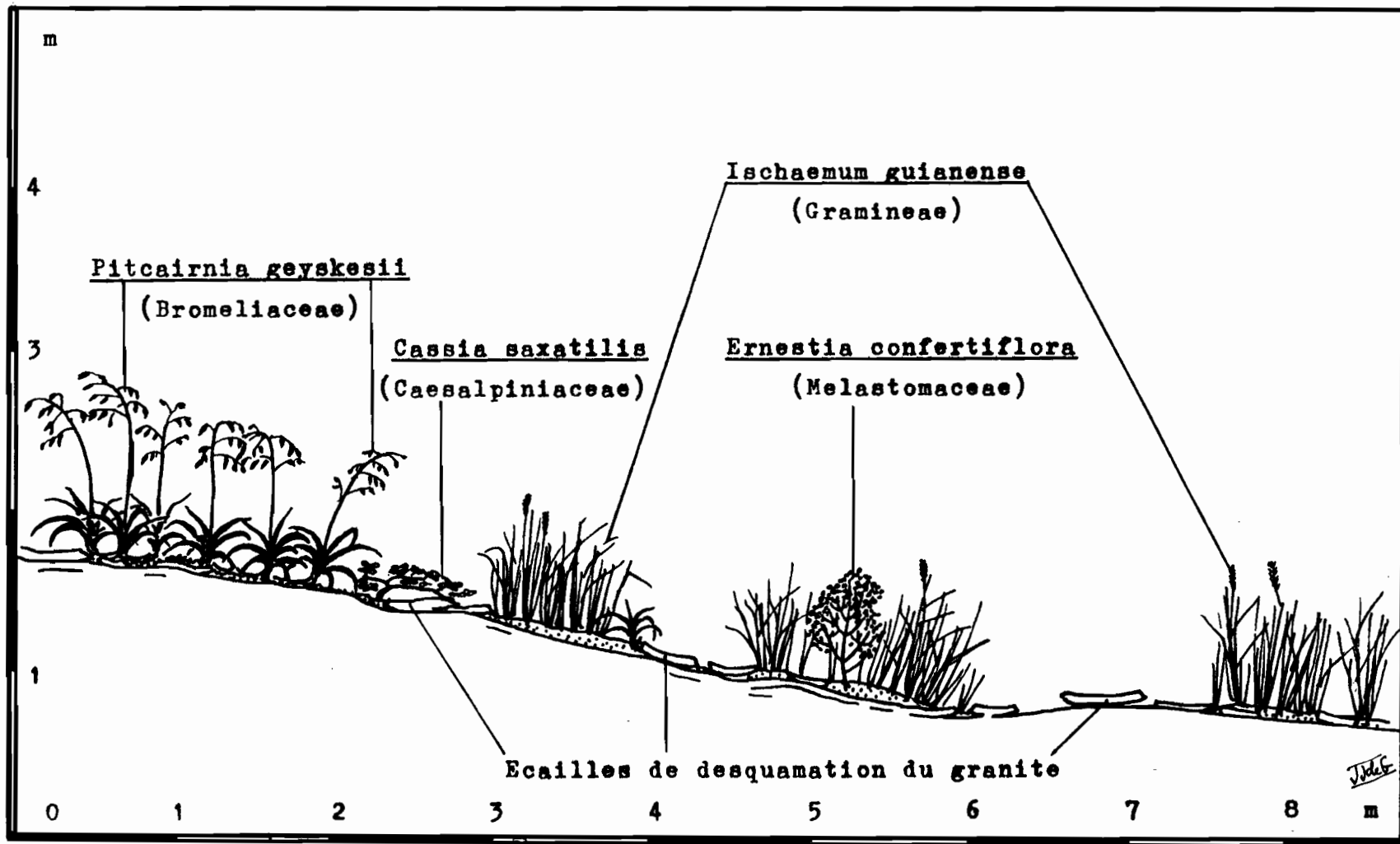


Figure 10 : Aspect très schématique de la végétation de la "savane-roche", dans la région orientale du Témomaïrem.

de Pitcairnia geyskesii, cette dernière étant surtout fréquente dans les endroits les plus secs, et notamment en haut de pente. On rencontre également Cassia saxatilis, subrampant et aux fleurs jaune vif, de petites touffes d'Ernestia confertiflora, d'Ernestia cf. blackii et de Stylosanthes hispida, ainsi que Rhynchospora barbata, plus rarement Hyptis sp. Les zones de suintement sont caractérisées par Paepalanthus cf. lamarckii, Riencourtia glomerata et Utricularia hispida. On remarque, dans la "savane", de très rares arbres isolés, en particulier Cochlospermum orinocensis, couvert, en cette saison, de grandes fleurs jaunes.

b) La lisière (fig. 9) est marquée par une zone de quelques mètres de largeur, occupée par des broussailles denses de 2 à 4 mètres de haut, floristiquement dominées par Helicteres pentandra, aux fruits hélicoïdes, et Cassia stenocarpa. Sous ces arbustes dont les branches sont, par endroits, recouvertes d'une liane aux fleurs violettes, Dioclea virgata et d'Ipomoea sp., pousse un tapis dense de Teliostachya alopecuroidea.

Dans la zone de contact avec la "savane", Ischaemum guianense devient plus robuste et dense. On y voit de temps en temps s'épanouir la hampe aux spathes orangées d'Heliconia psittacorum, espèce très commune dans les zones marécageuses des savanes côtières, et dont la présence, ici, n'est pas sans surprendre.

c) Une mosaïque de forêt basse et broussailleuse avec de petites clairières (fig. 9), sur des dalles et de gros blocs de granit, séparés par des crevasses, s'achève en surplomb brutal sur la forêt dense. Les arbrisseaux sont surtout des Clusia cf. colorans ne dépassant pas quatre mètres de haut, abritant, en sous-bois clair, des tapis de Selaginella densifolia, mêlées à des fougères, Polypodium pectinatum, Polypodium plumula et Polypodium triseriale, la première, plus ou moins épiphyte à la base des troncs. On observe, sur les rochers émergents, Egonia prierii et, parmi les épiphytes du sous-bois, Scaphoglottis cuneata. Les petites clairières sur dalle rocheuse sèche, sont occupées par des "coussinets" denses de Portulaca sedifolia et bordées, à la lisière, de proportions importantes de Nephrolepis cordifolia aux

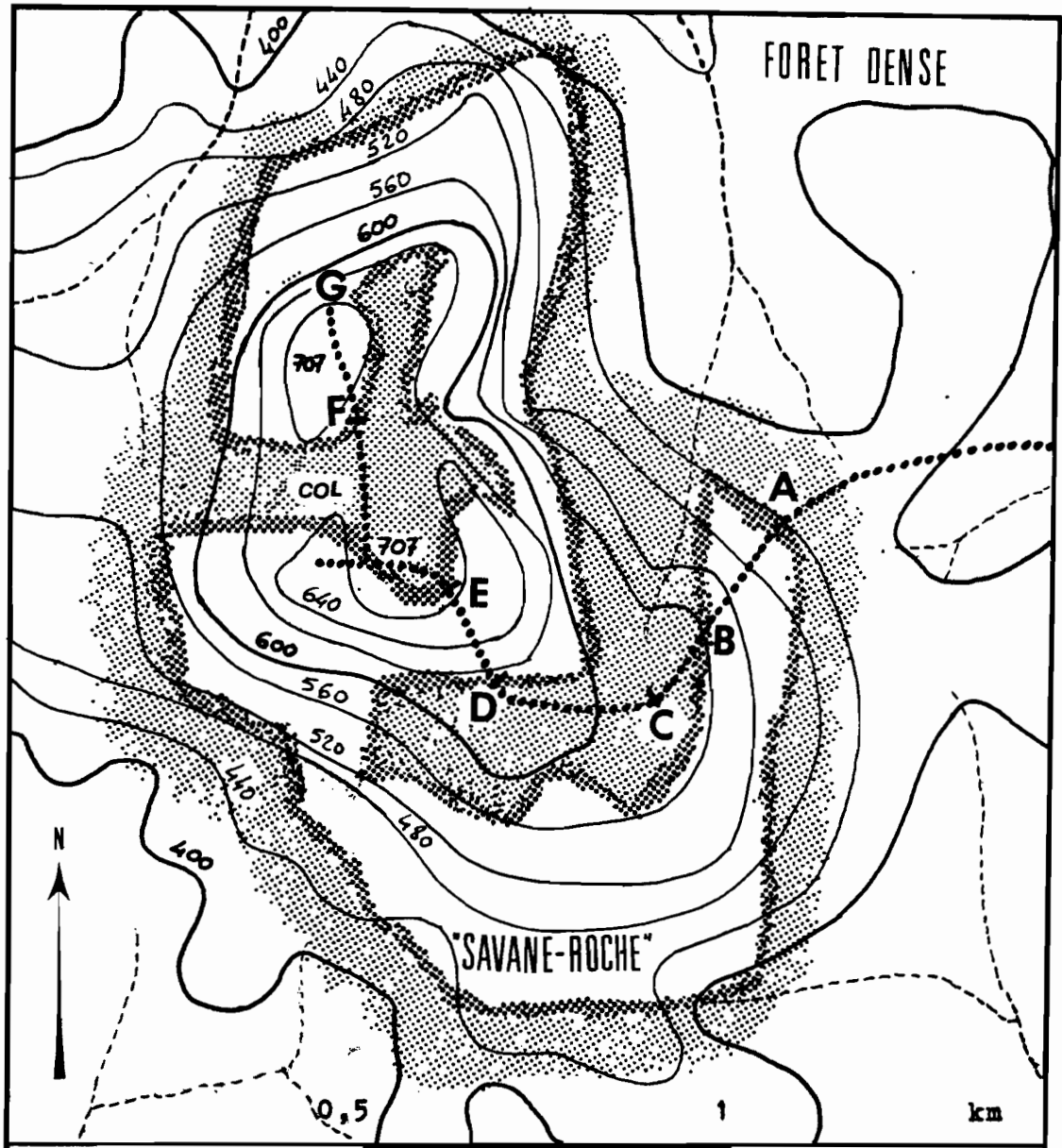


Figure 11 : Le Paloulouimeuèpeu, plan schématique de l'inselberg et de l'itinéraire d'accès au sommet (en trait pointillé gras). Les lettres marquent les limites des différentes formations végétales traversées (voir profil schématique figure 12).
 Les nombres indiquent les altitudes, en m.
 En tireté : les ruisseaux

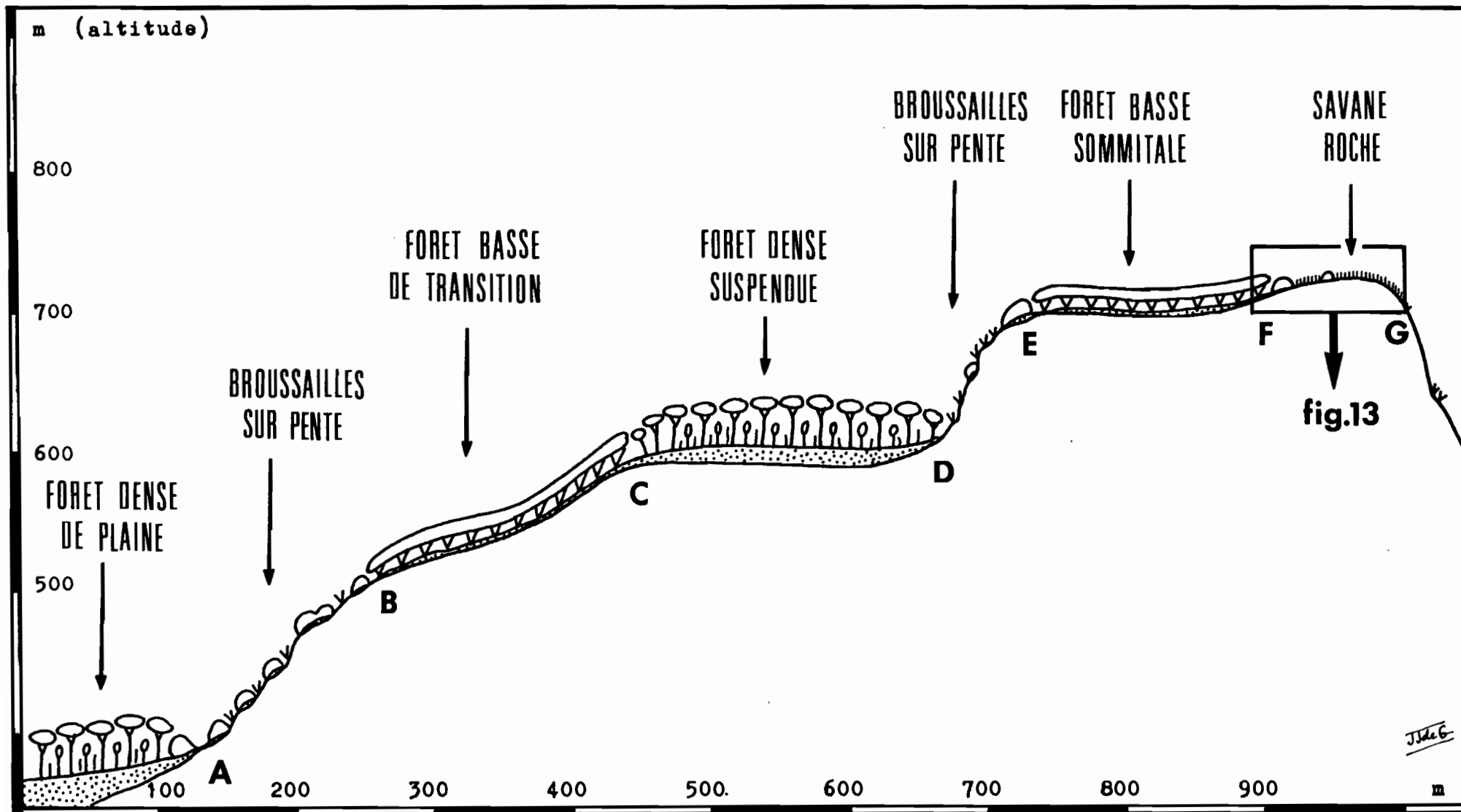


Figure 12 : Le Palouloumeuèpeu; schéma de répartition des principales formations végétales, le long de l'itinéraire d'accès au sommet (cf. plan, fig. 11).

frondes qui se roulent sur elle-mêmes, au grand soleil. Sur les gros blocs de granit qui surplombent la forêt dense, les Clusia, peu serrés, laissent abondamment pénétrer la lumière, favorisant une végétation basse, de lisière, où l'on remarque surtout les grandes feuilles dressées, jaunies et coriaces d'Anthurium solitarium, ainsi que Maranta divaricata, également très commune. En bordure de dalles, et dans les endroits plus humides mais ensoleillés, la végétation herbacée est caractérisée par la présence ^{de} Chrysothemis pulchella, aux belles inflorescences oranges, Ichthyothere sp. nov. et Xiphidium coeruleum. Enfin, dans le fond des crevasses, humide et rempli d'humus, pousse Helosis guianensis (1), parasite ordinairement inféodé au sous-bois de la forêt.

d) "Cambrouse"

On observe enfin une formation, dense et monospécifique, atteignant trois mètres de haut environ, constituée de "calumets" ou Lasia-cis ligulata, grande herbe ramifiée. Ces formations portent, en Guyane, le nom de "cambrouses".

2°/ LE PALOULOUMEUENPEU (altitude : 707 m)

=====

Au deuxième rang après le Mitaraka, par son altitude et son importance parmi les inselbergs des "Tumuc-Humac", le Paloulouimeuënpeu se trouve sur la frontière Brésil-Suriname, à cinq kilomètres environ à l'ouest de l'extrême sud-ouest de la Guyane. C'est un massif qui s'est révélé d'une ascension difficile, en raison de ses pentes abruptes plongeant en falaises dans la forêt. Les photographies aériennes (fig. 3 A) témoignent d'une recolonisation probable de cet inselberg par la végétation : présence d'une vaste forêt "suspendue" (2), installée sur un palier du versant sud-est où l'érosion pluviale est moindre, et d'une importante forêt sommitale.

(1) hôte non repéré

(2) terme utilisé par HURULT (1967).

De la base au sommet, le long de l'itinéraire d'accès, la végétation présente les aspects suivants :

a) Broussailles (altitude : 400 à 500 m environ ; fig. 11 et 12

A - B) :

La lisière de la forêt dense est marquée par la présence de Maranta divaricata et d'Anthurium solitarium, au bas d'une pente irrégulière, mais forte, où se succèdent paliers et petites falaises granitiques. La végétation y est basse, discontinue, xérophile et suit les irrégularités du terrain : les arbustes les plus abondants, atteignant 2 à 3 mètres de haut, sont Clusia nemorosa, Hibiscus spathulatus, et, plus rarement, Helicteres pentandra. Parmi les herbes, apparaît Chelonanthus uliginosus, var. grandiflorus, aux magnifiques corolles en clochettes bleues. Sipanea staheli et surtout Sipanea pratensis sont très fréquentes. En raison de la position de cette zone au pied du massif et en contrebas de forêts, les suintements ne sont pas rares et caractérisés par la présence de Sphagnum palustre, Paepalanthus cf. lamarckii et Utricularia hispida. Vers le haut de la pente, on note l'existence de Sauvagesia tafelbergensis poussant à l'ombre des arbrisseaux.

b) Forêt basse (altitude : 500 à 600 m environ ; fig. 11 et 12

B - C)

A la pente rocailleuse, fait suite une pente douce et assez régulière, avec de fréquents affleurements de la dalle granitique, occupée par une forêt basse à voûte peu dense, de 3 à 6 mètres de haut. On y remarque, parmi les arbrisseaux, Eugenia biflora, et, en sous-bois, Adiantum humile, Macrocentrum cristatum, petit chaméphyte aux fleurs pourpres, Pariana campestris, Psychotria hoffmannseggiana var. hoffmannseggiana, sous-arbrisseau très ramifié ne dépassant guère un mètre, et Selaginella sp.

c) Forêt dense (altitude : 600 m environ ; fig. 11 et 12 C - D)

Sur un vaste plateau, s'étale une forêt dense ombrophile "suspendue" qui paraît très comparable à celle de la plaine, au pied du massif (cf. chapitre I).

d) Broussailles (altitude 600 à 700 m environ ; fig. 11 et 12 D-E)

La végétation rappelle celle observée à la base de l'inselberg (fig. 11 et 12 A - B), bien que la pente soit ici plus forte et plus aride. On y trouve, parmi les broussailles et les herbes, Chelonanthus uliginosus, mêlée aux "rosettes" de feuilles épineuses des "ananas sauvages", Pitcairnia geyskesii.

e) Forêt basse (altitude : 700 m environ ; fig. 11 et 12 E - F)

C'est une forêt sommitale, de structure et de composition floristique voisines de celles de la forêt basse rencontrée plus bas (fig. 11 et 12 B - C). Selon l'épaisseur du sol, les arbres sont plus ou moins robustes, et la hauteur de la voûte varie entre 3 et 10 mètres. Les espèces au port arbustif, ramifiées dès la base, sont fréquentes, les branches sont tortueuses et chargées d'épiphytes. On y rencontre beaucoup de Myrtaceae, quelques Rubiaceae telles Hillia illustris, Rudgea standleyana et, dans les conditions les plus favorables, des espèces de la forêt dense : Hirtella racemosa et Inga stipularis. L'éclaircissement relativement élevé en sous-bois favorise la croissance des herbes : Epidendrum strobiliferum, Ichnanthus panicoides, Ichnanthus sp., Macrocentrum cristatum, Ruellia rubra. Les épiphytes abondent, notamment beaucoup de mousses (non inventoriées) et de fougères : Oleandra pilosa, Polypodium lycopodioides, Polypodium dissimile, Polypodium aureum var. areolatum, aux belles frondes blanches en dessous. Parmi les Orchidaceae épiphytes, on remarque, pour leur abondance, Elleanthus linifolius, Elleanthus strobilifer, Epidendrum ramosum.

f) "Savane-roche" (altitude : 700 m environ ; fig. 11 et 12 F - G, fig. 13)

Cette formation, qui occupe le sommet, possède une végétation presque continue laissant peu apparaître la roche nue, contrairement à celle du Temomaïrem. Le tapis herbacé est dense, composé surtout d'Ischaemum guianense mêlée à Pitcairnia geyskesii et Chelonanthus uliginosus. On y observe aussi, çà et là, une Orchidaceae aux fleurs blanches et solitaires, dressées, Epidendrum nocturnum, de petits sarmenteux épanouissant de grandes corolles blanches, Mandevilla

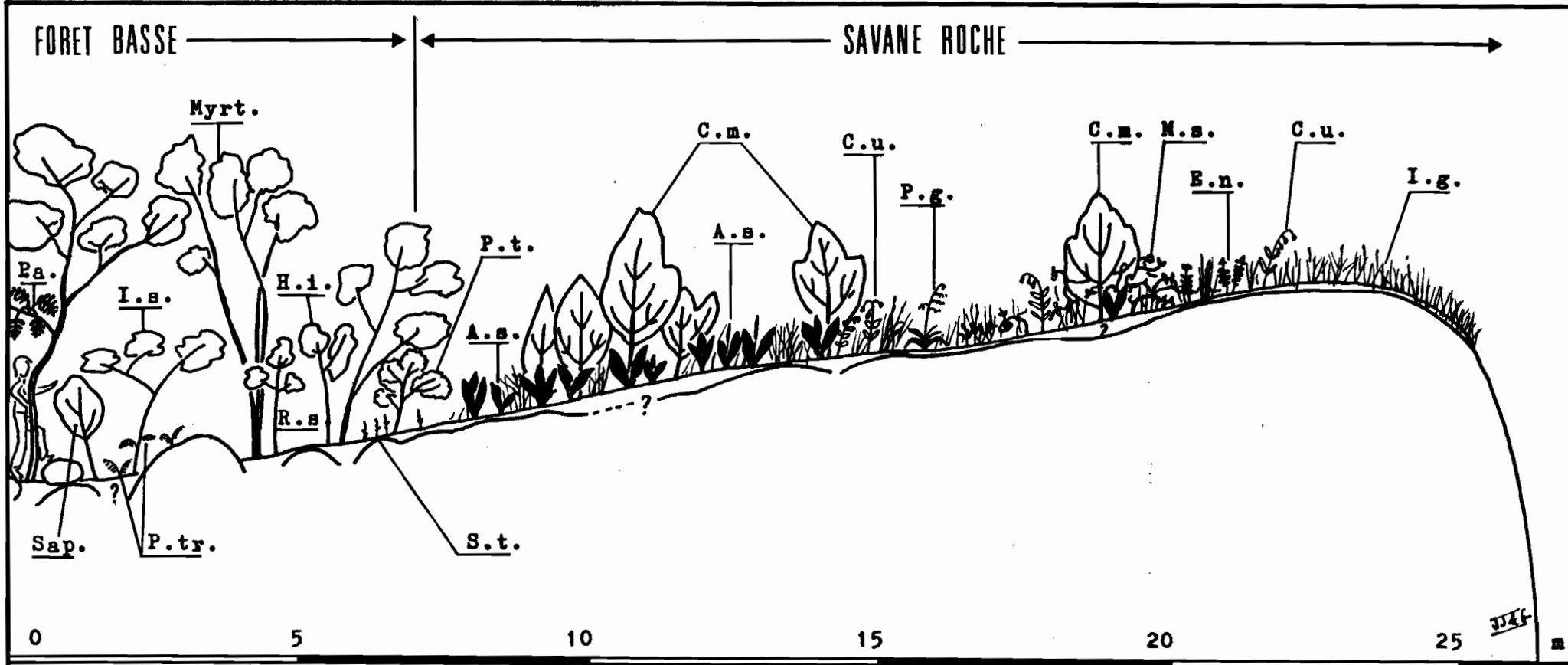


Figure 13 :

Profil schématique de la végétation de la "savane-roche", sur le sommet septentrional du Paloulouimeuèpeu
(alt.: 707 m)

- | | |
|---|--|
| A.s.: <u>Anthurium solitarium</u> (Araceae) | P.a.: <u>Polypodium aureum</u> var. <u>areolatum</u> (Polypodiaceae) |
| C.m.: <u>Clusia minor</u> (Clusiaceae) | P.g.: <u>Pitcairnia geyskesii</u> (Bromeliaceae) |
| C.u.: <u>Chelonanthus uliginosus</u> (Gentianaceae) | P.t.: <u>Piptocarpha triflora</u> (Asteraceae) |
| E.n.: <u>Epidendrum nocturnum</u> (Orchidaceae) | P. tr.: <u>Polypodium triseriale</u> (Polypodiaceae) |
| H.i.: <u>Hillia illustris</u> (Rubiaceae) | R.s.: <u>Rudgea</u> cf. <u>standleyana</u> (Rubiaceae) |
| I.g.: <u>Ischaemum guianense</u> (Gramineae) | Sap.: <u>Sapotaceae</u> , sp. indét. |
| I.s.: <u>Inga stipularis</u> (Mimosaceae) | S.t.: <u>Sauvagesia tafelbergensis</u> (Ochnaceae) |
| M.s.: <u>Mandevilla surinamensis</u> (Apocynaceae) | |
| Myrt.: Myrtaceae, sp. indét. | |

surinamensis, ainsi que des buissons denses aux feuilles succulentes d'Ernestia rubra. Les grandes feuilles coriaces, dressées et plus ou moins spatulées d'Anthurium solitarium ne manquent pas d'attirer le regard. Cette espèce est surtout abondante au voisinage de la lisière de la forêt sommitale, ainsi que Clusia minor, petits arbres de 2 à 5 mètres de haut, à feuilles "vernissées".

3°/ LA "SAVANE-ROCHE" DU P . K . 7,5 (altitude : 480 m)

=====

Situé le long de la frontière sud, à mi-distance entre le point de trijonction et le Mitaraka, c'est un inselberg qui rappelle, par sa structure, le Temomaïrem : peu accidenté et quasiment recolonisé par la forêt dense, comme semble en témoigner la longue crête boisée qui culmine à 400 m environ, et où les affleurements sont très rares. Seule, sa partie la plus orientale, la plus élevée, n'est pas recouverte de forêt. A partir d'une crête peu accusée, la dalle rocheuse descend en pente douce vers le nord, et en falaise abrupte au sud et à l'est. La végétation y présente les aspects suivants :

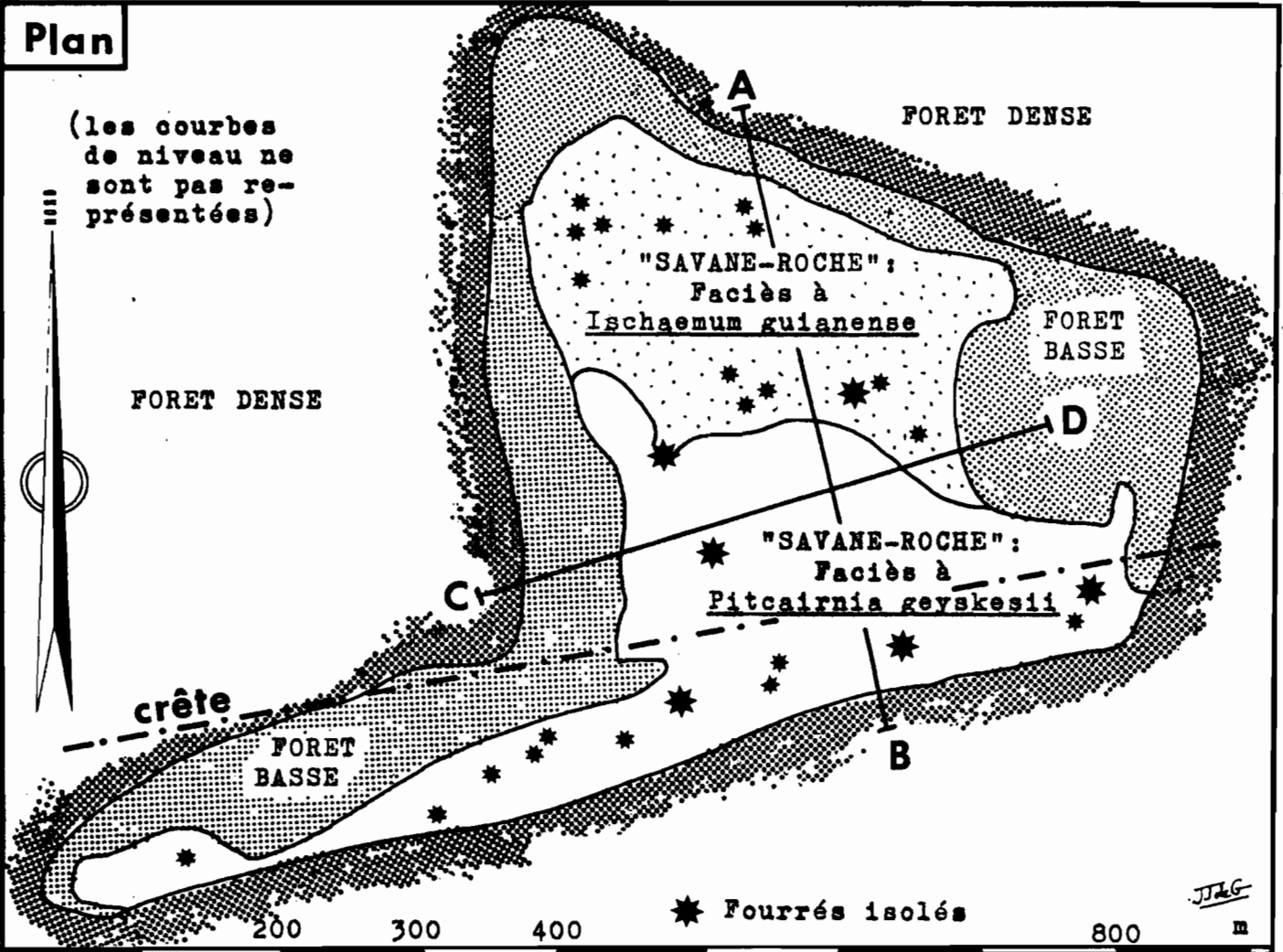
a) "Savane-roche" à Pitcairnia geyskesii (fig. 14 et 15 B)

Située sur la crête et le haut de pente, elle présente un caractère xérique : le tapis herbacé est très discontinu (recouvrement évalué à 50 %) (1) et composé presque exclusivement de Pitcairnia geyskesii surmontés des "squelettes" de leurs inflorescences, desséchées à cette saison (fig. 15 B). On reconnaît, parmi ceux-ci, de nombreux pieds, flétris et morts, de Melampodium camphoratum. Sur le rocher, poussent dans les fissures et en bordure des écailles d'altération, quelques touffes de Rhynchospora subdicephala, , et, en très petit nombre, des pieds d'Ernestia rubra et de Cassia saxatilis.

(1) Evaluation très approximative à partir de la surface visible photoassimilatrice de la végétation.

Plan

(les courbes de niveau ne sont pas représentées)



Profils

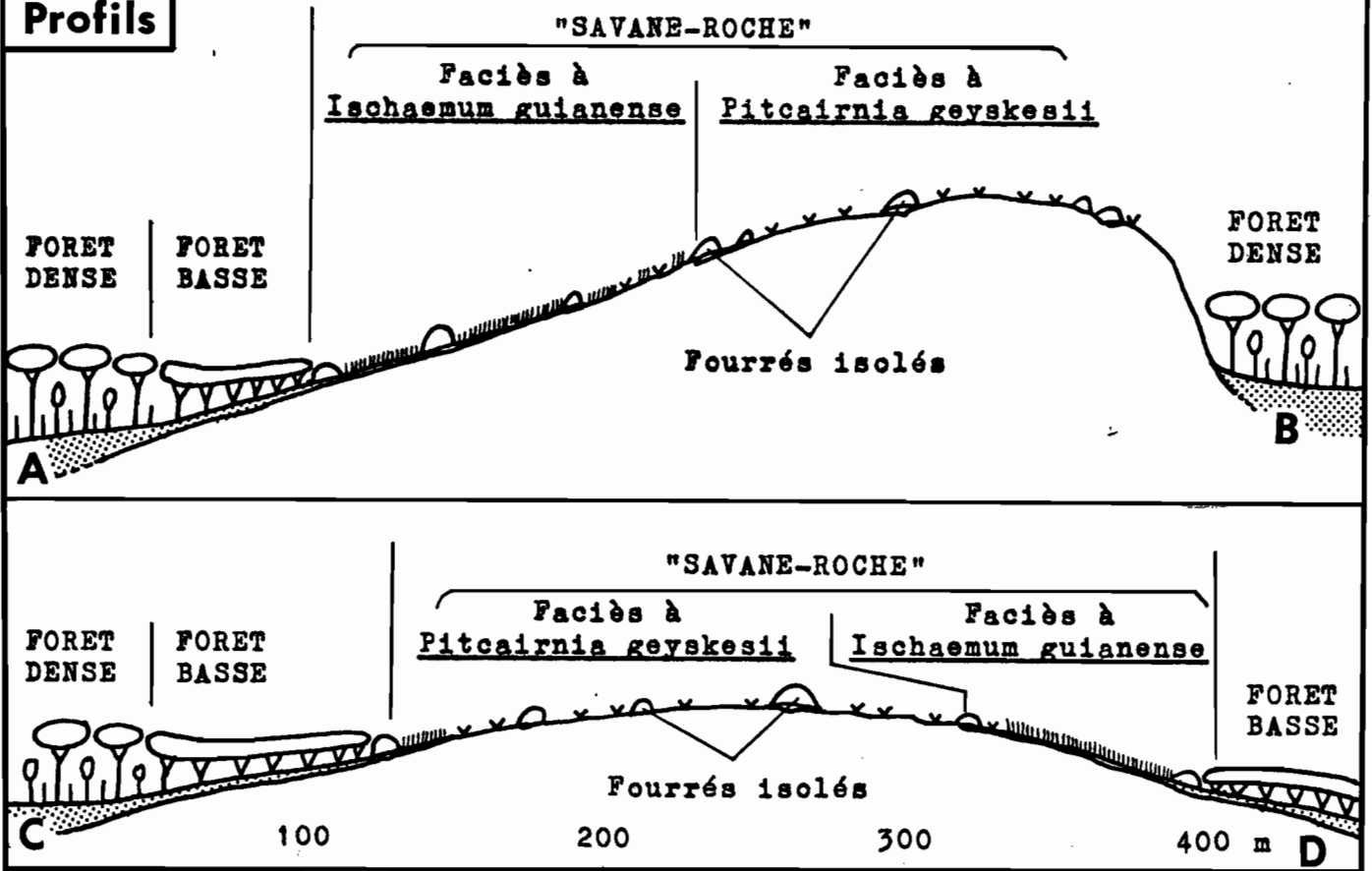


Figure 14 : La "savane-roche" du p.k. 7,5; schéma de répartition des principaux groupements végétaux.

FIGURE 15

- A : Un aspect des inselbergs des Tumuc-Humac, vus de la borne-frontière n° 1 Brésil-Guyane. Au premier plan, le Sommet en Cloche, au 2° plan, le Toukouchipann, au 3° plan, le Mitaraka sud.
- B : La "savane-roche" du p.k. 7,5 (zone 1) : faciès à Pitcairnia geyskesii, dont les "rosettes" de feuilles recouvrent en partie le rocher. Cette espèce se propage, en partie, par multiplication végétative et forme des clones.
- C : La "savane-roche" du p.k. 7,5 : faciès à Ischaemum guianense. Dans le tapis graminéen d'Ischaemum guianense, on distingue les longues feuilles lancéolées d'Heliconia psittacorum et les infrutescences desséchées, qui émergent, de Pitcairnia geyskesii. Sur celles-ci grimpe parfois Dioclea virgata. On remarque aussi au centre, un peu à droite, une grande feuille d'Anthurium solitarium.



Fig. 15

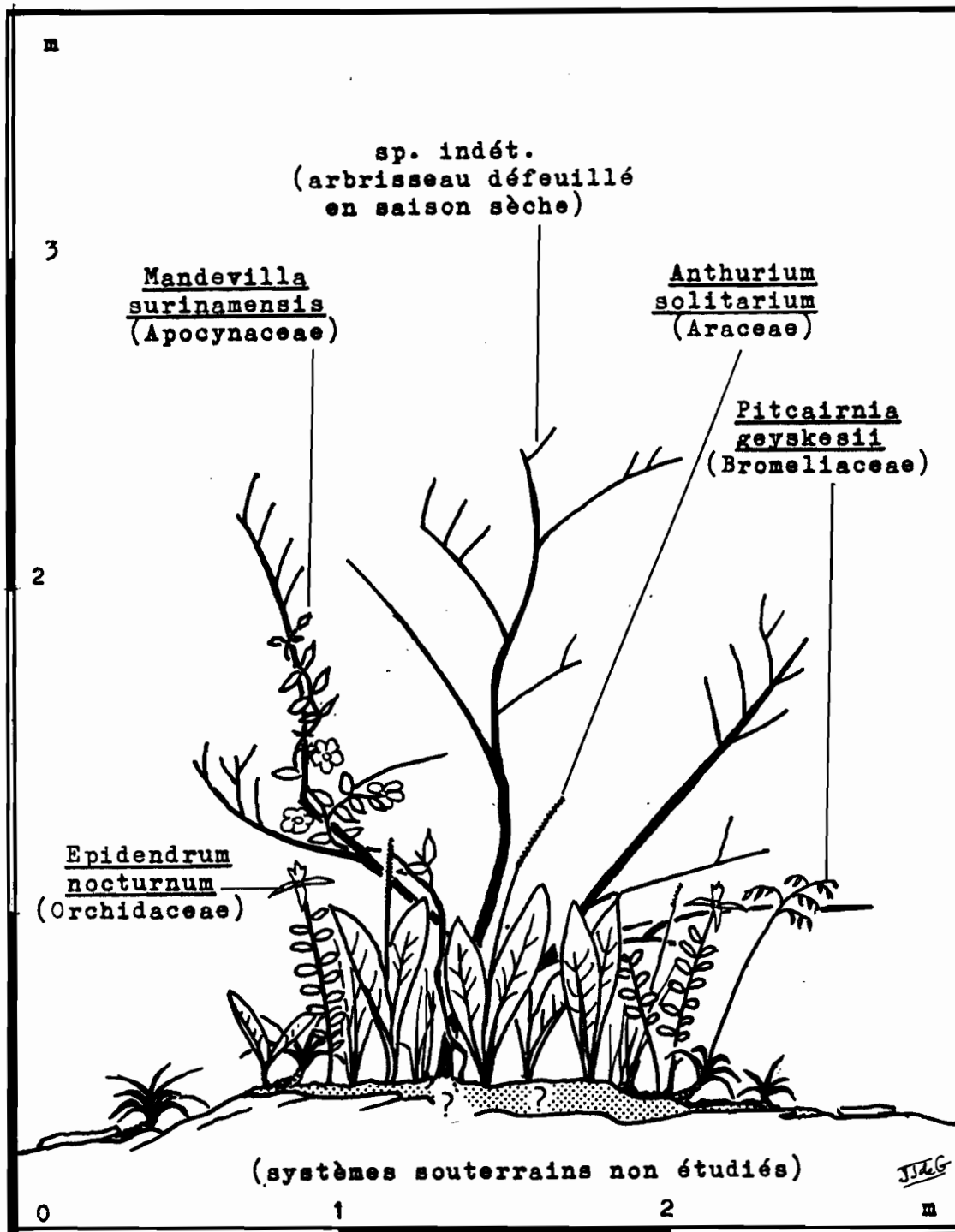


Figure 16 : "Savane-roche" du p.k. 7,5 ; faciès à
Pitcairnia geyskesii.
Détail d'un fourré isolé.

Ce dernier est un petit chaméphyte prostré, mais facile à repérer par ses fleurs jaunes. La "savane-roche" est parsemée de fourrés constitués par une végétation herbacée ou ligneuse dense, de dimensions variant de 1 à 4 mètres de haut, et autant de diamètre (fig. 16). Les plus petits de ces fourrés ne recèlent que trois ou quatre espèces : Anthurium solitatum, Encyclia ionosma, Epidendrum nocturnum, et, parfois, Chelonanthus uliginosus. Les plus grands sont floristiquement plus riches, et, aux espèces précédentes, il faut ajouter des chaméphytes ligneux et de petits phanérophytes : Clusia sp., Eugenia biflora, Mandevilla surinamensis, Souroubea guianensis, Topobea parasitica, et, plus rarement, Coutarea hexandra. Ces fourrés abritent des pieds de la fougère Polypodium triseriale et sont parfois recouverts par une liane grêle aux fleurs violettes, Dioclea virgata.

b) "Savane-roche" à Ischaemum guianense (fig. 14 et 15 C)

Au fur et à mesure que l'on descend la pente rocheuse à partir de la crête, le tapis herbacé devient plus dense et plus riche. Ce n'est plus Pitcairnia geyskesii qui domine, mais Ischaemum guianense, espèce déjà rencontrée sur les précédents inselbergs. Les pieds de Chelonanthus uliginosus qui, sur la crête, étaient regroupés dans les fourrés, sont ici éparpillés parmi les herbes de la "savane" où l'on voit aussi Cassia saxatilis, Heliconia psittacorum, Melampodium camphoratum (mais, ici, non flétrie), Sipanea pratensis, et, dans les endroits humides, Utricularia hispida.

c) Forêt basse de transition (fig. 14)

Cette formation est caractérisée, en lisière de la "savane-roche", par la présence de deux grandes herbes héliophiles, Costus spiralis var. villosus, aux épis rouges, et Heliconia psittacorum. Eugenia biflora (forme à petites feuilles) et Clusia kanukuana sont des arbrisseaux très fréquents dans les fourrés de lisière.

Immédiatement en retrait de la lisière, la voûte de la forêt basse ne dépasse pas 4 à 6 mètres de haut. Elle abrite quelques arbustes, parmi lesquels; nous avons noté Inga virgultosa, mais surtout des arbrisseaux et des herbes : Calathea ovata, Ernestia pullei, Hylaeanthe unilateralis, Justicia pectoralis, Maranta divaricata, Monniera trifolia, Psychotria hoffmannseggiana, var. hoffmannseggiana, Sauvagesia tafelbergensis, Scleria secans, Sipanea wilson-brownei.

A une dizaine de mètres de la lisière, la forêt basse devient plus robuste, et sa voûte atteint 10 à 20 mètres. Les Myrtaceae prédominent avec Calyptranthes lepida. Les Gramineae sont plus fréquentes que dans la zone proche de la lisière : Olyra micrantha, Pharus glaber, Streptogyne americana, et l'on remarque des tapis de Sélaginelles : Selaginella radiata et Selaginella pedata. Les épiphytes, à hauteur d'homme, sont très nombreux, en particulier les Orchidaceae : Elleanthus linifolius, Elleanthus strobilifer, Encyclia vespa ver. crassilabia, Scaphyglottis cuneata ; les Bromeliaceae : Guzmania lingulata var. minor, Tillandsia anceps, Tillandsia monadelpha ; les Araceae : Philodendron sp. pl., et les fougères.

4°/ LE PETIT MITARAKA (altitude : 520 m)

=====

Cet inselberg, situé à 1,5 km au nord du Mitaraka nord, et que nous avons appelé "Petit Mitaraka", présente l'aspect d'un dôme symétrique, aux pentes régulières et dénudées vers le Nord et l'est, irrégulières et recouvertes de forêt et de broussailles, au sud et à l'ouest. Nous avons vu, à son sommet, une petite borne en ciment, inconnue des géographes, avec l'inscription "Mission française", suivie d'une date illisible.

L'étude de la végétation nous a permis de mettre en évidence le rôle du vent sur celle-ci, et de distinguer trois zones principales dans la végétation herbacée (fig. 17).

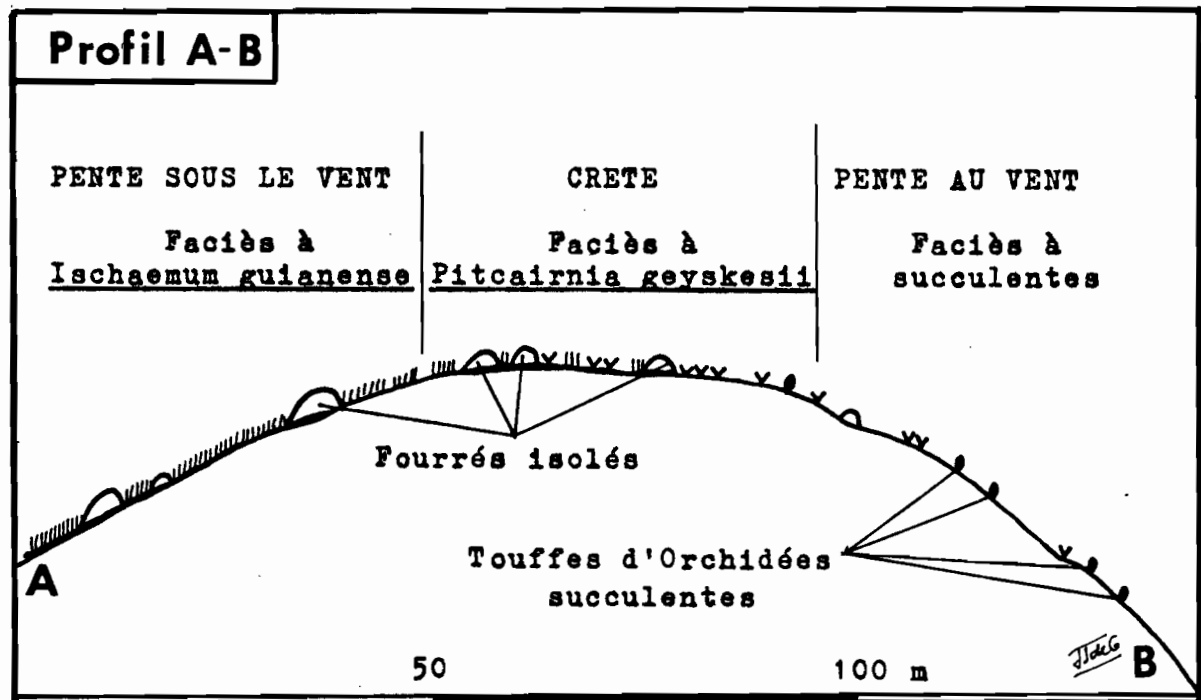
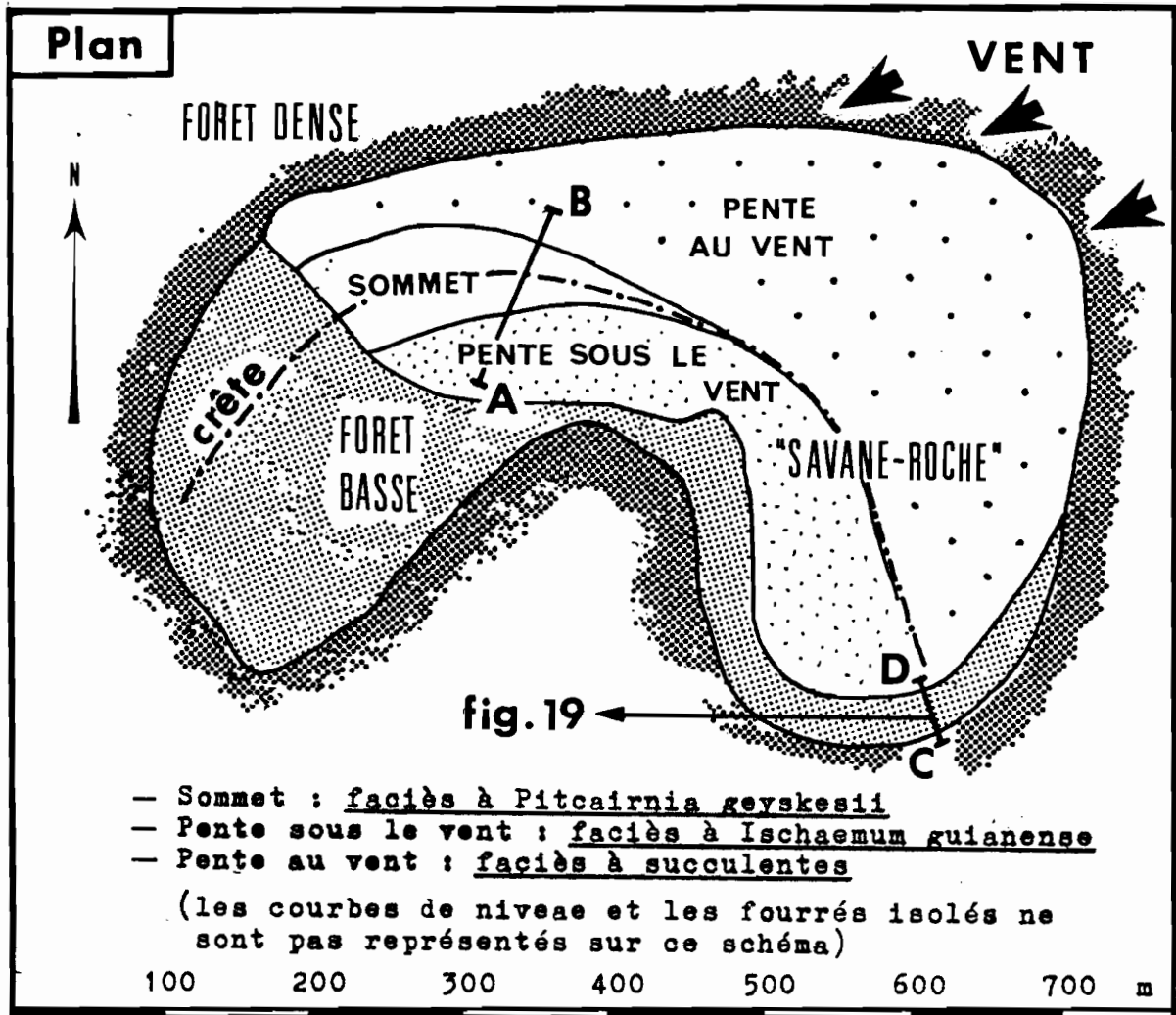


Figure 17 : Le Petit Mitaraka; schéma de répartition des principaux groupements végétaux .

a) Le sommet :

Contrairement au cas précédent, on n'y trouve pas de formation pure à Pitcairnia geyskesii. Cette espèce, bien qu'abondante, est mêlée à Ischaemum guianense, Melampodium camphoratum, Rhynchospora barbata, et, accessoirement, Cassia saxatilis et Ernestia sp. Les plaques de végétation ainsi formées ont une hauteur de 20 cm environ et un recouvrement estimé à 50 %. Cette zone est parsemée de fourrés analogues à ceux observés sur l'inselberg du p.k. 7,5.

b) Les pentes exposées à l'ouest, donc à l'abri du vent, lorsqu'elles ne sont pas trop fortes, portent une végétation herbacée en plaques, plus robuste que celle du sommet, de 30 à 40 cm, parfois un mètre de haut, et avec un recouvrement généralement supérieur à 50 %. Melampodium camphoratum et Stylosanthes hispida y prédominent, mêlées à Ischaemum guianense et parfois Cassia saxatilis, tandis que Pitcairnia geyskesii a tendance à se séparer des autres espèces (fig. 18 A). Là encore, les fourrés sont nombreux et atteignent des tailles souvent supérieures à celles des fourrés du sommet.

c) Sur les pentes au vent, vers le nord-est, la végétation est clairsemée, avec un recouvrement très inférieur à 50 % (10 à 30 % selon la pente). Elle est aussi plus basse et plus pauvre : on n'y trouve plus que quelques pieds de Pitcairnia geyskesii, de petites touffes de Cyperaceae, Bulbostylis sp., Trilepis kanukuensis, ainsi que des formes naines d'Anthurium solitarium (fig. 18 B). Les fourrés sont de petite taille et ne comportent que rarement des espèces ligneuses (Clusia). Ils sont constitués d'Anthurium solitarium et surtout, d'Orchidaceae saxicoles : Epidendrum nocturnum, et, plus rarement, Elleanthus strobilifer, Encyclia ionosma (fig. 18 C).

d) La forêt basse de transition (fig. 19) ◀

Au bas de la pente sud-est, où nous l'avons étudiée, elle occupe une bande relativement étroite (une vingtaine de mètres). Elle est

FIGURE 18

- A : Faciès à Ischaemum guianense, en bas de pente sous le vent (versant sud-ouest). Détail du tapis herbacé floristiquement dominé par Ischaemum guianense (Gramineae), puis Melampodium camphoratum (Asteraceae) et Stylosanthes hispida (Papilionaceae).
- B : Faciès à succulentes, en haut de pente au vent (versant nord-ouest). Colonisation d'une fente de rocher par Pitcairnia geyskesii, (Bromeliaceae), dont on voit bien les "rosettes" de feuilles mêlées à Trilepis kanukuensis (Cyperaceae). On note la présence d'une forme naine d'Anthurium solitarium (Araceae), dont on aperçoit une unique feuille dressée (le stylo à bille mesure 16 cm).
- C : Faciès à succulentes, en bas de pente au vent (versant nord-est). Le granit, altéré en surface, laisse apparaître de nombreuses écailles de desquamation. La végétation pionnière, très discontinue, est formée de petits fourrés qui ne comportent pas d'espèces ligneuses, mais seulement Anthurium solitarium (Araceae) et Epidendrum nocturnum (Orchidaceae).



Fig. 18

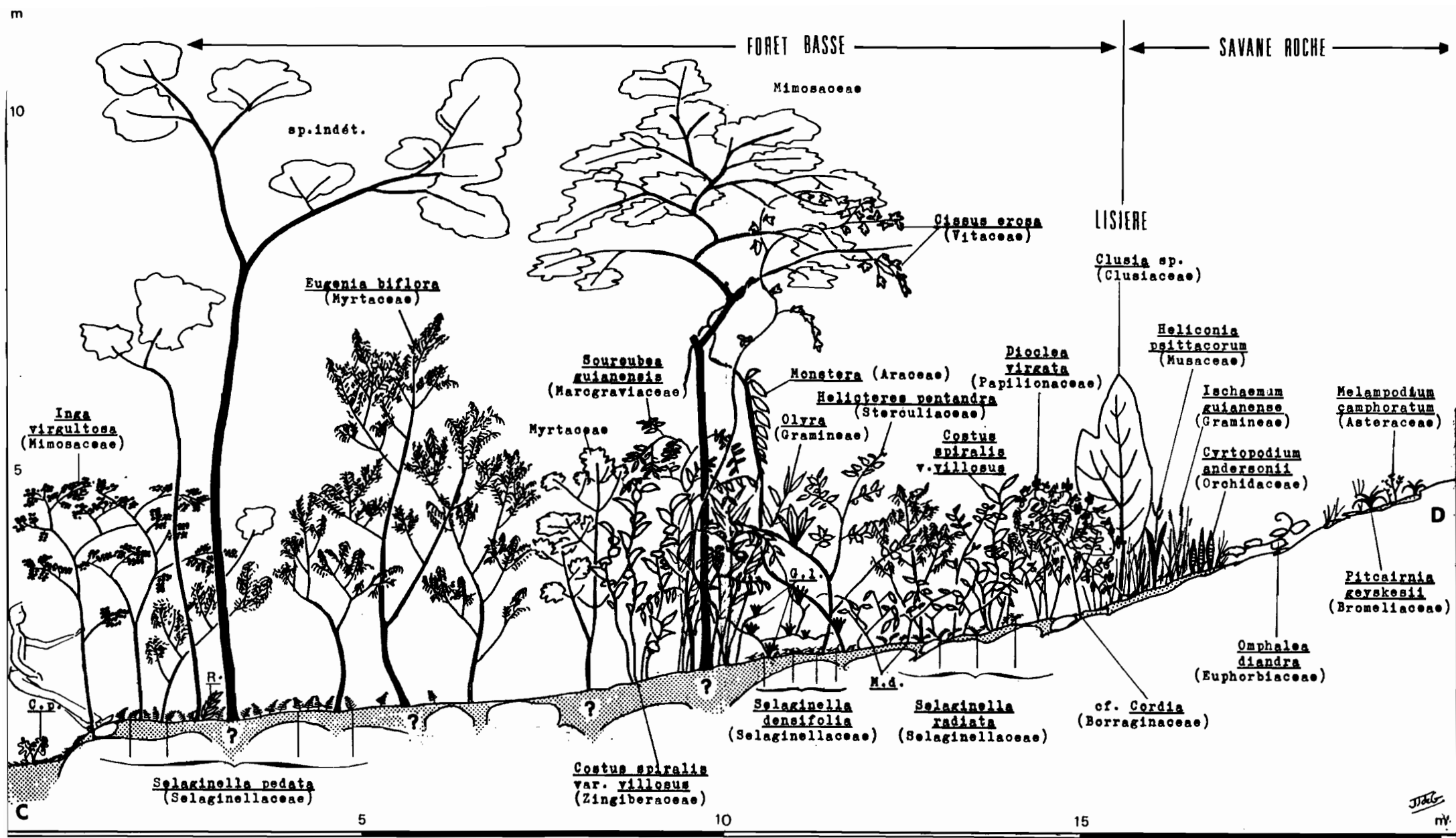


Figure 19 : Le Petit Mitaraka; profil schématique de la végétation dans la forêt basse de transition, selon la coupe C-D (cf. fig. 17, plan)

C.t.: *Ctenitis protensa* var. *funesta* (Dryopteridaceae)
 G.l.: *Guzmania lingulata* var. *minor* (Bromeliaceae)
 M.d.: *Maranta divaricata* (Marantaceae)
 R.: *Renealmia* sp. (Zingiberaceae)

composée essentiellement d'Eugenia biflora, mêlée à Inga virgultosa et quelques Myrtaceae, avec, en sous-bois, des tapis de Selaginella pedata. La partie située près de la lisière comporte des arbustes plus petits (2 à 3 mètres), parmi lesquels Helicteres pentandra. En sous-bois, poussent Maranta divaricata, ainsi que des plaques de Selaginella densifolia et de Selaginella radiata, ces deux espèces n'étant jamais mélangées. A la lisière, les espèces les plus fréquentes sont Clusia sp., Cyrtopodium andersonii émergeant des touffes robustes d'Ischaemum guianense, Heliconia psittacorum.

5°/ LE MASSIF DU MITARAKA (fig. 20)

=====

a) Le Mitaraka nord (altitude : 709 m)

C'est un inselberg important, aux formes tourmentées et comparable, par ses dimensions, au Paloulouimeuèpeu (fig. 21 A). Aussi, les formes de végétation qu'il présente sont-elles multiples.

L'accès n'y est possible que par le versant sud, moins abrupt que la face nord où seules quelques broussailles et herbes saxicoles isolées s'accrochent dans les fissures et sur d'étroits paliers.

L'itinéraire que nous avons emprunté utilise d'abord une longue dalle rocheuse inclinée à 30° environ, occupée par une "savane-roche" à végétation basse et très discontinue, analogue à celle des pentes sous le vent du "Petit Mitaraka" (§ 4). Puis, la partie supérieure de l'accès traverse une zone de broussailles sur pente plus forte et irrégulière, où abonde Anthurium solitarium, mêlée parfois à Pitcairnia geyskesii, Nephrolepis cordifolia, avec des buissons d'Eugenia biflora, Souroubea guianensis et Topobea parasitica où grimpe Dioclea virgata. Enfin, au col situé entre les deux sommets du Mitaraka nord, un petit plateau abrité du vent est recouvert d'une végétation presque continue d'Ischaemum guianense d'où émergent les spectaculaires "rosettes" de Furcraea foetida.

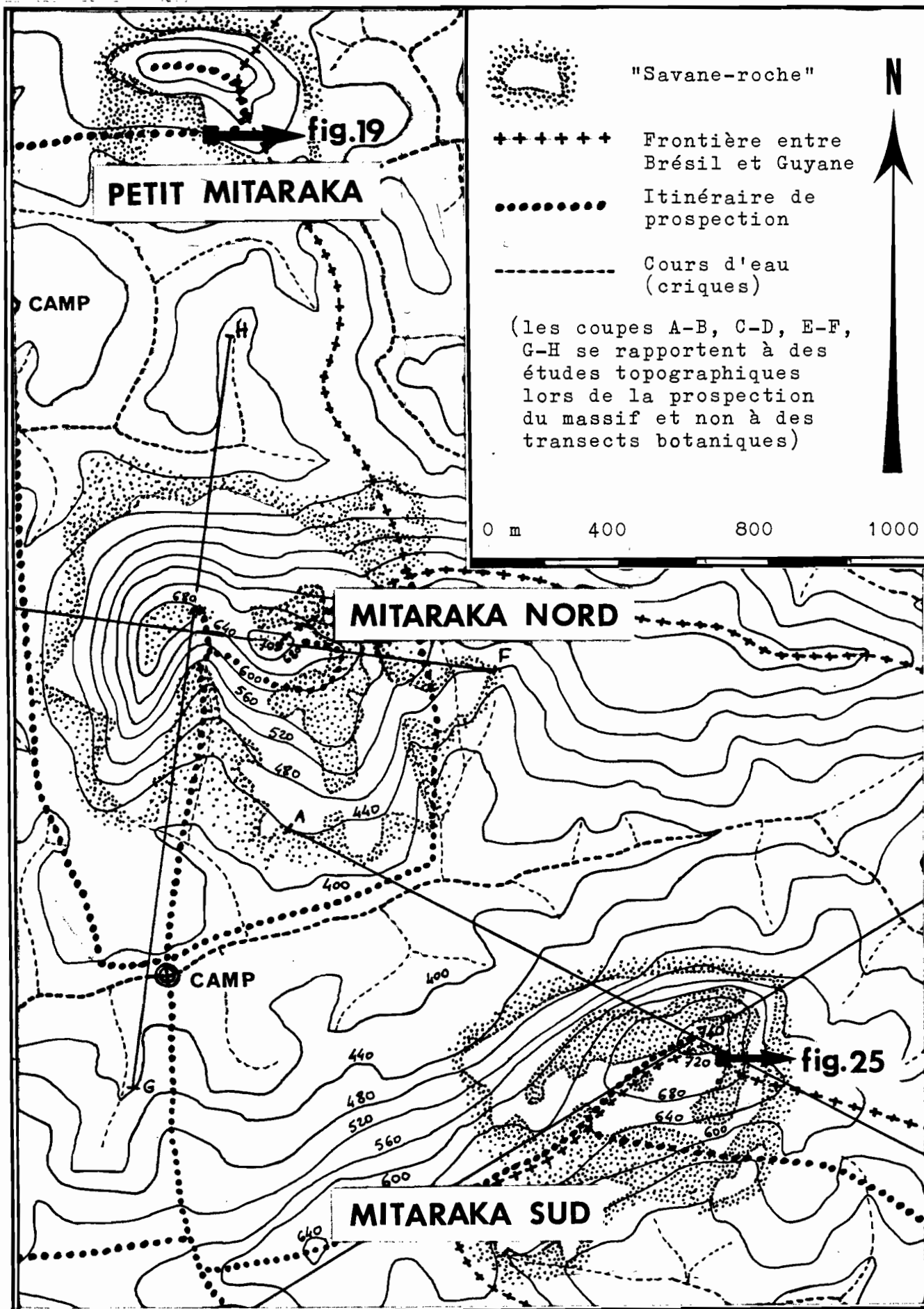


Figure 20 : Le massif du Mitaraka; plan des inselbergs

FIGURE 21 : LE MITARAKA

(Août 1972)

- A : La face sud du Mitaraka nord, vue du sommet du Mitaraka sud
- B : Petite "savane-roche" très abritée, à l'extrémité occidentale du Mitaraka sud : faciès à *Ischaemum guianense* (Gramineae), avec, à la lisière, un buisson d'*Ernestia pullei* (Melastomaceae), atteignant 2 m de haut (A droite : C. SASTRE)
- C : Dans le même site qu'en B, au milieu du tapis herbacé composé d'*Ischaemum guianense* (Gramineae) et *Chelonanthus uliginosus* (Gentianaceae), on aperçoit de petits fourrés d'*Anthurium solitarium* (Araceae) associé à *Furcraea foetida* (Agavaceae), aux grandes "rosettes" de feuilles lancéolées, succulentes, et *Cyrtopodium andersonii* (Orchidaceae), dont on remarque les longs pseudobulbes fusiformes et annelés par les cicatrices foliaires. A droite, des *Clusia* forment la lisière de la forêt basse de transition, dont on voit un arbre, défeuillé en saison sèche.



Fig. 21

En lisière de cette zone, on note également la présence de Banisteriopsis gardneriana, d'Oleandra pilosa et de Sauvagesia tafelbergensis. Dans le sous-bois de la forêt basse sommitale, outre Psychotria hoffmannseggiana, on remarque un tapis de Calathea sp. et des touffes isolées d'Olyra cordifolia var. scabriuscula.

b) Le Mitaraka sud (altitude : 740 m)

Point culminant des "Tumuc-Humac" en territoire français, le Mitaraka sud se présente sous la forme d'une longue crête aux formes arrondies, orientée N-E - S-W, aux pentes douces recouvertes de forêt, sauf dans sa partie la plus orientale (sommets) qui plonge en falaises rocheuses dans la vallée.

A l'extrémité occidentale, on y trouve également quelques petites "savanes-roches" (fig. 21 B et C) :

L'une d'elle, sur versant sud et pente faible, parfaitement abritée du vent et très ensoleillée, évoque plutôt une clairière au tapis herbacé dense et continu, essentiellement formé d'Ischaemum guianense et, secondairement, de Melampodium camphoratum, de Pitcairnia geyskesii et de Stylosanthes hispida. Beaucoup plus rarement, on rencontre Cassia saxatilis, Riencourtia glomerata, Mimosa sp. Vers la lisière, Furcraea foetida émerge des hautes herbes et pousse en compagnie de Cyrtopodium andersonii aux grandes inflorescences jaunes (fig. 21 C). Les autres Orchidaceae terrestres font ici défaut, ainsi qu' Anthurium solitarium, Chelonanthus uliginosus. La lisière est marquée par la présence de grands buissons d'Ernestia pullei atteignant deux mètres de haut (fig. 21 B) et, surtout, de Costus spiralis var. villosus (fig. 24 B). Les lianes herbacées, Dioclea virgata et Cissus erosa, sont fréquentes.

Une autre petite "savane-roche", située cette fois sur le versant N-E, donc au vent, et sur une pente plus forte, présente des caractéristiques différentes et rappelle celles des pentes au vent du "Petit Mitaraka" : le tapis herbacé est discontinu, surtout composé de Melampodium camphoratum et de Pitcairnia geyskesii, avec des touffes isolées

d'Orchidaceae, Encyclia ionosma et Epidendrum nocturnum, espèces mêlées à Anthurium solitarium et Ernestia confertiflora. Plus en bas de pente, Ischaemum guianense, absente au sommet, devient abondante. Les fourrés éparpillés çà et là, comportent : Anthurium solitarium, Clusia sp., Dioclea virgata, Eugenia biflora, Mandevilla surinamensis et Souroubea guianensis.

Une forêt basse de transition entoure ces "savanes-roches". De la forêt dense à la savane, la transition se manifeste par la disparition des espèces typiques du sous-bois humide de la forêt ombrophile, comme le "mourou-mourou", Astrocaryum sciophilum (Arecaceae), l'apparition de Scleria stipitata et de Streptogyne americana dans les zones lumineuses du sous-bois, puis des Myrtaceae à port arbustif, principalement Calyptranthes fasciculata, avec quelques gros arbres à tronc noueux (sp. inéd.). Enfin, vers la lisière, on remarque Clusia sp., Costus spiralis var. villosus, Eugenia biflora et Maranta divaricata. Maranta humilis est, par endroits, abondant dans le sous-bois. Parmi les épiphytes bas, Guzmania lingulata est très fréquent.

A l'extrémité orientale du Mitaraka sud, s'étale une vaste "savane-roche" à végétation très discontinue (fig. 22, 23 et 26) : plaques formées d'Axonopus sp., Cassia saxatilis (fig. 26 A), Pitcairnia geyskesii, Rhynchospora barbata, Stylosanthes hispida (fig. 23 A) ; "coussinets" d'Ernestia sp. pl. (fig. 23 B) Le pourtour des écaillés de desquamation du granit est colonisé par des Gramineae et des Cyperaceae dont la présence accélère vraisemblablement le processus d'altération de la roche. (fig. 22 B). Ischaemum guianense ne pousse ici qu'en lisière de la "savane". Les fourrés les plus petits sont composés d'Anthurium solitarium, Epidendrum nocturnum et, parfois, Chelonanthus uliginosus. Ceux de plus grande taille comportent des Clusia, Dioclea virgata, Eugenia biflora (fig. 23 C), Mandevilla surinamensis, Souroubea guianensis, et, parmi les épiphytes, Elleanthus strobilifer et Polypodium triseriale.

Le point culminant est occupé par une forêt basse sommitale, de 4 à 8 mètres de haut, formée de grands buissons de Myrtaceae aux branches chargées de mousses et autres épiphytes, abritant quelques arbrisseaux d'Inga virgultosa, des buissons de Psychotria hoffmannseggiana

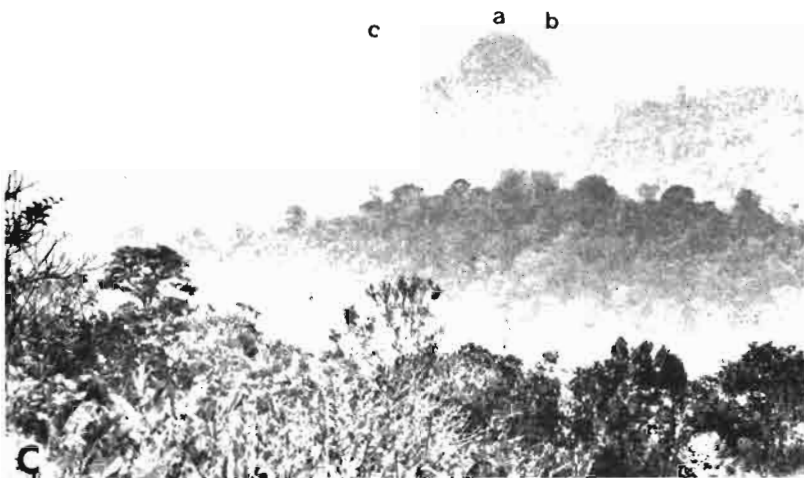


Fig.22

FIGURE 22 : "SAVANE - ROCHE" DU SOMMET DU MITARAKA SUD

(Août 1972)

- A : "Savane-roche" avec, au premier plan, deux fouffés isolés composés de Clusia sp. (Clusiaceae), à gauche, et Eugenia biflora (Myrtaceae), à droite. Au pied des arbustes : Anthurium solitarium (Araceae) et Epidendrum nocturnum (Orchidaceae). Le tapis herbacé de la "savane" est ici composé d'Ischaemum guianense (Gramineae) et Pitcairnia geyskesii (Bromeliaceae).
- B' : Au sommet du Mitaraka sud, colonisation du rocher par des Gramineae et des Cyperaceae poussant sur le pourtour des écailles de desquamation du granit, où s'accumulent quelques débris organiques (1).
- C : Une partie de la "chaîne" des inselbergs des Tumuc-Humac vue du sommet du Mitaraka sud. On remarque, en particulier, à l'arrière plan, le Toukouchipann (a), le Sommet en Cloche (b) et l'inselberg "borne frontière n° 1" (c).
-

(1) WALTER (1973) publie une photographie comparable, prise dans un "paramo" des Andes du Venezuela, à plus de 4000 mètres d'altitude : processus de désagrégation de la roche par Aciachne pulvinata (Gramineae).

FIGURE 23 : "SAVANE - ROCHE" DU SOMMET DU MITARAKA SUD

(Août 1972)

- A : Faciès à Pitcairnia geyskesii : au premier plan, à droite, une plaque de végétation herbacée, composée de Pitcairnia geyskesii (Bromeliaceae), mêlée à quelques Gramineae et Cyperaceae . Au centre, une plaque identique, décollée et roulée à la manière d'un tapis, met en évidence l'absence quasi totale de sol et l'enchevêtrement des systèmes racinaires.
- B : Faciès à Pitcairnia geyskesii : En haut, Pitcairnia geyskesii (Bromeliaceae), en bas, coussinet d'Ernestia sp. (Melastomaceae), aux microphylls succulentes.
- C : Dans un fourré, Eugenia biflora (Myrtaceae) en fleurs.

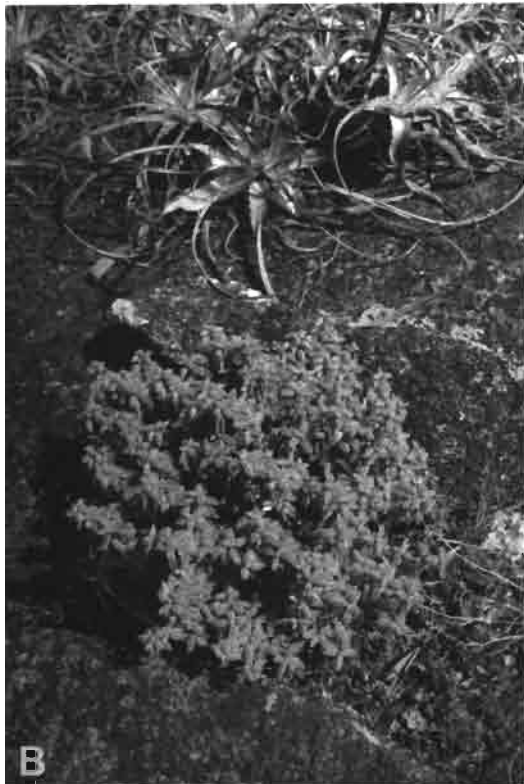


Fig. 23



Fig.24

FIGURE 24 : LES LISIERES

(Août-Septembre 1972)

- A : Sur le sommet du Mitaraka sud, "lisière sèche", de haut de pente, entre la "savane-roche" et la forêt basse sommitale (à l'arrière plan). On remarque, au premier plan, en bas, Ischaemum guianense (Gramineae), au centre Heliconia psittacorum (Musaceae) et Costus spiralis var. villosus (Zingiberaceae), puis, derrière, Eugenia biflora (Myrtaceae).
- B : A l'extrémité occidentale du Mitaraka sud, "lisière sèche" entre la "savane-roche" et la forêt basse sommitale. Noter l'abondance de Costus spiralis var. villosus (Zingiberaceae).
- C : En bas de pente du Sommet en Cloche, on remarque, au premier plan, la "savane-roche", surtout composée ici d'Anthurium solitarium (Araceae) et Encyclia ionosma (Orchidaceae) au deuxième plan, la végétation dense de la "lisière humide" de bas de pente, où prédominent Costus spiralis (Zingiberaceae) et Maranta divaricata (Marantaceae). On note l'absence de forêt basse de transition, dans ce cas, entre la "savane-roche" et la forêt dense, au fond.
- D : Vriesia splitgerbera (Bromeliaceae), épiphyte dans la lisière forêt basse - "savane-roche", sur le Mitaraka sud.

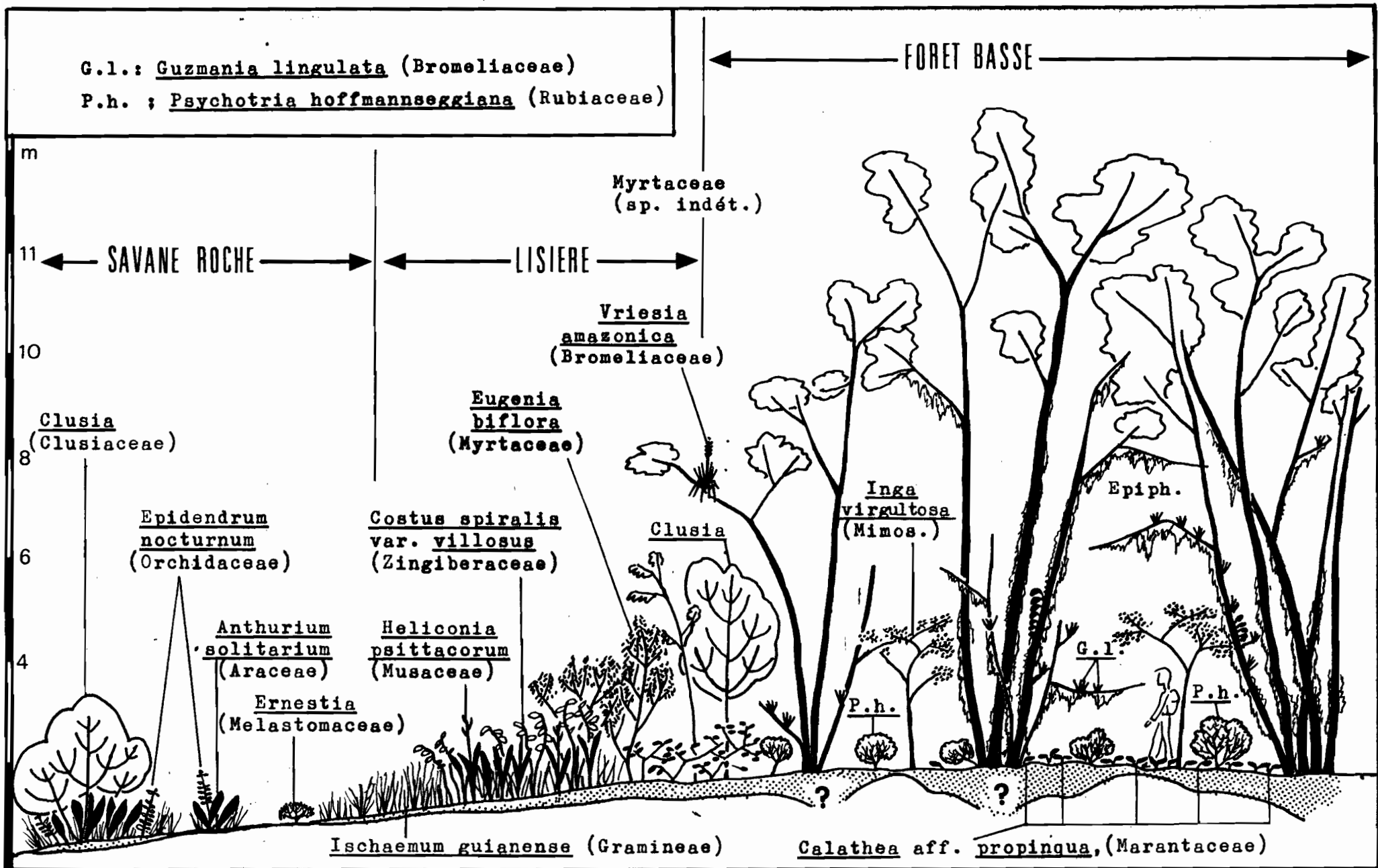


Figure 25 : Sommet du Mitaraka sud ; profil schématique de la végétation dans la zone de transition entre la "savane-roche" et la "forêt basse sommitale".



Fig. 26

FIGURE 26 : QUELQUES PLANTES DE LA "SAVANE - ROCHE"

(Août 1972)

- A : Cassia saxatilis (Caesalpinaceae), dans la savane-roche du sommet du Mitaraka sud (faciès à Pitcairnia geyskesii).
- B : Mimosa sp. dans la "savane-roche", en bas de pente du Sommet en Cloche.
- C : Ichthyothere sp. nov., dans une "savane-roche" humide des environs du Toukouchipann.

FIGURE 27 : LA FORET BASSE

(Août 1972)

- A et B : Deux aspects de la forêt basse sommitale du Mitaraka sud. On remarque très clairement les buissons de grandes dimensions : en A, le sous-bois est occupé par un tapis de Calathea propinqua (Marantaceae).
- C : Tapis de Maranta humilis (Marantaceae) dans la forêt de transition, au pied du versant oriental du Tou. Noter la convergence physiologique avec A.



Fig. 27

aux fruits bleus, et, par endroits, un tapis de Calathea aff. propinqua (fig. 25 et 27 A et B). La lisière entre forêt sommitale et "savane" est marquée par la présence de Costus spiralis var. villosus mélangé à Heliconia psittacorum, Eugenia biflora et, plus en retrait, Maranta divaricata et Sauvagesia tafelbergensis. (fig. 24 A et 25).

6°/ LE TOUKOUCHIPANN (altitude : 657 m ; fig. 28 et 29 A)

=====

Cet inselberg étant d'une ascension difficile en raison de sa forme en pain de sucre, nous n'avons pu en prospector que le bas des pentes abruptes.

Au sud et à l'ouest; la paroi rocheuse plonge quasi verticalement dans la forêt et ne présente que peu d'aspérités (fig. 29 B et C). Aussi sa flore est-elle très pauvre et ne comporte t-elle que quelques Orchidaceae et Anthurium solitarium dans sa partie ensoleillée. Le bas de la falaise, par contre, abrité du soleil, recèle une flore voisine de celle des autres rochers du sous-bois, mais on y remarque tout particulièrement les "rosettes" de feuilles pendantes et graminoides du curieux Pitcairnia sastrei.

Au nord et surtout, à l'est, les pentes, moins fortes, permettent l'existence, sur les paliers, d'une forêt basse de transition. Au pied du versant oriental, la forêt de transition, floristiquement dominée, comme dans les cas précédents, par des Myrtaceae, en particulier, Eugenia biflora, abrite, en sous-bois, des zones à Maranta humilis (fig. 27 C). On y rencontre également Manihot sp. La lisière entre forêt et savane est formée de Cissus erosa, Costus spiralis var. spiralis, Hyptis atrorubens, Maranta divaricata, Phaseolus peduncularis, Phyllanthus niruri, Selaginella densifolia, et, parmi les épiphytes, des Orchidaceae et des fougères dont Polypodium aureum var. areolatum.

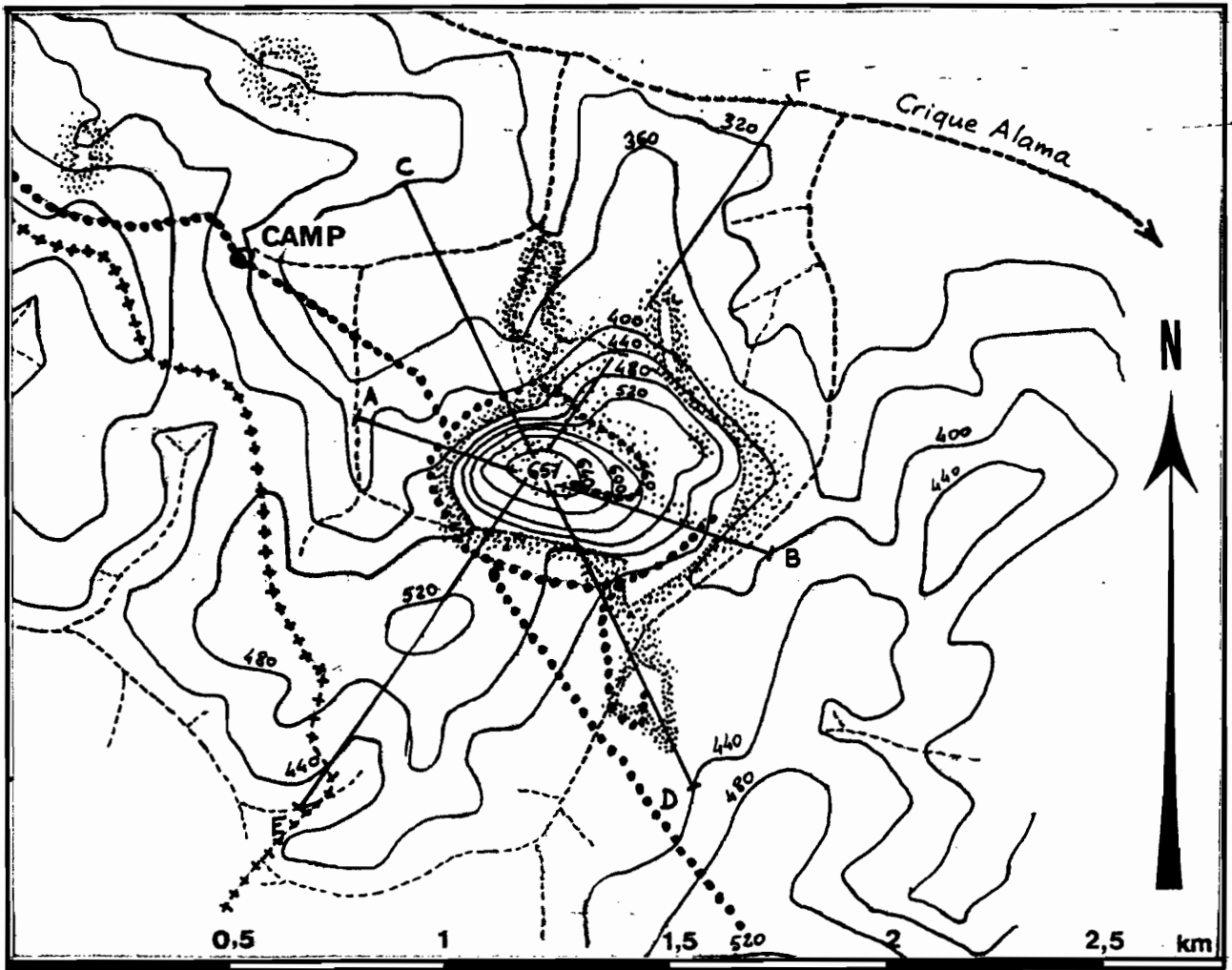


Figure 28 : Le Toukouchipann (conventions : cf. fig. 20)

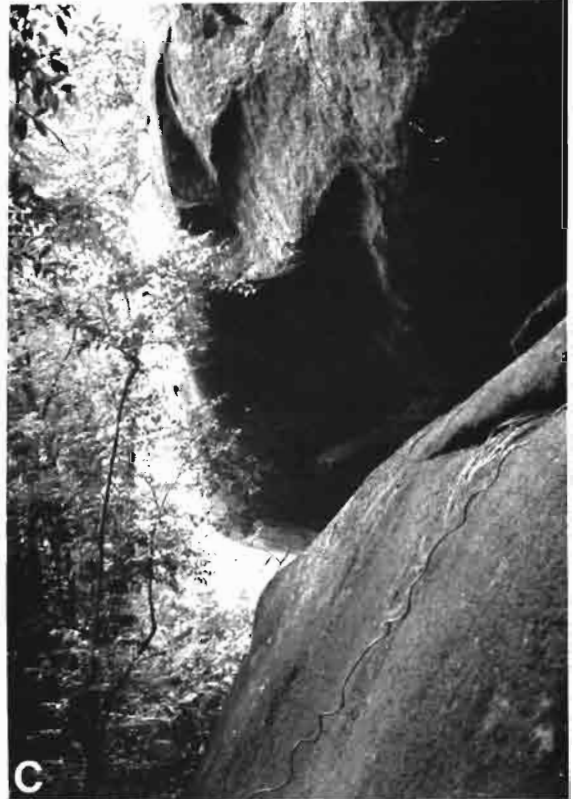
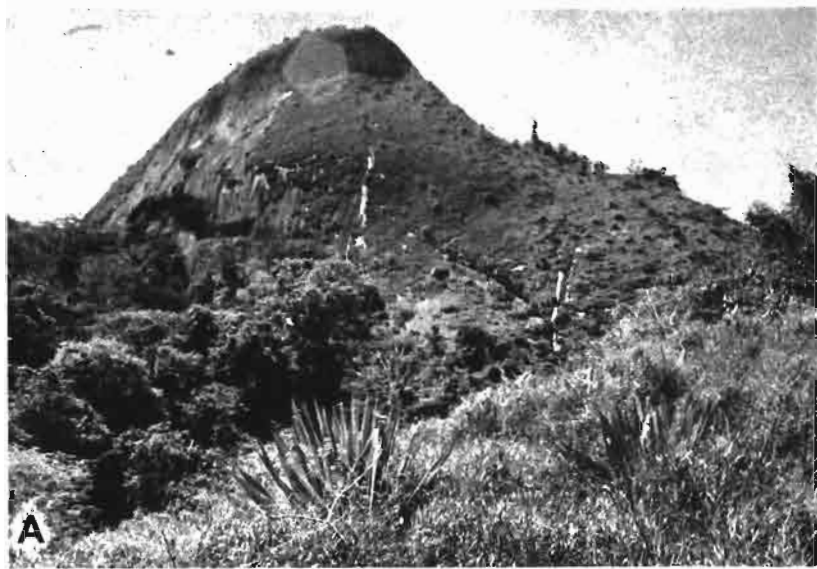


Fig. 29

FIGURE 29 : LE TOUKOUCHIPANN

(Août 1972)

- A : Face sud : au premier plan, une "savane-roche" très abritée (faciès à Ischaemum guianense), parsemée des grandes "rosettes" de feuilles de Furcraea foetida (Agavaceae).
- B : Face nord-ouest , très abrupte. A droite, une inflorescence de Furcraea foetida (Agavaceae).
- C : Le pied de la face nord-ouest plonge sans transition dans la forêt dense. On remarque, à droite de la photo, dans une fissure, les feuilles graminoides, pendantes, de Pitcairnia sastrei (Bromeliaceae), espèce nouvelle, découverte au cours de cette mission.

La "savane-roche" proprement dite est constituée d'une végétation herbacée basse et dense, où sont mélangées Ischaemum guianense, Melampodium camphoratum, Nephrolepis cordifolia et Pitcairnia geyskesii. Les fourrés comportent : Anthurium solitarium, Chelonanthus uliginosus, Clusia sp. pl., Mandevilla surinamensis, Polypodium triseriale, et surtout, Topobea parasitica, défeuillé en cette saison (1) (fig. 30 A). En bas de pente, pousse, par endroits, Furcraea foetida (fig. 29 A).

A la base du versant septentrional, la forêt basse de transition présente les caractéristiques déjà décrites dans les cas précédents. Elle est suivie, plus haut sur la pente, par des broussailles évoquant curieusement une végétation secondaire, avec Cecropia obtusa, Clidemia capitata, Manihot sp., Phenakospermum guianense, Phytolaca rivinoides, Solanum sp., et des arbres isolés recouverts de lianes, en particulier Dioscorea sp. et Mikania cf. micrantha (fig. 30 B). Plus haut encore, la pente, plus raide et irrégulière, est toujours recouverte d'une végétation basse et broussailleuse où l'on remarque en particulier, Costus spiralis var. villosus, Maranta divaricata, Eugenia biflora, et surtout les grosses tiges charnues, complètement défeuillées en saison sèche, de Dieffenbachia seguine(1) (fig. 30 C). On note la présence de Ficus citrifolia, également défeuillé, et de Furcraea foetida (fig. 29 B), puis, Anthurium solitarium, Cissus erosa, Clusia sp. pl., Mandevilla surinamensis, Sipanea pratensis var. dichotoma. Au sommet de cette zone, un palier N-E possède une petite "forêt suspendue" à mi-pente de l'inselberg. La partie supérieure de ce dernier est occupée par la "savane-roche".

A 1 km environ au N-W du Toukouchipann, aux abords d'une crique, un affleurement rocheux à pente faible, et toujours humide en raison de nombreux suintements, est recouvert d'une végétation basse : les herbes les plus xérophiles rencontrées habituellement en "savane-roche" font défaut, mais on trouve Calathea propinqua, localisé à la lisière,

(1) espèce sempervirente en forêt dense, mais dont la chute des feuilles, ici, à la saison sèche, est une adaptation qui lui permet de survivre dans des stations inhospitalières.



Fig. 30

FIGURE 30 : LE TOUKOUCHIPANN

(Août 1972)

- A : "Savane-roche", sur le versant oriental. La végétation herbacée est ici floristiquement dominée par Pitcairnia geyskesii (Bromeliaceae). Au fond et au premier plan, des fourrés où l'on aperçoit Anthurium solitarium (Araceae) - grandes feuilles, au centre - Chelonanthus uliginosus (Gentianaceae) - fleur, à droite - Mandevilla surinamensis (Apocynaceae) et Topobea parasitica (Melastomaceae), défeuillé ici, en saison sèche.
- B : Broussailles sur pente, au pied de la face nord. On remarque l'abondance des lianes recouvrant les arbres, et l'on distingue Cecropia sp. (Moraceae), à gauche et en haut à droite, Phenakospermum guianense (Musaceae), au centre.
- C : Broussailles sur pente, au pied de la face nord : tiges succulentes, rampantes et défeuillées, ici, en saison sèche, de Dieffenbachia seguine (Araceae). On distingue également la base des tiges érigées de Costus spiralis var. villosus (Zingiberaceae).

FIGURE 31 : LA "SAVANE - ROCHE" DU P . K . 23

(Août 1972)

- A : Faciès à Ischaemum guianense. On note, à l'arrière-plan, la présence de nombreux fourrés.
- B : Faciès à Ischaemum guianense. Au centre, un arbuste (indéterminable) défeuillé en saison sèche ; au fond à droite, une "rosette" de feuilles de Furcraea foetida (Agavaceae).
- C : Crête : faciès à Pitcairnia geyskesii. Fourré avec Anthurium solitarium (Araceae) et Topobea parasitica (Melastomaceae), défeuillé, ici, en saison sèche.



Fig. 31

Ichthyothere sp. nov. (fig. 26 C), Ischaemum guianense, Nepsera aquatica, Phyllanthus niruri, Selaginella radiata, et, surtout, Selaginella densifolia. Parmi les herbes les plus grandes, poussent Costus spiralis var. spiralis et Maranta divaricata. Les arbustes et petits arbres de 2 à 5 mètres de haut sont principalement Clusia minor, mêlé à quelques pieds d'Eugenia biflora, Ficus citrifolia et Topobea parasitica. Ils portent de nombreux épiphytes, parmi lesquels des Peperomia, des Araceae et des fougères dont Polypodium pectinatum et Asplenium serratum. Des arbres disséminés, de 10 à 15 mètres de haut, non identifiés, dominent l'ensemble.

7°/ LA "SAVANE - ROCHE" DU P.K. 23 (altitude : 550 m; fig. 31)

=====

Avec son tapis herbacé quasi continu de plus d'un kilomètre de long, étalée sur une pente faible exposée à l'ouest, cette "savane-roche" mérite vraiment le nom de savane, au sens que l'on donne à ce terme en Afrique ou sur la côte alluvionnaire de Guyane, mise à part l'existence des feux qui n'interviennent évidemment pas aux Tumuc-Humac. On n'y retrouve d'ailleurs pas l'aspect habituel des inselbergs aux parois abruptes et dénudées (fig. 31 A).

La partie la plus septentrionale, que nous avons prospectée, peut être divisée en deux zones :

a) La crête présente quelques plaques de rocher dénudé où poussent Anthurium solitarium, Elleanthus strobilifer, Epidendrum nocturnum, Melampodium camphoratum, Phyllanthus niruri et surtout Pitcairnia geyskesii. Les fourrés isolés présentent le même aspect que dans les autres "savanes-roches". Autour des buissons d'Eugenia biflora, Clusia sp. pl. Souroubea guianensis et Topobea parasitica, ils regroupent des espèces herbacées : Anthurium solitarium, Chelonanthus uliginosus, des Orchidaceae et de petites lianes : Dioclea virgata, Mandevilla surinamensis (fig. 31 C).

b) La pente, en contrebas de la crête, est une vaste savane herbeuse où abonde Ischaemum guianense. Sous ces hautes herbes et mêlées à elles, poussent plusieurs espèces de la crête, notamment les Orchidaceae et Pitcairnia geyskesii. Les fourrés comportent essentiellement des Clusia, mais la plupart des espèces herbacées qui, sur la crête, y étaient associées, sont ici éparpillées dans le tapis graminéen (fig. 31 A et B).

A la lisière, on remarque Cochlospermum orinocensis, également présent dans les fourrés isolés les plus importants, Costus spiralis var. spiralis, Eugenia biflora, Ficus citrifolia, Heliconia psittacorum, Topobea parasitica, et, en sous-bois de la forêt basse de transition, Monnieria trifolia et Pharus glaber.

8°/ LE "SOMMET EN CLOCHE" (altitude : 675 m ; fig. 15 A, 32 et 33)

=====

C'est un dôme rocheux aux pentes très régulières, d'environ 40° sauf sur sa face nord qui présente un palier recouvert de forêt : HURULT (1967) fait remarquer qu'....."une face présente un profil parabolique à drainage divergent, tandis que l'autre conserve un fragment de vallée suspendue....."

Nous étudierons la végétation à partir de la base jusqu'au sommet, le long du versant sud-ouest.

a) La lisière inférieure (fig. 24 C et 34) !

La transition entre la forêt dense et la "savane-roche" est assez brutale par suite de la pente forte de l'inselberg, et la forêt de transition fait défaut (absence de Myrtaceae). La lisière occupe une bande de 20 mètres de large à peine. Elle est formée d'une végétation dense de 1 à 2,5 mètres de haut, où prédominent Costus spiralis var. spiralis et Maranta divaricata. On y remarque également, du côté de la

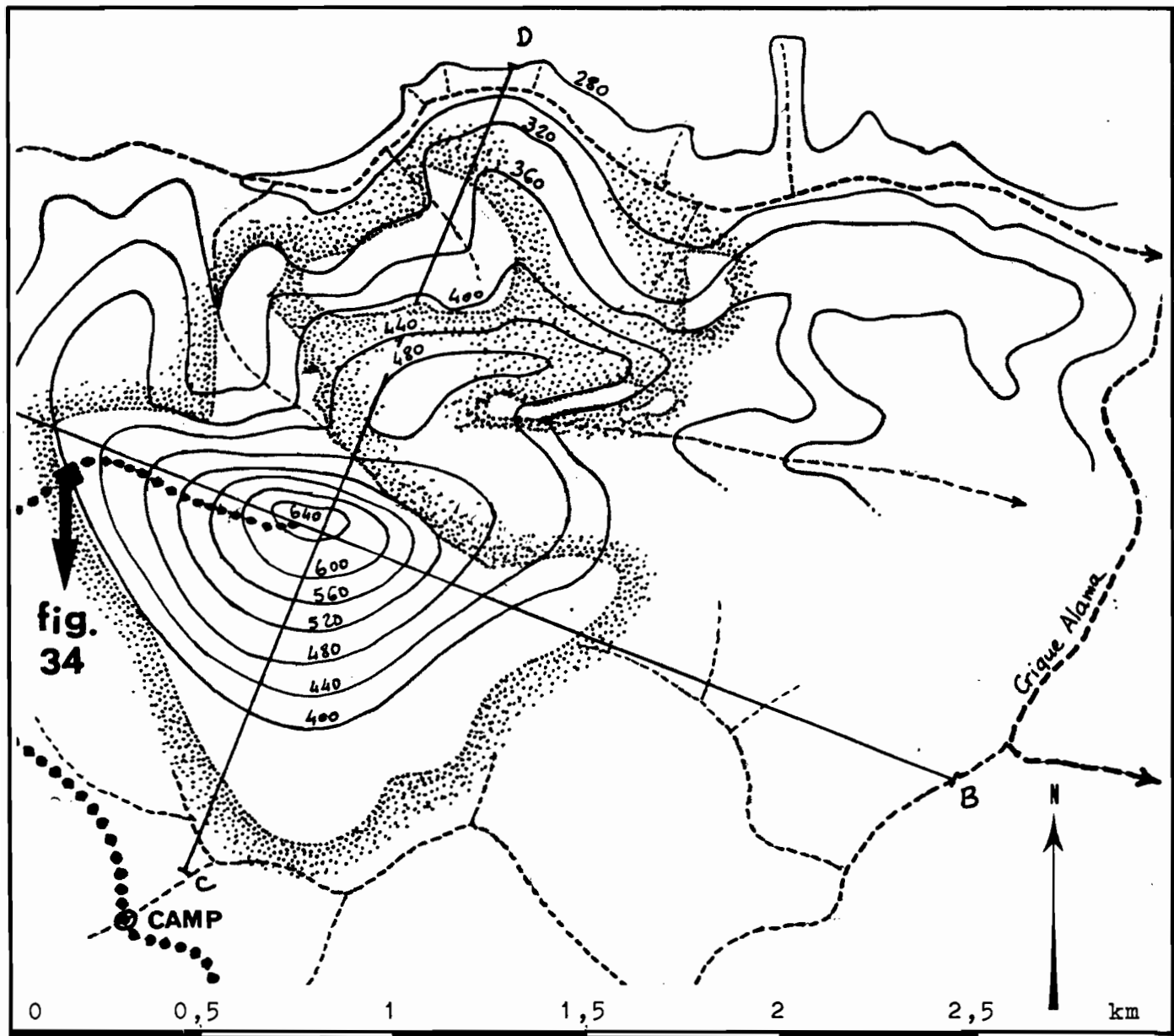


Figure 32 : Le Sommet en Cloche; plan de l'inselberg
 (conventions : cf. fig. 20)

FIGURE 33 : LE SOMMET EN CLOCHE

(Août 1972)

- A : Le Sommet en Cloche, vu de la "savane-roche" du p.k. 23 (voir aussi figure 15 A).
- B : Souroubea guianensis (Marcgraviaceae) en fleurs dans un fourré ("savane-roche" du p.k. 23).
- C : "Savane-roche" au pied du versant sud, à proximité de la lisière (faciès à Ischaemum guianense). Au premier plan, on remarque les grandes feuilles d'Anthurium solitarium (Araceae), ainsi qu'Ernestia confertiflora (Melastomaceae).

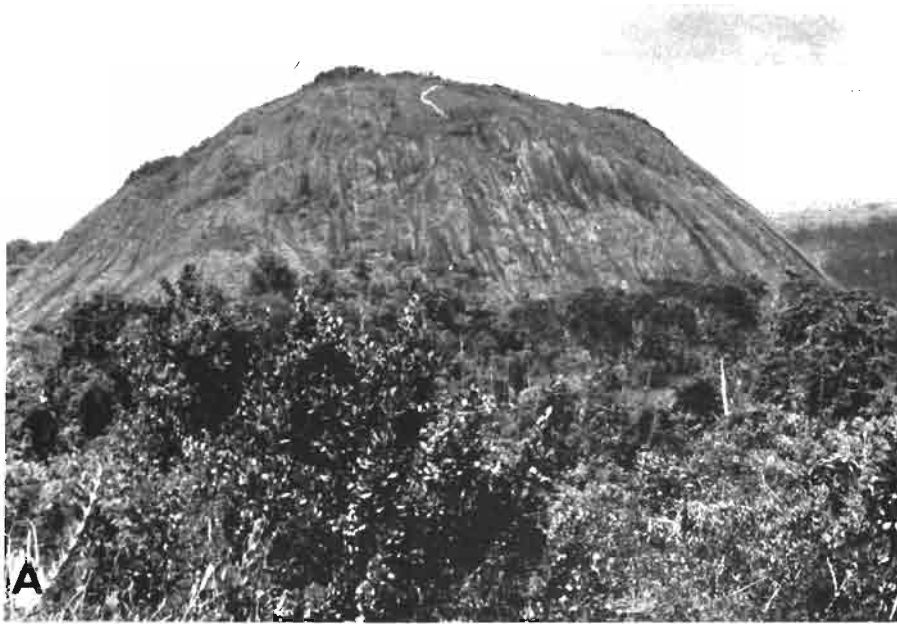


Fig. 33

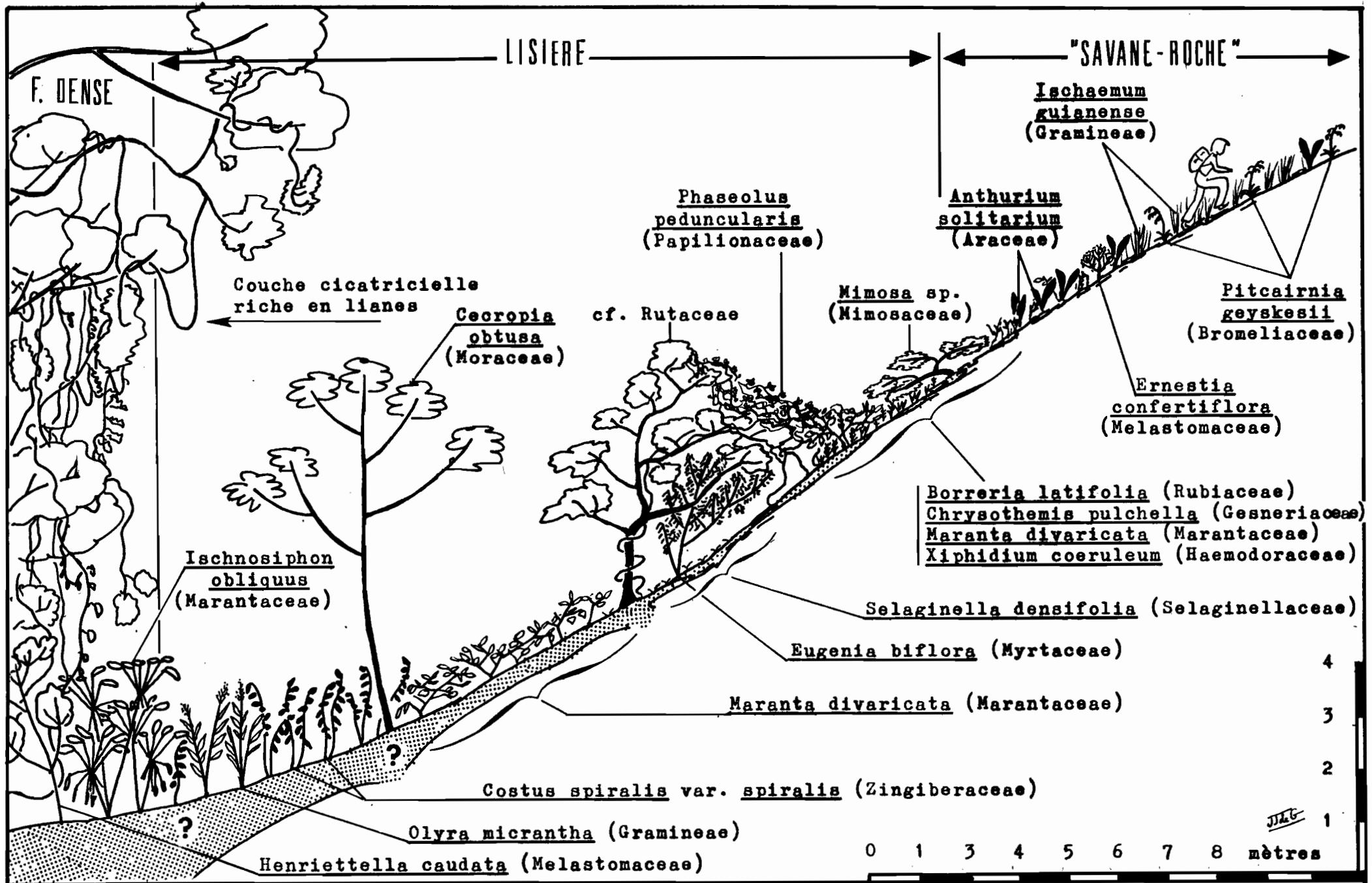


Figure 34 : Lisière inférieure du Sommet en Cloche ; profil schématique de la végétation (cf. plan fig. 32)

forêt dense, Ischnosiphon obliquus et Olyra micrantha, qui sont des espèces forestières de chablis, et, du côté de la "savane-roche", Borreria latifolia, Chrysothemis pulchella et Xiphidium caeruleum.

b) La "savane-roche" (recouvrement de l'ordre de 50 %) :

Sur la moitié inférieure de la pente, le tapis herbacé est floristiquement dominé par Ischaemum guianense, espèce à laquelle se mêlent Ernestia confertiflora, Ichthyothere sp. nov., localisée en bas de pente (fig. 26 C) et Pitcairnia geyskesii. Les fourrés les plus petits comportent surtout Anthurium solitarium et Encyclia ionosma, parfois accompagnées par Epidendrum nocturnum et Mandevilla surinamensis (fig. 33 C).

Sur la moitié supérieure de la pente, au contraire, Pitcairnia geyskesii devient beaucoup plus abondant qu'Ischaemum guianense ; Ernestia blackii remplace Ernestia confertiflora. Des mousses et des lichens apparaissent, ainsi que Portulaca sedifolia. Dans les fourrés, Anthurium solitarium est moins fréquent et surtout beaucoup moins robuste qu'en bas de pente. Epidendrum nocturnum abonde et domine, en nombre, Encyclia ionosma.

Dans les deux cas, les fourrés les plus grands sont marqués par la présence de Clusia sp. pl., Topobea parasitica, et, dans les creux de rocher, Eugenia biflora.

Enfin, au sommet, la végétation herbacée, bien que moins discontinue en raison de l'absence de pente, est très voisine floristiquement de celle du haut de pente. Dans les fourrés poussent, en outre, Oreopanax capitatum var. multiflorum et Souroubea guianensis (fig. 33 B).

c) Broussailles et lisière de la forêt sommitale :

Contrairement au pied de l'inselberg où le passage de la forêt à la "savane" est très brutal, la transition est ici extrêmement progressive : les fourrés arbustifs deviennent plus nombreux et confluent, et

finissent par former une végétation broussailleuse plus ou moins dense, parsemée de petites clairières, puis, aux abords de la forêt, un véritable petit bois :

Des broussailles de un à deux mètres de haut où se mêlent Anthurium solitarium, très abondant, Costus spiralis var. villosus, Dioclea virgata, Encyclia ionosma, parfois, Furcraea foetida, émergent de petits arbres isolés, défeuillés, portant sur leurs branches des Bromeliaceae, en particulier, Catopsis sessiliflora, Vriesia amazonica, ainsi que d'autres épiphytes (Peperomia glabella, mousses). Ces arbrisseaux sont généralement : Clusia sp. pl., Eugenia biflora, Myrcia multiflora, Topobea parasitica. En "strate" herbacée, on note la présence de Begonia prieurii, Ichthyothere sp. nov., Ischaemum guianense, Phyllanthus niruri, et, au pied des arbustes, Polypodium triseriale.

La zone adjacente à la forêt sommitale comporte une végétation inextricable, plus dense et haute de trois mètres en moyenne, où prolifère Eugenia biflora accompagnée de quelques Clusia et de pieds de Manihot sp. En sous-bois, plus humide, apparaissent Clidemia capitata, Costus spiralis var. villosus, Cyperus diffusus var. entrerianus, Maranta divaricata et surtout Ichthyothere sp. nov. On remarque aussi Calathea ovata et Erechtites valerianaefolia.

d) La forêt basse sommitale :

Sa flore et sa structure rappellent celles des forêts de transition étudiées précédemment.

Les Myrtaceae dominent en nombre parmi les arbres où l'on note aussi quelques Cecropia et Tapirira guianensis.

Dans les strates arbustives, les Myrtaceae abondent également, et l'on remarque en outre, Erythroxylum sp., Miconia sp., Psychotria hoffmannseggiana.

L'ensemble herbacé, qui s'épanouit sur un épais tapis de feuilles mortes, est riche en Calathea propinqua auquel se mêlent quelques Araceae et Scleria reflexa.

Les épiphytes sont très nombreux en sous-bois : mousses, fougères, Araceae (Philodendron sp. pl.), Bromeliaceae (Guzmania lingulata).

9°/ L' INSELBERG DE LA BORNE FRONTIERE N° 1 (altitude : 592 m ;
===== fig. 35 et 36)

Massif complexe, présentant des formes d'érosion très accentuées, avec de nombreuses vasques de dissolution (fig. 36 C), cet inselberg est partiellement recouvert de forêt. Nous n'en avons étudié que la zone sommitale présentant à la fois "savane" et forêt.

a) La "savane-roche" :

Hormis les fourrés isolés, le tapis herbacé est extrêmement pauvre et discontinu, voire inexistant, laissant apparaître de longs "toboggans" de granit (fig. 36 A), dont les écailles d'altération ont servi à la confection, par les indiens, d'assemblages de pierres d'âge vraisemblablement proto-wayana.

Selon HURAUULT & al. (1963)... "il n'existe aucun moyen de dater ces figures avec précision. Elles datent d'au moins 100 ans..... d'autre part, elles ne peuvent pas être très anciennes, car aucun écaillage de la roche ne s'est produit en dessous de ces figures....." Ce site a d'ailleurs pu être occupé ultérieurement par les Wayanas, mais aucun de ces indiens n'en a actuellement le souvenir (P. GRENAND, comm. pers.). Les pierres, disposées côte à côte, à plat sur le granit, représentent des silhouettes d'hommes, de lézards, de tortues, de serpents, dont la plupart sont fort bien conservés. Ces figures, d'après HURAUULT, FRENAY et RAOUX qui ont découvert le site en 1956, et l'ont étudié en 1962, occupent le pourtour d'une enceinte ovoïde faite elle-même d'un alignement de pierres (fig. 36 B).

Ce n'est qu'aux alentours de la borne, où la pente est nulle, que l'on trouve Cassia saxatilis, Melampodium camphoratum, Pitcairnia

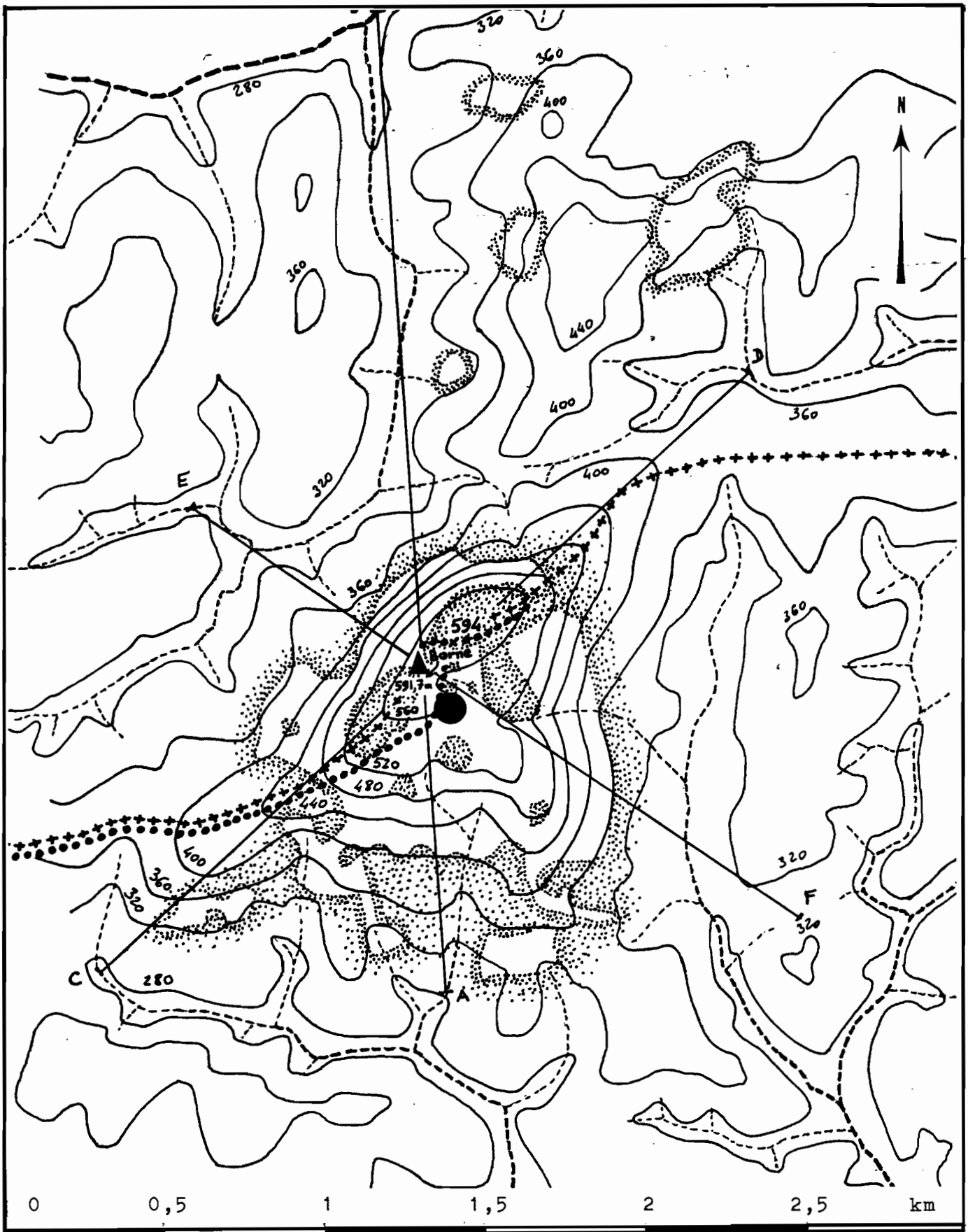


Figure 35 : Sommet de la borne-frontière n° 1 ; plan de l'inselberg
(conventions : cf. fig. 20)

- ▲ Borne
- Vestiges archéologiques (assemblages de pierres)

FIGURE 36 : L' INSELBERG DE LA BORNE - FRONTIERE N° 1

(Septembre 1972)

- A : "Savane-roche" sur la pente sud. La végétation herbacée est presque inexistante, et seuls subsistent les fourrés isolés. Au fond, à 13 km à vol d'oiseau, le Pic Coudreau, un des derniers gros inselbergs de l'extrémité orientale de la "chaine", isolé des autres et non prospecté.
- B et C : Sommet de l'inselberg. "Savane-roche" au tapis herbacé très discontinu.
- En B, on remarque, au fond, la forêt basse sommitale, et, en contrebas, des formes d'érosion accentuée, avec vasques de dissolution dans le granit. Les fourrés sont peu nombreux. Au centre, on voit une partie des assemblages de pierres d'époque protohistorique: ici, un fragment d'enceinte, réalisés par les indiens à l'aide des écailles de desquamation du granit.
- En C, on distingue le tapis herbacé très discontinu (faciès à Pitcairnia geyskesii) et de nombreuses vasques de dissolution.



Fig. 36

geyskesii, et, en moindre importance, Cyrtopodium andersonii, Encyclia ionosma, Ernestia sp., Ichnanthus sp., Paspalum cf. parviflorum, Rhynchospora barbata et Rhynchospora subdicephala, Stylosanthes hispida. Plus bas sur la pente pousse Schwenckia americana. Les zones de suintements permanents sur le rocher, sont occupées par Paepalanthus cf. lamarckii, Utricularia hispida, aux fleurs jaunes ou blanches, et Xyris fallax.

Les fourrés isolés sont, comme dans les autres "savanes-roches", riches en Anthurium solitarium, Chelonanthus uliginosus, Clusia sp. pl., Dioclea guianensis, Epidendrum nocturnum, Mandevilla surinamensis, Souroubea guianensis, Topobea parasitica. On y trouve, en outre, abondamment, Piptocarpha triflora.

b) La lisière de la forêt sommitale :

Parmi les lianes et arbrisseaux, on reconnaît Ananas ananassoides, Costus spiralis var. villosus, Sauvagesia tafelbergensis, et, dans les endroits les plus humides, un arbrisseau au feuillage étalé (modèle architectural de TROLL) et aux touffes d'étamines spectaculaires, blanches à anthères roses, Calliandra surinamensis.

c) La forêt basse sommitale :

Sa voûte, où prédominent les Myrtaceae, culmine à 10 mètres en moyenne. Comme d'ordinaire à cette altitude, les épiphytes sont nombreux.

En sous-bois, Inga virgultosa et Psychotria hoffmannseggiana sont particulièrement fréquents. On peut également citer Calathea ovata, Casearia sp., Olyra cordifolia, Phyllanthus niruri, vers la lisière, Scleria sp., Selaginella pedata.

Progressivement, vers le N-E, la forêt basse fait place à une véritable forêt dense sommitale qui constitue une réserve d'eau à l'origine des si nombreux suintements observés sur cet inselberg. Myrcia bracteata et Streptogyne americana sont des éléments de transition entre forêt basse et forêt dense.



CHAPITRE IV

LES FORMATIONS VEGETALES

Il ressort des précédentes descriptions l'existence de plusieurs formations végétales (1) bien différenciées sur les inselbergs (fig. 37), que nous avons déjà évoquées au cours de notre étude préliminaire, (de GRANVILLE & SASTRE, 1973).

1°/ DESCRIPTION .

=====

De nombreuses systématiques basées sur la physionomie des formations végétales ont été proposées pour l'étude des milieux tropicaux. L'une des plus connues est celle établie au cours des accords de Yangambi (AUBREVILLE, 1956), pour l'Afrique intertropicale. Les classifications antérieures sont exposées par SCHNELL (1971). D'autres ont été suivies : TROCHAIN (1954, 1957), FOSBERG (1961), SCHMITHUSEN (1968), pour ne citer que les principales et les plus récentes. Nous avons adopté une terminologie basée sur celle de SCHMITHUSEN qui nous paraît l'une des plus claires et des plus actualisées. Cependant, la difficulté de scinder le continuum biologique de la Nature en catégories arbitraires bâties par notre esprit cartésien n'est pas nouvelle, tous les intermédiaires existant entre les formations décrites : de la forêt dense, on passe progressivement, au fur et à mesure de l'amincissement du sol, à ce que nous avons appelé la forêt basse qui, elle-même, devient de plus en plus basse et broussailleuse jusqu'aux fourrés de lisières, ensuite à la savane, d'abord continue, puis discontinue, jusqu'au rocher nu (2).

(1) Le terme de "formation" est utilisé ici dans le sens généralement admis actuellement, d'un groupe de communautés végétales de même physionomie, et qui est fonction des conditions climatiques et de l'environnement (SCHIMMEL, 1971), marquant immédiatement le paysage et ne faisant pas appel à la notion de composition floristique.

(2) A de rares exceptions près où le contact savane-forêt dense est brutal. C'est, par exemple, le cas du Toukouchipann, dont les parois sont très abruptes.

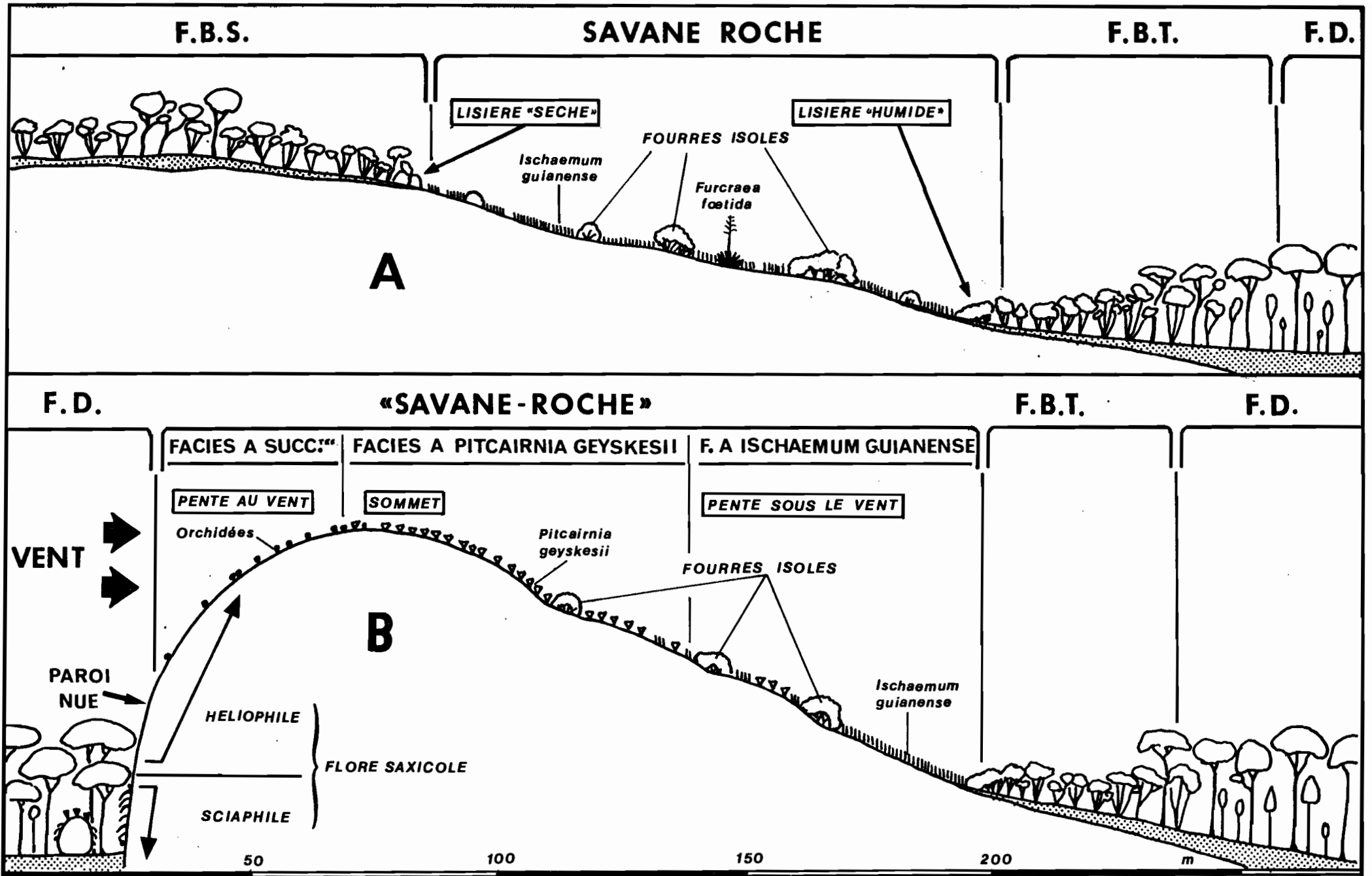


Figure 37 : Schéma des principales formations végétales d'un inselberg

A : cas d'un inselberg à pente faible et forêt sommitale

B : cas d'un inselberg à pente forte sans forêt sommitale

F.D. : FORET DENSE

F.B.S. : FORET BASSE SOMMITALE

F.B.T. : FORET BASSE DE TRANSITION

(on remarque dans le sous-bois une énorme boule de granite portant une flore saxicole sciaphile)

Nous avons donc été amené à faire quelques concessions et à formuler certaines réserves. En particulier, nous avons dû conserver le terme guyanais de "savane-roche" qui nous semble convenir mieux que tout autre aux formations herbeuses basses des inselbergs qui, selon la terminologie de SCHMITHÜSEN, serait une sorte de mosaïque de "savanes sèches", de "steppes sèches à touradons" (classe des "formations herbeuses ouvertes"), de "fourrés nains semi-désertiques tropicaux" (classe des "fourrés nains") et de "formations des rochers et fissures" (classe des "déserts et autres formations à plantes très armées"), encore qu'aucune de ces dénominations ne convienne parfaitement au caractère très particulier des "savanes-roches". Nous étudierons successivement : les forêts, les fourrés, les "savanes-roches".

La description de chacune de ces formations est suivie de sa composition floristique où les types biologiques de RAUNKIAER sont indiqués entre parenthèses, après chaque espèce, selon les conventions suivantes :

még PH	:	mégaphanérophyte (plus de 30 mètres)	
més PH	:	mésophanérophyte (8 à 30 mètres)	
mi PH	:	microphanérophyte (2 à 8 mètres)	
na PH	:	nanophanérophyte (0,5 à 2 mètres)	
CH l	:	chaméphyte ligneux) (moins de 0,5 mètres)
CH h	:	chaméphyte herbacé	
H	:	hémicryptophyte	
G	:	géophyte	
TH	:	thérophyte	

Nous avons, en outre, tenu compte des lianes (L), ligneuses (l) ou herbacées (h) et des épiphytes (E).

Pour l'établissement du spectre biologique, nous avons donc opté pour le système, ancien mais simple et connu de tous, de RAUNKIAER (1905), complété et amélioré par l'auteur en 1934 (figure 38 A). Le nombre d'espèces relativement petit dans la "savane-roche" et le manque de données précises concernant le port des plantes et leur système souterrain ne nous a cependant pas permis de diviser les chaméphytes en suffrutescents, passifs, actifs, en coussinets ; les hémicryptophytes en proto-, partiellement rosettés, rosettés ; les géophytes en géophytes à rhizomes, à bulbes, à racines tubéreuses et tiges tubéreuses.

Par contre, nous avons maintenu les différentes subdivisions parmi les phanérophytes, ainsi que le préconise EMBERGER (1966) : "Il est nécessaire de mettre en évidence la structure (stratification) de la végétation, qui est un caractère essentiel. Dans ce but, il faut indiquer les % de dominance des types biologiques dans les diverses strates." Malheureusement, nous ne disposons pas des éléments pour établir le spectre de dominance - ou spectre réel - (méthode de CARLES, 1948), basé, non pas sur le nombre d'espèces représentées par un type biologique, mais sur le nombre et la densité des individus présents (recouvrement de chaque "strate"). EMBERGER (1966) estime, en effet, que le spectre de dominance est beaucoup plus significatif écologiquement que le spectre brut de RAUNKIAER qui exprime surtout la "diversité floristique des types biologiques à l'intérieur d'une végétation considérée".

Les épiphytes et les lianes ont été comptés parmi les phanérophytes mais font aussi l'objet d'un décompte séparé (figure 38 B). Les plantes herbacées érigées, à ramification aérienne abondante (méristèmes végétatifs situés à plus de 0,5 m du sol), mais aptes à rejeter vigoureusement de la base - rhizome, en général - comme Maranta divaricata, Lasiacis ligulata, Scleria secans, ont été classées parmi les hémicryptophytes et non phanérophytes. Enfin, le cas extrême et quelque peu embarrassant des saxicoles non chaméphytes, qui ont leurs bourgeons végétatifs au ras du rocher, a été pris en considération parmi les hémicryptophytes (Anthurium solitarium, Orchidaceae).

A titre de comparaison, nous avons reproduit les spectres bruts établis par HOOCK (1971), des différentes catégories de savanes côtières et de groupements adjacents de la région de Kourou (figure 39).

a) Les forêts (1) - fig. 13, 19, 25, 27, 36 B ; Tableau I -

La forêt dense n'étant pas traitée en détail au cours de cette étude (cf. Chapitre I), les seules forêts que nous analyserons ici sont les forêts basses, caractéristiques des inselbergs :

(1) sont généralement intermédiaires entre les formations décrites par SCHMITHÜSEN sous le nom de "Tropische immergrüne Saisonregenwälder" et "Hygro-bis mesomorphe immergrüne Strauchformationen".

La forêt basse de transition se rencontre entre la "savane-roche" et la forêt dense, généralement au bas des pentes des inselbergs, où elle est d'une importance variable, de quelques mètres à quelques dizaines de mètres de large, selon la pente. Nous l'avons étudiée, en particulier, dans les exemples suivants : Témomaïrem, Paloulouimeuèpeu, Petit Mitaraka, extrémité orientale du Mitaraka sud.

La forêt basse sommitale occupe le sommet des inselbergs : Mitaraka nord et sud, Paloulouimeuèpeu, Sommet en Cloche, "savane-roche" du p.k. 7,5, inselberg de la borne frontière n° 1.

Elles ont en commun les caractéristiques suivantes : poussant sur un sol mince où affleure en de nombreux endroits la dalle granitique, les arbres sont bas (voûte de 3 à 10 mètres de haut), caractérisés par un port généralement buissonnant (ramifiés dès la base), à de rares exceptions près, une architecture peu évidente, des feuilles souvent petites. La lumière pénètre aisément en sous-bois où elle favorise la prolifération des épiphytes bas, surtout lorsqu'il s'agit de forêts sommitales d'altitude moyenne (supérieure à 500 mètres) soumises au régime des brouillards en saison des pluies. L'éclaircissement important permet l'existence de tapis herbacés, souvent denses et continus (cf. 2° partie de ce mémoire).

a 1 . Les plantes terrestres des ensembles structuraux

supérieurs

Floristiquement, parmi quelques Mimosaceae (Inga) et Anacardiaceae (Tapirira cf. guianensis), ce sont les Myrtaceae qui dominent en nombre, dont plusieurs Calyptranthes (C. fasciculata, C. lepida) et Eugenia (E. omissa, E. pseudopsidium). En bordure, vers la lisière, Inga virgul-tosa présente, par ses petites folioles, une singulière convergence morphologique avec les microphylls d'Eugenia biflora qui pousse dans la lisière.

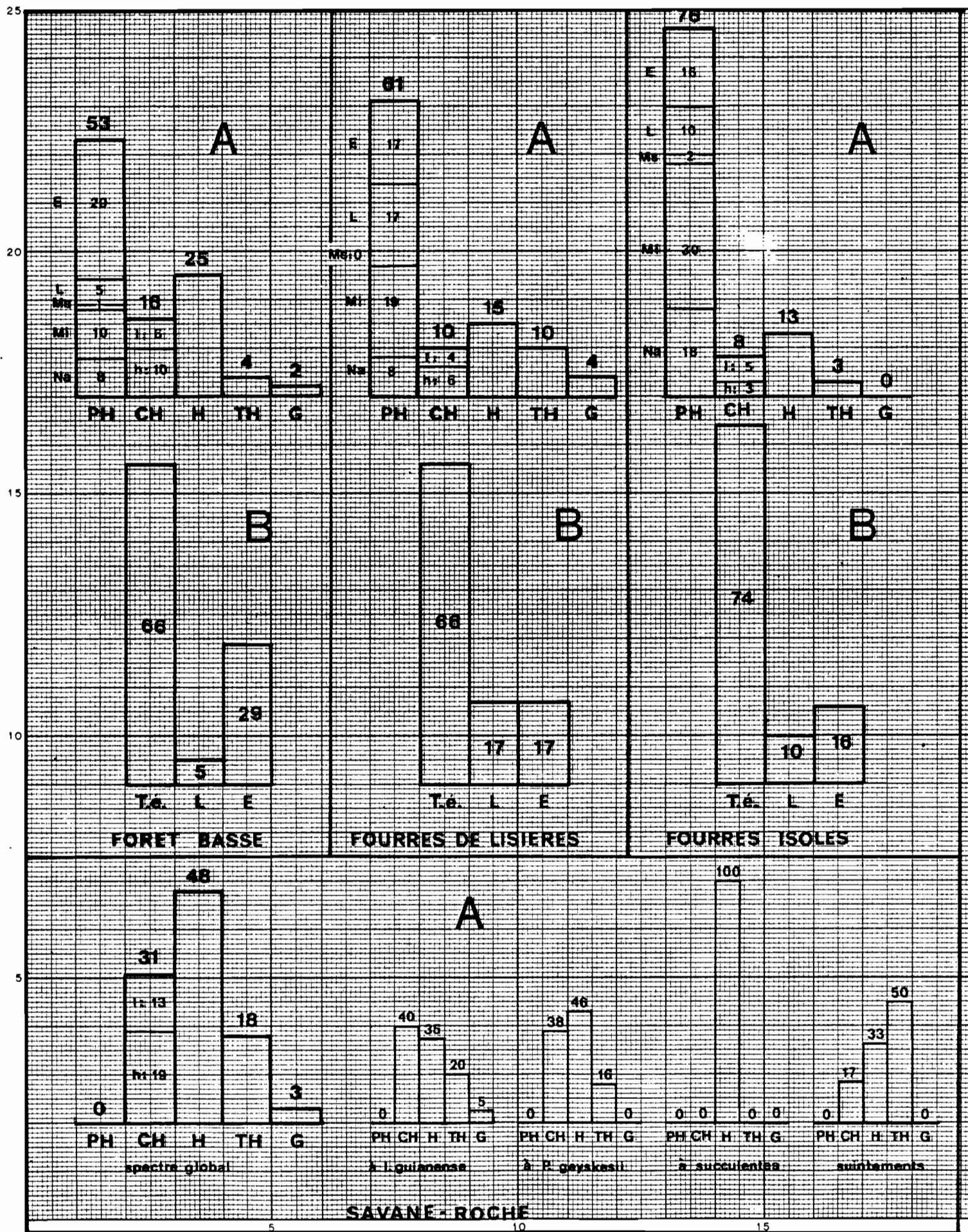


Figure 38 : A - Spectre biologique brut, selon RAUNKIAER (en %),
 B - Port des plantes (en %), dans les différentes formations végétales des inselbergs des Tumuc-Humac (E : épiphytes, L : lianes, T.é. : plantes terrestres érigées).

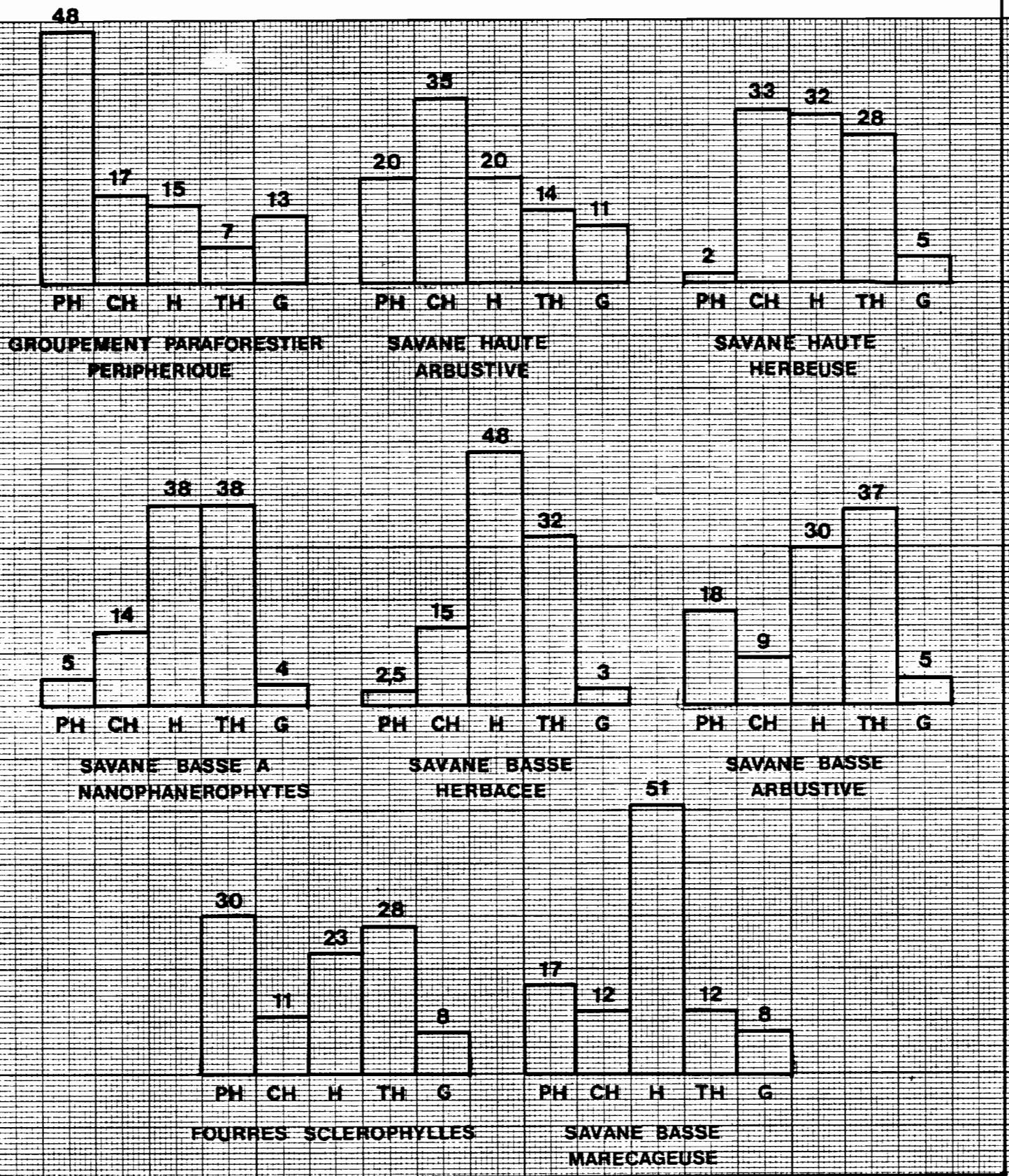


Figure 39 : Spectre biologique, selon RAUNKIAER (en %), des différents groupements végétaux des savanes côtières de Guyane (Kourou) (d'après HOOCK, 1971)

a 2 . Les plantes terrestres des ensembles structuraux

inférieurs

Parmi les espèces ligneuses du sous-bois, prédominent nettement les petits buissons de Psychotria hoffmannseggiana, aux fruits bleus, densément ramifiés et qui dépassent rarement 50 cm de haut. C'est une espèce bien caractéristique de ce groupement.

Dans les ensembles herbacés, se trouvent des Cyperaceae, Cyperus diffusus var. entrierianus, Scleria reflexa, Scleria stipitata ; des Gramineae, Ichnanthus panicoides, Ichnanthus sp., Olyra cordifolia, Olyra micrantha, Pariaria campestris, Pharus glaber et Streptogyne americana ; quelques fougères, Adiantum humile, Lindsaea pallida. Dans les plages bien éclairées du sous-bois, apparaissent des tapis presque monospécifiques, généralement composés de Marantaceae : Calathea ovata ou Calathea propinqua ou Maranta humilis ; ou encore de Selaginellaceae : Selaginella pedata et Selaginella radiata. Au niveau des suintements, ces deux espèces sont remplacées par S. densifolia.

Dans la bordure proche de la lisière, on voit presque toujours Maranta divaricata, surtout lorsqu'il s'agit d'une lisière "humide" (voir plus loin : les fourrés de lisières), avec parfois, Ernestia pullei, Justicia pectoralis, Macrocentrum cristatum, Monnieria trifolia, Phyllanthus niruri, Scleria secans, Sipanea wilson-brownei, Teliostachya alopecuroidea.

a 3 . Les épiphytes

Enfin, les épiphytes tiennent une place importante dans la forêt basse, non pas qu'ils soient plus abondants que dans la forêt dense voisine, mais probablement parce qu'ils trouvent ici, à hauteur d'homme à peu près le même microclimat que dans la voûte de la forêt dense. Les Orchidaceae y sont abondamment représentées, surtout par Elleanthus linifolius, Elleanthus cf. strobilifer, Encyclia vespa var. crassilabi, Epidendrum ramosum, Epidendrum strobiliferum, Scaphyglottis cuneata.

Les Bromeliaceae aussi sont très nombreuses, les espèces les plus fréquentes étant Guzmania lingulata var. minor, Tillandsia anceps et Tillandsia monadelpha. La troisième catégorie importante d'épiphytes est constituée par les Ptéridophytes, essentiellement des Lomariopsidaceae du genre Elaphoglossum (E. glabellum, E. herminieri, E. laminarioides) et des Polypodiaceae (Polypodium aureum var. areolatum, P. dissimile, P. lycopodioides). On doit aussi mentionner Asplenium serratum, Oleandra pilosa et des Hymenophyllaceae reviviscentes (1).

Nous avons relevé, dans la forêt de transition ou sommitale, un plus grand nombre d'espèces (124 inventoriées - Tableau I) que dans les autres groupements (fourrés de lisières ou isolés, "savane-roche"). Rien d'étonnant à ce que les phanérophytes et les chaméphytes, le plus souvent ligneux, y abondent. L'alimentation en eau est suffisante pour qu'ils y survivent. Seules, les limites mécaniques de l'enracinement ne permettent pas aux grands phanérophytes de s'installer. Les hémicryptophytes forment en général l'ensemble herbacé. Le fait le plus remarquable est l'abondance des épiphytes révélée par le spectre biologique (près d'un tiers des espèces), due au microclimat humide et aux brouillards de la saison des pluies, surtout aux altitudes moyennes (2). Les géophytes, les thérophytes et les lianes ne sont pas fréquents.

Le spectre biologique de la forêt basse (fig. 38 A) se rapproche de celui du "groupement paraforestier périphérique" de HOOCK (fig. 39) dont il diffère cependant par une grande richesse en hémicryptophytes que compense une pauvreté flagrante en géophytes (saison sèche moins accentuée que dans la région côtière, et, surtout, minceur du sol). Il semble que ce soit là un des éléments caractéristiques de l'originalité de ce groupement végétal.

-
- (1) Des échantillons récoltés depuis deux jours, et complètement desséchés, ont repris vie dans l'atmosphère saturée d'humidité d'un sac plastique ; il est possible que les Sélaginelles soient également reviviscentes (l'expérience n'a pas été faite).
- (2) En saison sèche, les brouillards, exclusivement matinaux, se concentrent dans le fond des vallées occupées par la forêt dense et n'atteignent jamais les inselbergs.

TABLEAU I : La Forêt basse : composition floristique et types biologiques (124 espèces inventoriées)

A : ANGIOSPERMES : DICOTYLEDONES

	PH			CH		H	TH	L		E
	més.	mi.	na	l	h			l	h	
Begonia prieurii (Begoniaceae)							+			
Bertiera diversiramea (Rubiaceae)			+							
Calyptranthes fasciculata (Myrtaceae)			+							
Calyptranthes lepida (id.)		+								
Casearia pitumba (Flacourtiaceae)			+							
Chrysothemis pulchella (Gesneriaceae)					+					
Cissampelos fasciculata (Menispermaceae)								+		
Clidemia capitata (Melastomaceae)			+							
Coutarea hexandra (Rubiaceae)		+								
cf. Dioclea (Papilionaceae)								+		
cf. Elaterium (Cucurbitaceae)									+	
Erechtites valerianaefolia (Asteraceae)							+			
Ernestia pullei (Melastomaceae)				+						
Eugenia omissa (Myrtaceae)			+							
Eugenia pseudopsidium (id.)			+							
Ficus citrifolia (Moraceae)		+								
Gouania blanchetiana (Rhamnaceae)								+		
Guarea affinis (Meliaceae)		+								
Hibiscus spathulatus (Malvaceae)			+							
Hillia illustris (Rubiaceae)			+							
Hirtella racemosa (Chrysobalanaceae)		+								
Hyptis atrorubens (Labiatae)					+					
Ichthyothere sp. nov. (Asteraceae)							+			
Inga cf. sciadon (Mimosaceae)		+								
Inga virgultosa (id.)		+								
Justicia pectoralis (Acanthaceae)					+					
Macrocentrum cristatum (Melastomaceae)				+						
Manihot sp. 1 (Euphorbiaceae)					+					
Manihot sp. 3 (id.)					+					
cf. Miconia (Melastomaceae)			+							
Mikania cf. micrantha (Asteraceae)									+	
Monniera trifolia (Rutaceae)				+						
Myrcia multiflora (Myrtaceae)		+								
Nepsera aquatica (Melastomaceae)							+			
Ocotea sp. (Lauraceae)		+								
cf. OLACACEAE		+								
Peperomia rotundifolia (Piperaceae)										+
Phyllanthus niruri (Euphorbiaceae)							+			
Piptocarpha cf. triflora (Asteraceae)		+								
Psychotria hoffmannseggiana (Rubiaceae)				+						
Psychotria iodotricha (id.)				+						
Randia armata (id.)		+								
Rudgea cf. standleyana (id.)			+							
Ruellia rubra (Acanthaceae)					+					
SAPOTACEAE sp. ind.		+								
Sipanea pratensis var. dichotoma (Rubiaceae)					+					
Sipanea wilson-brownei (id.)					+					
Stigmaphyllon sp. (Malpighiaceae)								+		
Tapirira cf. guianensis (Anacardiaceae)	+									
Teliostachya alopecuroidea (Acanthaceae)					+					

TABLEAU I : (suite) - B : ANGIOSPERMES : MONOCOTYLEDONES

	CH h	H	G	E
Anthurium pentaphyllum (Araceae)				+
Calathea ovata (Marantaceae)			+	
Calathea propinqua (id.)			+	
Cyperus diffusus var. entrerianus (Cyperaceae)		+		
Dieffenbachia seguine (Araceae)	+			
Elleanthus linifolius (Orchidaceae)				+
Elleanthus strobilifer (id.)				+
Encyclia vespa var. crassilabia (id.)				+
Epidendrum ramosum (id.)				+
Epidendrum strobiliferum (id.)		+		
GRAMINEAE sp. ind.		+		
Guzmania lingulata var. minor (Bromeliaceae)				+
Ichnanthus panicoides (Gramineae)		+		
Ichnanthus sp. (id.)		+		
Lasiacis ligulata (id.)		+		
Maranta divaricata (Marantaceae)		+		
Maranta humilis (id.)			+	
Monstera sagotiana (Araceae)				+
Ocotomea petulans (Orchidaceae)				+
Olyra cordifolia (Gramineae)		+		
Olyra micrantha (id.)		+		
ORCHIDACEAE sp. ind.				+
Panicum sp. (Gramineae)		+		
Pariaria campestris (id.)		+		
Pharus glaber (id.)		+		
Pitcairnia sastreii (Bromeliaceae)		+		
Pleurothallis orbicularis (Orchidaceae)				+
Psychomorphis pusilla (id.)				+
Scaphyglottis cuneata (id.)				+
Scaphyglottis ochroleuca (id.)				+
Scleria latifolia (Cyperaceae)		+		
Scleria pterota (id.)		+		
Scleria reflexa (id.)		+		
Scleria secans (id.)		+		
Scleria stipitata (id.)		+		
Sobralia fragrans (Orchidaceae)				+
Streptocalyx poeppigii (Bromeliaceae)		+		
Streptogyne americana (Gramineae)		+		
Tillandsia anceps (Bromeliaceae)				+
Tillandsia monadelpha (id.)				+
Vriesia splitgerbera (id.)				+
Xiphidium coeruleum (Haemodoraceae)		+		

TABLEAU I : (fin) - C. : PTERIDOPHYTES et BRYOPHYTES

	CH h	H	E
<u>PTERIDOPHYTES</u> =====			
1°/ <u>Filicineae</u> :			
Adiantum humile (Adiantaceae)		+	
Asplenium kapplerianum (Aspleniaceae)			+
Asplenium pediculariifolium (id.)		+	
Asplenium serratum (id.)			+
Asplenium zamiifolium (id.)		+	
Blechnum occidentale (Blechnaceae)		+	
Dicranoglossum desvauxii (Polypodiaceae)			+
Elaphoglossum glabellum (Lomariopsidaceae)			+
Elaphoglossum herminieri (id.)			+
Elaphoglossum laminarioides (id.)			+
Hymenophyllum polyanthos (Hymenophyllaceae)			+
Lindsaea pallida (Lindsaeaceae)		+	
Nephrolepis cordifolia (Oleandraceae)		+	
Oleandra pilosa (id.)			+
Polypodium aureum var. areolatum (Polypodiaceae)			+
Polypodium ciliatum (id.)			+
Polypodium dissimile (id.)			+
Polypodium lycopodioides (id.)			+
Polypodium pectinatum (id.)		+	
Polypodium plumula (id.)		+	
Polypodium sphenodes (id.)			+
Polypodium triseriale (id.)			+
Polytaenium feei (Vittariaceae)			+
Pteridium aquilinum ssp. caudata (Pteridaceae)		+	
Trichomanes cristatum (Hymenophyllaceae)			+
2°/ <u>Lycopodineae</u> :			
Lycopodium cf. taxifolium (Lycopodiaceae)			+
Selaginella densifolia (Selaginellaceae)	+		
Selaginella flagellata (id.)	+		
Selaginella pedata (id.)	+		
Selaginella radiata (id.)	+		
<u>BRYOPHYTES (1)</u> =====			
Sphagnum palustre (Sphagnaceae) - saxicole -			

(1) Il existe, dans la forêt basse, de nombreuses autres Bryophytes, généralement épiphytes, qui n'ont pas été inventoriées.

b) Les fourrés (1)

b 1 . Les fourrés de lisières (fig. 19, 24, 25. Tableau II A)

La forêt basse se caractérise, au contact de la savane, par de nombreuses espèces, toujours héliophiles, mais souvent différentes selon les conditions de drainage ; les sarmenteux et les lianes de petite taille y abondent.

Les lisières des forêts sommitales, voisines des crêtes, et n'étant pas situées en contrebas d'un important massif forestier, sont des "lisières sèches". (Fig. 24 A et B). Nous les avons rencontrées, en particulier, au sommet du Mitaraka sud (Figure 25), ainsi que dans sa région occidentale, en bordure de la forêt sommitale du Sommet en Cloche et de l'inselberg de la borne-frontière n° 1. C'est le domaine de Banisteriopsis gardneriana, Cissus erosa, Clusia kanukuana, Costus spiralis var. villosus, Dioclea guianensis, Dioclea virgata, Ernestia pullei, Eugenia biflora, (forme à petites feuilles, fig. 23 C), Gouania blanchetiana, Helicteres pentandra, Piptocarpha cf. triflora, Nephrolepis cordifolia et Polypodium plumula, parfois Ananas ananassoides, Heliconia psittacorum, Sauvagesia tafelbergensis et des épiphytes de pleine lumière comme Catopsis sessiliflora, Vriesia amazonica et Vriesia splitgerbera (fig. 24 D).

Bien que toutes les transitions soient possibles entre les "lisières sèches et humides", ces dernières sont généralement des lisières situées en bas de pente, recevant une grande partie des eaux de drainage, souvent, aussi, en-dessous d'un massif forestier important qui joue le rôle de volant hydrique, en assurant une alimentation en eau continue, même pendant la saison sèche. Il s'agit, par exemple, des lisières observées au pied du Toukouchipann et du Paloulouimeuèpeu, à la borne-frontière n° 1, au p.k. 23, au Sommet en Cloche (fig. 19 et 24 C), au Témomaiem.

(1) appartiennent aux catégories suivantes décrites par SCHMITHÜSEN (1968) "Hygro-bis mesomorphe immergrüne Strauchformationen" et, accessoirement : "Hartlaub - Strauchformationen" "Sukkulenten - Strauchformationen".

Leur physionomie ne diffère guère de celle des précédentes, mais leur flore est souvent plus riche. Certaines espèces des "lisières sèches" disparaissent, remplacées par des vicariantes écologiques : par exemple Costus spiralis var. villosus (hirsute) est ici supplanté par la variété spiralis (glabre) qui est, de loin, la plus commune en Guyane, le long des fleuves et dans la zone côtière ; les Dioclea font souvent place à Phaseolus peduncularis. Sauvagesia tafelbergensis est plus fréquent ainsi que Heliconia psittacorum. Parmi les lianes, Cissus erosa abonde toujours. On peut également citer : Calliandra surinamensis, Cassia stenocarpa, Cissampelos fasciculata, Helicteres pentandra, Ipomoea sp. p. parfois Borreria latifolia, Cheilanthes radiata, Chrysothemis pulchella, Xiphidium coeruleum, et, à la limite de la savane, Cyrtopodium andersonii, Ischaemum guianense.

Dans le cas extrême de suintements permanents, on trouve Ficus citrifolia, Nepsera aquatica, Ichthyothere sp. nov.

b 2 . Les fourrés isolés (fig. 16, 22 A, 30 A, 31, 33 C ;

Tableau II B).

("Îlots de végétation arbustive"

- de GRANVILLE & SASTRE, 1974 -)

Dans la savane herbeuse et sur le rocher, même presque nu, on remarque de nombreux fourrés de végétation herbacée, arbustive, voire arborescente (1), bien caractérisés par leur physionomie qui rappelle les "fourrés sclérophylles" des savanes basses côtières (HOCK, 1971) et leur flore où se retrouvent beaucoup d'espèces de la lisière. Ce sont de gros "coussinets" de 1 à 4 ou 5 mètres de haut et autant de diamètre.

Parmi les arbrisseaux qui les composent, dominant floristiquement les Clusia aux feuilles coriaces et brillantes, C. cf. annularis, C. cf. colorans, C. kanukuana, C. minor, C. nemorosa ; des Myrtaceae, Eugenia biflora (forme à petites feuilles), Myrcia multiflora ; Oreopanax capitatum var. multiflorum, Piptocarpha cf. triflora, Souroubea guianensis, Topobea parasitica. Ces espèces arbustives ou arborescentes de petites dimensions ne se rencontrent que dans les fourrés de taille moyenne ou

(1) Le déterminisme de la formation et de l'accroissement de la taille de ces fourrés, issus de plantes pionnières installées dans des fissures du rocher, est expliqué au paragraphe 2.

grande. Par contre, dans tous les cas, l'oeil est attiré par les corolles voyantes, blanches, de Mandevilla surinamensis et bleues, de Chelonanthus uliginosus, ainsi que par les grandes feuilles dressées, spatulées et souvent jaunies, d'Anthurium solitarium. Ces espèces sont associées à deux Orchidaceae, Encyclia ionosma, et, surtout, Epidendrum nocturnum, ainsi qu'à une fougère, presque toujours présente, Polypodium triseriale, et, parfois, Nephrolepis cordifolia, Polypodium pectinatum, Polypodium plumula. Dioclea virgata est également fréquente. Dans certains cas, on voit émerger de ces fourrés des arbres isolés : Byrsonima crassifolia, Cochlospermum orinocensis, Coutarea hexandra.

Les fourrés de lisière et les fourrés isolés ont des spectres biologiques très comparables entre eux (fig. 38), tout comme leur richesse floristique d'ailleurs. Par rapport à la forêt basse, il y a moins de chaméphytes et d'hémicryptophytes (donc, corrélativement, plus de phanérophytes) et, surtout, la proportion des épiphytes est considérablement réduite par suite de l'assèchement du microclimat au contact de la savane. Les lianes (Papilionaceae, Rhamnaceae, Vitaceae) sont généralement grêles, herbacées ou peu ligneuses, pour des raisons évidentes : l'absence de compétition pour la course vers la lumière ne leur impose pas d'ériger de longues et puissantes tiges, comme dans la forêt dense. Les facteurs défavorables de l'enracinement limitent, par ailleurs, la taille des individus.

En comparaison des végétations côtières étudiées par HOOCK (fig.39), les spectres biologiques des lisières et des fourrés isolés rappellent beaucoup plus celui du "groupement paraforestier périphérique" que celui des fourrés sclérophylles, contrairement à ce que l'on pourrait croire : ces derniers sont physionomiquement proches des fourrés isolés des inselbergs. Naturellement, tout comme pour la forêt basse, le caractère saxicole des fourrés des inselbergs se manifeste par leur pauvreté en géophytes par rapport au "groupement paraforestier périphérique" des savanes côtières.

b 3 . Les broussailles sur pentes ou fourrés en mosaïque

(fig. 30 B et C)

Sur les pentes fortes les plus irrégulières, constituées d'une succession de petites falaises granitiques, de paliers, éboulis, fissures, surplombs, la végétation n'est plus structurée, et est formée d'une mosaïque complexe des groupements végétaux de la forêt basse, des lisières, des fourrés isolés et des "savanes-roches". On y retrouve donc la plupart des éléments constitutifs de ces différents groupements, outre des espèces de végétation de type secondaire, comme les Cecropia (fig. 30 B), Clidemia capitata, Dieffenbachia seguine (fig. 30 C), Manihot, sp., Mikania cf. micrantha, Phytolacca rivinoides, Sipanea pratensis, Sipanea staheli, Solanum sp.

Nous n'avons évidemment pas établi le spectre biologique d'une végétation aussi hétérogène.

Tel est le cas de la zone sommitale du Sommet en Cloche, des pentes tourmentées du Patoulouimeuèpeu et du Mitaraka nord, de la base du versant septentrional du Toukouchipann.

b 4. Les "cambrouses" ou fourrés de bambous (1)

Le terme guyanais de "cambrouse" désigne une végétation dense, presque impénétrable, de deux à trois mètres de haut, constituée presque exclusivement de "calumets" (Lasiacis ligulata), grande herbe ramifiée, sarmenteuse. Les "cambrouses", dont il est difficile de connaître l'origine, poussent vraisemblablement sur un sol mince. Particulièrement nombreuses sur les pentes des collines boisées de la région des "Tumuc-Humac", elles peuvent occuper une surface variant de quelques mètres carrés à quelques centaines de mètres carrés. Nous en avons vu un exemple au Temomaïrem (fig. 8).

(1) "Bambusgesträuche", selon la terminologie de SCHMITHÜSEN (1968).

c) Les "savanes-roches"

Au cours de la description de la végétation naine des inselbergs prospectés, nous avons vu que ses variantes sont nombreuses en fonction des conditions écologiques et vont du tapis herbacé continu ou discontinu au rocher nu ou parsemé de touffes isolées (touradons). Malgré la continuité des gradients entre ces variantes, on peut cependant distinguer plusieurs faciès définis par la structure de la végétation et la composition floristique.

c 1 . Faciès à *Ischaemum guianense*

(fig. 10, 13, 15 C, 18 A, 21 B, 29 A, 31 A et B ;
Tableau III A)

Ce groupement végétal, floristiquement plus riche que les deux suivants, occupe les pentes faibles, "sous le vent", généralement en bas des versants (milieu subxérique) et les clairières abritées au sol mince. Son recouvrement est de 70 à 100 %.

Nous l'avons rencontré au Témomaïrem (fig. 10), au Paloulouimeuènp (fig. 13), à la "savane-roche" du p.k. 7,5 (fig. 15 C), au Petit Mitaraka (fig. 18 A), au col du Mitaraka nord, sur l'extrémité occidentale du Mitaraka sud (fig. 21 B), à la "savane-roche" du p.k. 23 (fig. 31 A), sur la moitié inférieure de la pente du Sommet en Cloche.

C'est le seul cas où les "savanes-roches" ont une physionomie comparable à celle des savanes côtières. Le rocher est en général invisible, sous un tapis herbacé continu et hautement dominé par *Ischaemum guianense* auquel se mêlent principalement *Cassia saxatilis*, *Chelonanthus uliginosus*, *Ernestia confertiflora*, *Heliconia psittacorum*, *Melampodium camphoratum*, *Nephrolepis cordifolia*, *Pitcairnia geyskesii*, *Rhynchospora barbata*, *Riencourtia glomerata*, *Stylosanthes hispida*. Dans les endroits les plus chauds et bien abrités du vent, les savanes sont parsemées de grandes "rosettes" de *Furcraea foetida*, souvent mêlées à *Cyrtopodium andersonii* aux longs pseudobulbes fusiformes et dressés, atteignant 70 cm de haut (fig. 21 C et 29 A).

(1) se rapproche des "Trockensavannen" et des "Subtropische regenrüne Büschelgrass - Trockensteppen" de SCHMITHUSEN.

TABLEAU III : Les "Savanes-roches" : composition floristique et types biologiques

A : Faciès à Ischaemum guianense (Gramineae)
(20 espèces inventoriées)

	CH		H	G	TH
	l	h			
<u>ANGIOSPERMES</u>					
1°/ <u>Dicotylédones</u> :					
Borreria latifolia (Rubiaceae)		+			
Borreria sp. 1 (id.)		+			
Borreria sp. 2 (id.)		+			
Cassia saxatilis (Caesalpinaceae)	+				
Chelonanthus uliginosus (Gentianaceae)					+
Ernestia confertiflora (Melastomaceae)	+				
Melampodium camphoratum (Asteraceae)					+
Riencourtia glomerata (id.)					+
Sipanea pratensis var. dichotoma (Rubiaceae)		+			
Stylosanthes hispida (Papilionaceae)		+			
2°/ <u>Monocotylédones</u> :					
Cyrtopodium andersonii (Orchidaceae)			+		
Furcraea foetida (Agavaceae)	+				
Heliconia psittacorum (Musaceae)				+	
Ichnanthus sp. (Gramineae)			+		
Ischaemum guianense (id.)					+
Pitcairnia geyskesii (Bromeliaceae)			+(1)		
Rhynchospora barbata (Cyperaceae)			+		
<u>PTERIDOPHYTES</u>					
Cheilanthes radiata (Cheilantheae)			+		
Nephrolepis cordifolia (Oleandraceae)			+		
Polypodium plumula (Polypodiaceae)			+		

(1) : saxicole

c 2 . Faciès à *Pitcairnia geyskesii* (1)

(fig. 15 B, 23 A et B ; Tableau III B)

Ce groupement est situé généralement sur les crêtes et les sommets (milieu xérique) dépourvus de sol, mais sur des pentes relativement faibles. Son recouvrement varie de 30 à 70 %.

C'est le cas de la crête de la "savane-roche" du p.k. 7,5 (fig. 15 B) et du Petit Mitaraka, du sommet du Mitaraka sud (fig. 23), de la "savane-roche" du p.k. 23 et de l'inselberg de la borne frontière n° 1.

On y retrouve, appauvrie, la flore de la savane à *Ischaemum guianen* mais son aspect est nettement discontinu (recouvrement de 30 à 60 %). Généralement, c'est l'"ananas sauvage", *Pitcairnia geyskesii* qui domine au point de former des plaques monospécifiques résultant, en majeure partie, d'un accroissement en surface, par multiplication végétative - clones - (2), au-dessus desquelles se dressent, en saison sèche, les squelettes de leurs inflorescences. Les espèces de la savane à *Ischaemum* les plus résistantes que l'on retrouve ici sont *Cassia saxatilis*, et, surtout, *Melampodium camphoratum*. Plus rarement, on note la présence d'*Ernestia blackii*, *Ernestia rubra*, *Paspalum* cf. *parviflorum*, *Portulaca sedifolia*, *Rhynchospora barbata*, *Rhynchospora subdi-cephala*, *Stylosanthes hispida*.

Dans ce cas comme dans le précédent, la "savane-roche" est parsemée de fourrés isolés dont la description et la composition floristique ont été données plus haut.

(1) pourrait s'apparenter à la fois, selon la terminologie de SCHMITHÜSE aux "Tropisch-subtropische Zwergstrauch-Halbwüsten" et aux "Fels-und Felsspalten-Formationen".

(2) Ce sont des plantes mobiles rampantes (voir 2ème partie de ce mémoire).

TABLEAU III : (suite) B : faciès à Pitcairnia geyskesii (Bromeliaceae)
- 13 espèces inventoriées

C : faciès à succulentes : 5 espèces inventoriées

D : zones de suintements : 6 espèces inventoriées

	CH		H	TH
	l	h		
<u>B : FACIES à Pitcairnia geyskesii</u>				
1°/ <u>Dicotylédones</u> :				
Cassia saxatilis (Caesalpinaceae)	+			
Ernestia blackii (Melastomaceae)	+			
Ernestia rubra (id.)	+			
Melampodium camphoratum (Asteraceae)				+
Portulaca sedifolia (Portulacaceae)			+	
Stylosanthes hispida (Papilionaceae)			+	
2°/ <u>Monocotylédones</u> :				
Aechmea setigera (Bromeliaceae)			+(1)	
cf. Axonopus (Gramineae)			+	
Ischaemum guianense (id.)				+
Paspalum cf. parviflorum (id.)			+	
Pitcairnia geyskesii (Bromeliaceae)			+(1)	
Rhynchospora barbata (Cyperaceae)			+	
Rhynchospora sudicephala (id.)			+	
<u>C : FACIES à SUCCULENTES</u>				
<u>Monocotylédones</u> :				
Anthurium solitarium (Araceae)			+	
Bulbostylis sp. (Cyperaceae)			+	
Encyclia ionosma (Orchidaceae)			+(1)	
Epidendrum nocturnum (id.)			+(1)	
Trilepis kanukuensis (Cyperaceae)			+(1)	
<u>D : ZONES DE SUINTEMENTS</u>				
1°/ <u>Dicotylédones</u> :				
Justicia pectoralis (Acanthaceae)			+	
Schwenkia americana (Solanaceae)				+
Utricularia hispida (Lentibulariaceae)				+
2°/ <u>Monocotylédones</u> :				
Scleria cf. staheliana (Cyperaceae)			+	
Paepalanthus cf. lamarckii (Eriocaulaceae)				+
Xyris fallax (Xyridaceae)			+	

(1) : saxicoles

c 3 . Faciès à succulentes (1)

(Fig. 18 B et C - Tableau III C)

C'est le cas extrême d'une végétation très pauvre et très discontinue, de recouvrement inférieur à 30 %, en milieu très xérique, généralement sur pentes fortes exposées au vent, dont la pente N-E du Petit Mitaraka est particulièrement bien représentative (fig. 18 C).

Dans les fissures et sur le bord des écailles de desquamation du granit poussent de rares touffes de Cyperaceae, Bulbostylis, sp. Trilepis kanukuensis, ainsi que quelques pieds rabougris de Pitcairnia geyskesii. L'essentiel de la végétation est formé par des bouquets d'Orchidaceae succulentes, en particulier Epidendrum nocturnum, et, plus rarement, Elleanthus strobilifer, Encyclia ionosma, mêlées à des formes naines d'Anthurium solitarium (fig. 18 B).

Les parois, presque verticales, lisses et érodées (fig. 29 B), sont pratiquement nues, à l'exception de quelques Anthurium solitarium et Encyclia ionosma s'accrochant sur de rares aspérités. C'est un aspect appauvri à l'extrême du faciès à succulentes.

c 4 . Bas de pentes et zones de suintements (Tableau III D)

C'est une situation fréquente lorsque la dalle granitique se trouve en contrebas d'un massif forestier installé sur le sommet ou encore à la base d'un inselberg de pente modeste où s'accumulent les eaux de ruissellement.

Les espèces y sont les mêmes que dans la savane à Ischaemum guianense, mais les individus sont plus robustes, cette dernière, en particulier, atteignant fréquemment une hauteur d'un mètre.

(1) pourrait s'apparenter à la fois, selon la terminologie de SCHMITHÜS aux "Tropisch-subtropische Zwergstrauch-Halbwüsten" et aux "Fels- und Felsspalten-Formationen".

S'y mêlent souvent d'autres herbes plus exigeantes et qui ne pourraient résister à la grande sécheresse édaphique des hauts de pentes et des crêtes : Borreria sp. pl., Elaterium sp., Justicia pectoralis, Schwenckia americana.

Là où les suintements sont permanents, même en saison sèche, on rencontre en abondance Ichthyothere sp. nov., Paepalanthus, cf. lamarckii, Riencourtia glomerata, Selaginella densifolia, Utricularia hispida, Xyris fallax qui poussent parmi les mousses et, parfois, Sphagnum palustre.

La "savane-roche" a un spectre biologique (fig. 38) complètement différent de ceux de la forêt basse, des lisières et des fourrés isolés, et qui traduit les rigueurs d'un microclimat temporairement chaud et xérique, éprouvant pour les plantes : les hémicryptophytes et les chaméphytes sont en nombre dominant, suivies par les thérophytes. Il n'y a, bien entendu, ni phanérophytes érigés, ni lianes, ni épiphytes (1). Contrairement aux savanes côtières, les géophytes sont extrêmement rares (une seule espèce), étant donné l'extrême minceur ou l'absence du sol. Ils sont éliminés par cet unique facteur mécanique.

Le spectre biologique brut de la "savane-roche", dans son ensemble, rappelle celui de la "savane basse herbacée" de HOOK (fig. 39), avec, cependant, plus de chaméphytes et moins de thérophytes. Afin de s'affranchir de l'hétérogénéité de la végétation de la "savane-roche", nous avons établi les spectres bruts de chacun de ses principaux groupements végétaux. Ceux-ci, bien que très approximatifs et peu significatifs, car basés sur un très petit nombre d'espèces (20, 13, 5 et 6 respectivement), évoquent cependant une parenté physiologique entre le faciès à Ischaemum guianense et la "savane haute herbeuse" de la côte, tandis que le faciès à Pitcairnia geyskesii se rapprocherait de la "savane basse herbacée" (milieu plus xérique).

(1) Les épiphytes "vrais" se trouvent dans les fourrés isolés, mais les plantes saxicoles qui vivent dans les faciès les plus xériques de la "savane-roche" ont une écologie comparable à celle d'épiphytes.

Quant au faciès à succulentes, où il ne reste plus que des hémicryptophytes saxicoles, son spectre ne ressemble à aucun de ceux des savanes côtières où de tels substrats, dépourvus totalement de sol, n'existent pas.

Nous avons vu que le système simple des types biologiques, établi par RAUNKIAER pour les pays tempérés, a suscité un certain nombre de réflexion (EMBERGER, 1966). D'autres auteurs, notamment AUBREVILLE (1963), ont proposé une classification mieux adaptée aux pays tropicaux, mais relativement complexe. MANGENOT (1969) fait aussi remarquer, à juste titre, que la classification de RAUNKIAER doit être complétée par la notion de mono- (un seul), oligo- (peu) et polyblastie (nombreux bourgeons) (1). Il est évident que les arbres polyblastiques ont beaucoup plus de chances, par la multiplicité de leurs méristèmes, de survivre aux intempéries. Or, nous avons noté l'absence totale, dans les "savanes-roches", mais aussi dans les groupements voisins (fourrés de lisière et isolés, forêt basse), de plantes monoblastiques (espèces monocauls appartenant aux modèles de HOLTUM et de CORNER, selon HALLÉ et OLDEMAN, 1970) : aucun palmier ne pousse dans les "savanes-roches", et les très rares palmiers que l'on peut voir dans la forêt basse ne sont jamais des phanérophytes monoblastiques, mais de petites hémicryptophytes au rhizome enterré et ramifié (Bactris simplicifrons), voire des géophytes (Bactris gastoniana). La seule espèce qui, au premier coup d'oeil, pourrait, par ses "rosettes" de feuilles, paraître monoblastique est Pitcairnia geyskesii. Un examen plus attentif fait ressortir que ces "rosettes" sont issues d'un réseau complexe de rhizomes charnus et ramifiés, rampant sur le rocher, cachés et protégés par les bases écailleuses et persistantes des feuilles mortes. Les chaméphytes polyblastiques, au contraire, abondent dans la forêt basse où plusieurs espèces, également présentes en forêt dense, se ramifient ici beaucoup plus abondamment, par exemple, Psychotria hoffmannsegiana (2)

(1) Cette terminologie rappelle beaucoup celle de CORNER (1949), qui distingue les arbres pachycaules, massifs, non ramifiés, aux feuilles de grandes dimensions, des arbres leptocauls, plus évolués, ramifiés aux rameaux plus grêles et aux feuilles plus petites.

(2) HALLÉ (comm. pers.) fait remarquer que, compte tenu de l'architecture modulaire du genre Psychotria, une ramification plus abondante est l'expression d'une croissance plus lente.

2°/ STRUCTURE ET DYNAMIQUE

=====

a) Structure

Nous avons, à plusieurs reprises, fait remarquer que la forêt basse, de transition ou sommitale, était constituée d'arbres souvent dépourvus de tronc, ramifiés dès la base ou presque, au port buissonnant.

Pour comprendre sa structure, il nous paraît utile de nous référer aux travaux d'OLDEMAN (1974a) qui a étudié l'architecture de la forêt dense, en Guyane. Cet auteur a mis en évidence l'existence d'ensembles structuraux, correspondant à des ensembles d'arbres "du présent", c'est-à-dire, qui portent de nombreuses réitérations de leur modèle initial (cf. HALLE et OLDEMAN, 1970), et ont atteint leurs dimensions définitives. Les "surfaces d'inversion" partagent chaque ensemble structural en deux zones superposées, et sont définies par l'inversion des tendances morphologiques et des gradients écologiques qui s'y manifestent (fig.40) . Dans la pratique, la surface d'inversion est approximativement située au niveau des premières fourches des arbres de l'ensemble structural correspondant.

Dans un profil architectural théorique, simplifié à l'extrême, depuis la forêt dense haute jusqu'à la "savane-roche", en passant par la forêt basse, on peut imaginer que la surface d'inversion II, correspondant à l'ensemble structural II des grands arbres de la forêt haute (fig. 40), s'abaisse progressivement jusqu'à venir au niveau du sol (fig. 41). Ainsi, dans la forêt basse, l'ensemble structural inférieur I de la forêt dense haute, composé d'arbres appartenant à des espèces plus ou moins sciaphiles, ainsi que les ensembles structuraux des arbustes, des arbrisseaux et des herbes, également sciaphiles, n'existent pas.

Dans la forêt basse, on se trouverait, en vérité, en présence de la moitié supérieure d'une forêt dense, haute, où tous les gradients, écologiques et morphologiques, seraient dirigés dans le même sens : au-dessus du sol de la forêt basse, la tendance est toujours à la réitération. Les contraintes écologiques dues à la minceur du sol et au peu de réserve hydrique, semblent être à l'origine de l'absence des

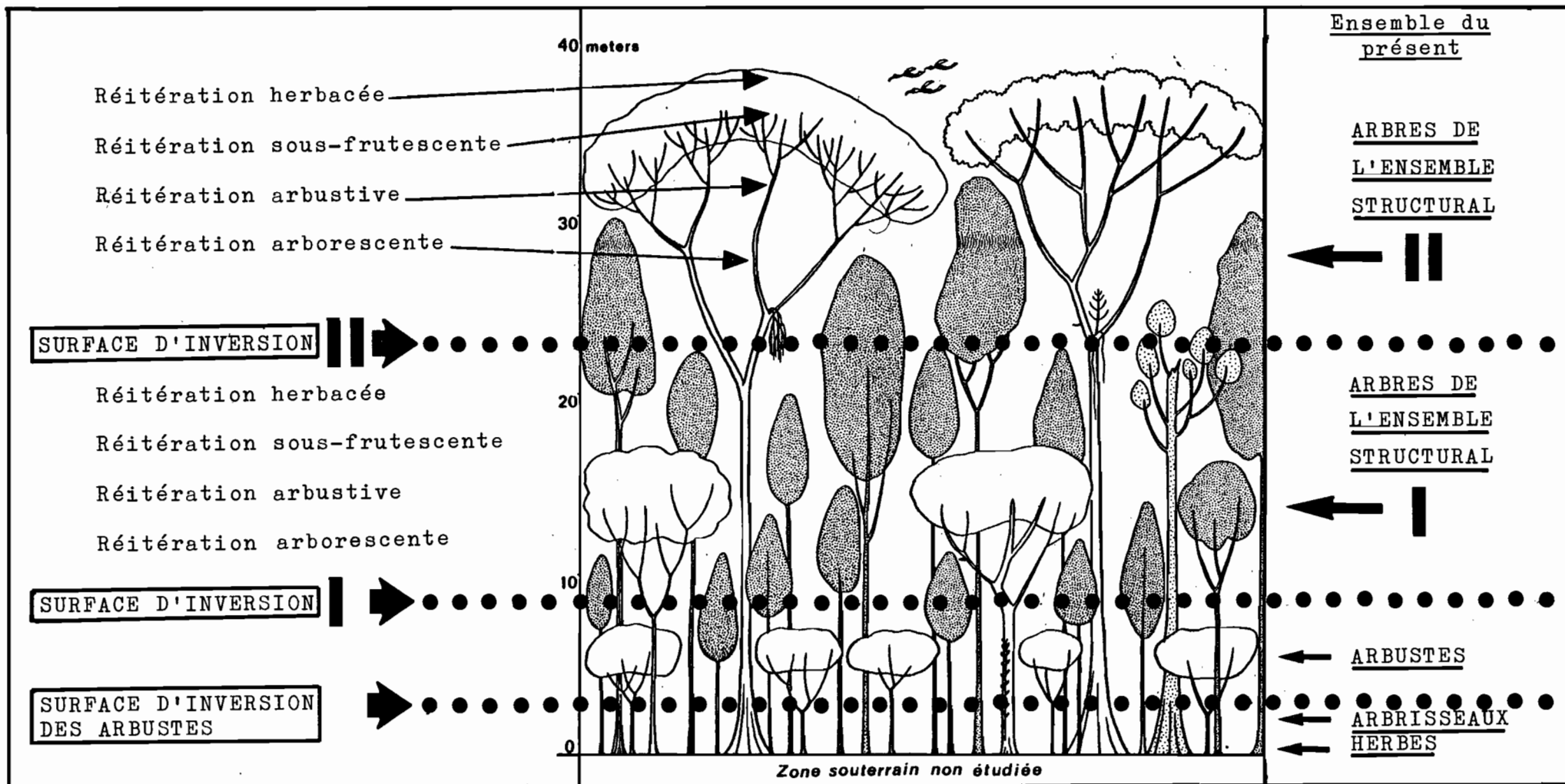


Figure 40 : Schéma architectural de la forêt dense; les surfaces d'inversion et les ensembles structuraux.

Noter que, dans la cime des arbres de chacun des ensembles structuraux, de la première fourche jusqu' au sommet, la réitération est d'abord arborescente, puis arbustive, sous-frutescente et, enfin, herbacée.

En grisé : les arbres de l'ensemble d'avenir.

(d'après HALLE, OLDEMAN & TOMLINSON, 1978)

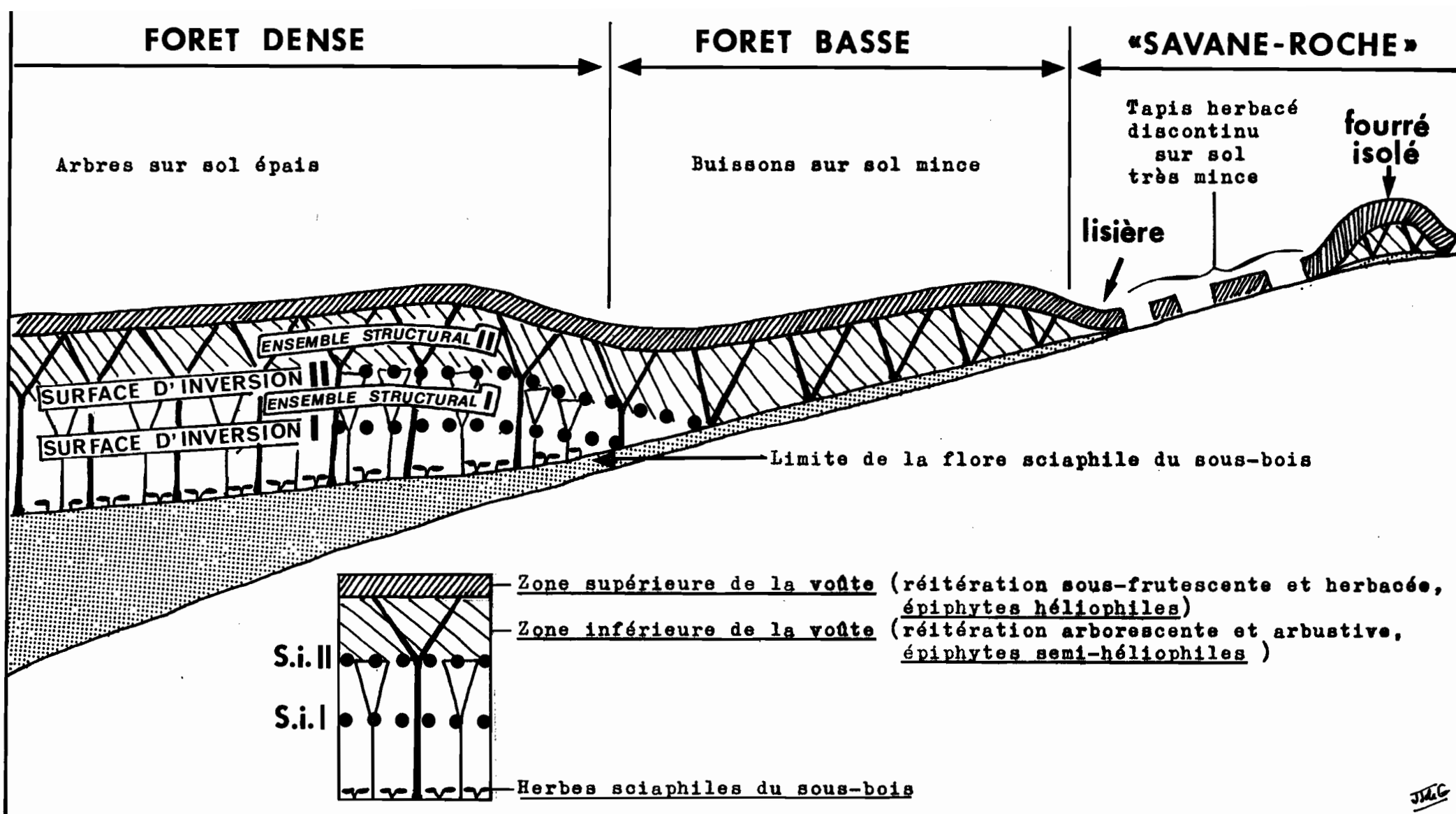


Figure 41 : Schéma structural très simplifié de la végétation dans une zone de transition entre la forêt dense et la "savane-roche", sur un inselberg.

fûts dans la forêt basse : d'une part, la compétition est bien moindre que dans la forêt dense et la course à la lumière n'est plus vitale, d'autre part, les limites mécaniques de l'enracinement ne permettraient pas à des arbres élevés de se maintenir avec une stabilité suffisante.

Dans la zone inférieure de la voûte d'une forêt haute, où la réitération est arborescente et arbustive, vivent de nombreux épiphytes semi-héliophiles, ceux que l'on trouve à "hauteur d'homme" dans la forêt basse, comme la plupart des mousses et fougères, beaucoup d'Orchidaceae et certaines Bromeliaceae semi-héliophiles, dont la plus fréquente est Guzmania lingulata. Dans la zone supérieure de la voûte d'une forêt haute, la réitération est sous-frutescente et herbacée. C'est le domaine des épiphytes les plus héliophiles, Orchidaceae et surtout Bromeliaceae, moins nombreux que les précédents, d'une part parce que les supports sont plus grêles et moins favorables à un ancrage solide, d'autre part, parce qu'ils sont moins anciens que les grosses branches, l'implantation et la croissance des épiphytes étant très longues (cf. 2ème partie de ce mémoire). Ces épiphytes se trouvent à portée de main, à la lisière entre la forêt basse et la "savane-roche" où la zone supérieure de la voûte descend et vient à son tour au contact du sol.

La végétation discontinue de la "savane-roche" serait donc, du point de vue architectural, toujours selon notre hypothèse, des "fragments éparpillés" de la zone supérieure de la voûte d'une forêt dense (figure 41). En effet, la végétation y est herbacée, parfois frutescente et même arbustive dans certains cas (fourrés isolés).

Un autre fait vient à l'appui de cette hypothèse, qui reste à prouver mais qui a l'avantage de donner un cadre cohérent aux faits observés : l'existence d'un petit fond floristique commun à la zone supérieure de la voûte de la forêt, basse ou dense, épiphytes, et au rocher de la "savane-roche", saxicoles. Ce sont des espèces héliophiles strictes, qui vivent dans la zone de réitération herbacée. Elles sont héliophytes en forêt et saxicoles dans la "savane-roche". Le cas a d'ailleurs été signalé par plusieurs auteurs, dont MANGENOT (1973), qui fait remarquer que "beaucoup d'épiphytes sont des plantes terrestres auxquelles leur organisation n'interdit pas de vivre occasionnellement en arboricoles."

Ici, ce sont Aechmea setigera, Epidendrum nocturnum, Ep. strobiliferum, Oreopanax capitatum, Topobea parasitica, espèces indifféremment épiphytes ou saxicoles.

Quant à Omphalea diandra, qui rampe ici sur les rochers, en lisière, c'est, en forêt dense, une grande liane épanouie dans la voûte. Si l'on se réfère, non plus à des espèces, mais à des taxons d'un niveau plus élevé, les éléments communs entre la voûte et le "sol" de la "savane-roche" sont incontestablement le genre Clusia et les deux familles des Orchidaceae et des Bromeliaceae.

Enfin, nous avons remarqué que, sur les inselbergs, la tendance au gréganisme des individus augmente lorsque les conditions écologiques deviennent plus sélectives : ceci peut être mis en évidence par la répartition des pieds de Chelonanthus uliginosus dont on aperçoit les hampes de clochettes bleues disséminées parmi les herbes dans les "savanes-roches" à pente faible, bien abritées du vent, et à tapis herbacé continu, (milieu subxérique). Au contraire, lorsque la pente du rocher est forte, ventilée et pourvue d'une végétation maigre (milieu très xérique), les pieds de Chelonanthus sont regroupés strictement sur la marge des fourrés isolés, ou à l'intérieur même de ceux-ci s'ils sont de petite taille (fig. 42). Ceci peut être expliqué par le fait que le Chelonanthus, qui est une plante héliophile, mais non pionnière, est, dans les conditions les plus défavorables, contrainte de se réfugier aux endroits de faible superficie où elle peut survivre : elle a besoin, pour s'installer, d'un sol très mince. Ses graines minuscules, aux réserves insignifiantes, et à dissémination vraisemblablement anémochore ne peuvent sans doute germer que dans un microclimat relativement humide. Sur le rocher dénudé du "faciès à succulentes", seuls les fourrés isolés peuvent le lui offrir.

b) Dynamique

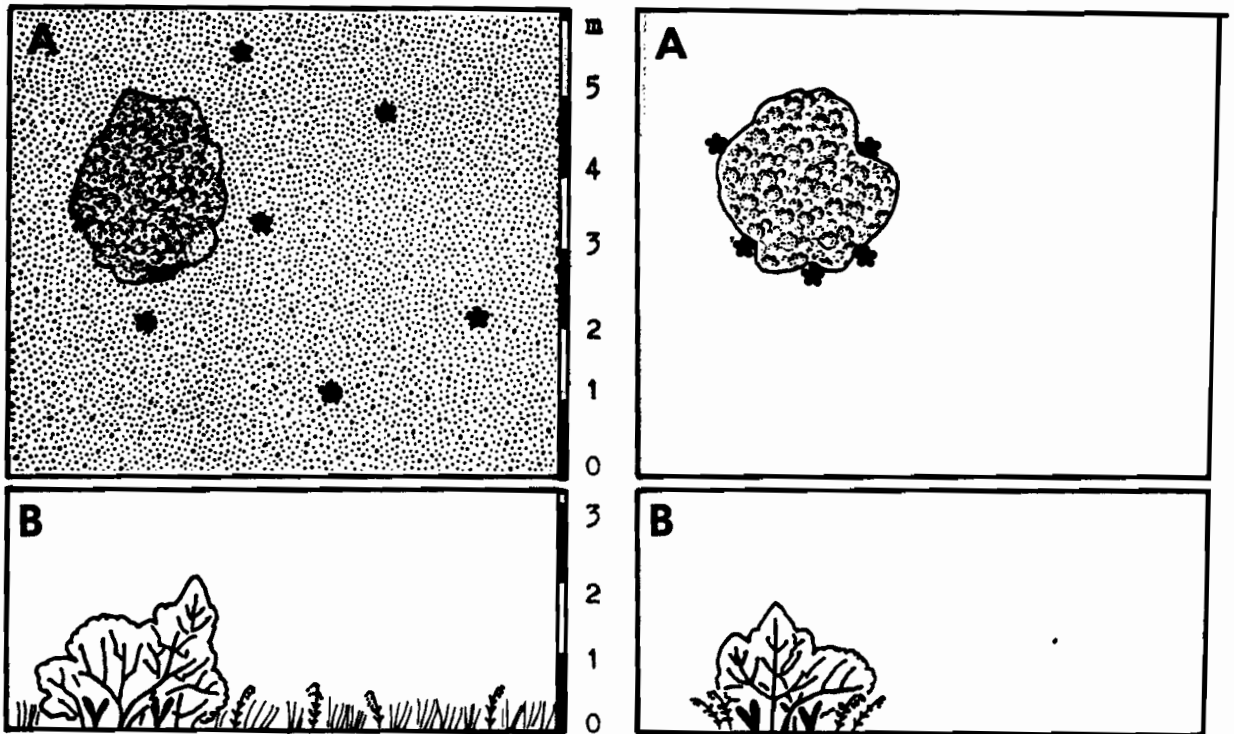
Nous avons vu, dans l'introduction, que, selon HURAUULT (1967, 1973), les inselbergs sont des vestiges de phases climatiques sèches anciennes et sont progressivement recolonisés par la forêt, sauf,

FACIES A ISCHAEMUM GUIANENSE

(milieu subxérique)

FACIES A SUCCULENTES

(milieu xérique)



Les pieds de Chelonanthus uliginosus sont éparpillés dans le tapis herbacé.

Les pieds de Chelonanthus uliginosus sont groupés sur le pourtour du fourré isolé.



Fourré isolé



Pied de Chelonanthus uliginosus

Figure 42 : Exemple de la tendance au grégarisme des individus dans des conditions écologiques très défavorables; répartition schématisées des pieds de Chelonanthus uliginosus (Gentianaceae) dans la "savane-roche" (A : plan ; B : profil).

bien entendu, sur les pentes les plus fortes. Pour le cas précis des Tumuc-Humac, "dans le massif du Mitaraka, on observe, sur les crêtes, des boules de granit, tandis que d'autres ont roulé le long des versants, et se sont accumulés au fond des thalwegs. Leurs formes sont remarquablement fraîches : il est permis d'y voir les preuves d'une phase climatique sèche très récente (quelques milliers d'années, peut-être quelques siècles) ayant entraîné la destruction de la forêt. Celle-ci est actuellement en nette progression, témoignant d'un accroissement de la pluviosité. Elle tend à recoloniser les versants dénudés. Les photographies rapportées par la mission interdisciplinaire O.R.S.T.O.M. - Muséum montrent des arbres se développant sur des parois rocheuses dont les aspects de surface caractérisent des dalles ayant évolué sous l'effet de l'écoulement en nappe." (HURAUULT, 1973).

Bien que l'alternative inverse d'une phase de régression de la forêt ne puisse être catégoriquement éliminée, nous estimons que les arguments géomorphologiques présentés HURAUULT sont suffisamment solides pour admettre l'hypothèse d'une recolonisation actuelle des inselbergs des Tumuc-Humac, par la végétation, du moins tant que le climat reste équatorial, à saisons humides prolongées, et que les inselbergs se dressent dans un paysage de forêt ombrophile sempervirente (ces problèmes seront d'ailleurs discutés dans la conclusion).

Dans ce cas, il nous paraît évident que cette recolonisation s'est effectuée, et s'effectue sans doute encore, d'une part à partir de la forêt basse de transition qui gagne peu à peu sur la savane, d'autre part, à partir des fourrés isolés qui s'accroissent progressivement, et finissent, dans certains cas, par devenir confluents et former à leur tour une forêt basse favorisant par les racines la fixation des éléments altérés du socle et des débris organiques. Lorsque le sol devient suffisamment épais, ce sont les éléments de la forêt dense qui s'installent à leur tour. Un tel processus est concevable sur les "savanes-roches" à pente faible ou nulle, comme celle du p.k. 23 (fig. 31 A), ou sur les parties du sommet des inselbergs non encore recouvertes par la forêt. C'est le cas des broussailles adjacentes à la forêt sommitale du Sommet en Cloche (voir page 57) qui semble un stade de reconstitution d'une végétation forestière sur une surface quasi horizontale.

L'observation de nombreux fourrés isolés, de tailles différentes nous a permis de déterminer l'ordre d'installation des espèces : dans les fentes de rocher les plus inhospitalières, sur les pentes brûlées de soleil; apparaissent quelques individus rabougris de Pitcairnia geyskesii et l'Orchidaceae Epidendrum nocturnum, avec parfois, certaines Cyperaceae de petite taille et sclérophylles, Bulbostylis sp., Trilepis kanukuensis. Ensuite, s'implantent des formes naines d'Anthurium solitarium, puis, Encyclia ionosma qui, malgré ses pseudobulbes, semble déjà plus exigeante. Ce n'est qu'après la constitution, par ces espèces peu nombreuses, de petites touffes d'au moins 30 à 50 cm de diamètre, que peuvent germer, à l'abri de ces pionnières qui sont toutes des Monocotylédones (1), les autres herbes héliophiles, en particulier la grande gentiane Chelonanthus uliginosus et les Gramineae, ainsi que l'Apocynaceae Mandevilla surinamensis.

Ensuite, viennent les plantes ligneuses, et, parmi elles, en tout premier lieu, les Clusia, Topobea parasitica, et Souroubea guianensis. Plus tard encore, dans les fourrés plus volumineux, de plus de deux mètres de diamètre en moyenne, apparaissent des espèces qui vivent également dans les fourrés de lisières : ce sont des arbrisseaux, Eugenia biflora et Coutarea hexandra, mais aussi des herbes, telle Costus spiralis var. villosus. A ce stade, on trouve, en "sous-bois" des fourrés, les premières fougères, semi-héliophiles : Nephrolepis cordifolia et Polypodium triseriale, également présentes dans les lisières. Enfin, dans les fourrés encore plus importants, où le sol devient suffisamment épais, s'installent des arbres : Cochlospermum orinocense et Ficus citrifolia, puis des espèces de la forêt basse.

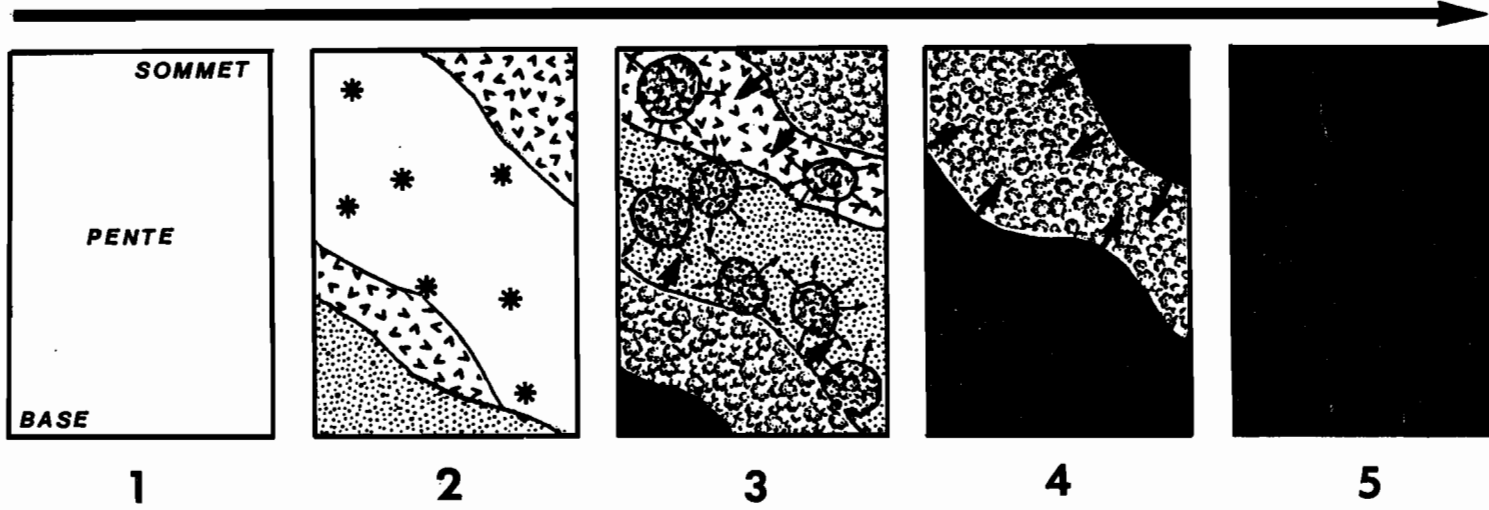
A partir de ces données, de nouvelles explications peuvent être fournies sur les différentes formations et groupements végétaux décrits au premier paragraphe de ce chapitre, qui apparaissent, non plus sous un aspect statique et indépendant, mais, au contraire, dynamique

(1) Le caractère pionnier des Monocotylédones sera étudié et discuté dans la deuxième partie de ce mémoire. Il convient, dès maintenant de remarquer que la propagation végétative de ces dernières leur confère un pouvoir colonisateur important après leur implantation un seul individu de Pitcairnia geyskesii, issu d'une unique graine peut occuper une grande surface (clône).

et dérivant les uns des autres : en milieu très xérique , le "faciès à succulentes" est le plus pauvre et à l'origine uniquement des fourrés isolés qui proviendront du développement des touffes de succulentes. Aucun élément, dans cette forme, ne peut évoluer en tapis herbacé, plus ou moins graminéen et continu. Toujours en milieu xérique, mais dans des conditions cependant moins défavorables, le "faciès à Pitcairnia geyskesii", au contraire, est appelé à évoluer en "faciès à Ischaemum guianense" où d'ailleurs les Pitcairnia ~~sont~~ toujours présents, mêlés aux Gramineae.

On voit donc que dans l'hypothèse que nous avons admise plus haut, de la recolonisation actuelle d'un affleurement rocheux dont la pente ou d'autres facteurs mécaniques (ruissellement) ne seraient pas trop forts pour empêcher cette recolonisation, c'est le faciès à succulentes le plus primitif, qui sera à l'origine de la végétation ligneuse et de la forêt, tandis que le "faciès à Pitcairnia geyskesii" aboutira sur un "cul-de-sac" évolutif : la "savane" à Ischaemum guianense qui n'est là que pour "boucher les trous" entre les fourrés isolés et sera elle-même éliminée petit à petit par la forêt (fig. 43 et 44). La prédominance d'espèces anémochores dans les fourrés isolés. puis, en second lieu, dans la forêt basse (Tableau X) vient à l'appui de cette théorie : l'anémochorie est un facteur propice à la mobilité des espèces et leur confère un rôle colonisateur indéniable.

Les groupements végétaux que nous avons étudiés sur les inselbergs sont donc des stades de l'évolution de la végétation dont l'ensemble constitue, selon la terminologie de CLEMENTS (1916, 1928), des sères, plus précisément, ici, des xérosères (DANSEREAU, 1957) aboutissant à un "climax" forestier (groupement en équilibre avec le climat, dans le sens que lui donne CLEMENTS). Cependant, lorsque la pente est trop forte, il y a équilibre entre recolonisation et destruction par érosion, donc stabilisation de l'évolution à un stade séral, sans jamais accéder au climax forestier : "dans certains cas, les conditions locales rendent durables certains groupements pionniers, ou du moins peu évolués
... les dômes rocheux, fréquents en pays tropicaux, nous en offrent des exemples variés" (SCHNELL, 1971).



1 : Roche nue.

2 : Apparition de touffes de succulentes isolées sur la pente (faciès à succulentes), de *Pitcairnia geyskesii* sur le sommet (faciès à *Pitcairnia geyskesii*) et d'un tapis herbacé riche, dominé par les graminées à la base (faciès à *Ischaemum guianense*).

3 : Une forêt basse s'est installée sur le sommet, tandis qu'à la base, la forêt basse de transition gagne du terrain. La totalité de la pente a été colonisée par le faciès à *Pitcairnia geyskesii*, vers le haut, et le faciès à *Ischaemum guianense*, vers le bas. Les touffes d'Orchidées du faciès à succulentes sont devenues des fourrés isolés. Ils continuent peu à peu à s'accroître et deviennent confluents.

4 : Il ne reste plus qu'une étroite bande de forêt basse dans la forêt dense..

5 : Forêt dense.

Légende :

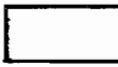

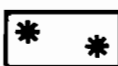



	Roche nue		Faciès à <i>Ischaemum guianense</i> .
	Faciès à succulentes.		Fourrés isolés et forêt basse.
	Faciès à <i>Pitcairnia geyskesii</i> .		Forêt dense.

Figure 43 : Schéma, en plan, de la dynamique hypothétique des différents faciès de la végétation des "savanes-roches", au cours de la colonisation par la forêt d'un inselberg à pentes faibles. Remarquons que le processus inverse de la déforestation naturelle ne se déroule pas nécessairement selon les mêmes étapes prises dans l'autre sens.

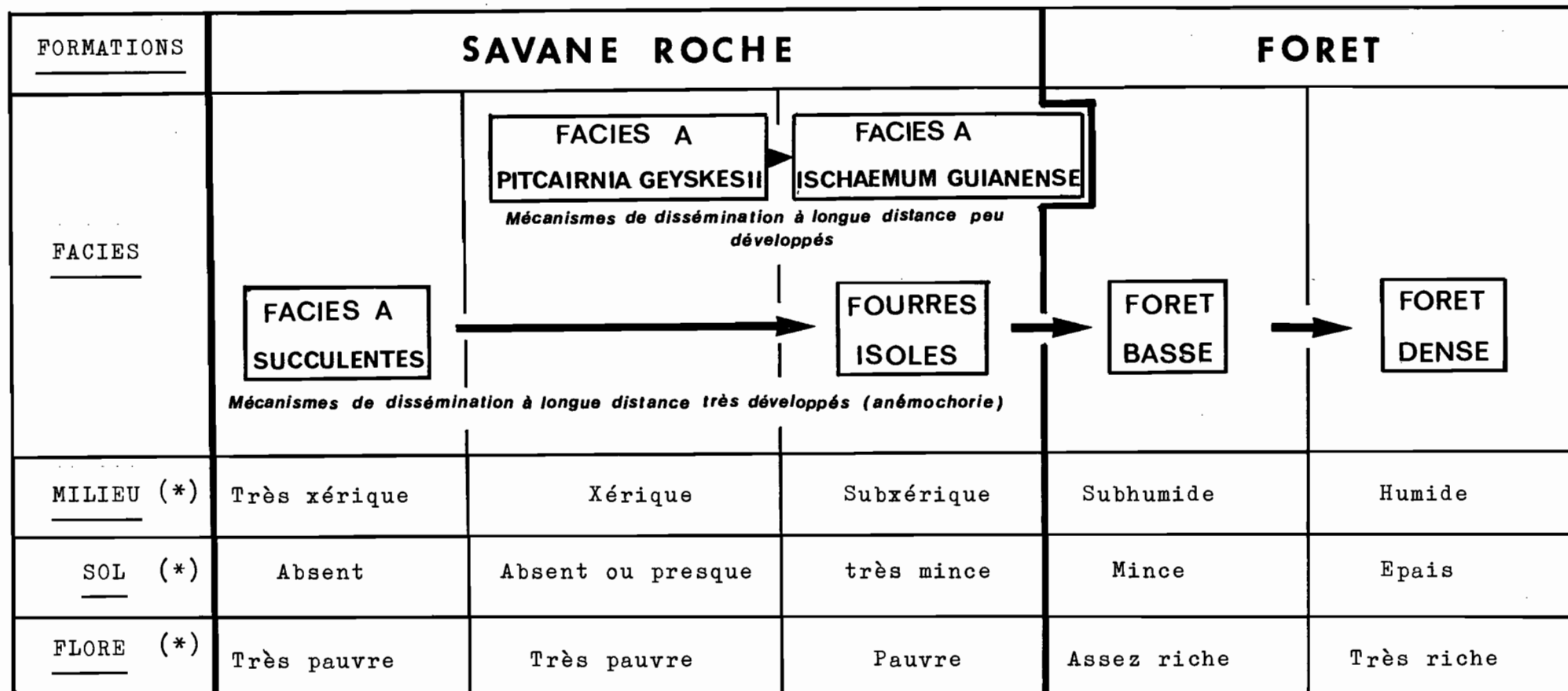


Figure 44 : Dynamique hypothétique des formations et faciès végétaux au cours de la colonisation par la forêt d'un inselberg à pentes faibles.

(*) Ces informations, données à titres indicatif et comparatif, ne sont pas quantifiées.

Si l'on admet qu'ont lieu actuellement, sur les inselbergs des Tumuc-Humac, des sères progressives vers un climax forestier, il faut bien admettre également, qu'à d'autres périodes, il y a eu ou il y aura, à la suite de changements climatiques par exemple, des sères régressives (1), c'est-à-dire, régression de la forêt et retour à une végétation herbacée dont les stades séraux ne seront pas forcément représentés par les mêmes groupements végétaux, évoluant en sens inverse de ceux que nous avons décrits ici.

Il convient enfin de remarquer que, contrairement aux savanes côtières, les "savanes-roches" des Tumuc-Humac ne sont pas soumises actuellement à des actions anthropiques ; en particulier, elles ne subissent pas les dommages dus au passage annuel des feux.

3°/ LES ADAPTATIONS A LA SECHERESSE

=====

Nous avons vu que, temporairement, et notamment pendant la saison sèche, la végétation subit des conditions rigoureuses d'ensoleillement de chaleur et de sécheresse sur les affleurements rocheux. Aussi retrouve-t-on, chez les plantes qui y vivent, la plupart des mécanismes connus d'adaptation à la sécheresse.

a) Diminution de la taille du limbe :

C'est le type d'adaptation le plus fréquent sur les inselbergs. Bien que la diminution de la taille du limbe ne soit généralement pas considérée comme une véritable adaptation à la sécheresse, il est indiscutable que les plantes des milieux arides ont des feuilles beaucoup plus petites que celles des milieux humides. Nous pensons donc que la réduction de l'évapotranspiration qui en résulte permet d'admettre que la diminution de la surface du limbe, sans qu'il y ait

(1) Contrairement à la théorie de CLEMENTS qui n'admet pas la régression dans l'évolution de la végétation.

corrélativement succulente, constitue bien une adaptation à la sécheresse. Si les espèces à nanophylles (25 à 225 mm²) sont rares, (Portulaca sedifolia, Utricularia hispida), celles à microphylles (225 à 2025 mm²) abondent parmi des familles aussi diverses que les Gramineae (cf. Axonopus, Ichnanthus sp., Panicum hirtum, Paspalum cf. parviflorum), les Cyperaceae (Trilepis kanukuensis), les Rubiaceae (Borreria sp. pl., Sipanea pratensis), les Melastomaceae (Ernestia sp. pl., Nepsera aquatica), les Orchidaceae (Pleurothallis semperflorens, Psychmorchis pusilla), les Asteraceae (Ichthyothere sp. nov., Melampodium camphoratum), les Acanthaceae (Justicia pectoralis), les Caesalpiniaceae (Cassia saxatilis). Les Papilionaceae (Stylosanthes hispida), les Myrtaceae (Eugenia biflora), les Eriocaulaceae (Paepalanthus cf. lamarckii), les Begoniaceae (Begonia prieurii), les Convolvulaceae (Evolvulus alsinoides), ainsi que chez beaucoup de fougères.

b) Les Hémicryptophytes dont le (ou les) méristèmes végétatifs sont superficiellement enterrés et affleurent la surface du sol, et les géophytes, dont le méristème est profondément enterré (plantes à bulbes en général), constituent des dispositifs efficaces contre l'ensoleillement et la sécheresse, l'appareil aérien pouvant entièrement disparaître à la mauvaise saison.

Les hémicryptophytes sont très fréquents dans la "savane-roche" et surtout dans le sous-bois de la forêt basse. On en trouve parmi les Cyperaceae, les Gramineae, les Xyridaceae, ainsi que chez les espèces terrestres d'Araceae, d'Orchidaceae et de fougères.

Les géophytes sont plus rares. Il s'agit essentiellement de Marantaceae et de Musaceae à rhizome profond, par exemple, calathea ovata, Calathea propinqua, Heliconia psittacorum, en forêt basse. Nous avons vu précédemment qu'il n'existe pas de géophytes dans les "savanes-roches".

c) La succulence (1) occupe la troisième position parmi les modes d'adaptation à la sécheresse sur les inselbergs, aussi bien dans les "savanes-roches", chez des espèces généralement saxicoles, que dans la forêt basse, chez des espèces le plus souvent épiphytes.

Les succulentes foliaires sont représentées par quelques Bromeliaceae, les Peperomia, toutes les espèces du genre Ernestia (fig. 23 B) Souroubea guianensis (fig. 33 B), Portulaca sedifolia, à nanophylles, Furcraea foetida, à mégaphylles (fig. 29 A), et une seule fougère : Asplenium zamiifolium.

Les succulentes caulinaires sont moins communes. Il peut s'agir d'épiphytes (Begonia prieurii), comme de plantes terrestres (Chrysothem pulchella, Xiphidium coeruleum).

Les Orchidaceae, qu'elles soient terrestres, saxicoles ou épiphyte allient généralement les succulences foliaire et caulinaires : longues tiges charnues d'Epidendrum nocturnum, pseudobulbes chez Cyrtopodium andersonii, Encyclia ionosma, Encyclia vespa..

d) Les sclérophylles ont des feuilles plus ou moins coriaces, dont les tissus sont sclérifiés, et souvent pourvus d'une épaisse cuticule qui réduit considérablement l'évapotranspiration. Ils sont représentés par Anthurium solitarium et surtout, de nombreuses espèces de Clusia. Chez les Bromeliaceae, les plus xérophiiles, aux effets protecteurs de la cuticule, très développée, s'ajoutent ceux des poils peltés recouvrant la surface du limbe. On trouve également des feuilles coriaces chez certaines espèces isolées de Malpighiaceae, Byrsonima crassifolia ; de Cyperaceae, Bulbostylis sp. ; et chez plusieurs fougères : Elaphoglossum herminieri, Polypodium triseriale, Pteridium aquilinum. Les plantes sclérophylles sont beaucoup plus communes dans la "savane-roche" et le long des lisières que dans la forêt basse.

(1) L'indice de succulence étant défini de manière quantitative, par le rapport entre le poids frais d'un organe et sa surface, il est évident que nos estimations, faites sur le terrain, revêtent un caractère inévitablement subjectif.

e) Les Thérophytes sont des plantes annuelles de petite taille, dont l'appareil végétatif se flétrit et disparaît à la saison sèche où elles ne subsistent qu'à l'état de graines, parfaitement adaptées aux mauvaises conditions (1). Les thérophytes sont beaucoup plus fréquentes dans la "savane-roche" que dans la forêt basse. Ce sont souvent des Asteraceae (Melampodium camphoratum, Ichthyothere sp. nov., Erechtites valerianaefolia, Riencourtia glomerata), mais aussi des plantes appartenant à des familles très diverses. Les plus remarquables sont: Chelonanthus uliginosus, Ischaemum guianense, Nepsera aquatica, Phyllanthus niruri (2), Sauvagesia tafelbergensis, Schwenkia americana (3).

f) La pilosité du limbe joue un double rôle, selon JOHNSON (1975) : d'une part, elle réduit l'évapotranspiration en créant, à la surface des feuilles, une pellicule d'atmosphère humide, protectrice ; d'autre part, elle aurait pour effet, d'abaisser la température du limbe. Dans certains cas, il semblerait même que ce deuxième facteur, par réflexion de la lumière visible et d'une partie des infra-rouges, soit plus important que le premier (LEE & LOWRY, 1978). La pilosité du limbe des plantes poussant sur les inselbergs n'est jamais très dense. On la rencontre chez Hyptis atrorubens, Melampodium camphoratum, Sipanea pratensis, Stylosanthes hispida, et la fougère Elaphoglossum herminieri.

g) Les citernes sont l'apanage exclusif et bien connu de la plupart des Bromeliaceae : l'eau de pluie, accumulée à la base des feuilles en "rosettes", est progressivement utilisée par les trichomes absorbants qui recouvrent le limbe (fig. 24 D). Cependant, l'espèce saxicole très xérophile la plus répandue, Pitcairnia geyskesii ne forme pas de citernes (fig. 18 B). Il est possible qu'à l'instar des Tillandsia (BENZING, 1973), elle soit capable d'absorber directement l'humidité atmosphérique par ses trichomes.

(1) Notre mission ayant eu lieu au début de la saison sèche, les thérophytes étaient encore visibles, bien que certains fussent déjà à l'état de "squelettes".

(2) Cas intéressant de pré-adaptation à la vie rudérale (cf. Chapitre V, 3, a).

(3) Ne serait pas un thérophyte dans tous les cas, selon F. HALLE
(com. pers.)

h) La caducité des feuilles en saison sèche n'est pas un dispositif fréquemment utilisé sur les inselbergs. Dans tous les cas, elle est facultative, imposée par les conditions du milieu, et ne correspond pas à l'expression d'un rythme endogène. En effet, les mêmes espèces observées à la même saison dans de meilleures conditions (bas de pentes mieux alimentés en eau, suintements, forêt basse) sont abondamment feuillées.

Nous avons noté la perte totale, ou presque, des feuilles chez un nombre limité d'espèces, généralement de petits arbres ou arbustes, Byrsonima crassifolia, Cochlospermum orinocensis, Ficus citrifolia, Tabebuia capitata, Topobea parasitica (fig. 30 A et 31 C), et même deux Monocotylédones : Dieffenbachia seguine, aux tiges charnues, brillantes et rampantes, (fig. 30C), ainsi que Cyrtopodium andersonii dont les longs pseudobulbes fusiformes émergent des herbes de la "savane" (fig. 21 C). Un fait remarquable est que, hormis trois des espèces précédemment citées (Ficus citrifolia, Topobea parasitica et Dieffenbachia seguine), les autres étaient abondamment fleuries lorsque nous les avons examinées, et toutes possédaient des fleurs jaune vif, très voyantes, sans doute en rapport avec leurs vecteurs pollinisateurs (1).

i) Autres :

Enfin, il convient de mentionner toutes sortes d'autres types d'adaptation peu fréquents, et qui ne sont parfois que des cas isolés. Parmi ceux-ci, les plantes en "coussinets" (Ernestia blackii, Paspalum cf. parviflorum, Portulaca sedifolia, Trilepis kanukuensis), les feuilles qui se roulent aux heures les plus chaudes de la journée (Maranta divaricata, Rhynchospora subdicephala et la plupart des Polypodium), la reviviscence (Xiphopteris nana, ainsi que, probablement, des Hymenophyllaceae épiphytes de la forêt basse et peut-être, également, des Selaginellaceae), les manchons densément écailleux sur la

(1) OLDEMAN (comm. pers.) fait également remarquer la nette prédominance de cette couleur de fleurs sur les plages de la zone côtière sèche de l'Equateur, entre Guayaquil et Esmeralda.

tige, réduisant l'évaporation et protégeant du soleil (Polypodium aureum), la succulence des organes souterrains (rhizomes des Marantaceae et des Musaceae, tubercules des Manihot, de Mandevilla surinamensis (1).

j) Les adaptations multiples :

Plus de la moitié des espèces présentent des adaptations multiples. Par exemple, Elleanthus linifolius et Bulbostylis sp. ont des microphylls sclérophylles, Trilepis kanukuensis a, en outre, un port en "coussinet". Ernestia rubra, Ernestia blackii et Ernestia confertiflora possèdent des microphylls succulentes, tandis que Phyllanthus niruri, Sauvagesia tafelbergensis sont des thérophytes à microphylls, et Schwenckia americana, un thérophyte à nanophylles. Cyrtopodium andersonii et Dieffenbachia seguine allient la succulence caulinaires à la perte des feuilles en saison sèche. Nephrolepis cordifolia, au rhizome souterrain bulbiforme, a des feuilles qui se roulent sur elles-mêmes lorsque les conditions deviennent trop xériques. Les espèces possédant plus de deux types d'adaptation sont moins fréquentes : Portulaca sedifolia est une plante en coussinets denses à nanophylles succulentes, Melampodium camphoratum, un thérophyte à microphylls poilues et Rhynchospora subdicephala est un hémicryptophyte à microphylls poilues qui se roulent sur elles-mêmes.

Pour un total de 194 espèces inventoriées sur l'ensemble des inselbergs prospectés, nous avons trouvé que, 80 % de celles qui poussent dans les "savanes-roches" présentent des mécanismes "classiques" d'adaptation à la sécheresse, tels qu'ils ont déjà été décrits par de nombreux auteurs, et dont MANGENOT (1973) et SCHNELL (1971) donnent de bonnes récapitulations. Cela ne signifie pas pour autant que les autres plantes, soumises aux mêmes conditions de l'environnement, soient complètement dépourvues de tels mécanismes : sans doute possèdent-elles

(1) Le genre Mandevilla appartient à la tribu des Echitoideae (Apocynaceae), taxonomiquement proche de la famille des Asclepiadaceae où la tubérisation est fréquente (HALLE, comm. pers).

Tableau IV : % d'espèces, y compris les Ptéridophytes, pourvues de mécanismes d'adaptation à la sécheresse sur les inselbergs.

"SAVANE-ROCHE"	
FOURRES DE LISIERE OU ISOLES	80% (calculés sur un total de 82 espèces)
FORET BASSE DE TRANSITION OU SOMMITALE	61% (calculés sur un total de 112 espèces)
(SOUS-BOIS DE FORET DENSE : estimé entre 10 et 20 %)	

Tableau V : Modes d'adaptation à la sécheresse sur les inselbergs (en % du nombre d'adaptations), calculés sur un total de 276 adaptations dont 134 pour la "savane-roche" - sensu lato - et 112 pour la forêt basse. On remarque qu'entre les 2 colonnes, les différences sont généralement peu significatives.

	FORET BASSE DE TRANSITION OU SOMMITALE	"SAVANE-ROCHE" FOURRES DE LISIERE et FOURRES ISOLES
MICROPHYLLES, NANOPHYLLES	29	30
SCLEROPHYLLES	6	9
SUCCULENCE	18	14
HEMICRYPTOPHYTES, GEOPHYTES	23	19
PILOSITE DU LIMBE	5	5
CADUCITE DES FEUILLES EN SAIS. SECHE	1	3
CITERNES	5	3
THEROPHYTES	5	8
AUTRES (coussinets, manchons écailleux sur la tige, reviviscence, limbe qui se roule	8	9
	100	100

Tableau VI : Modes d'adaptation à la sécheresse sur les inselbergs (en % du nombre d'espèces), calculés sur un total de 134 espèces adaptées à la sécheresse dont 68 en forêt basse et 66 en "savane-roche". Les totaux dépassent 100 % : des espèces présentent plusieurs types d'adaptation (adaptations multiples).

	FORET BASSE DE TRANSITION OU SOMMITALE	"SAVANE-ROCHE" FOURRES DE LISIERE ET FOURRES ISOLES
MICROPHYLLES, NANOPHYLLES	41	55
SCLEROPHYLLES	9	17
SUCCULENCE	26	24
HEMICRYPTOPHYTES, GEOPHYTES	32	33
PILOSITE DU LIMBE	7	9
CADUCITE DES FEUILLES EN SAIS. SECHE	1	6
CITERNES	7	5
THEROPHYTES	7	14
AUTRES (coussinets, manchons écailleux sur la tige, reviviscence, limbe qui se roule ...)	12	17
	142	180

des dispositifs plus subtils qui échappent au premier coup d'oeil, par exemple, un métabolisme particulier, leur permettant de lutter contre l'aridité. Dans la forêt basse de transition ou sommitale, la proportion est de 61 % (tableau IV), tandis qu'en sous-bois de forêt dense, nous l'avons estimée entre 10 et 20 % : ce sont le plus souvent des géophytes, des épiphytes bas, plus ou moins succulents, et des espèces à feuilles poilues ou à microphylles.

Le Tableau V donne la proportion, en % du nombre d'adaptations à la sécheresse, des différents mécanismes d'adaptation observés dans la forêt basse d'une part, dans la "savane - roche", y compris les fourrés de lisières et les fourrés isolés, d'autre part .

Si l'on rapporte cette proportion, non plus au nombre d'adaptations mais au nombre d'espèces présentant des adaptations à la sécheresse (134 espèces dont 68 en forêt basse et 66 en "savane-roche"), on remarque que, dans les deux colonnes, le total dépasse 100 % (Tableau VI). Ceci indique que des plantes sont pourvues de plusieurs types d'adaptations (adaptations multiples). Nous avons vu plus haut que certaines ont des feuilles à la fois petites et poilues (2 adaptations), ou, à la fois petites, coriaces et charnues (3 adaptations), etc... On remarque que les adaptations multiples sont plus fréquentes dans la "savane-roche" où les conditions écologiques sont plus rigoureuses (total : 180) que dans la forêt basse (total : 142). Ce fait est mieux mis en évidence par le tableau VII où, parmi les 134 espèces adaptées à la sécheresse, ont été calculées les proportions de celles présentant simultanément 1, 2, 3 ou 4 dispositifs d'adaptation.

NOMBRE DE MECANISMES D'ADAPTATION	FORET BASSE		"SAVANE-ROCHE" - sensu lato -	
	espèces	%	espèces	%
1	42	62	32	48
2	25	37	25	38
3	1	1	8	12
4	0	0	1	2

Tableau VII : Adaptations multiples

Enfin, la plasticité adaptative de plusieurs espèces nous a paru importante. Tel est le cas d'Ernestia pullei, pourvu de microphylls succulentes lorsqu'il pousse sur le rocher, au soleil, et de mésophylls membraneuses lorsqu'il vit en sous-bois de la forêt basse. Il est assez peu probable qu'il s'agisse de deux variétés aux phénotypes génétiquement différenciés, donc irréversibles. Ce sont vraisemblablement des accomodats.

4°/ LES MECANISMES DE DISSEMINATION DES ESPECES

=====)

a) Par voie sexuelle

Le Tableau VIII fait ressortir qu'aucune des espèces de la "savane roche" ne porte de fruits charnus, les fourrés isolés en possèdent environ 20 %, les fourrés de lisières 40 % et la forêt basse 50 %. La grande majorité des fruits charnus étant consommée par les animaux, ces chiffres permettent de penser que l'endozoochorie est surtout répandue chez les espèces forestières. Le taux de 50 % obtenu pour la forêt basse doit d'ailleurs être voisin de celui de la forêt dense pour laquelle il n'a pas été possible de faire une évaluation en Guyane : Van der PIJL (1969) donne, pour une forêt de Bornéo (Mont Kinabalu), l'estimation de 35 à 40 % de fruits charnus, publiée par STAPF en 1894.

Dans le cas qui nous intéresse, les fruits charnus du sous-bois de la forêt basse sont essentiellement les baies rouges ou noires des Myrtaceae et des Melastomaceae, les drupes généralement bleues, très attractives, des Rubiaceae. Chez les Marantaceae, Maranta divaricata possède des fruits charnus, rouge vif et déhiscent, contenant une seule graine noire à arille blanc (1), tandis que les Calathea ont des

(1) Chez certaines espèces de Maranta, peut-être chez Maranta divaricata à maturité, l'arille retient la graine qui reste suspendue au fruit à demi-ouvert, dont l'aspect est ainsi très "durianoïde".

capsules souvent colorées (orangées chez Calathea elliptica), dont les graines, au nombre de 3, sont également noires ou bleutées, avec un arille blanchâtre. Les épiphytes n'ont que rarement des fruits charnus (Tableau IX) : c'est le cas des Araceae. Les Melastomaceae sont représentées dans le sous-bois de la forêt basse, par des genres à fruits charnus (Clidemia, Miconia), et, en "savane-roche", par des genres à fruits secs (Ernestia, Macrocentrum, Nepsera).

Bien que moins répandue chez les espèces à fruits secs, l'endozoochorie existe également : DAVIDSE et MORTON (1973) font remarquer que les graines de Lasiacis (nous avons vu, plus haut, que Lasiacis ligulata forme les "cambrouses") restent viables après avoir traversé le tube digestif des oiseaux granivores. Ils estiment, d'autre part, que la coloration noire des épillets est une adaptation à la dispersion par les oiseaux. Nous pensons qu'il n'est pas impossible que les akènes blancs ou pourpres des Scleria du sous-bois de la forêt basse constituent également un appareil d'affichage, les préadaptant à l'endozoochorie.

Dans la forêt basse, on rencontre également quelques espèces épizoochores, comme les Pharus au caryopse très scabre. Les insectes, enfin, et, en particulier, les fourmis, doivent transporter des diaspores parmi les débris végétaux nécessaires à la construction de leurs fourmilières.

Outre la zoochorie, l'anémochorie occupe une place importante dans les moyens de dissémination des fruits et graines (Tableau X) : c'est dans les fourrés isolés que l'on trouve le plus de plantes anémochores (40 %). Viennent ensuite la forêt basse (34 %), les lisières (22 %) et, contrairement à toute attente, en dernier lieu, la "savane-roche", avec seulement 17 % d'espèces anémochores.

Parmi les plantes anémochores des fourrés isolés, on remarque les graines ailées de Coutarea hexandra et de Tabebuia capitata, celles pourvues de longues soies de Cochlospermum orinocensis et de Mandevilla surinamensis.

Tableau VIII : Proportion d'espèces à fruits secs et à fruits charnus dans les différentes formations végétales des inselbergs des Tumuc-Humac.

	FRUITS SECS	FRUITS CHARNUS
"SAVANE-ROCHE"	100	0
FOURRES ISOLES	80	20
FOURRES DE LISIERE	60	40
FORET BASSE	50	50

Tableau IX : Proportion d'espèces à fruits secs et à fruits charnus dans les différents ensembles biologiques de la forêt basse de transition et sommitale.

	FRUITS SECS %	FRUITS CHARNUS %
ESPECES HELIOPHILES TERRESTRES (voûte, lianes, plantes cicatricielles).....	50	50
ESPECES SUBSCIAPHILES DU SOUS-BOIS.....	50	50
EPIPHYTES.....	85	15

Quant au pourcentage élevé d'anémochorie dans la forêt basse, il est facile de l'expliquer lorsqu'on étudie la répartition des espèces anémochores dans cette forêt (Tableau XI) : ce sont, en grande majorité, des épiphytes (80 %), puis de petits arbres et des lianes de la voûte (30 %), tandis que le sous-bois en est totalement dépourvu. Ces caractéristiques biologiques doivent être très voisines de celles de la forêt dense. A titre de comparaison, le Tableau XII donne la proportion d'anémochorie dans les différentes strates d'une vieille forêt secondaire au Nigéria, selon KEAY (1957) : si l'on exclut les émergents et les lianes de l'étage supérieur, absents de la forêt basse, on remarque que les chiffres diffèrent peu par rapport à ceux obtenus pour la forêt basse et les inselbergs.

Enfin, dans la "savane-roche", il convient de noter que ce sont les espèces des lieux les plus inhospitaliers (faciès à succulentes) qui sont pourvues de mécanismes de dissémination efficace à longue distance : graines anémochores des Orchidaceae et des Bromeliaceae, baies rouges endozoochores d'Anthurium solitarium. Les autres plantes, aux fruits généralement capsulaires contenant des graines petites et nombreuses, mais dépourvues de moyens de dispersion à longue distance, occupent des niches écologiquement beaucoup plus favorables, où les conditions de survie sont possibles aux abords immédiats de la plante-mère (faciès à Ischaemum guianense) : les Asteraceae, par exemple, les plus fréquentes en "savane-roche", ont curieusement des akènes dépourvus de pappus (Melampodium camphoratum et Riencourtia glomerata), tandis que celles des lisières et des fourrés isolés possèdent un pappus permettant la dissémination par le vent (Mikania, Piptocarpha triflora).

Avec un si faible taux d'anémochorie, une épizoochorie hypothétique (pas de graines scabres, transport possible par les fourmis, évoqué plus haut) et une endozoochorie réduite à quelques espèces à fruits secs (1), il faut bien admettre que, dans la "savane-roche",

(1) ce qui n'est même pas certain : les plantes à fruits secs endozoochores dont il fut question plus haut (Lasiacis, et, peut-être, Scleria), vivent dans la forêt basse où les cambrouses, mais ne sont jamais des saxicoles héliophiles stricts de la "savane-roche".

Tableau X : Proportion d'espèces anémochores et non anémochores dans les différentes formations végétales des inselbergs des Tumuc-Humac.

	ANEMOCHORES %	NON ANEMOCHORES %
"SAVANE-ROCHE"	17	83
FOURRES ISOLES	40	60
FOURRES DE LISIERE	22	78
FORET BASSE	34	66

Tableau XI : Proportion d'espèces anémochores et non anémochores dans les différents ensembles biologiques de la forêt basse de transition et sommitale.

	ANEMOCHORES %	NON ANEMOCHORES %
ESPECES HELIOPHILES TERRESTRES (voûte, lianes, plantes cicatricielles)	30	70
ESPECES SUBSCIAPHILES DU SOUS-BOIS	0	100
EPIPHYTES	80	20

Tableau XII : Proportion d'espèces anémochores dans une vieille forêt secondaire du Nigéria (d'après KEAY, 1957).

EMERGEANTS	56 %
LIANES DE L'ETAGE SUPERIEUR	48 %
ARBRES DE L'ETAGE SUPERIEUR	25 %
ARBRES DE L'ETAGE INFERIEUR	2 %
BUISSONS, ARBRISSEAUX, LIANES BASSES	0 %

d'autres mécanismes de dispersion entrent en jeu, par exemple, le ruissellement des eaux de pluie entraînant les graines, souvent minuscules, sur d'assez longues distances, le long des pentes dénudées (rhéochorie). Certaines plantes, en particulier les Acanthaceae, ont des capsules à déhiscence brutale, assurant une projection des graines à distance (autochorie).

b) Par voie végétative

Si la dissémination des espèces à longue et moyenne distances est sans doute assumée exclusivement par voie sexuelle, il n'en est pas de même sur les courtes distances : beaucoup de plantes, en particulier les Monocotylédones rhizomateuses, ont une mobilité qui leur confère un pouvoir d'étalement remarquable, de sorte que l'on est généralement incapable de connaître les limites entre les différents individus, et les fragments d'un même individu initial (cf. 2° partie de ce mémoire). Nous avons déjà abordé ce problème au début du chapitre (paragraphe 1 c₂), à propos de Pitcairnia geyskesii (fig. 15 B). Il mériterait d'être pris en considération également dans le cas des Araceae (Anthurium solitarium), des Cyperaceae, des Gramineae, des Orchidaceae et des Dicotylédones à racines adventives (Gesneriaceae par exemple).

D'autre part, Furcraea foetida, par les nombreuses bulbilles qui se détachent des inflorescences, a un pouvoir de propagation végétative sur de courtes distances, certainement très supérieur à celui résultant de la germination de ses graines.

Enfin, tout comme pour la dissémination des fruits et des graines, il ne faut pas sous-estimer les possibilités de transport, par les animaux et le ruissellement, de propagules végétatives, fragments de rhizomes, pseudobulbes d'Orchidaceae.

CHAPITRE V

LA FLORE

Nous avons déjà évoqué (SASTRE & de GRANVILLE, 1975) les principales affinités floristiques de quelques plantes de la région du bassin supérieur du Maroni. Cette note qui traitait aussi bien des espèces forestières que non forestières (inselbergs), nous avait permis d'avancer que la flore de cette région avait une origine principalement amazonienne, secondairement guyanaise de savanes côtières, enfin, que pour une plus faible part encore, elle pouvait être néoformée (centre de différenciation spécifique guyanais), avec une extension possible par les fleuves vers la côte d'une part, le bassin amazonien, d'autre part.

Notre propos, ici, est d'analyser uniquement la flore des groupements végétaux que nous venons de décrire sur les inselbergs des Tumuc-Humac ("savanes-roches", fourrés isolés et fourrés de lisière, forêt basse), à l'exclusion des espèces de la forêt dense.

1°/ LES GRANDS TAXONS

=====

La proportion des Ptéridophytes, des Monocotylédones et des Dicotylédones dans la flore des principaux groupements végétaux des inselbergs figure au tableau XIII, dont l'examen fait apparaître les faits suivants :

Dans la végétation basse, généralement herbacée et discontinue, de la "savane-roche", les Monocotylédones prédominent en nombre par rapport aux Dicotylédones (cf. 2° partie du mémoire). Ce sont des herbes particulièrement bien adaptées aux rigoureuses conditions écologiques : Bromeliaceae, Cyperaceae, Gramineae, Orchidaceae. Les Ptéridophytes y sont peu fréquentes, car le milieu est trop sec et trop ensoleillé.

Les fourrés isolés, où les conditions sont moins difficiles pour les plantes, recèlent, par contre, une forte majorité de Dicotylédones (arbrisseaux) par rapport aux Monocotylédones (herbes). On n'y trouve cependant guère de Ptéridophytes, malgré le microclimat apparemment favorable aux fougères, car ombragé. C'est une différence importante par rapport à la forêt basse où les Ptéridophytes, généralement épiphytes, abondent. Cela peut surprendre. En fait, les dimensions de ces fourrés sont trop réduites pour que le microclimat y soit véritablement humide, le vent sec et chaud de la "savane" pénétrant à l'intérieur de ceux-ci où il maintient une hygrométrie relativement faible. Ce n'est évidemment pas le cas de la forêt basse qui constitue souvent une entité non négligeable en surface et, le plus fréquemment, en bande continue adossée à la forêt dense. Dans la forêt basse, il y a à peu près autant de Dicotylédones (arbres et arbustes) que de Monocotylédones (épiphytes et tapis herbacé). En outre, plus d'un quart des espèces inventoriées sont des Ptéridophytes.

Les lisières apparaissent sur le tableau XIII comme un intermédiaire entre les fourrés isolés et la végétation basse de la "savane", ce qui est logique.

Si l'on considère les familles des plantes poussant sur les inselbergs, deux seulement sont endémiques américaines, les Marcgraviaceae et les Bromeliaceae (exception faite, bien entendu, de l'unique Bromeliaceae africaine, Pitcairnia feliciana), deux sont des familles paléonéotropicales amphipacifiques (Anacardiaceae et Araliaceae -exception faite de Hedera helix, européen), les autres sont, à peu près à parts égales, des familles pantropicales (22) et des familles cosmopolites (2). Il convient de noter la rareté des Cactaceae : absence totale de Cactaceae terrestres, existence possible d'une espèce de Cactaceae épiphyte, dont nous avons remarqué des débris sur le sol, en forêt basse.

Tableau XIII : Répartition des grands taxons de plantes vasculaires dans les principaux groupements végétaux des inselbergs.

1er nombre : nombre d'espèces dans chaque catégorie.

2èmenombre (entre parenthèses) : % d'espèces dans chaque catégorie.

++ : Les totaux sont inférieurs à ceux des trois catégories, car certaines espèces se retrouvent à la fois dans plusieurs groupements végétaux, par exemple dans la lisière et les fourrés isolés.

	<u>"SAVANE-ROCHE"</u> - sensu lato -				<u>FORET</u> <u>BASSE</u>
	VEGETATION BASSE	LISIÈRES	FOURRES ISOLES	<u>TOTAL</u> ++	
ANGIOSPERMES (MONOCOT.	21 (53 %)	7 (24 %)	5 (18 %)	27 (32 %)	39 (34 %)
(DICOT.	16 (40 %)	19 (66 %)	21 (78 %)	50 (60 %)	45 (39 %)
PTERIDOPHYTES (FOUGERES ET SELAGINELLES)	3 (7 %)	3 (10 %)	1 (4 %)	7 (8 %)	31 (27 %)
TOTAL	40 (100%)	29 (100%)	27 (100%)	84 (100%)	115(100%)

2°/ LES GENRES

=====

Le Tableau XIV, établi d'après WILLIS (1973) montre que la plupart des genres sont néotropicaux (74), soit avec une aire de répartition très vaste pouvant même atteindre les régions tempérées (Centrosema,

Epidendrum), soit répandus uniquement en Amérique du sud et en Amérique centrale, soit encore confinés à la seule Amérique du sud. Certains n'occupent, en Amérique du sud, qu'une aire restreinte : par exemple, Trilepis existe autour de Rio et dans les Guyanes, Ernestia et Macrocentrum se trouvent dans la région des Guyanes et le Nord du bassin amazonien. Bien qu'aucun genre ne soit strictement endémique des Guyanes il est très probable que ces deux derniers proviennent du "centre de différenciation guyanais" de MÜLLER (1972), dont nous avons déjà parlé (SASTRE & de GRANVILLE, 1975). Le genre Macrocentrum est certainement d'origine orophile : il comporte 20 espèces dont 17 poussent en haute et moyenne altitude, sur les sédiments du Roraima, deux en basse altitude dans les Guyanes et une sur la côte du Vénézuéla.

Vient en deuxième position, la catégorie des genres pantropicaux et pansubtropicaux (43). Les pansubtropicaux, contrairement aux pantropicaux, ont une distribution débordant sur les pays tempérés, par exemple Begonia, Cassia, Croton, Gouania, Portulaca, Phaseolus. Le genre Sapium atteint même, en Amérique, les régions froides de la Patagonie. Chez les Ptéridophytes, les genres pansubtropicaux sont : Elaphoglossum, Hymenophyllum, Lindsaea, Nephrolepis, Trichomanes.

Les genres paléonéotropicaux (16) sont surtout des afro-américains. Parmi ces derniers, quatre ne sont représentés, dans leur aire extra-américaines, que par une, exceptionnellement deux, espèces, et l'on est tenté de se demander si ce ne sont pas des introductions dues à l'Homme.

Enfin, les genres cosmopolites sont peu nombreux (13). Ils sont couramment répandus à la fois dans les pays intertropicaux et les pays tempérés.

Remarquons que les Ptéridophytes, sans doute en raison de l'aptitude qu'ont leurs spores à être disséminées par le vent, sur de longues distances, ont une majorité de genres cosmopolites, pantropicaux et pansubtropicaux.

<u>NEOTROPICAUX</u>		
<u>Sud-américains</u>		
Aechmea. Chelonanthus Ernestia. Ichthyothere Macrocentrum	: Matalea Monnieria Myrcia Nepsera. (+ Antilles) Paepalanthus Pariana.	: Poecilanthe Riencourtia Sipanea Teliostachya Trilepis
<u>Centre & Sud américains</u>	<u>Nord, Centre et Sud américains</u>	
Byrsonima Catopsis Chrysothemis Helicteres Hexadesmia Hillia Mandevilla Manihot Marcgravia Octomeria Piptocarpha Pleurothallis Rudgea Psammisia Scaphyglottis Souroubea Stigmastostalix Trigonidium,	ANGIOSPERMES : Ananas Anthurium Banisteriopsis Calathea Calyptranthes Centrosema Clidemia Coutarea Cyrtopodium Dieffenbachia Elaterium Elleanthus Encyclia Epidendrum Furcraea Gurania Guzmania Heliconia Helosis Hyptis Inga Lasiacis	: Maranta Melampodium Monstera Oreopanax Pharus Pitcairnia Psygmorchis Ruellia Sobralia Stigmaphyllon Streptocalyx Tabebuia Tapirira Tillandsia Topobea Vriesia Xiphidium PTERIDOPHYTES : Dicranoglossum

Tableau XIV : Distribution des genres de plantes vasculaires
poussant sur les inselbergs des Tumuc-Humac :

Les genres néotropicaux

+ genres possédant une seule espèce non américaine

++ genres possédant deux espèces non américaines.

<u>PALEONEOTROPICAUX</u>		
<u>Amér. + Afr.</u>	<u>Amér. + Asie + Madag.</u>	<u>Am. + Madag. + N. Cal.</u>
Axonopus	Calliandra	Clusia
Bertiera		
Guarea		
+ Heteropterys	<u>Am. + Asie + Austr.</u>	<u>Am. + Austr. + N. Zél.</u>
+ Miconia		
++ Mikania	+ Ichnanthus	Erechtites
Ocotea		
Olyra		
Sauvagesia	<u>Am. + Est Afr. + Madag.</u>	<u>Am. + Afr. + Ceylan</u>
+ Schwenckia	Hirtella	Streptogyne

<u>COSMOPOLITES</u>
ANGIOSPERMES :
Conyza
Cyperus
Panicum
Paspalum
Solanum
Utricularia
PTERIDOPHYTES :
Adiantum
Asplenium
Blechnum
Cheilanthes
Lycopodium
Polypodium
Pteridium

<u>PANTROPICAUX ET PANSUBTROPICAUX</u>	
ANGIOSPERMES :	Operculina
Begonia	Peperomia
Borreria	Phaseolus
Bulbostylis	Phyllanthus
Cassia	Portulaca
Cissampelos	Psychotria
Cissus	Randia
Cochlospermum	Rhynchospora
Costus	Sapium
Croton	Scleria
Dioclea	Stylosanthes
Diodia	Talinum
Erythroxylum	Xyris
Eugenia	
Evolvulus	PTERIDOPHYTES :
Ficus	
Gouania	Elaphoglossum
Hibiscus	Hymenophyllum
Ischaemum	Lindsaea
Justicia	Oleandra
Merremia	Nephrolepis
Mimosa	Selaginella
Omphalea	Xiphopteris
Trichomanes	

Tableau XIV (suite et fin) : Les genres paléonéotropicaux, pantropicaux et subtropicaux, cosmopolites.

3°/ LES ESPECES.

=====

Plus intéressants sont les éléments fournis par l'étude des aires de répartition des espèces.

Pour qui connaît un tant soit peu la flore de Guyane, les "savanes-roches" des Tumuc-Humac présentent bon nombre de plantes qui lui sont familières des savanes de la zone littorale (Heliconia psittacorum, Chelonanthus uliginosus ...) et de la végétation ripicole héliophile (Topobea parasitica, Souroubea guianensis). Elles trouvent ici des conditions écologiques voisines de ces milieux, qui leur permettent de proliférer à l'abri d'une intense compétition. D'autres, par contre, moins nombreuses il est vrai, mais plus intéressantes, frappent l'oeil de l'observateur qui ne les a jamais vues ailleurs. Elles sont endémiques d'une aire restreinte et ont généralement des origines et des affinités orophiles.

GOOD (1964) distingue, en Amérique tropicale, cinq grandes régions phytogéographiques : Caraïbe (Antilles, Mexique, Amérique centrale), Vénézuéla - Guyanes, Bassin amazonien, Sud Brésil, Andes. Nous nous baserons, en partie, sur cette classification, exception faite des Andes, car aucune espèce andine ne pousse dans les Tumuc-Humac. Traitant, en premier lieu, des espèces pantropicales, puis, néotropicales à très large répartition, nous étudierons ensuite celles qui sont communes aux Tumuc-Humac et à chacune des régions phytogéographiques de GOOD. Ceci nous conduit à établir deux catégories :
espèces guyano-amazoniennes,
espèces guyano-caraïbes.
Puis, celles dont l'aire de répartition est restreinte aux Guyanes, du Venezuela jusqu'à l'Amapa, seront appelées "endémiques des Guyanes". Elles correspondent à la région Venezuela-Guyanes de GOOD. Enfin, une dernière catégorie retiendra tout particulièrement notre attention, celle des espèces à aire disjointe.

Nos données sont malheureusement incomplètes, car nous n'avons pu obtenir les aires de répartition que de 149 espèces seulement, ce qui représente les 3/4 de celles que nous avons collectées sur les inselbergs

Nous pensons, cependant, que ce nombre est suffisant pour obtenir une bonne estimation des affinités floristiques.

a) Espèces pantropicales :

Elles sont relativement peu nombreuses sur les inselbergs des Tumuc-Humac qui n'ont évidemment pas le caractère rudéral des milieux où ces plantes prolifèrent habituellement. Ce sont : Evolvulus alsinoides, Phyllanthus niruri, Triumfetta althaeoides, et deux fougères : Nephrolepis cordifolia et Polypodium lycopodioides. Phyllanthus niruri est une rudérale dont la présence en milieu vierge n'est pas sans surprendre. Les plantes rudérales sont, en effet, par définition, liées à l'habitat humain : elles occupent des "stations qui ont en commun leur caractère ouvert et un substrat plus ou moins artificiel, souvent dégradé" (SCHNELL, 1971) : sols piétinés, abords des maisons, souvent enrichis en azote. Il faut bien admettre cependant, que les espèces rudérales existaient dans des milieux naturels ouverts et ensoleillés avant les interventions humaines. C'est sans doute le cas de cette station de Phyllanthus niruri, mais, on ne peut cependant pas éliminer l'hypothèse d'un transport par l'Homme, puisque des Amérindiens ont vécu dans le massif du Mitaraka, et que de petits groupes nomades s'y trouvent encore (cf. chapitre II).

b) Espèces néotropicales

b₁ • A très large répartition

Peu originales, très nombreuses, elles constituent le stock le plus important dans la composition de la flore des inselbergs (plus d'un tiers des espèces). Leur aire de répartition s'étend le plus souvent du Mexique jusqu'au Sud du Brésil où on les trouve dans les lieux ouverts : Anthurium pentaphyllum, Byrsonima crassifolia, Catopsis sessiliflora, Chrysothemis pulchella, Cissus erosa, Coutarea hexandra, Cyperus diffusus, Dieffenbachia seguine, Erechtites valerianaefolia (espèce vraisemblablement rudérale), Eugenia biflora, Ficus citrifolia, Furcraea foetida, Heliconia psittacorum, Hibiscus spathu-

latus, Hillia illustris, Hyptis atrorubens, Lasiacis ligulata, Mikania micrantha, Monniera trifolia, Monstera sagotiana, Nepsera aquatica, Omphalea diandra, Oreopanax capitatum, Paepalanthus lamarckii, Peperomia rotundifolia, Phaseolus peduncularis, Rhynchospora barbata, Scleria latifolia, Scleria pterota (serait une adventice, d'après HOOCK, 1971), Scleria secans, Souroubea guianensis, Stylosanthes hispida, Talinum triangulare, Teliostachya alopecuroidea, Utricularia hispida, Xiphidium coeruleum. A ces espèces néotropicales à très large répartition, appartient la plupart des Orchidaceae : Cyrtopodium andersonii, Elleanthus linifolius, Elleanthus strobilifer, Encyclia vespa, Epidendrum nocturnum, Epidendrum ramosum, Polystachya nana, Psycmorchis pusilla, Scaphyglottis prolifera, et des fougères : Adiantum latifolium, Adiantum petiolatum, Adiantum terminatum, Blechnum occidentale, Cheilanthes radiata, Hemionitis palmata, Polypodium aureum, Polypodium ciliatum, Polypodium pectinatum, Polypodium plumula, Polytaenium cajenense, Schizaea elegans var. flabellum. Il est évident que les Orchidaceae, épiphytes ou indifféremment épiphytes et saxicoles, toutes pourvues de moyens de dissémination à longue distance efficaces, n'ont aucune difficulté pour trouver des relais le long de leurs voies de migration, puisqu'elles vivent dans la voûte forestière : ce sont des colonisateurs modernes et "tous terrains", parfaitement bien équipés pour se déplacer rapidement. Il en est de même des fougères épiphytes dont les spores peuvent être transportées sur de grandes distances au-dessus de la forêt. Rien d'étonnant, donc, à ce que, parmi les espèces endémiques des Guyanes, et, à plus forte raison, des inselbergs des Tumuc-Humac, nous n'ayons relevé qu'une Orchidaceae, Pleurothallis orbicularis et deux fougères épiphytes seulement, Oleandra pilosa et Xiphopteris nana. Au contraire, les espèces d'Orchidaceae et de Ptéridophytes ont une aire très vaste, généralement étendue sur toute l'Amérique tropicale.

b₂ • Guyano-amazoniennes

Ce sont celles dont l'aire s'étend sur le bassin amazonien, depuis le Brésil central jusqu'aux Guyanes, au sud du Vénézuéla et à la Colombie. Elles sont souvent répandues dans tout le Nord de l'Amérique du sud, à l'exception des Andes, bien entendu, y compris le haut bassin

de l'Orénoque, et forment un groupe presque aussi important que le précédent.

Une analyse plus fine de la densité de ces espèces et de leurs variétés en fonction de leur distribution géographique permettrait peut-être, de connaître d'où elles sont véritablement issues.

Peu d'entre elles, en tous cas, semblent originaires du centre du bassin. La plupart sont réparties à la périphérie, soit au nord, soit au sud ou à l'ouest. Odontadenia nitida, par exemple, dont nous avons publié la carte de répartition (SASTRE & de GRANVILLE, 1975), bien que présente dans tout le bassin amazonien, à l'exception du sud, est surtout abondante dans les Guyanes. C'est vraisemblablement là le berceau de l'espèce qui a essaimé, ensuite, vers le sud et l'ouest. Panicum hirtum et Topobea parasitica, surtout fréquent en Guyane française mais signalé sporadiquement le long de l'Amazone, sont sans doute dans le même cas. Xyris fallax est principalement concentré sur les Guyanes, mais atteint, au sud, le Matto Grosso. De même, Miconia alata abondant dans les Guyanes et le Vénézuéla, est beaucoup plus disséminé aux alentours de cette zone, le long de la côte, de Colombie jusqu'à l'est du Brésil. Inga virgultosa occupe le nord du bassin amazonien et pousse, au Surinam, sur la cuirasse latéritique du sommet des monts Nassau. Costus spiralis var. villosus, Clusia colorans, Pariana campestris, Vriesia amazonica, sont des espèces guyanaises atteignant l'Etat de Parà (embouchure de l'Amazone). Vriesia splitgerberi est répandue dans tout le nord de l'Amérique du sud, des Guyanes jusqu'à l'Equateur, mais, contrairement aux précédentes, ne pénètre pas dans le bassin amazonien.

Toutes ces espèces héliophiles, particulièrement fréquentes dans les Guyanes, mais que l'on rencontre sporadiquement dans les régions adjacentes, pourraient logiquement prendre place dans la quatrième catégorie (Endémique des Guyanes) d'où elles semblent originaires. Cependant, par diverses voies de migration dont nous avons déjà fait état (SASTRE & de GRANVILLE, 1975), avec des relais en lieux ouverts comme les inselbergs, les rives et rochers des fleuves, et, surtout, la côte Atlantique, elles se sont répandues plus ou moins profondément en Amazonie et ne sont plus endémiques des Guyanes. Il convient

cependant de remarquer que les données peuvent être légèrement faussées en raison de la rareté des prospections botaniques en Amazonie et des herbiers brésiliens provenant de cette région.

Les autres espèces guyano-amazoniennes sont : Aechmea setigera, Ananas ananassoides, Anthurium solitarium, Calathea ovata, Calathea propinqua, Calliandra surinamensis, Chelonanthus uliginosus, Clusia nemorosa, Cochlospermum orinocensis, Costus spiralis var. spiralis, Dioclea virgata, Encyclia ionosma, Epidendrum spruceanum, Helicteres pentandra, Inga stipularis, Maranta divaricata, Melampodium camphoratum, Olyra micrantha, Pharus virescens, Psychotria hoffmannseggiana, Psychotria iodotricha ssp. atricapilla, Sipanea pratensis var. dichotoma, Stigmatostalix amazonica, Streptocalyx poeppigii, Tabebuia capitata, Trigonidium tenue. Nous n'avons relevé que trois Ptéridophytes : Adiantum cajenense, Selaginella pedata, Selaginella radiata.

b₃ . Guyano-Caraïbes

Elles sont réparties essentiellement en Amérique centrale et dans les Antilles et atteignent, pour certaines d'entre elles, au nord, le Mexique, et, à l'extrême sud de leur aire, les Guyanes, la côte du Vénézuéla et la Colombie.

Peu d'entre elles poussent sur les inselbergs des Tumuc-Humac. Ce sont : Begonia scandens, cependant également signalé au Pérou, Clusia minor, Justicia pectoralis, Scaphyglottis cuneata, Tillandsia anceps, Tillandsia monadelpha, et une fougère : Asplenium kapplerianum.

b₄ . Endémiques des Guyanes

(région Vénézuéla - Guyanes de GOOD)

Elles sont relativement nombreuses et ce groupe occupe la troisième place, après les espèces néotropicales à très large répartition et les espèces guyano-amazoniennes, dans la constitution de la flore des "savanes-roches", des fourrés et des forêts basses des Tumuc-Humac.

Il occuperait même, sans doute, la deuxième place si l'on considérait les espèces citées comme "guyano-amazoniennes" mais dont le berceau est probablement guyanais ainsi que nous l'avons évoqué plus haut (Cf. paragraphe b₂). Leur distribution s'étend généralement sur le plateau des Guyanes vénézuélienne, ex-britannique (Guyana), ex-hollandaise (Surinam) et brésilienne (Amapa) ; elles n'ont jamais migré très loin dans le bassin amazonien et de part et d'autre le long de la côte. On a tout lieu de penser qu'elles sont issues du "centre de différenciation spécifique guyanais" dont nous avons parlé au début de ce chapitre.

Bon nombre d'entre elles poussent aussi bien au sommet des inselbergs qu'en plaine (comme les espèces des groupes précédents) où elles sont épiphytes dans la voûte forestière ou le long des fleuves : Pleurothallis orbicularis, Oleandra pilosa, Xiphopteris nana. On les trouve aussi sur les rochers émergeant de l'eau : Begonia prieurii, Cassia saxatilis, Ernestia confertiflora, Macrocentrum cristatum, Portulaca sedifolia ; dans les savanes : Riencourtia glomerata, Selaginella densifolia ; ou encore dans les clairières et la végétation secondaire : Piptocarpha triflora, Sipanea wilson-brownei ; parfois dans certaines forêts claires : Casearia pitumba, Ruellia rubra, Lindsaea pallida. Cependant, beaucoup de plantes endémiques des Guyanes ont une aptitude à pousser à des altitudes moyennes et même, parfois, élevées, qui plaide en faveur d'une origine orophile. Elles se seraient par la suite, plus ou moins répandues en plaine : Ischaemum guianense, par exemple, pousse, d'après STEYERMARK (1968), jusqu'à 1 800 m, au Vénézuéla. Ernestia pullei vit, également au Vénézuéla, selon WURDACK (1973) sur des montagnes de minerais de fer, "entre 650 et 800 mètres". Quant à Ernestia rubra, on le trouve, au Surinam où il était considéré comme endémique (GLEASON, 1935), aussi bien sur les affleurements rocheux des rivières Corantijn et Tapanahoni que sur les monts Voltzberg, Teeboe et Wilhelmina. Le type de Sapium montanum provient d'un sommet (800 m) des monts Emma, au Surinam (JABLONSKI, 1967). Clidemia capitata pousse jusqu'à 1 800 m d'altitude au Brésil, dans le territoire de Roraima, en Guyana et au Vénézuéla (WURDACK, 1973). Maranta humilis est signalé, au Surinam, des monts Brownsberg et Ebba Top.

Certaines espèces, par contre (en nombre très limité : 9), aux exigences plus rigoureuses, sont clairement orophiles et ne se retrouvent pas dans la plaine guyanaise. Elles vivent sur les inselbergs les plus élevés des Tumuc-Humac, généralement au dessus de 500 m, et d'autres hauteurs plus importantes des Guyanes appartenant à deux catégories : d'une part, les sommets granitiques; c'est le cas de Mandevilla surinamensis qui est une plante des inselbergs du Surinam et du Vénézuéla où elle est signalée entre les altitudes de 450 et 750 mètres, de Clusia kanukuana et Trilepis kanukuensis qui ont été décrits à partir des échantillons des monts Kanuku (975 m), en Guyana, sans doute aussi de Calyptranthes lepida qui n'était connu jusqu'à présent que du type, provenant du territoire d'Amapa, à moins de 100 km des "Tumucumaque" brésiliens : "Rio Araguari, upland plant" (Mac VAUGH, 1969). D'autre part, les formations tabulaires gréseuses du Roraima ont 5 espèces (dont 3 fougères terrestres) en commun avec les inselbergs des Tumuc-Humac : Clusia annularis n'avait été collecté, selon MAGUIRE (1961), qu'au Vénézuéla, sur les "cerros" Moriche (1 000 m) Yapacana (1 200 m) et Sipapo (2 200 m). Le spécimen provenant de cette dernière localité diffère cependant des précédents par la forme de ses feuilles et MAGUIRE suppose qu'il s'agit d'une variante écologique. Sauvagesia tafelbergensis est presque exclusivement endémique des Tumuc-Humac, hormis les spécimens (dont le type) provenant du Tafelberg (300 à 1 000 m), au Surinam. Nous avons retrouvé cette espèce, en 1975, sur le mont Saint-Marcel, inselberg du Sud-Est de la Guyane française distant de 150 km de ceux des Tumuc-Humac (Fig. 1). La fougère Asplenium zamiifolium se trouve également, d'après MORTON & LELLINGER (1966), sur le Tafelberg (Surinam), aux Kaieteur Falls (Guyana), ainsi qu'au Vénézuéla jusqu'en Colombie. Doryopteris sagittifolia existe à la fois sur les sédiments du Roraima, entre 400 et 1 200 mètres, et dans le Sud du Brésil (Cf. paragraphe b 5 : espèces à aires disjointes). Enfin, Polypodium brasiliense est connu, au Vénézuéla (VARESCHI, 1968), de Guyabitos (1 400 - 3 200 m) et des sommets Chimanta Tepui (1 700 m) et Ayuan Tepui (1 800 m).

Quatre espèces seulement, d'après nos récoltes, sont endémiques des inselbergs du Sud de la Guyane française et du Surinam.

Fait curieux, deux d'entre elles sont des Pitcairnia : P. geyskesii retrouvé, en 1975, sur le mont Saint-Marcel où il y est, d'ailleurs, fort rare par rapport aux Tumuc-Humac où il pullule, et P. sastrei, que nous avons retrouvé, en 1974 sur des affleurements granitiques d'une colline boisée de 500 m d'altitude située à quelques km au Sud du Sommet Tabulaire (Fig. 1), sans doute un ancien inselberg presque entièrement recolonisé par la forêt, où il fait là figure de relique. Croton stahelianus était, jusqu'ici considéré comme endémique des inselbergs du Surinam (Ebbatop, Voltzberg). Rhynchospora subdicephala, enfin, hormis les deux spécimens provenant de nos collections des Tumuc-Humac, n'est connu que du type, originaire du mont Carupina, sur l'Oyapock (KOYAMA, 1976).

Il convient de remarquer, d'autre part, que, jusqu'à présent, nous n'avons trouvé aucune espèce endémique d'un seul inselberg.

b5 . A aires disjointes

Certaines espèces, rares il est vrai, ont des aires très morcelées : Sobralia fragrans est une espèce d'Amérique Centrale et des Guyanes, Sauvagesia pulchella, dont nous avons donné la carte de distribution (SASTRE & de GRANVILLE, 1975), se retrouve en Amérique Centrale, en Colombie, dans la région andine ainsi que dans l'état de Goias, au Brésil, situé à l'extrême Sud du bassin amazonien.

Plus remarquables encore sont les affinités avec la région du Minas Gerais et de Rio de Janeiro, au Brésil. Quatre espèces sont dans ce cas : Banisteriopsis gardneriana, d'après GRISEBACH (1858), est connue de l'Etat de Rio de Janeiro et aussi du Sud du Piauí à mi-chemin entre les Guyanes et Rio, d'où provient le type. Elle existerait aussi, selon ANDERSON & GATES (1975) dans l'état de Goias et la région de Brasilia. Trilepis kanukuensis, récolté dans les Tumuc-Humac,

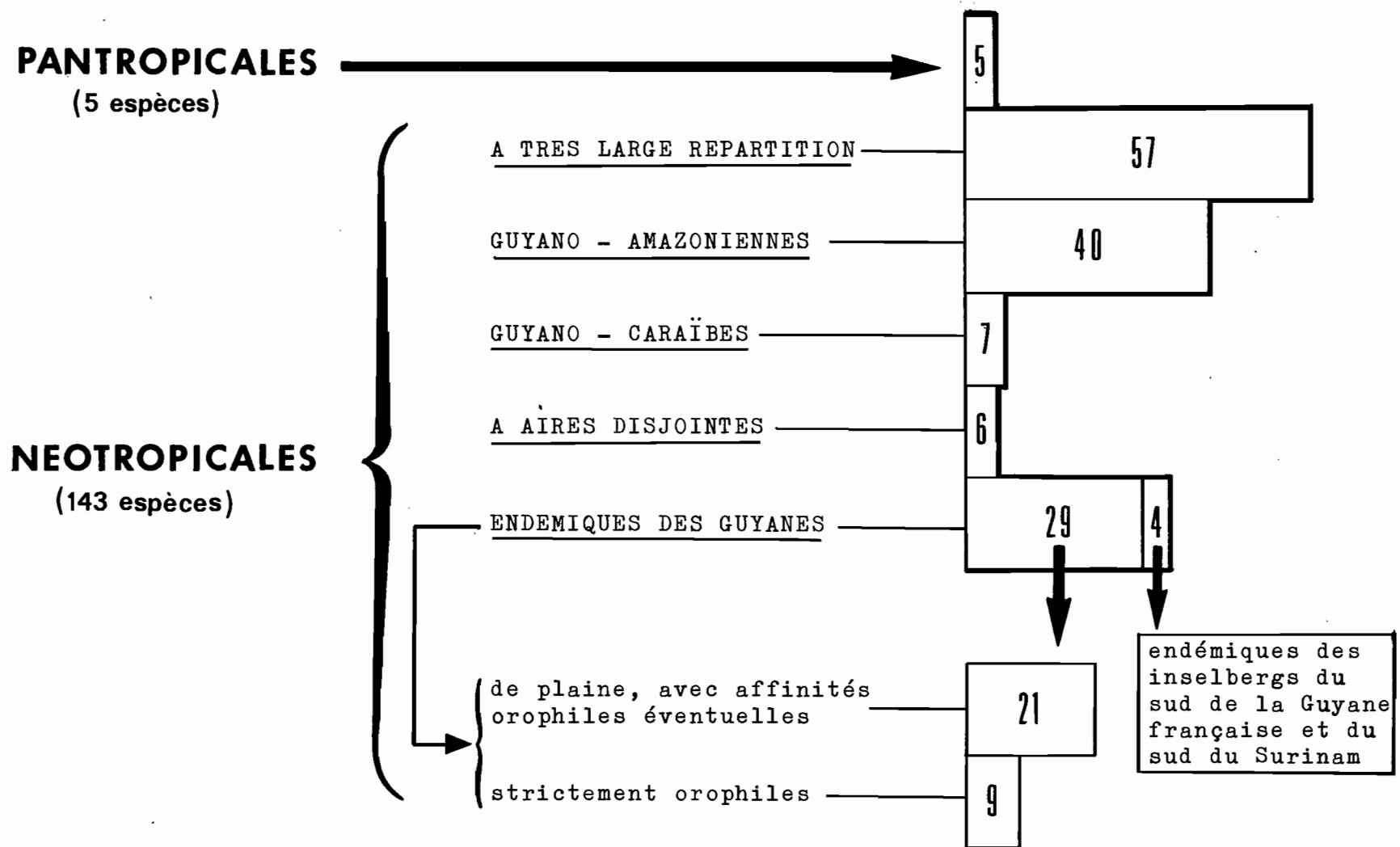


Figure 45 : Distribution de 148 espèces de plantes vasculaires poussant sur les inselbergs des Tumuc-Humac ("savanes-roches", fourrés et forêt basse, à l'exclusion de la forêt dense).

a été décrit d'après un échantillon des monts Kanuku (975 m), en Guyana, mais est également signalé du Minas Gerais (un seul spécimen cependant) par KOYAMA & MAGUIRE (1965). Même s'il ne s'agissait que d'une espèce affine, il est certain que le genre Trilepis est sud-brésilien et que, seul, Trilepis kanukuensis existe aux monts Kanuku et aux Tumuc-Humac, sans avoir laissé apparemment, aucun vestige entre les Guyanes et le Minas Gerais. Les deux autres exemples sont fournis par des fougères : Asplenium pediculariifolium, selon MORTON & LELLINGER (1966), possède une aire réduite aux états du Minas Gerais et de Rio mais a été récolté à la base d'un escarpement du Tafelberg, au Surinam. Nous l'avons retrouvé sur le Mitaraka Sud, dans les Tumuc-Humac. Enfin, Doryopteris sagittifolia est, d'après LELLINGER (1972), une fougère vivant à la fois au sud du Brésil et sur les formations gréseuses du Roraima, dans les "Guyana highlands", où elle a été récoltée sur trois sommets différents (Sierra de Lema, Tafelberg, Serra Tepequem) entre 400 et 1 200 m. Nous l'avons également trouvée aux Tumuc-Humac.

Rhynchospora subdicephala, qui est endémique des inselbergs du sud des Guyanes (Cf. paragraphe b₄), est taxonomiquement très proche de Rh. lapensis, du Minas Gerais, dont elle diffère, selon KOYAMA (1976) par ses épillets, et ses akènes plus petits ainsi que par ses inflorescences plus réduites ne portant qu'une ou deux glomérules au lieu de 2 ou 3 chez Rh. lapensis. KOYAMA fait remarquer que... "it is of phytogeographical interest that Rh. subdicephala of the Guiana Region has its close relative in the southern Brazilian Planalto".

Cette curieuse répartition suggère un isolement relativement récent ou, du moins, la disparition des espèces concernées sur les relais de leurs voies de migration. Ces voies ont d'ailleurs pu être situées en partie le long de la côte brésilienne ainsi que divers auteurs l'on fait remarquer (Cf. SASTRE & de GRANVILLE, 1975), mais d'autres processus dont il est question dans la Discussion ont certainement contribué au peuplement des inselbergs des Tumuc-Humac.

La proportion des espèces de chacune des catégories que nous venons de décrire est représentée sur les histogrammes de la figure 45.

CHAPITRE VI

COMPARAISON AVEC D'AUTRES FORMATIONS BASSES HELIOPHILES

1°/ COMPARAISON AVEC LES SAVANES DE PLAINE DES REGIONS VOISINES

=====

Ainsi que nous l'avons fait remarquer précédemment, la végétation des "savanes-roches" n'est que très partiellement comparable à celle des "vraies" savanes. Les différences les plus manifestes portent sur les points suivants : pente et irrégularité du relief, discontinuité de la végétation, répartition particulière des plantes ligneuses, absence ou extrême minceur du sol, spectre biologique, inexistence des feux annuels. En conséquence, leur physionomie diffère en général de façon notoire de celle des savanes de la plaine et, parmi les groupements végétaux des "savanes-roches" que nous avons décrits, c'est le faciès à Ischaemum guianense qui possède les différences les moins accentuées avec les "vraies" savanes.

En ce qui concerne la flore, les divergences sont évidemment aussi très importantes. Cependant, il existe des espèces communes entre les savanes de la plaine et les "savanes-roches" dont nous avons jugé utile de donner la liste (Tableau XV). Nous nous limiterons aux comparaisons avec les savanes qui se trouvent dans un rayon de 400 km environ autour des Tumuc-Humac et nous ne citerons que les espèces que nous avons trouvées dans les "savanes-roches", les fourrés et les forêts basses, à l'exclusion, bien entendu, de la forêt dense.

a) Les savanes côtières de Guyane :

D'après les relevés effectués par HOOCK (1971) dans les différents groupements végétaux des savanes côtières de la région de Kourou, totalisant 591 espèces, 25 d'entre elles poussent aussi sur les inselbergs des Tumuc-Humac (Tableau XV A).

b) Les savanes du Surinam méridional :

La savane de Sipaliwini, située à l'extrême sud du Surinam, occupe une superficie de 63 000 ha. Selon Van DONSELAAR (1969), elle fait partie du complexe des savanes du Parú, des "campos gerais", d'après la terminologie brésilienne, et non des "cerrados" qui sont des formations ouvertes xérophiles du Brésil central (EITEN, 1974, 1978; FERRI, 1974). Van DONSELAAR publie, dans une étude phytogéographique (1968), un inventaire des plantes poussant dans la savane de Sipaliwini et dans plusieurs autres petites savanes du Surinam méridional (Fig. 46). Il cite 314 espèces, auxquelles NORDE & OLDENBURGER (1973) en ajoutent 60 autres à la suite d'une prospection plus récente. Parmi les 374 espèces ainsi répertoriées, 22 se trouvent également sur les inselbergs des Tumuc-Humac (Tableau XV B).

c) Les savanes de l'Amazonie centrale :

De même que les savanes du Surinam méridional, celles de l'Amazonie centrale entrent dans la catégorie des "campos" et non des "cerrados". Dans le complexe de savanes de la région de Monte Alegre, ANDRADE LIMA (1959) relève 337 espèces, tandis qu'EGLER (1960) en cite 298 dans celles de la rivière Aribamba, situées à 200 km environ à l'ouest des précédentes (Fig. 46). Le nombre total d'espèces inventoriées par ces deux auteurs s'élève à 615 dont 290 seulement, selon Van DONSELAAR (1968), appartiennent à des groupements de savanes les autres étant des plantes forestières. L'étude de cet inventaire révèle l'existence de 24 espèces communes aux savanes de l'Amazonie centrale et aux inselbergs des Tumuc-Humac (Tableau XV C).

	<u>A</u> <u>Savanes</u> <u>côtières</u> <u>de Guyane</u>	<u>B</u> <u>Savanes du</u> <u>Surinam</u> <u>méridional</u>	<u>C</u> <u>Savanes de</u> <u>l'Amazonie</u> <u>centrale</u>
<u>ANGIOSPERMES :</u>			
Borreria cf. laevis	+		
Borreria latifolia	+		
Byrsonima crassifolia	+	+	+
Calliandra surinamensis		+	
Chelonanthus uliginosus	+	+	
Cissus erosa		+	
Clusia nemorosa	+		+
Costus spiralis			+
Cyperus diffusus	+		
Dioclea guianensis		+	
Dioclea virgata			+
Diodia ocimifolia	+		
Epidendrum nocturnum	+		+
Furcraea foetida		+	
Heliconia psittacorum	+	+	
Helicteres pentandra		+	+
Helosis guianensis			+
Hyptis atrorubens	+	+	
Ischaemum guianense	+	+	
Justicia pectoralis	+		
Macrocentrum cristatum			+
Melampodium camphoratum cf. Merremia glabra	+	+	
Miconia alata			+
Monniera trifolia			+
Odontadenia nitida		+	
Paepalanthus cf. lamarckii			+
Panicum hirtum			+
Pariana campestris			+
Paspalum parviflorum	+		
Phaseolus peduncularis	+	+	
Phyllanthus niruri	+		
Portulaca sedifolia		+	
Riencourtia glomerata	+		+
Rhynchospora barbata	+	+	
Sauvagesia pulchella		+	
Schwenckia americana		+	
Scleria pterota	+	+	
Scleria secans	+		
Sida linifolia	+		+
Sida rhombifolia			+
Sipanea pratensis	+	+	+
Stylosanthes hispida	+		
Tapirira cf. guianensis			+
Xyris fallax		+	
<u>PTERIDOPHYTES :</u>			
Polypodium ciliatum			+
Polypodium lycopodioides			+
Polypodium plumula			+
Polypodium triseriale			+
Pteridium aquilinum	+	+	
Selaginella densifolia		+	
Selaginella flagellata			+
Selaginella pedata			+
<u>Nombre total d'espèces : 53</u>	25	22	24

Tableau XV : Espèces communes aux inselbergs des Tumuc-Humac et aux savanes.

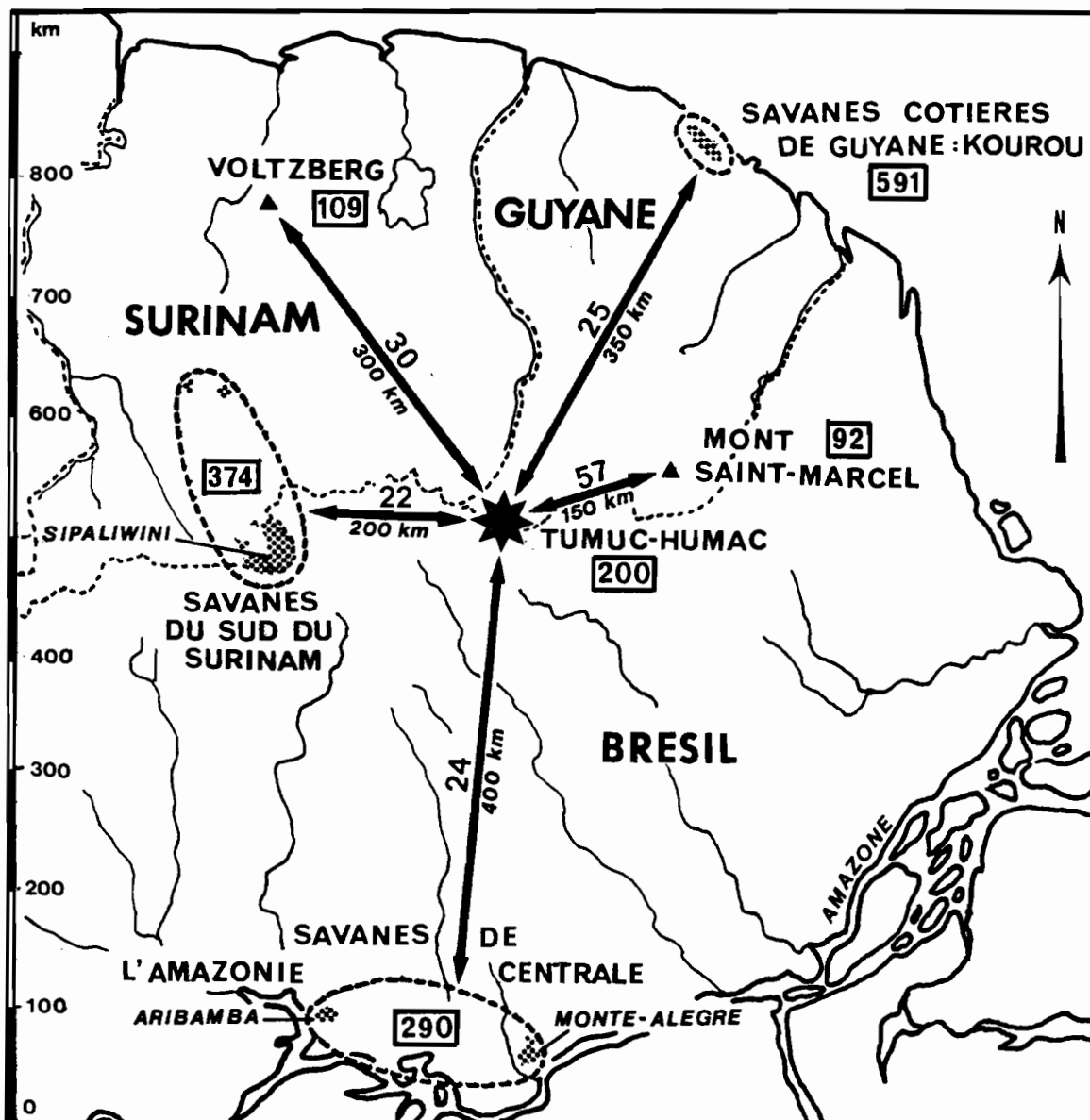


Figure 46 : Affinités floristiques des inselbergs des Tumuc-Humac avec d'autres formations basses, ouvertes, héliophiles :

- Savanes de la plaine** - Savanes côtières de Guyane
 - Savanes du Sud du Surinam
 - Savanes de l'Amazonie centrale

▲ **Autres inselbergs.**

- **Nombres encadrés** : nombre d'espèces inventoriées dans chacune des localités considérées.
- **Nombres situés le long des flèches de liaison** : nombre d'espèces communes aux inselbergs des Tumuc-Humac et à la localité correspondant à la flèche
- Distances, en km, entre les Tumuc-Humac et chacune des localités : indiquées le long des flèches.

Ainsi que le révèle le Tableau XV, les affinités entre la flore des inselbergs des Tumuc-Humac et celle des différentes savanes environnantes semblent donc du même ordre de grandeur, qu'il s'agisse des savanes côtières ou de celles de l'intérieur.

D'autre part, les inselbergs que nous avons prospectés possèdent 53 espèces en commun avec l'ensemble des savanes citées ci-dessus, ce qui représente environ 25 % de la flore des inselbergs des Tumuc-Humac.

2°/ COMPARAISON AVEC D'AUTRES INSELBERGS NEOTROPICAUX DU

DOMAINE FORESTIER

a) Le Mont Saint-Marcel (Alt. : 550 m) :

C'est un inselberg du sud-est de la Guyane française que nous avons prospecté en 1975 (Fig. 46). Contrairement à ceux des Tumuc-Humac, il est isolé dans une pénéplaine de faible altitude aux reliefs très peu accentués et il est presque entièrement recouvert de forêt. Selon HURAUULT (1967), qui en publie des photographies aériennes, "... ce grand massif est actuellement recolonisé par la forêt et subit un nouveau cycle d'altération...".

Sur les quelques affleurements rocheux que nous avons pu visiter, nous avons retrouvé une végétation semblable à celle des Tumuc-Humac, en particulier les forêts basses de transition et sommitale, les fourrés et la "savane-roche". Cette dernière, par rapport à celles des Tumuc-Humac, a cependant une physionomie beaucoup plus uniforme et il ne nous a pas paru possible de distinguer plusieurs faciès.

Nous avons relevé 92 espèces vasculaires dans les différentes formations végétales de cet inselberg, à l'exclusion de la forêt dense. Parmi celles-ci nous avons été surpris de ne pas retrouver celles qui sont les plus abondantes sur les inselbergs des Tumuc-Humac, en particulier, Epidendrum nocturnum, Ischaemum guianense, Mandevilla surinamensis. Nous n'avons vu que 2 ou 3 pieds de Pitcairnia geyskesii. D'après nos relevés, les genres Clusia et Ernestia n'y sont représentés chacun que par une seule espèce : C. sp. indét. et E. confertiflora. Par contre, nous y avons récolté 35 espèces non vues aux Tumuc-Humac mais aucune d'entre elles n'est, à notre connaissance, orophile ou endémique des Guyanes. Les autres espèces, au nombre de 57, sont communes au Mont Saint-Marcel et aux inselbergs des Tumuc-Humac. Parmi ces dernières, 4 seulement sont endémiques des Guyanes et à tendance orophile : Calyptranthes lepida, Ernestia confertiflora, Macrocentrum cristatum et Sauvagesia tafelbergensis.

b) Les inselbergs du Surinam :

Van DONSELAAR & SCHULZ (comm. pers.), qui ont étudié la flore et la végétation des affleurements rocheux de plusieurs inselbergs surinamiens, en particulier, du mont Voltzberg (Fig. 46), décrivent des formations végétales très comparables à celles que nous avons observées dans les Tumuc-Humac.

Quant à la flore, parmi les 224 espèces vasculaires citées pour 14 inselbergs du Surinam, 54 seulement sont présentes sur ceux des Tumuc-Humac. Le Voltzberg possède, selon les relevés de Van DONSELAAR & SCHULZ, 109 espèces, dont 30 en commun avec les Tumuc-Humac. Parmi les différences floristiques, il est surprenant de constater, par exemple, l'absence, sur les inselbergs du Surinam, de Chelonanthus uliginosus, Eugenia biflora, Heliconia psittacorum, extrêmement communes aux Tumuc-Humac. Inversement, certaines espèces très fréquentes au Surinam font apparemment défaut aux Tumuc-Humac, notamment Axonopus ramosus qui forme une communauté que Van DONSELAAR & SCHULZ estiment "... the most common of the typical rock vegetations in Surinam".

Ainsi que nous l'avons fait remarquer au chapitre V, une étude plus approfondie de la répartition des espèces mériterait d'être entreprise, surtout en ce qui concerne les endémiques des Guyanés. Elle permettrait vraisemblablement de préciser leur lieu d'origine. Nous avons vu, par exemple, que Pitcairnia geyskesii, si abondante aux Tumuc-Humac, est rare sur le Mont Saint-Marcel. L'analyse des relevés de Van DONSELAAR & SCHULZ montre qu'elle ne pousse, au Surinam, que sur un affleurement rocheux de la savane de Sipaliwini. Il semble, par conséquent, que cette espèce soit originaire du massif du Mitaraka, d'où elle a essaimé sur de faibles distances, à l'est et à l'ouest, le long de la ligne de partage des eaux.

Même en tenant compte du fait que nos relevés, ainsi que ceux des autres botanistes, sont incomplets, il semble donc que la flore des inselbergs ne soit pas uniformément distribuée et que leur isolement et leurs distances respectives jouent un rôle appréciable : les Tumuc-Humac ont 57 espèces en commun avec le Mont Saint-Marcel, distant de 150 km, et 30 espèces en commun avec le Voltzberg, distant de 300 km.

3°/ COMPARAISON AVEC DES INSELBERGS AFRICAINS =====

Les inselbergs des Tumuc-Humac, en Guyane française ne peuvent être comparés, en Afrique, qu'à ceux du domaine de la forêt équatoriale sempervirente où règne un climat sensiblement identique à celui du Sud de la Guyane. Les études les plus récentes concernent la Côte d'Ivoire : le rocher d'Issia (ADJANOHOUN, 1964) situé à la limite de la forêt ombrophile et de la forêt mésophile, entre 6° et 7° N, (pluviosité annuelle de l'ordre de 1 600 mm), le dôme granitique de Niénokoué (GUILLAUMET, 1967), à 5° N environ (pluviosité annuelle de 2 000 mm ou plus) et, surtout, le mont Mafa, prospecté par BONARDI (1966) dans son étude des inselbergs de la Côte d'Ivoire forestière, situé à 6° N. Rappelons, à titre comparatif, que les inselbergs des Tumuc-Humac se trouvent à une latitude comprise entre 2° et 3° N.

a) Végétation

Comme on pouvait s'y attendre, l'étude de ces inselbergs africains montrent que les caractéristiques géomorphologiques et micro-climatiques sont absolument comparables à celles des inselbergs du Sud de la Guyane française. Ce sont des dômes granitiques présentant les mêmes formes d'érosion. BONARDI distingue 3 modes d'érosion : par ruissellement, par desquamation et par dissolution. Nous avons déjà parlé des cannelures, le long des pentes, produites par le ruissellement et des écailles de desquamation du granite. Quant à l'érosion par dissolution, elle aboutit, d'une part, à la formation de vasques dont nous avons vu de beaux exemples sur l'inselberg de la borne frontière n° 1 (Fig. 36 C) ; d'autre part, elle se manifeste par la désagrégation en boules énormes, de 2 à 8 m de diamètre. Nous avons observé de telles boules sur le sommet d'anciens inselbergs entièrement recouverts de forêt (HURAULT, 1973 : Fig. 5) et aussi dans le fond des thalwegs où une grande partie d'entre elles ont roulé et se sont accumulées. BONARDI fait aussi remarquer la couleur noire de la roche dont la température peut s'élever, en surface, jusqu'à 60° C. Selon cet auteur, la sécheresse édaphique est, comme dans les Tumuc-Humac, le facteur écologique déterminant.

En conséquence, la physionomie de la végétation est globalement la même : la "savane-roche" des Tumuc-Humac correspond à la prairie à Afrotrilepis (= Eriospora) pilosa, les fourrés isolés aux bosquets décrits par BONARDI. Quant à la forêt basse de transition ou sommitale, elle est comparable à la forêt basse sèche du mont Mafa, présente aussi bien en bas de pente que sur le sommet : "Les arbres sont d'une petite taille, dépassant rarement une dizaine de mètres. Les troncs sont de faible diamètre, le port est ramifié, le feuillage est léger". (BONARDI, 1966). Une différence importante, cependant, les caractérise : sur le mont Mafa, elle est totalement défeuillée en saison sèche ; dans les Tumuc-Humac, elle est sempervirente. BONARDI décrit, en outre, une forêt haute d'inselberg, sempervirente, dont les arbres peuvent atteindre 35 mètres. Sur les inselbergs du

Sud de la Guyane, il est impossible de distinguer ces deux types de forêt, tous les intermédiaires existant entre la forêt basse et la forêt dense haute selon la profondeur du sol. Enfin, sur le Nié-nokoué, GUILLAUMET (1967) décrit plusieurs groupements de bas de pente sur éboulis qui ne paraissent avoir d'équivalents dans les Tumuc-Humac où nous n'avons jamais observé d'éboulis importants.

Comme en Guyane française, on trouve en Côte d'Ivoire, poussant à même le rocher, des plantes habituellement épiphytes en forêt, par exemple, Polypodium ciliatum (BONARDI, 1966) et Raphidophora africana (GUILLAUMET, 1967).

En ce qui concerne la dynamique de la végétation, les conclusions de BONARDI, par contre, s'opposent aux nôtres : "la végétation des inselbergs évolue naturellement dans le sens d'une déforestation des versants, une forêt subsistant au sommet". Il nous paraît douteux que les inselbergs de Côte d'Ivoire forestière, soumis à un climat qui semble voisin de celui qui règne sur ceux du Sud de la Guyane française, évoluent en sens contraire. Peut-être, cependant, les mois écologiquement secs sont-ils plus nombreux, les averses plus brutales, le climat plus contrasté : la forêt basse du mont Mafa (6° N) est bien caducifoliée, celle des Tumuc-Humac (2° à 3° N) ne l'est pas. Des recherches complémentaires seraient nécessaires pour savoir si, dans ces 2 cas, on se trouve de part et d'autre de l'équilibre "forestation-déforestation".

b) Flore :

Pour l'ensemble des inselbergs qu'il a prospectés, en Côte d'Ivoire forestière, BONARDI cite 188 espèces. Nous en avons inventorié environ 200 sur ceux des Tumuc-Humac. Au premier abord, le nombre des inselbergs prospectés en Côte d'Ivoire et en Guyane française étant approximativement le même (une dizaine), la richesse floristique semble comparable. Cependant, nous pensons que la flore des Tumuc-Humac doit être plus riche que celle des inselbergs ivoiriens : en effet, d'une part, nos inventaires respectifs sont très incomplets, particulièrement en ce qui concerne les groupements

forestiers ; d'autre part, les inselbergs visités par BONARDI occupent une zone de 400 km d'Est en Ouest et 200 km du Nord au Sud, donc beaucoup plus étendue que celle des Tumuc-Humac, en Guyane française. Ceci explique d'ailleurs le fait que la forêt haute d'inselberg, de BONARDI, peuplée, selon cet auteur, d'éléments provenant de la forêt dense haute voisine, soit différente d'un inselberg à l'autre : sur de telles distances, les différences floristiques au sein de la forêt dense sont manifestes. Il est donc vraisemblable que la richesse floristique des "savanes-roches" de Guyane, où nous avons distingué plusieurs groupements bien caractéristiques, est supérieure à celle du peuplement herbacé des inselbergs de Côte d'Ivoire où Afrotrilepis pilosa semble avoir un rôle prépondérant dans tous les cas, aussi bien en tant que pionnier qu'en tant qu'agent d'occupation du sol. En Guyane, ces rôles sont dévolus à différentes espèces selon les conditions écologiques.

La physionomie de la végétation sur les inselbergs de Guyane française et de Côte d'Ivoire forestière étant la même, il est évident que les vicariantes écologiques sont très nombreuses. Mais, dans certains cas, ces vicariantes écologiques sont aussi des vicariantes floristiques appartenant à la même famille, par exemple : les nombreuses Orchidaceae épiphytes dans la forêt basse, en Afrique comme en Amérique ; la "ceinture à Marantaceae limitant la forêt culminale" (GUILLAUMET, 1967) où Marantochloa purpurea, dominant, est vicariant de Maranta divaricata des inselbergs guyanais ; la "ceinture de Raphidophora africana" (Araceae)... qui forme la "transition avec la formation herbeuse sur rocher sec qui la suit" (GUILLAUMET, 1967) est équivalente aux peuplements d'Anthurium solitarium des lisières sèches des Tumuc-Humac, sans toutefois avoir le caractère pionnier de ce dernier ; sur les dalles inondées, Eriocaulon sp. pl. (Eriocaulaceae), en Côte d'Ivoire, sont vicariants de Paepalanthus cf. lamarkii en Guyane française ; enfin, Afrotrilepis pilosa (Cyperaceae) est voisin de Trilepis kanukuensis, rare mais présent dans les Tumuc-Humac. Parfois, les taxons vicariants appartiennent au même genre : ce sont, dans les lisières, Cissus sp. pl. et Oleandra distenta en Côte d'Ivoire, Cissus erosa et Oleandra pilosa en Guyane ; dans les fourrés et bosquets isolés, Cochlospermum planchonii, Ficus lepriouri

et Eugenia cf. leonensis en Côte d'Ivoire, Cochlospermum orinocensis, Ficus citrifolia et Eugenia biflora en Guyane. Il est clair que ces taxons vicariants font partie du fond commun des flores africaine et américaine originaire de la flore qui peuplait la pangaea avant la dislocation des continents : d'après les cartes établies par DIETZ & HOLDEN (1970), c'est au Jurassique, vers- 150 millions d'années, que l'Amérique du Sud a commencé à se séparer de l'Afrique. Après la séparation, les familles déjà caractérisées ont évolué dans des voies distinctes.

Certaines espèces, enfin, sont communes aux inselbergs de Côte d'Ivoire et à ceux des Tumuc-Humac. Il est évidemment peu probable qu'elles n'aient pas évolué depuis le Jurassique : elles témoignent de transports ultérieurs par le vent, les animaux ou l'Homme. Ce sont : Polypodium ciliatum, Schewenckia americana.

Pour expliquer l'origine de la flore des inselbergs ivoiriens, présentant d'importantes affinités avec la zone littorale, BONARDI fait appel à 4 processus : à partir de la forêt dense, la sélection d'écotypes formant les éléments de la forêt haute d'inselberg ; les introductions par l'homme ; les transports d'espèces pourvues de moyens de dissémination à longue distance ; le refuge d'une flore xérique ayant eu une plus grande extension en Afrique. Les deux premières catégories ne concernent pas notre étude car la forêt haute d'inselberg, aux Tumuc-Humac, fait partie intégrante de la forêt dense d'une part, le facteur anthropique est négligeable en ce qui concerne l'introduction d'espèces d'autre part. Par contre, les deux autres processus évoqués par BONARDI nous semblent être les principaux facteurs du peuplement végétal des inselbergs des Tumuc-Humac et leur rôle sera développé et discuté dans la Conclusion. BONARDI ne parle cependant pas d'affinités orophiles. Il est vrai que les inselbergs de Côte d'Ivoire ont une altitude beaucoup plus faible, voire négligeable (Niénokoué : 396 m, mont Mafa : 203 m).

4°/ COMPARAISON AVEC DES AFFLEUREMENTS ROCHEUX ASIATIQUES
=====

Nous n'avons pas eu connaissance de recherches sur la végétation des inselbergs, en Asie, à une latitude comparable à celle de la Guyane : Ceylan, Indonésie, Malaisie. Les seules données que nous ayons pu obtenir concernent la flore des éboulis et des pentes rocheuses des Western Ghats, en Inde. BHARUCHA & ANSARI (1963), à partir de relevés effectués dans 4 localités situées à une latitude de 19° N et totalisant 99 espèces, décrivent 4 principales associations végétales. L'une d'elles, sur dalle rocheuse de pente modérée (15° à 30°), dénommée *Ischaemetum semisagittati* par les auteurs, est caractérisée par *Ischaemum semisagittatum*. Il est possible que cette espèce, ainsi qu'*Ischaemum aristatum* à laquelle elle est souvent associée, soient des vicariantes d'*Ischaemum guianense* qui pousse dans des biotopes semblables, sur les inselbergs des Tumuc-Humac.

x
x x
xxx

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'analyse floristique puis biogéographique effectuée au cours de cette étude des inselbergs des Tumuc-Humac nous a conduit à des résultats de deux ordres : l'autécologie des espèces, puis leur synécologie nous a amené à définir les formations végétales rencontrées, tandis que les données phytogéographiques nous suggèrent divers aspects historiques concernant la flore des Tumuc-Humac.

Dans ce qui suit, nous mettrons l'accent sur les processus qui ont contribué au peuplement des inselbergs et aux échanges floristiques entre eux et avec les autres formations végétales basses héliophiles. Le facteur paléoclimatique, dont nous estimons le rôle prépondérant, sera longuement développé.

1°/ LA VEGETATION : STRATEGIE DE DEVELOPPEMENT
=====

L'étude des caractéristiques et de la dynamique de la végétation, en accord avec les données géomorphologiques (Cf. Chapitre IV 2 b) plaide en faveur d'une colonisation progressive actuelle des inselbergs par la forêt, hypothèse que nous avons d'ailleurs admise tout au long de cet exposé.

Sur les pentes les plus fortes, l'équilibre "forestation - déforestation" est certainement atteint, la gravité et l'érosion par le ruissellement des eaux pluviales ne permettant l'implantation d'une végétation forestière. Par contre, nous avons vu que, sur les dalles rocheuses à très faible pente, dont la "savane-roche" du p.k. 23 (Fig. 31) est un bon exemple, on a tout lieu de penser que cet équilibre n'est pas encore atteint et que la végétation évolue

vers un "climax" forestier qui est le "climax" actuel de cette région soumise à une pluviosité annuelle moyenne d'environ 2 000 mm : les inselbergs parsèment, un paysage de forêt dense ombrophile (Fig. 3). L'hypothèse contraire d'une phase actuelle de déforestation n'est pas admissible : JOURNAUX (1975), dans une étude géomorphologique de l'Amazonie septentrionale, a montré en effet que, dans ce cas, la forêt "... se réfugie sur le versant oriental des reliefs les plus pluvieux tandis que le versant abrité et la plaine se couvre d'une savane herbeuse. Jusque là, l'érosion des versants n'était guère sensible. Mais rapidement, le versant occidental, moins bien protégé par la végétation, devient la proie de l'érosion : les formations d'altération jaunes apparaissent en taches de plus en plus importantes. Puis des ravinements y creusent des sillons entraînant les altérites et libérant des boules qui roulent sur les pentes". Ce n'est donc qu'après le remplacement de la forêt par la savane que les sols sont entraînés et qu'a lieu le décapage des reliefs jusqu'à la formation d'inselbergs. Aux Tumuc-Humac, c'est l'inverse qui se produit actuellement : sur les inselbergs, la végétation s'installe là où il n'y a pas encore de sol, puis contribue à un nouveau cycle d'altération de la roche et à la pédogénèse.

D'autre part, l'étude de la flore et de la végétation des Tumuc-Humac montre que les plantes monoblastiques, à mégaphylles, à gros fruits lourds ou durianoïdes (1) sont totalement exclues de toutes les formations végétales, même forestières, que nous venons de décrire. Il n'existe pas d'organismes archaïques sur les inselbergs où la flore est biologiquement comparable à celle des savanes côtières et de leurs fourrés sclérophylles. Il est peu vraisemblable que, si les inselbergs étaient actuellement dans une phase de régression forestière, les espèces archaïques aient toutes disparu les premières.

Les plantes des groupements végétaux pionniers appelés à évoluer vers des formations ligneuses de plus en plus hautes sont de remarquables colonisateurs le plus souvent anémochores et adaptés à la sécheresse. La réduction de l'appareil végétatif aérien chez la plu-

(1) : Dans la "théorie du durian", CORNER (1949) expose les caractères qu'il considère comme primitifs chez les plantes vasculaires : monocaulie, cauliflorie, fruits à graines arillées, aux couleurs très attractives pour les animaux (endozoochorie) dont le durian est un exemple.

part de ces plantes favorise non seulement la résistance aux intempéries mais, ainsi que le fait remarquer MANGENOT (1969), économise l'énergie (meilleure participation de l'énergie solaire pour la reproduction) et améliore la variabilité, donc l'adaptabilité, par suite de la réduction de la durée des générations. Comme dans les milieux tempérés où la mortalité est déterminée par des facteurs climatiques et non par la pression de la compétition (DOBZHANSKY, 1950), la sélection naturelle favorise, sur les inselbergs, une haute fécondité et un cycle biologique court. Nous avons affaire à une sélection de type r., ainsi que l'ont définie Mac ARTHUR & WILSON (1967), par opposition à la sélection de type K (1) : une population est soumise à une sélection de type r lorsqu'elle est récemment établie dans un nouvel habitat, avec une compétition faible ou nulle ; une grande capacité de reproduction sexuée est alors favorisée. Au contraire, la sélection de type K a lieu lorsque l'environnement est encombré et la compétition importante ; elle favorise le rendement de la conversion d'énergie en descendance, en minimisant le gaspillage.

2°/ LES HYPOTHESES QUE SUGGERE L'ETUDE DES AFFINITES FLORISTIQUES

L'étude de la flore, aux Tumuc-Humac, a fait ressortir la forte prédominance d'espèces néotropicales à large répartition, d'espèces guyano-amazoniennes et d'espèces guyanaises, tandis que l'endémisme de ce groupe d'inselbergs est peu développé et ne dépasse pas le niveau spécifique. Les espèces à aires disjointes traduisent, d'autre part, des affinités avec la région du Minas Gerais, au Brésil, de l'autre côté du bassin amazonien et distante de plus de 3 000 km, dont plus de 1 000 km de forêt équatoriale continue, sans relais importants connus pour la flore xérophile. Ces faits suggèrent un isolement très récent, par la forêt, de la flore sèche, relativement peu originale, des inselbergs.

(1) : $r = (\lambda - \mu)$, r : taux d'accroissement intrinsèque de l'espèce,
 λ = taux de natalité, μ = taux de mortalité,
 K = nombre d'individus que l'environnement peut contenir.

Nous avons vu que la flore du Mont Saint-Marcel (Cf. Chapitre VI 2 a) montre un sensible appauvrissement en espèces par rapport aux inselbergs des Tumuc-Humac. Par contre, le Mont Saint-Marcel ne nous a pas révélé d'espèces endémiques qui n'existent aussi sur les Tumuc-Humac : son isolement, trop récent, n'a pas eu le temps d'agir comme facteur d'endémisme et il semble être simplement le refuge d'une flore sèche auparavant beaucoup plus étendue. Par son altitude moindre, il est, d'autre part, moins favorable à la préservation d'éléments orophiles ; il est donc obligatoirement moins riche.

Ceci est en accord avec les théories, récemment développées, des variations climatiques quaternaires en Amérique tropicale, corrélativement aux glaciations des hautes latitudes. Ce sont ces variations que nous devons maintenant décrire.

3°/ EXISTENCE DE PERIODES SECHES QUATERNAIRES ET DE REFUGES
FORESTIERS EN AMERIQUE DU SUD

a) Les fluctuations du climat au cours du Quaternaire :

Les études paléoclimatiques se sont particulièrement développées au cours de la dernière décennie par le biais de méthodes d'étude physiques et biologiques. La synthèse des données fournies par la Géologie, la Géomorphologie, l'étude du rayonnement solaire, la Biogéographie, la Palynologie et, plus récemment, l'analyse de la composition isotopique $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ des sédiments marins et des calottes glaciaires, a permis d'établir avec une étonnante précision les variations du climat sur la Terre, au cours du Tertiaire et du Quaternaire.

Parmi les nombreux chercheurs ayant proposé un schéma de ces variations climatiques, nous pouvons citer MILANKOVITCH qui, dès 1930, a publié d'intéressantes données sur cette question à partir de l'étude du rayonnement solaire. FAIRBRIDGE (1964) établit un dia-

gramme des variations des "ceintures climatiques" sur la Terre, au cours des 350 000 dernières années (Fig. 48 A). GATES (1976), LORIUS & DUPLESSY (1977), puis LAMB (1977) dans un traité très complet, fournissent d'excellentes synthèses des résultats acquis en Paléoclimatologie. Enfin, ROSSIGNOL (1978) publie également une chronologie précise théorique des différents événements climatiques survenus depuis 100 000 ans. Il se base sur les variations de l'intensité du rayonnement solaire en relation avec les probabilités de passage des atomes constitutifs des "enceintes de confinement du plasma" d'un niveau d'énergie donné à un niveau d'énergie supérieur.

La figure 48 B, en partie reproduite d'après ROSSIGNOL (1978), présente un aperçu global des variations climatiques au cours des 100 000 dernières années et de leur influence sur la végétation en Amérique du Sud. Dans ce qui suit, sauf indication contraire, les dates seront toujours données en années B.P. ("before present"), selon l'usage. Les recherches paléoclimatiques ont donc permis de préciser les faits suivants :

La dernière des 6 glaciations importantes du Pléistocène, le Würm (70 000 à 10 000 B.P.) a été marqué par un refroidissement général et une mobilisation d'une partie de l'eau des océans simultanément dans les deux calottes glaciaires. Corrélativement, on observe une baisse du niveau des océans, une diminution des pluies et un assèchement des climats : "l'abaissement universel des températures diminuait l'évaporation et la quantité d'eau que pouvait contenir l'atmosphère à saturation" (TRICART, 1974). Cela est certainement vrai et contredit l'hypothèse que nous considérons erronée, formulée par HAFFER (1969), qui pense que l'humidité a pu être réduite par une élévation de la température entraînant une évaporation supérieure.

Le Würm a lui même été marqué par une succession de 4 stades glaciaires, Würms I, II, III, IV, entrecoupés d'inter-stades moins froids et moins secs. C'est le dernier de ces stades, le Würm IV, qui semble avoir été le plus rigoureux et le plus long. Situé environ entre 22 000 et 13 000 B.P., il a tout particulièrement retenu l'attention des géomorphologistes, des palynologistes et des biogéographes (Cf. § b). Il convient de remarque que, pendant cette période, à

18 000 B.P., la calotte glaciaire du nord était considérablement plus étendue que celle du sud (CLIMAP, 1976).

Au Würm, qui marque la fin du Pléistocène (Fig. 48 B), a succédé une période de réchauffement interglaciaire, pendant l'Holocène, avec un maximum de température vers 5 000 B.P. (épisode chaud d'Alleröd). Cette période, qui a duré jusqu'à nos jours, a été interrompue par plusieurs "petits glaciaires" de faible intensité et de courte durée. Actuellement, "...le refroidissement devrait se poursuivre lentement jusque vers 2 450 ap. J.C., de façon beaucoup plus nette ensuite" (de SAINT BLANQUAT, 1973 ; in : ROSSIGNOL, 1978). ROSSIGNOL confirme que selon ses hypothèses, le premier stade du prochain "grand glaciaire" sera déclenché dans les années 2 500.

b) Conséquences biogéographiques des fluctuations climatiques au Pléistocène tardif et à l'Holocène :

Parallèlement aux recherches climatologiques, les géomorphologistes et les biologistes ont étudié les effets des variations climatiques sur le modelé des reliefs, la distribution de la faune et de la flore.

"Ces épisodes glaciaires et interglaciaires ont été répercutés sur toute la Terre, même dans les régions tropicales où chaque glaciation a sans doute été traduite par un dessèchement du climat et une rétraction de la zone forestière" (MANGENOT, 1973). "Ainsi peuvent être envisagées une série de transgressions et de régressions alternées des flores humides et des flores sèches" (SCHNELL, 1971). Dans ce qui suit, nous essaierons de préciser comment ces pulsations climatiques ont affecté la végétation néotropicale.

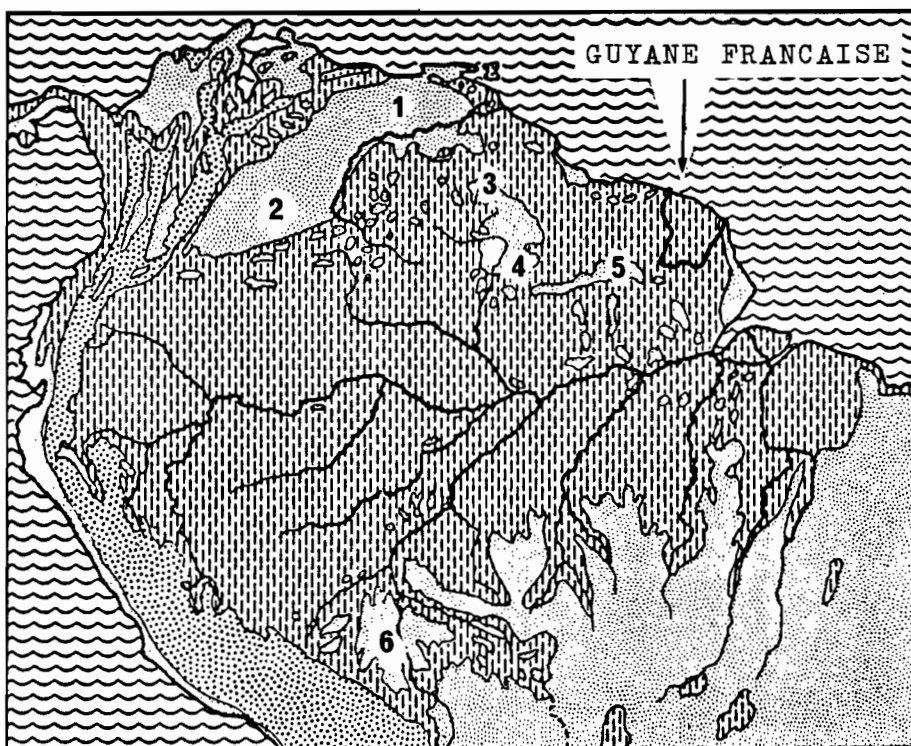





Figure 47 : Répartition des grandes formations végétales dans le nord de l'Amérique du Sud (d'après Van der HAMMEN, 1974)

-  Forêt ombrophile sempervirente.
-  Savanes tropicales et autres types de végétation xérophile.
-  Végétation montagnarde.

- 1. Llanos de l'Orénoque.
 - 2. Llanos de Colombie orientale (Laguna de Agua Sucia)
 - 3. Gran Sabana.
 - 4. Savanes de Rupununi (Lac Moreiru).
 - 5. Savanes du Pays des Tirios (ou Trios), dont la savane de Sipaliwini (Campos du haut Rio Paru).
 - 6. Savanes du Rôndonia.
- } Savanes du Roraïma ou Campos du haut Rio Branco.

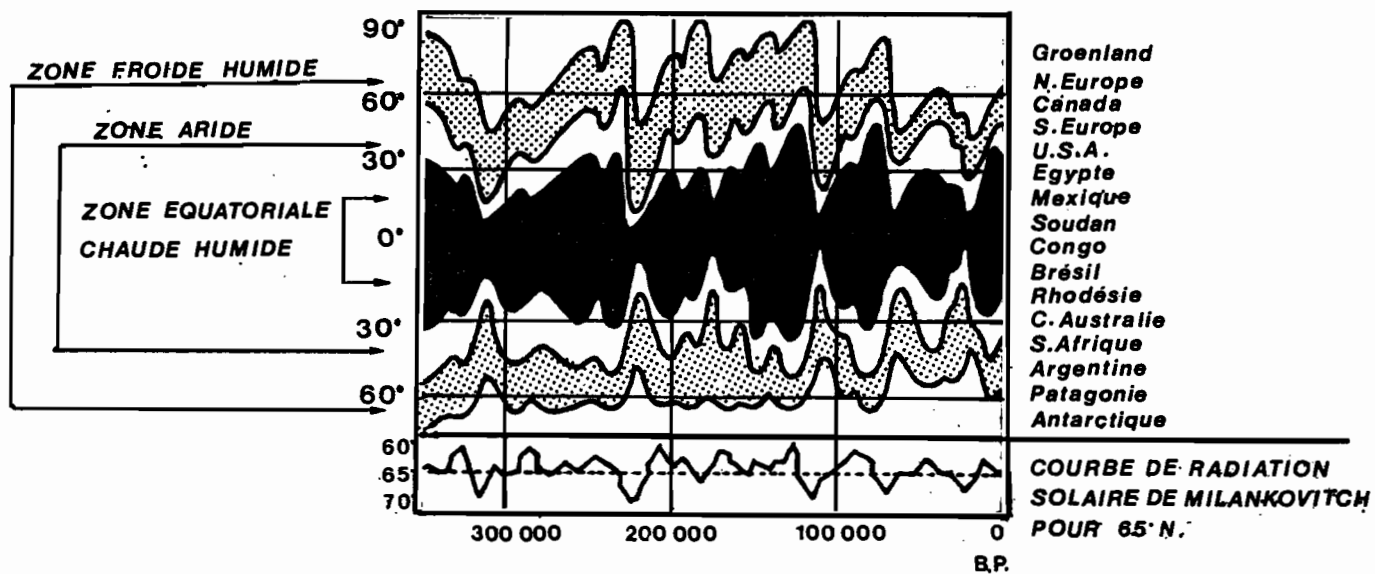
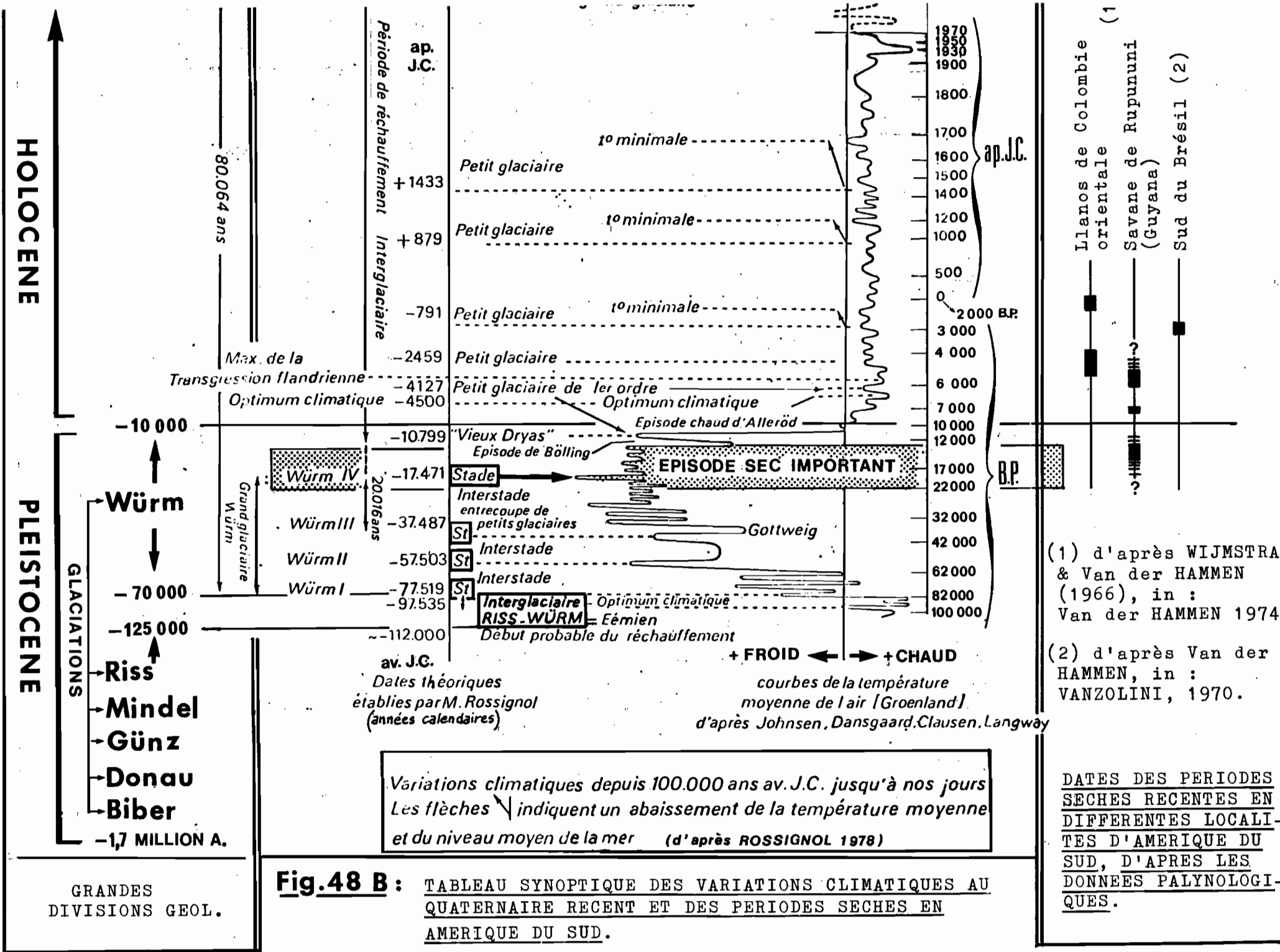


Figure 48 A : Diagramme des variations
des "ceintures climatiques"
sur la Terre, au cours des
350 000 dernières années.

(d'après FAIRBRIDGE, 1964)



(1) d'après WIJMSTRA & Van der HAMMEN (1966), in : Van der HAMMEN 1974

(2) d'après Van der HAMMEN, in : VANZOLINI, 1970.

DATES DES PERIODES SECHES RECENTES EN DIFFERENTES LOCALITES D'AMERIQUE DU SUD, D'APRES LES DONNEES PALYNOLOGIQUES.

b₁ . Dates des épisodes secs récents en Amérique du
du Sud et leurs conséquences sur la végétation

AUBREVILLE (1962) fut l'un des premiers auteurs à soulever le problème de l'effet des changements climatiques sur les savanisations tropicales. Pour lui, les savanes actuelles, herbeuses, non anthropogènes, écologiquement aberrantes dans les régions à "climax" forestier (Cf. CLEMENTS, 1916 et Chapitre IV 2 b), ne seraient que les résidus, peu à peu regagnés par la forêt, d'une savanisation très brutale lors de la dernière glaciation, entre 12 000 et 22 000 B.P. : " à la période de glaciation correspondraient, dans les régions tropicales, des climats plus secs entraînant, dans les régions semi-arides, une plus grande aridité et même la désertification ; dans les régions tropicales humides, une diminution des pluies et une régression des formations végétales humides". Il cite plusieurs cas de telles savanes reliques en Afrique intertropicale, à Madagascar et en Amérique du Sud. Sur ce continent, celles qui retiennent particulièrement notre attention sont les Llanos de l'Orénoque, la Gran Sabana au Sud de la Guyane vénézuélienne et les campos du haut Rio Branco (Fig. 47). AUBREVILLE propose deux explications possibles des variations de la végétation : le déplacement des pôles au Quaternaire entraînant, en Amérique du Sud, un décalage temporaire des zones climatiques vers le Sud, ou bien des pulsations climatiques sans déplacement des pôles. La première hypothèse lui semble plus satisfaisante.

Bien que d'importants travaux soient effectués, en Afrique, sur des bases palynologiques (MALEY, 1973, 1977 a et b), les recherches dans ce domaine ont été plus inenses en Amérique du Sud que sur les autres continents :

Van der HAMMEN (1974), grâce aux études palynologiques, confirme l'existence, en Amérique du Sud, d'une grande période sèche entre 21 000 et 13 000 B.P., avec un maximum vers 18 000 B.P. Elle correspond, en Afrique, à l'Ogolien de Mauritanie et au Kanémien du Tchad. Corrélativement, la diminution de la température moyenne annuelle est de 3° et 5° C dans les régions basses tropicales (CLIMAP, 1976 - GATES, 1976 - IMBRIE & KIPP, 1971).

Pendant cette période, "les savanes herbeuses ou arbustives (à Byrsonima) s'étendaient considérablement au Surinam, en Guyana (savanes de Rupununi), en Colombie (Llanos orientales) et dans le Rondônia, au Sud-Ouest de l'Amazonie brésilienne (Fig. 47). Les diagrammes polliniques montrent que la proportion des herbes est passée de 5 à 95 % par rapport aux arbres, au cours de cette période sèche" (JOURNAUX, 1975).

Une période sèche plus récente et moins intense a affecté l'A-
mérique du Sud au Post-Pléistocène (Holocène) : MÜLLER (1973) la situe entre 5 000 et 2 400 B.P., VANZOLINI & Ab'SABER (1968) vers 2 600 B.P. Enfin, JOURNAUX (1975) fait remarquer qu'"en conclusion, les recherches géomorphologiques s'accordent avec les résultats de la palynologie et les datations au carbone 14, les études biogéographiques ou celles des paléotempératures isotopiques" et place la dernière phase sèche entre 4 000 et 2 200 B.P. MEGGERS (1975), dans un très intéressant article de synthèse, note également que les données zoologiques, botaniques et géologiques suggèrent que la forêt équatoriale sud-américaine de basse altitude a subi plusieurs périodes de fragmentation suivie de recoaléscence et indiquent que les deux épisodes les plus récents ont eu lieu après l'arrivée de l'homme dans ces régions, y compris en Guyane : "The alternation between periods of forest fragmentation and coalescence postulated by the biologists to account for species diversity would have posed subsistence problems for human beings adapted to the forest because of the relative paucity of savanna food resources. The inference that groups unable to remain in the forest refuges would have been obliged to adapt to the savanna or to search for other forested habitats is compatible with linguistic and archeological evidence for widespread prehistoric population movements. Lexicostatistical, archeological, and geological dates all indicate that a major disruption occurred between about 3 500 and 2 000 years ago". Les dates proposées par ces différents auteurs coïncident donc et correspondent, à l'échelle mondiale, à un "petit glaciaire" (Fig. 48 B).

L'examen de la figure 48 B montre que 2 autres petits épisodes glaciaires, relativement accentués mais très brefs, ont succédé à

celui que nous venons de mentionner. Ils se situent respectivement entre 1 000 et 800 B.P. et entre 500 et 300 B.P. Il n'est pas impossible que ces périodes sèches, de durée évaluée à deux siècles environ, aient pu affecter partiellement la végétation en Amérique du Sud comme sous les hautes latitudes : le Groenland a été qualifié de "terre verte" (Greenland) lorsqu'il fut découvert par Eric LE ROUGE au début du "petit glaciaire" de l'an 1 000 (LORIUS & DUPLESSY, 1977).

Enfin, nous pensons utile de faire remarquer que la réaction de la biosphère à un évènement climatique se produit sans doute avec un certain retard dont la durée n'a jamais été estimée mais qui n'est certainement pas négligeable : par exemple, le début de la régression de la forêt tropicale a dû être décalé, dans le temps, par rapport au début d'une phase sèche.

b₂ . Localisation des refuges forestiers pendant les
épisodes secs

HAFFER (1969), d'après la distribution de plusieurs genres, sous-genres et espèces d'oiseaux forestiers amazoniens, conclut à l'existence de barrières, dans le passé, isolant les populations pendant un temps suffisant pour permettre la spéciation. Il admet que, pendant les périodes sèches du Pléistocène où une grande partie de l'eau était mobilisée dans les calottes glaciaires, les savanes s'étendirent du Brésil central au bassin de l'Orénoque et à la côte des Caraïbes (1), isolant 6 principaux refuges forestiers. La localisation de ces refuges est déterminée par l'étude de l'aire de répartition des oiseaux, d'une part, par la distribution des précipitations, d'autre part (Fig. 49). HAFFER considère en effet que celle-ci est, de nos jours, approximativement la même qu'au Pléistocène et il suggère que les principaux refuges forestiers amazoniens coïncident avec les centres actuels de fortes précipitations (Fig. 50 A).

(1) : il est très probable qu'à la fin du Pléistocène, l'extension du domaine de la savane l'emportait sur celle du domaine de la forêt (ZONNEVELD, 1975).

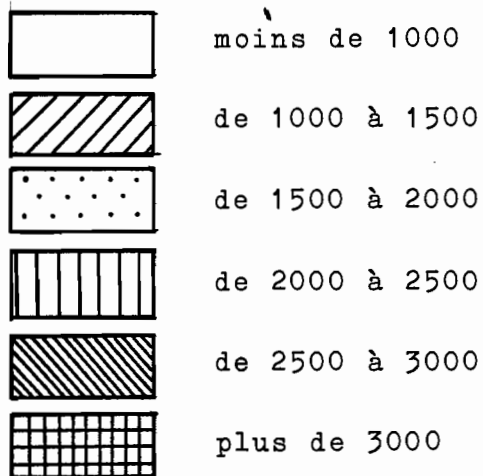
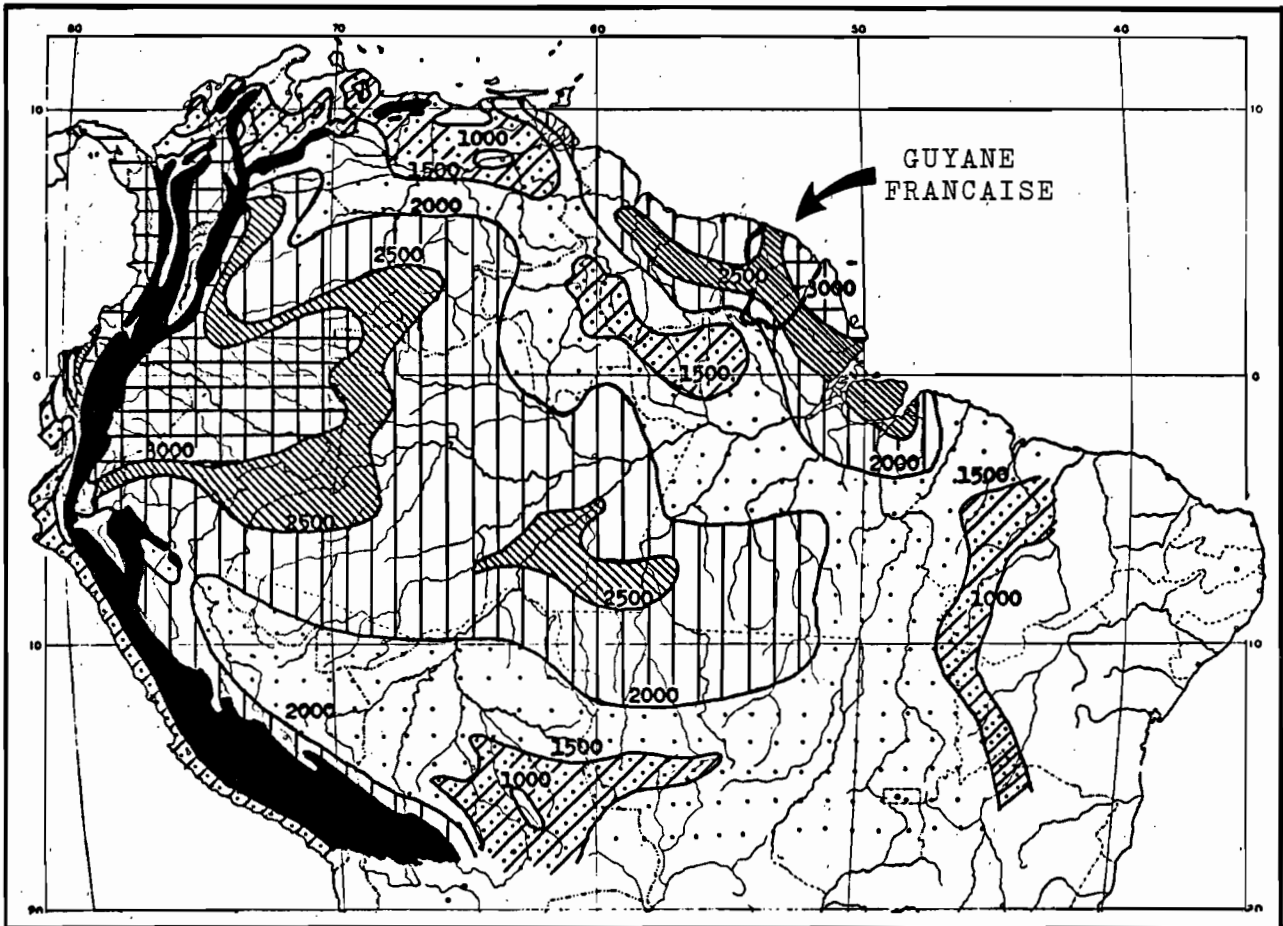


Figure 49 : Précipitations moyennes annuelles, en mm d'eau, dans le nord de l'Amérique du Sud.

En noir : la zone andine, d'altitude supérieure à 1000 mètres (précipitations non indiquées).

(d'après R. RIENKE : Das Klima Amazoniens, University of Tübingen, 1962; in : FRANCE 1973)

FIGURE 50 : REFUGES FORESTIERS PENDANT LA GRANDE PERIODE
CLIMATIQUE SECHE DE LA FIN DU PLEISTOCENE
(22 000 à 13 000 ans B.P.).

A - D'après : HAFFER, 1969 (zones en pointillé).
VANZOLINI, 1970, 1973 (zones noires).
PRANCE, 1973 (zones hachurées).

B - D'après BROWN, 1977 , qui distingue 38 refuges primaires.

Certains refuges sont divisés par une aire de "semi-refuge" (en pointillé) en 2 "sous-refuges" (en noir).

Les "sous-refuges" ont agi dans la préservation et la différenciation d'une seule espèce d'Ithomiinae (Lépidoptères : Nymphalidae).

Les refuges primaires concernent plusieurs espèces.

En hachuré : les zones d'altitude supérieure à 1500 m (Andes).

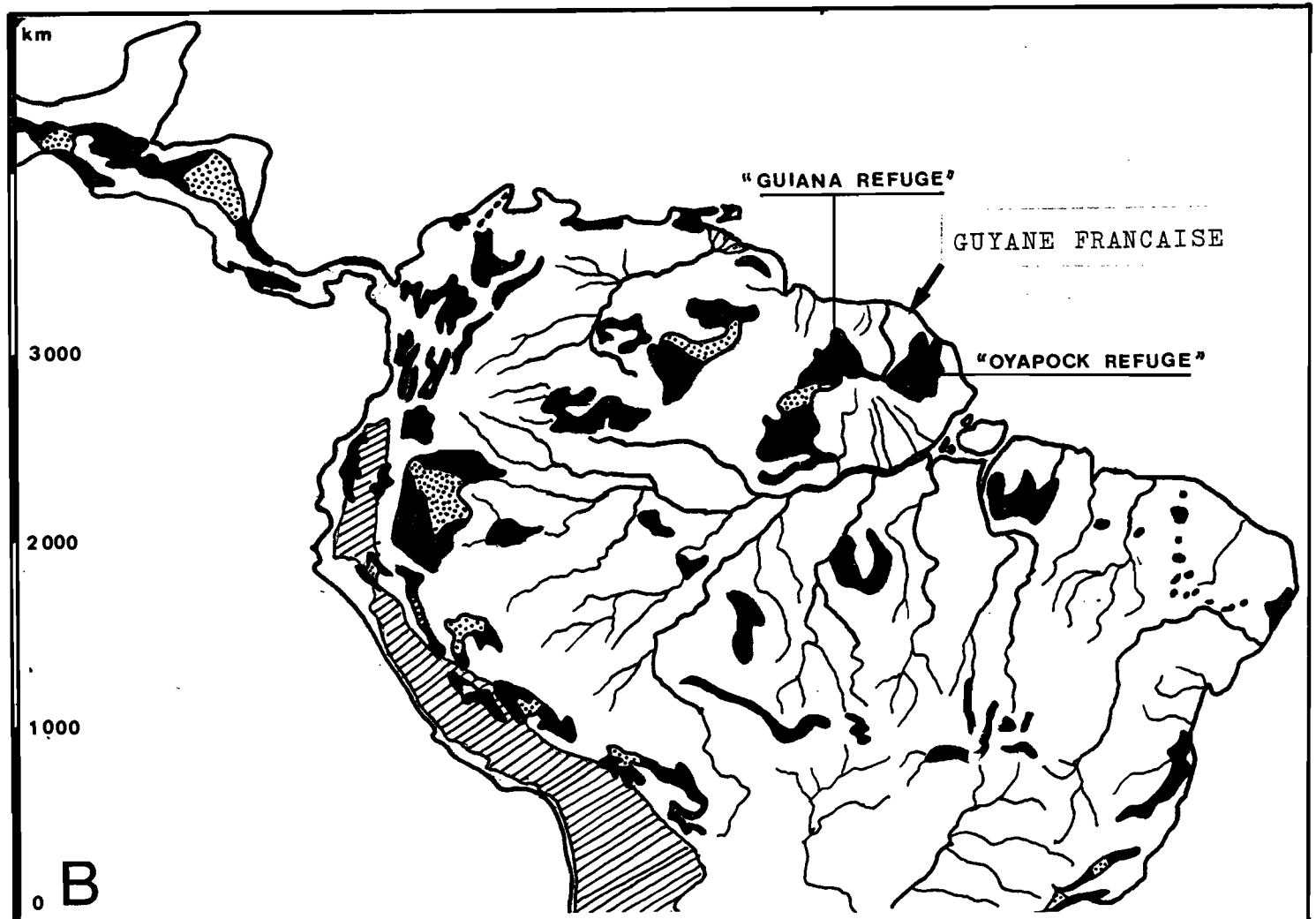
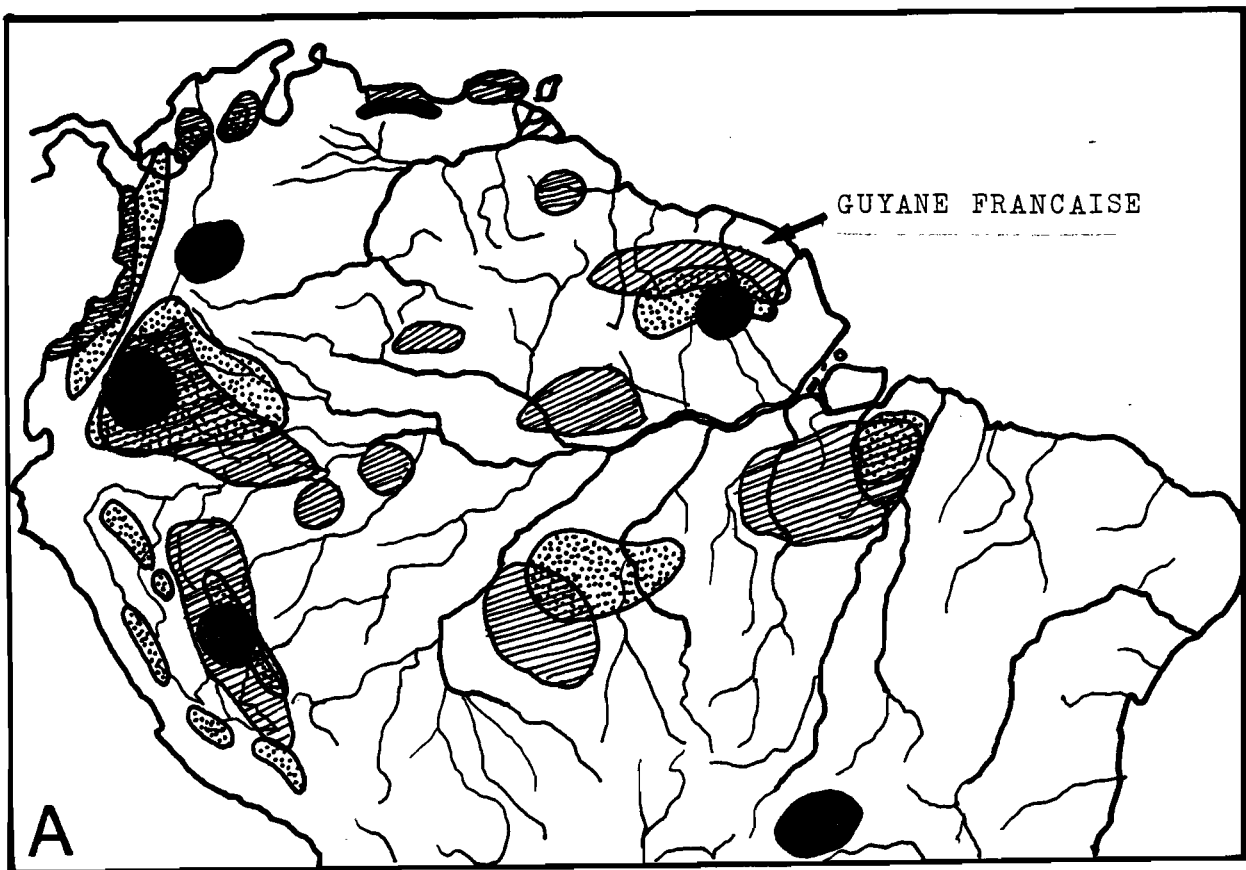


Fig. 50

Il pense que les périodes arides du post-Pléistocène, moins intenses et moins longues que celles du Péistocène, ont pu isoler une "forêt amazonienne supérieure" et une "forêt amazonienne inférieure" de part et d'autre d'une zone de savanes transversales selon la direction Obidos-Santarem.

VANZOLINI (1970 et 1973), étudiant la distribution de deux genres de lézards néotropicaux, parvient à des conclusions identiques et admet l'existence de 5 refuges forestiers isolés par une végétation xérophile de type "caatingas" ou "cerrados" (Fig. 50 A). Il fait remarquer que ces refuges sont périphériques au bassin amazonien et déterminés principalement par des facteurs orographiques. La répartition et le nombre de ces refuges, liés à la rapidité des changements climatiques, expliqueraient la richesse de la faune amazonienne. Selon VANZOLINI (1973), le cycle "épisode sec avec isolement de refuges forestiers - épisode humide avec recoallescence de la forêt" s'est renouvelé au moins 3 fois en 100 000 ans, avec des intensités toutefois inégales. En Afrique inter-tropicale, par contre, VANZOLINI estime qu'il n'y a eu que deux refuges possibles : la côte atlantique et les hauteurs orientales, d'où une spéciation moins importante .

Ainsi que le fait remarquer VUILLEUMIER (1971), les refuges proposés par ces deux zoologistes, qui ont travaillé isolément, coïncident de manière remarquable.

MULLER (1973) reconnaît, en Amazonie, 40 centres de dispersion qui sont aussi des centres de spéciation, des vertébrés. Il pense, comme VANZOLINI, que la faune forestière néotropicale évolua dans les refuges pendant les périodes sèches. Les refuges de MULLER, dont nous n'avons malheureusement pu obtenir la carte, sont donc beaucoup plus nombreux mais également de superficie plus grande que les précédents.

Les botanistes (GOMEZ-POMPA, VAZQUEZ-YANES et GUEVARA, 1972 - PRANCE, 1973) estiment aussi que les refuges forestiers ont dû être plus grands que ceux de HAFFER et de VANZOLINI. PRANCE qui considère les changements climatiques passés comme le premier facteur respon-

sable de la diversité de la flore néotropicale moderne, propose 16 refuges qui, eux aussi, coïncident en majeure partie avec ceux de HAFFER et de VANZOLINI (Fig. 50 A).

TRICART (1974), qui étudie la géomorphologie de l'Amazonie, met en évidence l'existence de périodes sèches au Pléistocène et pense " ...qu'au pied des reliefs guyanais et andins ont persisté des climats suffisamment humides pour permettre le maintien de la forêt".

Enfin, BROWN (1977), au cours d'une étude très circonstanciée intégrant les critères paléoclimatiques, palynologiques, topographiques, pédologiques, zoologiques et botaniques, propose un modèle de 38 refuges forestiers néotropicaux pendant la longue période sèche du Würm IV (Fig. 50 B). Il fait remarquer que les épisodes secs postérieurs n'ont pas été suffisamment longs pour permettre une importante fragmentation des flores ; nous estimons cependant que leur rôle n'a pas été négligeable (Cf. paragraphe précédent). On note que les principaux refuges de BROWN coïncident en grande partie avec ceux des autres auteurs.

b₃ . Le déplacement des zones climatiques en
Amérique du Sud

Si globalement, à l'échelle du continent sud-américain, et même du monde, les précipitations ont été moindres pendant certaines périodes, à l'échelle régionale, elles ont pu être réparties différemment dans l'espace selon ces périodes :

TRICART (1974) formule "l'hypothèse d'une certaine modification de la circulation atmosphérique." C'est aussi l'avis de ZONNEVELD (1975) qui reprend la théorie du déplacement des ceintures climatiques sur la Terre, en relation avec les événements climatologiques du Pléistocène. Il pense qu'on ne peut pas considérer comme acquis le fait que les types climatiques régnant au dernier glaciaire sont les mêmes que

nous connaissons actuellement : la même hauteur de précipitations a pu être répartie différemment dans l'année et dans l'espace.

Les données palynologiques prouvent aussi que les climats plus secs n'ont pas régné partout aux mêmes moments, confirmant l'hypothèse du déplacement des zones climatiques : WIJMSTRA & Van der HAMMEN (in Van der HAMMEN, 1974) étudient la proportion relative des pollens des herbes de savanes, en particulier des Gramineae et des Cyperaceae, des plantes de fourrés (Byrsonima et Curatella) et des éléments forestiers dans les sédiments de la Laguna de Agua Sucia (Llanos de Colombie orientale) et du lac Moreiru (savanes de Rupununi, en **Guyana** -Cf. Fig. 47-). Leurs diagrammes polliniques mettent en évidence les périodes où la savane a gagné du terrain sur la forêt et vice-versa. Des datations au carbone 14 ont été effectuées à plusieurs niveaux (Fig. 51). La Fig. 48 B, complétée par un diagramme du Su. du Brésil, donne une vue d'ensemble des périodes où un climat plus sec a régné dans chacune de ces localités.

BROWN (1977) estime que, pendant les grands épisodes secs du Quaternaire antérieurs au Würm IV ayant pu entraîner une régression importante de la forêt, la répartition des refuges a dû être très différente de celle observée au Würm IV : le retour des refuges toujours aux mêmes endroits à chaque cycle produirait, en effet, sur la faune et la flore, une différenciation excessive par dislocation des caractères entre populations ancestrales et dérivées. D'un cycle climatique à l'autre, les régions furent sans doute affectées de façons différentes, aussi bien qualitativement que quantitativement.

=====
Au phénomène global des "pulsations" climatiques dans le temps,
il faut donc ajouter celui du déplacement corrélatif des zones cli-
matiques dans l'espace. Dans ce contexte, le changement de position
des pôles, postulé par AUBREVILLE (1962) reste cependant très hypo-
thétique.

Ce déplacement des zones climatiques est confirmé par JOURNAUX (1975) dans sa remarquable étude géomorphologique de l'Amazonie

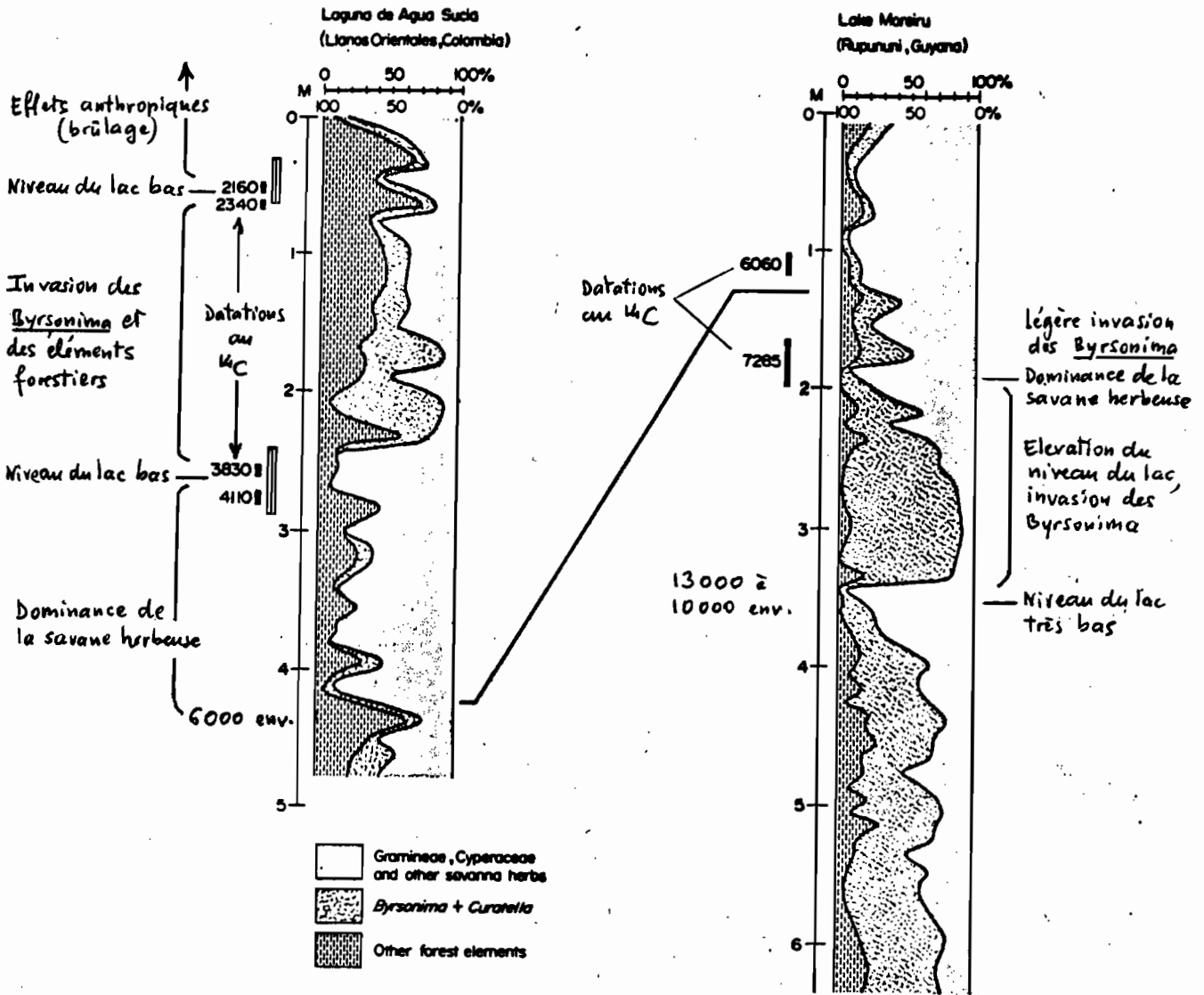


Figure 51 : Diagrammes polliniques du Pléistocène tardif et de l'Holocène provenant de régions actuellement occupées par des savanes.

Les dates sont indiquées, selon l'usage, en années B.P.

(d'après WIJMSTRA & Van der HAMMEN, 1966; in : Van der HAMMEN, 1974).

brésilienne : "En rapprochant les observations faites sur les bordures de la forêt amazonienne, on constate que les savanes du Roraïma et du Pays des Tirios (Fig. 47) se sont étendues aux dépens de la forêt ; cette conquête s'est effectuée du Nord au Sud dans le Pays des Tirios, accompagnée par l'érosion des altérites et le dégagement des inselbergs... Recul au nord, avance au sud, les limites de la forêt dense ne paraissent ni stables ni anciennes". TRICART, DOLLFUS & CLOOTS-HIRSCH (in : JOURNAUX, 1975) expliquent les caractéristiques géomorphologiques des Andes du Vénézuéla, traduisant une irrégularité croissante des précipitations, par "un glissement vers le sud des zones de circulation atmosphérique actuelles".

4°/ LES INSELBERGS DES TUMUC-HUMAC DANS LE CONTEXTE DES FLUCTUATIONS
DES CLIMATS ET DE LA VEGETATION

Les inselbergs sont, selon HURAUULT (1973), "des témoins de phases climatiques sèches anciennes impossibles à dater". Cela n'exclut pas le fait qu'au cours des fluctuations climatiques récentes (Pléistocène et Holocène), ils aient pu être alternativement recouverts de forêts et de savanes.

a) Positions relatives du refuge forestier guayanaïse et
des inselbergs des Tumuc-Humac :

Pendant le dernier grand épisode sec du Pléistocène, les auteurs s'accordent à penser que l'un des principaux refuges forestiers, situés à la périphérie du bassin amazonien, recouvrait le sud des Guyanes. C'est le "Guiana refuge" ou "Tumuc-Humac range" de HAFFER (1969), de VANZOLINI (1973) et de PRANCE (1973) -Fig. 50 A-. A l'échelle où sont publiées ces cartes, il est souvent difficile de préciser la position

très exacte des Tumuc-Humac par rapport au refuge guyanais. Ce n'était d'ailleurs pas le but de ces auteurs. Selon les cartes de HAFFER et de VANZOLINI, les inselbergs que nous avons étudiés seraient situés à l'intérieur de ce refuge. D'après PRANCE, ils se trouveraient, par contre, légèrement au sud de celui-ci qui aurait recouvert, transversalement, le centre de la Guyane. Enfin, BROWN (1977) propose deux refuges, situés de part et d'autre des Tumuc-Humac qu'ils auraient partiellement recouvert : à l'est, le refuge de l'Oyapock, à l'ouest, celui des Guyanes (Fig. 50 B). Nous estimons que le sud de la Guyane française et, plus particulièrement, les inselbergs des Tumuc-Humac, n'ont pu être un refuge forestier :

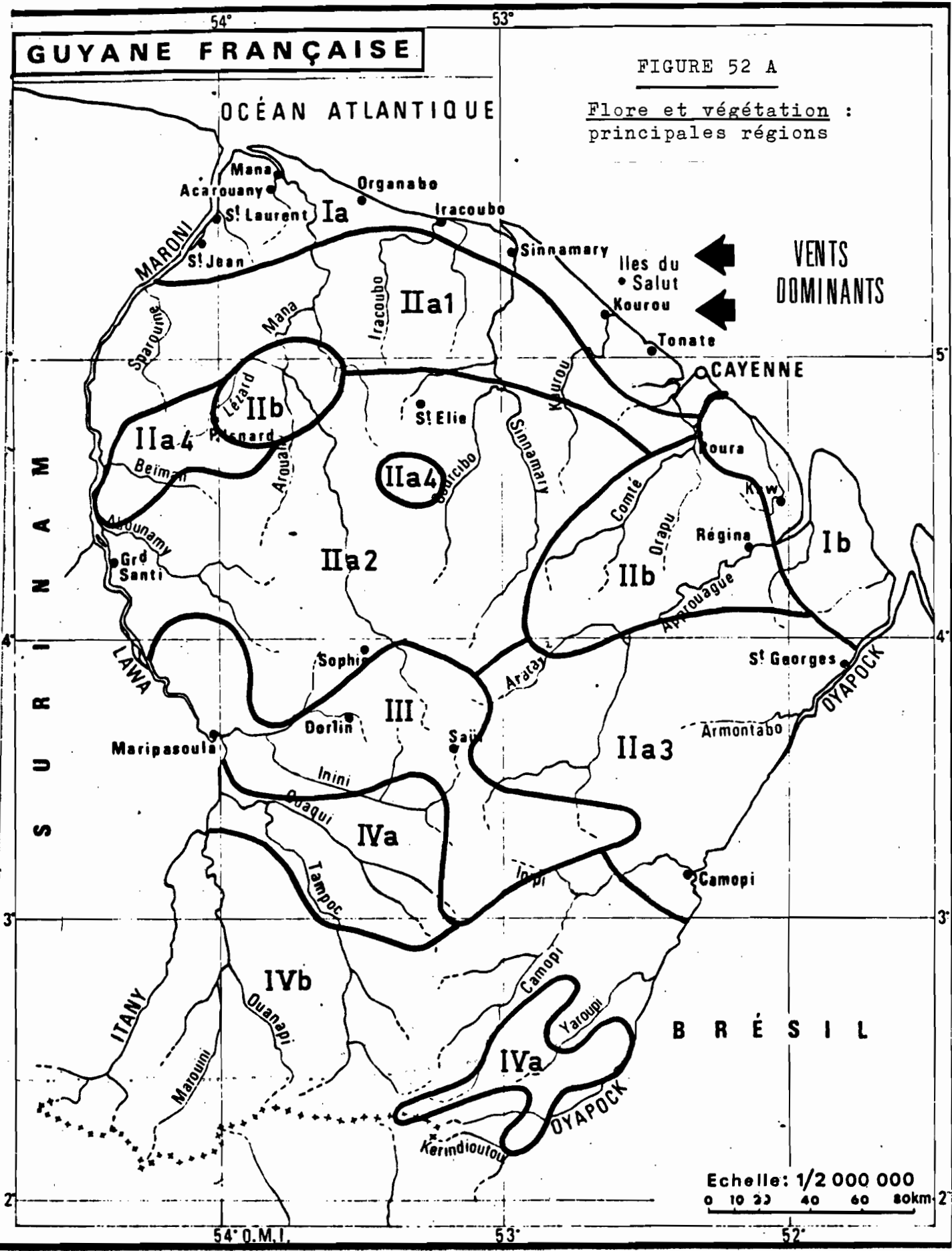
En effet, dans l'hypothèse d'HAFFER (1969) où les refuges forestiers auraient coïncidé avec les zones actuelles de fortes précipitations, le Sud de la Guyane française ou "secteur méridional" (de GRANVILLE, 1978), avec une pluviosité moyenne annuelle de l'ordre de 2 000 mm, se trouverait immanquablement exclu de cette zone : c'est, avec le Nord-Ouest du "secteur côtier" (1 800 à 2 500 mm de précipitations annuelles), l'une des régions les moins arrosées de Guyane, alors que les très fortes pluviosités sont, au contraire, localisées dans le "secteur médian et subcôtier" (3 500 à 8 000 mm par an dans la zone située entre Kaw, l'Approuague et la Comté) -Fig. 52 A-. Dans l'hypothèse plus vraisemblable d'un déplacement des zones climatiques, nous ne pensons pas, non plus, que les inselbergs des Tumuc-Humac aient pu servir de refuge forestier : ils sont beaucoup trop ponctuels, isolés les uns des autres et leur altitude n'est pas suffisante pour provoquer d'importantes condensations. D'autre part, si tel avait été le cas, ils ne seraient pas actuellement, donc à la fin d'une phase climatique humide, dénudés de forêt dense, alors que celle-ci occupe entièrement la plaine.

Nous ne mettons pas en doute l'existence du refuge forestier guyanais, mais ses limites demanderaient à être précisées à l'échelle du département. Selon nos observations, il a dû être principalement centré sur la chaîne des grands plateaux tabulaires du Surinam et de la Guyane française ("chaîne Inini-Camopi", de GRANVILLE, 1978), beaucoup plus étendus, et massifs, plus élevés (1 280 m au Surinam,

GUYANE FRANÇAISE

FIGURE 52 A

Flore et végétation :
principales régions



Echelle: 1/2 000 000
0 10 20 40 60 80 km

FIGURE 52 A : FLORE ET VEGETATION, PRINCIPALES REGIONS

(d'après J.-J. de GRANVILLE, 1978 ; in : Atlas de la Guyane)

I - SECTEUR COTIER, TERRES BASSES

I a - Zone à tendance sèche des "terres basses sous le vent de Cayenne" (pluviosité annuelle de 1600 à 2500 mm).

I b - Zone humide des "terres basses au vent de Cayenne" (pluviosité annuelle de 2500 à 3500 mm)

II - SECTEUR MEDIAN ET SUBCOTIER, CHAINE SEPTENTRIONALE ET MASSIF CENTRAL

II a - Zone à pluviosité moyenne (2000 à 3500 mm/an)

II b - Zone des très fortes pluviosités (3500 à 8000 mm/an)

III - SECTEUR DE LA CHAINE ININI-CAMOPI

(pluviosité annuelle de 2000 à 3000 mm)

IV - SECTEUR MERIDIONAL, PENEPLAINE DU SUD

(pluviosité annuelle de l'ordre de 2000 mm)

IV a - Zone des flats et grandes plaines alluviales

IV b - Zone des collines et inselbergs sur socle cristallin

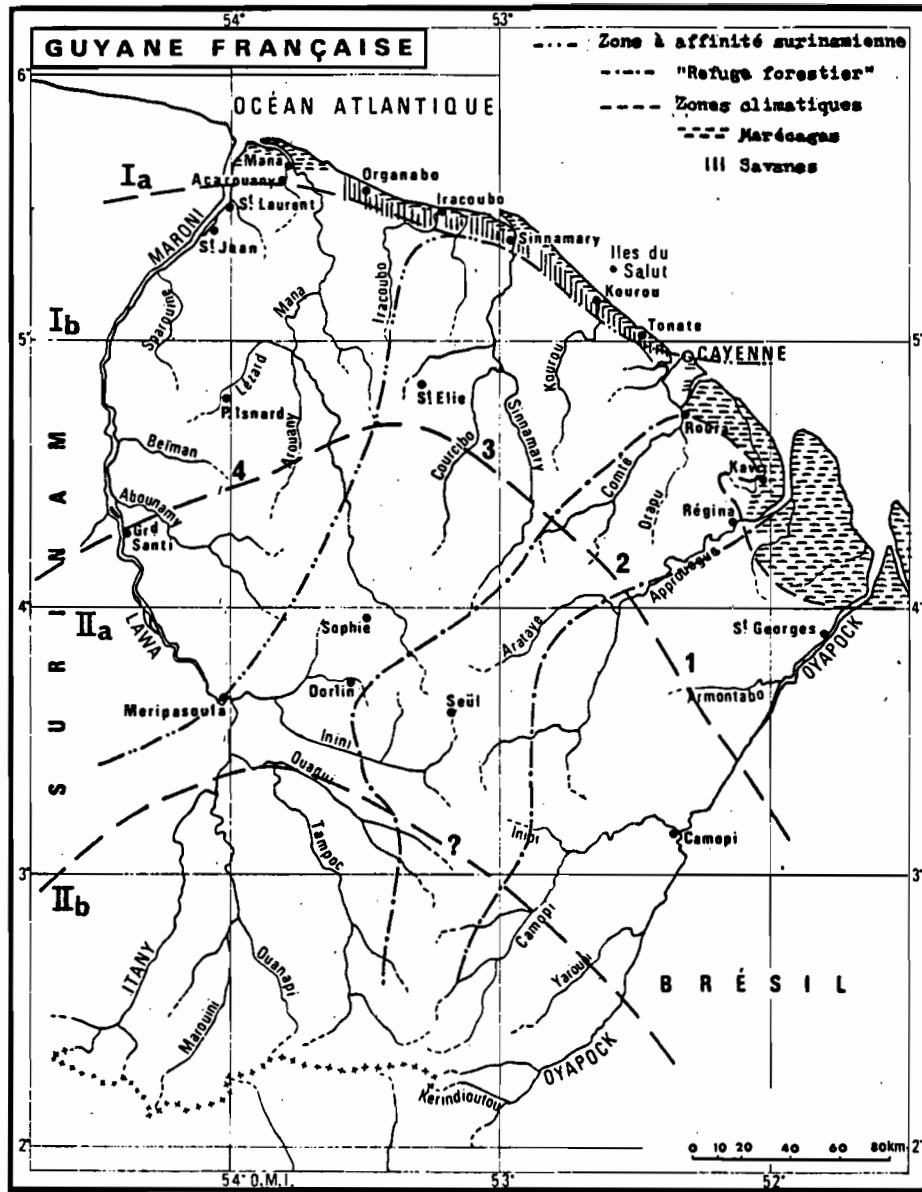


Figure 52 B : Régions climatiques et biogéographiques de Guyane Française.

I : Région côtière:

- I a : Bande côtière.

- I b : Zone médiane : 1. Groupe "Est".
 2. Groupe de Roura.
 3. Groupe de Cayenne.
 4. Groupe "Ouest".

II : Région de l'intérieur :

- II a : Zone Sud.

- II b : Zone de l'extrême Sud.

(d'après LESCURE, 1975)

860 m en Guyane française), plus humides et aussi plus riches, floristiquement, que les Tumuc-Humac. Ce refuge a dû recouvrir la région du Saül et atteindre, sans doute, à son extrémité orientale, les environs de Régina. Notre hypothèse est d'ailleurs en accord avec celle du batracologue LESCURE (1975) qui estime que la faune guyanaise "provient d'un centre de spéciation qui, dans sa partie de Guyane française, était situé au Nord du Tumuc-Humac, entre le Tampoc et le Camopi, autour de Saül et entre la Comté et l'Approuague" (Fig. 52 B).

b) Origine de la flore des Tumuc-Humac :

Il est donc quasiment certain que, pendant les phases sèches importantes ; les inselbergs que nous venons d'étudier se sont périodiquement trouvés dans un paysage de savanes, en particulier pendant le dernier grand épisode glaciaire du Pléistocène, le Würm IV (21 000 à 13 000 B.P.) mais aussi, encore au moins une fois, beaucoup plus récemment, il y a "quelques milliers d'années, peut être quelques siècles", selon HURULT, 1973 (Cf. Chapitre IV, § 2 b). Nous venons de voir, en effet, que d'autres petites périodes sèches ont succédé au Würm IV (Cf. ce Chapitre, § 3 b₁)

Il est évident que la continuité de la végétation basse, ouverte, pendant ces périodes, a grandement facilité les échanges floristiques au sein de la flore sèche. Selon Van der HAMMEN (1974), "the repeated extension in the tropical lowlands of savanna vegetation (and locally, perhaps, of more xerophytic types of vegetation) in areas that now support forest vegetation (or a savanna vegetation, respectively) may have led to an exchange of savanna (and possibly of xerophytic) species from e.g. the north to the south (or vice versa) through the Amazon basin, and from the east to the west (or vice versa) along the caribbean coast". Les affinités floristiques entre les Tumuc-Humac et la région du Minas Gerais paraissent ainsi beaucoup moins surprenantes.

Au nord du bassin amazonien, nous avons vu que d'importantes étendues de savanes, vestiges des dernières grandes phases sèches, sont encore actuellement incluses dans la forêt dense. Les principales sont, d'Ouest en Est : les Llanos de Colombie orientale, les grandes savanes de la région du Roraïma, dont la Gran Sabana (Campos du haut Rio Branco d'AUBREVILLE, 1962) et les savanes du Pays des Tirios, dont la savane de Sipaliwini, au sud du Surinam, distantes de moins de 100 km à l'Est des inselbergs des Tumuc-Humac de la Guyane française (Fig. 47) : "Ces plaines sont limitées au nord par les Tumuc-Humac (partie surinamienne) et au sud par la forêt dense nord-amazonienne... Les précipitations atteignent un total d'environ 1 800 mm avec une saison sèche prononcée de 6 mois. La végétation herbeuse prédomine mais le campo limpo, qui passe parfois au campo cerrado, est traversé des galeries forestières de 200 à 300 m de large" (JOURNAUX, 1975). JOURNAUX étudie la géomorphologie de toute la zone de transition depuis la forêt dense amazonienne, au Sud, jusqu'à la savane des Tirios et fait remarquer qu'"au paysage forestier des demi-oranges, se substitue un paysage de savanes sur une plaine d'érosion dominée par des inselbergs nus" (Fig. 53) : en effet, au cours de cette séquence, l'auteur note qu'aux reliefs en "demi-oranges recouverts de forêts, succède, plus au nord, un paysage où apparaissent des savanes avec érosion des versants. Plus au nord encore, il observe le dégagement complet des inselbergs rocheux qui se dressent au milieu d'une plaine occupée par la savane. Ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, (Cf. § 3 b), la savane gagne donc du terrain vers le Sud.

Autour des inselbergs que nous avons étudiés, par contre, il n'y a pas trace de plaine d'érosion : le passage très récent (une datation précise est impossible) de la zone de climat plus sec du Pays des Tirios n'a dû qu'effleurer, de manière fugitive, le Sud-Ouest de la Guyane française.

Outre les espèces ultérieurement transportées par le vent et les animaux, la flore xérophile des inselbergs des Tumuc-Humac est donc composée en partie par des éléments provenant des grandes savanes qui

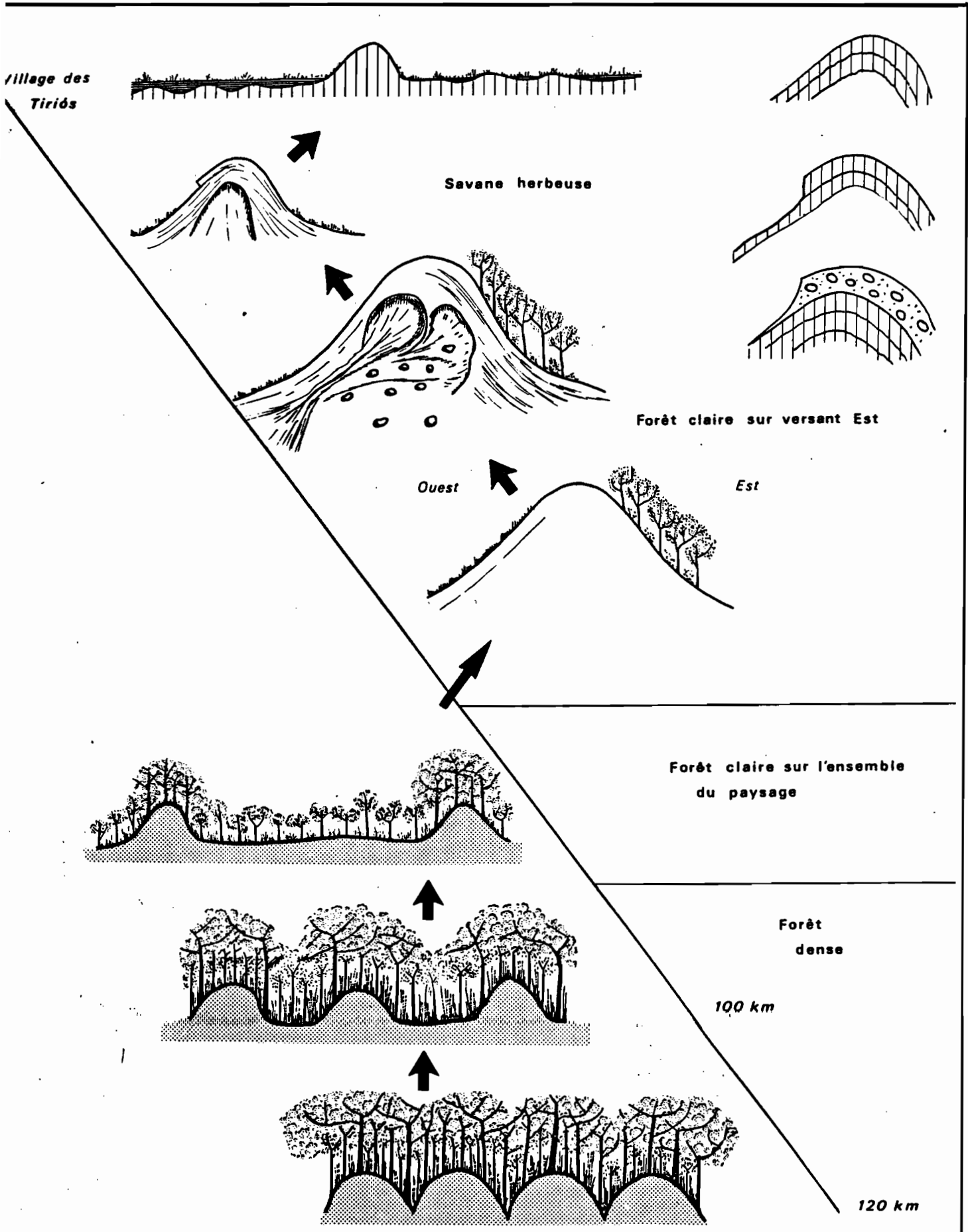


Figure 53 : Les formes de transition entre forêt dense et savane herbeuse, du paysage des "demi-oranges (en bas) à la plaine d'érosion à inselbergs (en haut), entre Garupa et le village des Tirios.

(d'après JOURNAUX, 1975)

les entouraient autrefois, éléments qui se sont réfugiés sur les dômes rocheux lors de la reconquête de cette région par la forêt :

Nous avons vu que les affinités floristiques actuelles des Tumuc-Humac avec l'ensemble des savanes environnantes (Cf. Chapitre VI, § 1) montrent, toutefois, une participation relativement faible, de l'ordre de 25 %, des éléments de savane à la constitution de la flore des inselbergs. SASTRE (1976) estime, ~~par contre~~, que 40% des espèces vasculaires des inselbergs poussent également en savane. Cette différence provient sans doute du fait que SASTRE n'inclut pas dans ses relevés les espèces de la forêt basse, que nous avons prises en considération et dont une partie est commune à la flore de la forêt dense. Nous ne connaissons pas les affinité floristiques des inselbergs que nous avons étudiés avec les "cerrados" du Brésil mais SCHNELL (1965) constate, à propos d'un inselberg situé à 50 km environ au nord-est des Tumuc-Humac, aux abords de Grand Soula, sur le Marouini, qu'"il n'y a, dans la végétation héliophile de ce dôme rocheux, rien qui rappelle les cerrados brésiliens : les espèces caractéristiques de ceux-ci n'existent pas ici". Mais il fait aussi remarquer que "le substrat offert par ce dôme rocheux est différent de celui des cerrados". Nous estimons, en effet, que c'est la cause essentielle des différences floristiques : bien qu'héliophiles les une comme les autres, les saxicoles ne sont en général pas des savanicoles et vice versa.

La flore exclusivement saxicoles des "savanes-roches" de Guyane s'élève, selon SASTRE (1976), à 55 % des espèces.

Enfin, quelques espèces épiphytes de la forêt dense, 5 % d'après SASTRE, poussent aussi sur les inselbergs (Cf. Chapitre IV, § 2 a).

5°/ CONCLUSIONS
=====

Il ressort de cette discussion que les inselbergs des Tumuc-Humac situés au sud-ouest de la Guyane française, recouverts en grande partie d'une végétation basse, xérophile, biologiquement évoluée, possèdent une flore moderne, pionnière et assez peu originale : les espèces les plus répandues dans les "savanes-roches" appartiennent à des familles cosmopolites (Asteraceae, Cyperaceae, Gramineae, Orchidaceae).

Cette flore, qui diffère peu d'un inselberg à l'autre dans le groupe des Tumuc-Humac, présente de nombreuses affinités avec les lieux ouverts de la région des Guyanes et du nord de l'Amazonie : les autres inselbergs, les seuils rocheux ou "sauts" barrant les rivières et, pour une plus faible part, les savanes. Elle présente aussi quelques affinités avec les hauteurs du Roraïma et avec la région du Minas Gerais, au Brésil.

Les origines de la flore des inselbergs des Tumuc-Humac sont donc multiples (Fig. 54) : non seulement constituée d'espèce à large "rayon d'action" transportées par le vent et les oiseaux et aussi de quelques espèces épiphytes de la forêt voisine, elle doit être aussi en partie, le témoin, sur ces quelques dômes rocheux maintenant isolés en forêt dense, de la flore des grandes savanes et forêts claires sèches qui ont supplanté la forêt dense humide pendant les phases climatiques arides du Pléistocène et de la deuxième moitié de l'Holocène. Ceci est en accord avec l'hypothèse de SCHNELL (1965) qui estime "vraisemblable que ces dômes aient pu servir de refuge à des espèces xériques non forestières, témoins possibles d'époques anciennes plus sèches". Enfin, pour une plus faible part, cette flore est constituée d'espèces orophiles originaires du centre de spéciation qu'était le refuge guyanais, vestiges des périodes climatiques plus sèches mais aussi plus froides où les étages de végétation sont descendus plus bas dans les montagnes. Il est d'ailleurs à noter que, pendant la dernière période glaciaire (21 000 à 13 000 ans B.P.), le gradient thermique

FIGURE 54 : SCHEMA RECAPITULATIF DU PEUPEMENT ET DES ECHANGES FLORISTIQUES D'UN GROUPE D'INSELBERGS

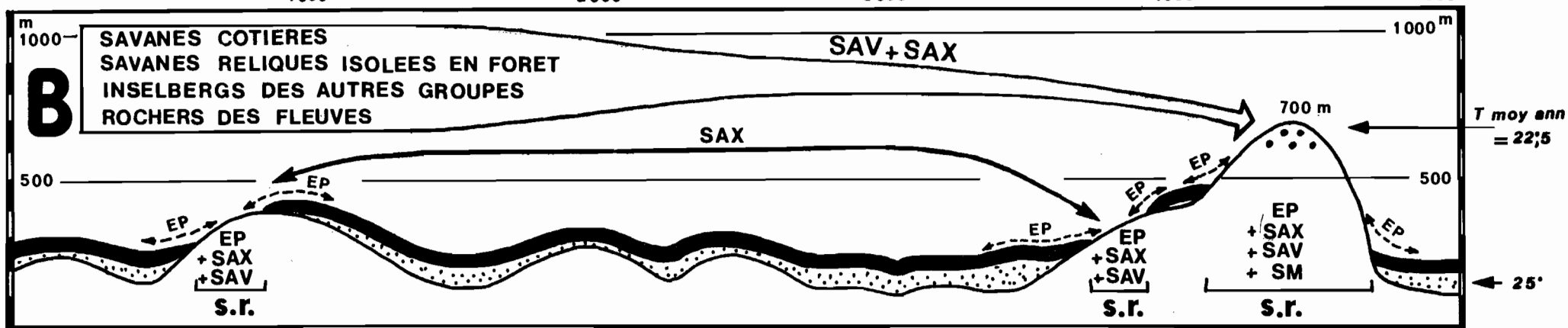
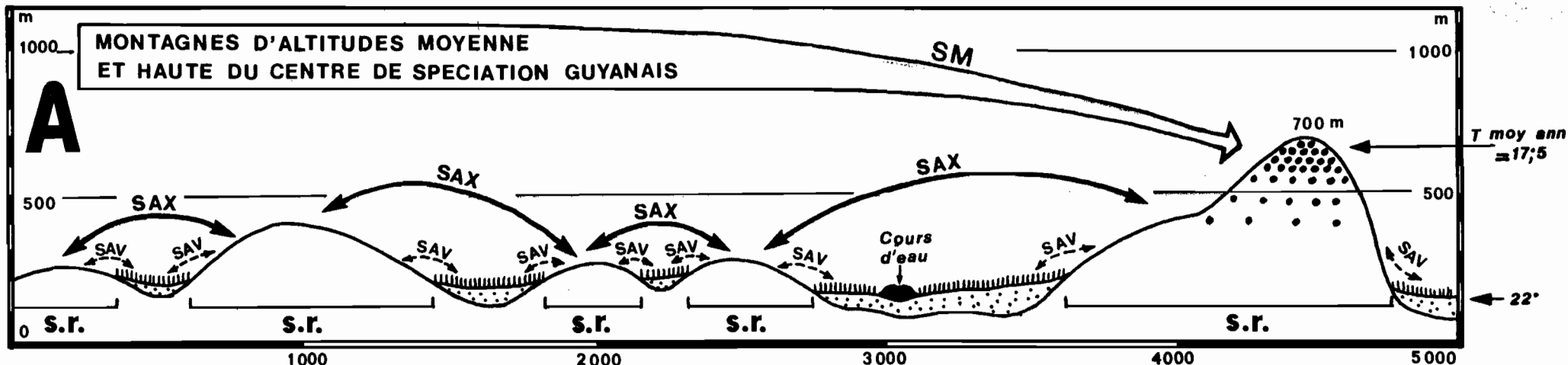
ISOLE EN FORET DENSE SEMPERVIRENTE, DU TYPE DES TUMUC-HUMAC EN GUYANE FRANCAISE

(niveau moyen de la plaine : 200 m, altitude de l'inselberg le plus élevé : 700 m)




- A. Pendant une phase climatique sèche récente, les affleurements rocheux sont nombreux, les inselbergs se dressent dans un paysage de savane, des forêts-galeries subsistent le long des cours d'eau. La flore de la savane environnante contribue partiellement au peuplement des inselbergs. Les échanges à courte distance, de flore saxicole, entre les affleurements rocheux sont aisés. Des éléments submontagnards, transportés par le vent, et les oiseaux, s'implantent sur les inselbergs les plus élevés (température moyenne annuelle : 17,5 ° à 700 m d'altitude).
- B. Actuellement, la forêt a conquis la plaine ainsi que les affleurements rocheux aux pentes faibles. Seuls subsistent quelques inselbergs aux pentes fortes, isolés par la forêt. Ils sont un refuge pour la flore xérophile qui les a peuplés au cours de la phase aride. Quelques éléments submontagnards survivent dans les microclimats les plus favorables. Des échanges floristiques de proche en proche ont lieu entre la voûte forestière et le rocher (espèces indifféremment épiphytes ou saxicoles). Les échanges à courte distance se font entre les inselbergs d'un même groupe, tandis que les transports à moyenne et longue distance, moins fréquents, permettent sans doute encore maintenant de rares échanges avec les savanes éloignées, les autres groupes d'inselbergs et, surtout, les rochers des fleuves.

Par convention, nous avons admis que les échanges floristiques "de proche en proche" résultant d'une part de la multiplication végétative des plantes rhizomateuses et stolonifères (Cf. 2ème partie de cet ouvrage), d'autre part du transport de propagules par les animaux terrestres et le ruissellement des eaux de pluies, affectent principalement des distances inférieures au km. Les transports "^{moyenne et} à longue distance", assurés surtout par les oiseaux, nous semblent, par contre concerner des distances supérieures à 10 km. Entre ces deux limites de 1 à 10 km, les transports "^{courte} à moyenne distance" beaucoup plus fréquentes que les précédents, correspondent aux diaspores transportées par les oiseaux mais aussi les chauves-souris et le vent.



Nous avons simplifié la figure en admettant que le relief global n'avait pas évolué de A à B.



VEGETATION

-  Forêt dense
-  Savanes
-  s.r. "Savanes-roches"

ELEMENTS FLORISTIQUES

-  Submontagnards
 -  De plaine
- SAX : saxicoles
 SAV : savanicoles
 EP : épiphytes

ECHANGES FLORISTIQUES

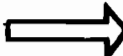


-  à moyenne et longue dist. (> 10 km)
-  à courte distance (de 1 à 10 km)
-  de proche en proche (< 1 km)

Fig. 54

altitudinal était plus "comprimé" : selon Van der HAMMEN (1974), si la température moyenne annuelle est descendue de 3° C au moins, en plaine, elle s'est abaissée de 6 à 7° C au moins à 2 500 m d'altitude, dans les Andes du Nord (1). La diminution de la température avec l'altitude étant de l'ordre de 0°55 pour 100 m (SCHNELL, 1971) et en admettant, en outre, un abaissement de température de 5° C en moyenne pendant une phase aride au faite d'une colline de 700 m, le climat qui y régnait à cette époque était le même que celui que l'on trouve actuellement au sommet d'une montagne de 1 700 m environ. Rien d'étonnant, donc, à ce que certaines espèces orophiles aient pu trouver refuge au sommet des inselbergs les plus élevés et survivre, par la suite, malgré l'élévation de la température. C'est en particulier à cette catégorie qu'appartiennent les espèces endémiques. Ainsi peuplés, ces inselbergs ont été à plusieurs reprises isolés les uns des autres par la forêt dense. Nous avons vu (Cf. § 4 b de ce chapitre) que le dernier isolement est certainement très récent et peut remonter à quelques milliers d'années, au plus.

Les inselbergs des Tumuc-Humac, du moins ceux qui sont situés en Guyane française, n'ont pas été des refuges forestiers pendant les épisodes secs mais au contraire des refuges de savanes, d'un type cependant très particulier, pendant les épisodes humides. Il est très peu probable qu'ils soient entièrement recouverts par la forêt qui, actuellement, gagne du terrain, sauf sur les pentes les plus fortes, lors de la prochaine phase climatique sèche importante et leur stock floristique est susceptible de contribuer partiellement à la reconstitution des savanes, en plaine, lors de cette prochaine phase sèche, ainsi que le suggère SCHNELL (1971).

Les inselbergs des Tumuc-Humac ont une origine et une végétation tout à fait comparables à ceux de la forêt dense sempervirente de l'Afrique occidentale (et peut-être aussi de l'Asie) qui, ainsi que la forêt néotropicale, gagne du terrain sur la savane (ADJANOHOUN, 1963).

(1) : l'estimation de la température, il y a 18 000 ans, au niveau de la mer, dans la région Caraïbe a été obtenue par la méthode des paléotempératures isotopiques, à partir du rapport $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$. Dans les Andes, l'étude des diagrammes polliniques a permis de déterminer un abaissement des étages de la végétation suggérant une diminution corrélative de la température de l'ordre de 6° à 7°. Il est intéressant de noter que la "compression" du gradient thermique altitudinal, pendant cet épisode glaciaire, a été confirmée par GATES (1976, Cf. sa Fig. 8).

Les formes d'érosion, le caractère pionnier de la végétation sur les inselbergs de la Côte d'Ivoire forestière semble confirmer les synchronisme des principales fluctuations climatiques sur le globe.

La flore des inselbergs africains, évidemment différente de celle des inselbergs guyanais, possède cependant des vicariantes écologiques et quelques affinités taxonomiques vestiges de l'époque très reculée précédant la dislocation des continents.

x
xx
xxx

A P P E N D I C E

LISTE DES ESPECES COLLECTEES
DANS LA REGION DES TUMUC - HUMAC
(FORET ET INSELBERGS)

AU COURS DE LA MISSION ORSTOM - MUSEUM de 1972

(entre parenthèses, les numéros d'herbier correspondants ;
de G.: collection J.J. de GRANVILLE ; S.: collection C. SASTRE ;
les spécimens sont déposés à l'herbier du Centre O.R.S.T.O.M. de
Cayenne - CAY -, et des doubles existent à celui du Muséum National
d'Histoire Naturelle - P -).

A - ANGIOSPERMES

ACANTHACEAE :

Justicia pectoralis Jacq. (de G. : 1275 ; S : 1531, 1579);
Justicia secunda Vahl. (de G. : 973 ; S : 1749, 1484, 1561, 1790),
Justicia sp. (S : 1744), Odontonema variegata (Aubl.) Kunze (de G. :
1002), Ruellia inflata Rich. (de G : B - 4506), Ruellia radicans
(Nees) Lindau (de G. : B-4522), Ruellia rubra Aubl. var. parviflorum
(de G. : 1099), Ruellia sp. (S. : 1450; 1771), Teliostachya alopecuroidea
(Vahl.) Nees. (de G. : 1046, 1289, B-4493), Teliostachya lanceolata
Nees. (S. : 1456, 1472, 1572).

AGAVACEAE :

Furcraea foetida (L.) Haw. (de G. : 1346).

ANACARDIACEAE :

Tapirira cf. guianensis Aubl. (de G. : 1369); cf.
sp. indét. (S : 1709).

ANNONACEAE :

Anaxagorea cf. prinoides (Dun.) St. Hil. (de G. : B-4529),
Duguetia sp. (de G. : 980), cf. Duguetia (de G. : 1107), Froesiodendron
surinamense R.E.Fr. (de G. : 1228, B-4281), Fusaea longifolia (Aubl.)
Saff. (de G. : B-4519), Guatteria aff. guianensis (Aubl.) R.E.Fr.
(de G. : 1227), Guatteria sp. (de G. : B-4554), sp. indét.1(de G. :
1195), sp. indét.2(de G. : 1372).

APOCYNACEAE :

Anacampta disticha Mgf. (de G. : 1452), Anartia olivacea
(Müll. Arg.) Mgf. (S. : 1523), Bonafousia speciosa(Poiret) Boiteau
(S. : 1730), Bonafousia undulata (Vahl.) D.C. (de G. : 982, B-4526 ;
S. : 1458, 1494, 15222, 1570, 1760), Geissospermum sericeum (Sagot ex
Benth. & Hook) Miers (S. : 1759), Lacmellea aculeata Monachino (de G. :
B-4501), Mandevilla surinamensis (Pulle) Woodson (de G. : 1079, 1397;
S. : 1581, 1625, 1684, 1778), Odontadenia nitida (Vahl.) Müll. Arg.
(S. : 1750), Tabernaemontana sp. (de G. : B-4488).

ARACEAE :

Anthurium pentaphyllum (Aubl.) G. Don. (de G. : 1137);
Anthurium solitarium (Vell.) Schott. (de G. : 1103, 1179 ; S. : 1665),
Dieffenbachia elegans Jonk. & Jonk. (de G. : 1000), Dieffenbachia
seguine (Jacq.) Schott. (de G. : 1341), Monstera cf. sagotiana Engl.
(de G. : 1307).

ARALIACEAE :

Oreopanax capitatum Dcne & Planch. var. multiflorum
(de G. : 1370).

ARECACEAE :

Bactris gastoniana Barb. Rodr. (de G. : 1149, 1432),
Bactris cf. geonomoides Dr. var. setosa Dr. (de G. : 1421), Bactris
integrifolia Wallace (de G. : 1041, 1215), Bactris simplicifrons Mart.
(de G. : 1031, 1415), Bactris sp. (de G. : 1113),

Desmoncus aff. macroacanthos Mart. (de G. : 1285), Geonoma baculifera (Poit.) Kunth. (de G. : 1063), Geonoma enspatha Burret (de G. : 1348, 1506), Geonoma leptospadix Trail. (de G. : 977, 1216), Geonoma maxima (Poit.) Kunth. (de G. : 1226, 1350), Geonoma poiteauana Kunth. (de G. : 1224, 1477), Geonoma stricta (Poit.) Kunth. (de G. : 975, 1064, 1223 ; S. : 1567), Geonoma umbraculiformis W. Boer (de G. : 1476), Hyospathe elegans Mart. (de G. : 1060, 1464, 1507).

ASCLEPIADACEAE :

Matalea mediocris Woodson (s. : 1692).

ASTERACEAE :

Conyza sp. (S. : 1767), Erechtites valerianaefolia D.C. (de G. 1363 ; S. : 1706), Ichthyothere sp. nov. (de G. 1313 ; S. : 1513, 1535, 1561, 1682, 1766), Melampodium camphoratum Bak. (de G. : 1128, 1297 ; S. : 1533, 1702), Mikania cf. micrantha H.B.K. (de G. : 1338), Piptocarpha cf. triflora (Aubl.) Benn. (de G. : 1088, 1402), Riencourtia glomerata Cass. (de G. : 1385 ; S. : 1502, 1663, 1704).

BALANOPHORACEAE :

Helosis guianensis Aubl. (S. : 1518, 1635).

BEGONIACEAE :

Begonia glabra Aubl. (S. : 1447, 1565, 1678), Begonia prieurii A. DC. (de G. : 1364 ; S. : 1452, 1459, 1512, 1675, 1698, 1733), Begonia sp. (de G. : 993).

BIGNONIACEAE :

Cydista aequinoctialis (L.) Miers (S. : 1431), Mussatia priurei (D.C.) Bur. (de G. : 960), Paragonia pyramidata (Rich.) Schum. (S. : 1792), Tabebuia capitata (Bur. & K. Schum.) Sandw. (de G. : 1273).

BOMBACACEAE :

Quararibea guianensis Aubl. (S. : 1795).

BORAGINACEAE :

Cordia nodosa Lam. (de G. : B-4524).

BROMELIACEAE :

Aechmea setigera Mart. (de G. : 1165), Ananas ananassoides (Baker) L.B. Smith (de G. : 1403), Catopsis sessiliflora (R. & P.) Mez. (de G. : 1368), Guzmania lingulata (L.) Mez. var. minor (Mez.) Sm. & Pitter (de G. : 1416 ; S. : 1594), Pitcairnia geyskesii L.B. Smith (S. : 1515, 1667); Pitcairnia sastrei L.B. Smith (de G. : 1316 ; S. : 1550), Streptocalyx poeppigii Beer (de G. : 1514), Tillandsia anceps Lodd. (S. : 1592), Tillandsia monadelpha (E. Morr.) Baker (de G. : 1025 ; S. : 1593), Vriesia amazonica (Baker) Mez. (de G. 1371), Vriesia splitgerbera Sm.& Pitt. (de G. : 1245).

BURSERACEAE :

Protium sp (de G. : 1344), Protium sp. (de G. : 1453),
sp. indét. (de G. : 1014).

CAESALPINIACEAE :

Cassia alata L. (de G. : B-4550 ; S. : 1434), Cassia lucens Vogel (S. : 1707), Cassia multijuga Rich. (de G. : B-4496, B-4551), Cassia saxatilis (Amsh.) Irwin (de G. : 1125, 1359 ; S. : 1505), Cassia stenocarpa Vog. (S. : 1509, 1660), Cassia sp. (S. : 1683), Sclerolobium guianense (Aubl.) Benth. (de G. : 1032), Swartzia cf. arborescens (Aubl. Pittier (de G. : 1335, 1751).

CAPPARIDACEAE :

Capparis sp. (de G. : 1488).

CELASTRACEAE :

Goupia glabra Aubl. (de G. : 1429).

CHRYSOBALANACEAE :

Hirtella americana L. (S. : 1674), Hirtella hispidula Steud. (de G. : 1436, B-4499), Hirtella physophora Mart. et Zucc. (de G. : 1250, B-4507), Hirtella racemosa Lam. var. racemosa (de G. : 1090),
sp. indét. (S. : 1617).

CLUSIACEAE :

Clusia cf. annularis Maguire (S. : 1782), Clusia cf. colorans Engl. (S. : 1514, 1634, 1718), Clusia kanukuana Maguire (de G. : 1138), Clusia minor L. (de G. : 1080), Clusia nemorosa G.F.W. Meyer (de G. : 1343 ; S. : 1544, 1626), Clusia sp. (de G. : 1271).

COCHLOSPERMACEAE :

Cochlospermum orinocensis (H.B.K.) Steudel (de G. : 1044, 1513, 1786).

COMMELINACEAE :

Aneilema umbrosum (Vahl.) Kunth. (S. : 1743), Athyrocarpus persicariaefolius (D.C.) Hemsley (de G. : 1034), Athyrocarpus rufipes (Steub.) Standley (S. : 1476), Dichorisandra cf. hexandra (Aubl.) Standley (S. : 1703, 1797), Tradescantia cf. elongata G.F.W. Meyer (S. : 1449).

CONNARACEAE :

Connarus fasciculatus (D.C.) Planch. (de G. : 1251 bis ; S. : 1756).

CONVOLVULACEAE :

Evolvulus alsinoides L. (de G. : 1384), cf. Merremia glabra Hall. (de G. : 1258), Oeperculina triquetra (Vahl.) Hall. f. (S. : 1521).

CUCURBITACEAE :

cf. Elaterium (de G. : 1439, B-4490 ; S. : 1677, 1734), Gurania sp. (de G. : 1428), Gurania sp. (S. : 1755).

CYPERACEAE :

Bulbostylis sp. (de G. : 1174), Cyperus diffusus Vahl. var. entrierianus Kük. (de G. : 1306, 1362), Mapania pycnocephala Benth. ssp. fluviatilis Koyama (de G. : 1449), Rhynchospora barbata (Vahl.) Kunth. (de G. : 1231, 1398 ; S. : 1504, 1589), Rhynchospora subdicephala Koyama (de G. : 1126, 1392), cf. Rhynchospora (S. : 1745), Scleria latifolia Swartz (de G. : 1172), Scleria pterota Presl. (de G. :

1202), Scleria secans (L.) Urban (de G. : 1122), Scleria cf. stahelianus Huitt. (de G. : 1277), Scleria sp. (de G. : 1496), Trilepis kanukuensis Gilly (de G. : 1175).

DICHAPETALACEAE :

Tapura guianensis Aubl. (de G. : 1004).

ERICACEAE :

Psammisia guianensis H.B.K. (S. : 1705).

ERIOCAULACEAE :

Paepalanthus cf. lamarckii Kunth. (de G. : 1409 ; S. : 1500, 1540, 1545).

ERYTHROXYLACEAE :

Erythroxyllum macrophyllum Cav. (de G. : 998, 1269, 1442, B-4512), Erythroxyllum cf. macrophyllum Cav. ? (de G. : 1481 ; S. : 1647, 1793), Erythroxyllum sp. (de G. : 1377), Erythroxyllum sp. (de G. : 1274).

EUPHORBIACEAE :

Croton stahelianus Lanj. (de G. : 1386 ; S. : 1737), Hyeronima laxiflora M. Arg. (de G. : 1427), Manihot esculenta Crantz. (de G. : 1299), Manihot sp. (de G. : 1300), Manihot sp. (de G. : 1342) Omphalea diandra L. (S. : 1628), 1722), Phyllanthus lathyroides H.B.K. (S. : 1671), Phyllanthus niruri L. (de G. : 1189, 1303), Sapium montanum (S. : 1719).

FLACOURTIACEAE :

Carpotroche longifolia (Poepp. & Endl.) Benth. (de G. : 959, 1062 ; S. : 1727), Casearia combaymensis Tulasne (de G. : 1211, B-4505) Casearia commersoniana Camb. (de G. : B-4536), Casearia macrophylla Vahl. (de G. : B-4502), Casearia pitumba Sleumer (de G. : 1317 ; S. : 1437, 1440, 1673), Casearia silvestris Sw. var. chlorophoroidea (Rusby) Sleum. (S. : 1438), Mayna odorata Aubl. (de G. : 986), Neoptychocarpus apodanthus (Kuhl.) Buchheim (de G. : 1450), Ryania speciosa D.C. var. minor Monachino (S. : 1525), sp. indét. (S. : 1711).

GENTIANACEAE :

Chelonanthus uliginosus (Griseb.) Gilg. var. grandiflorus
Gris. (de G. : 1068, 1388 ; S. : 1685, 1777).

GESNERIACEAE :

Alloplectus coccineus (Aubl.) Mart. (de G. : 1484), Besleria
flavo-virens Nees & Mart. (de G. : 990, 1001, B-4525), Besleria
verecunda Morton (S. : 1773), Chrysothemis pulchella (Donn. ex Sims)
Dcne (de G. : 1047, 1191 ; S. : 1551), Drymonia antherocycla Leeuwenberg
(de G. : B-4471), Drymonia sp. nov. aff. macrophylla (Oerst.) H.E.
Moore (de G. : 958), Episcia ciliosa (Mart.) Hanst. (de G. : 962);
Episcia hirsuta (Benth.) Hanst. (S. : 1468, 1469, 1470), Napeanthus
macrostoma Leeuwenberg (de G. : 1482), Nautilocalyx pictus (Hook.)
Sprague (de G. : 1446, B-4530 ; S. : 1571), Nautilocalyx villosus
(Kunth. & Bouché) Sprague (de G. : 1104, 1118).

GRAMINEAE :

cf. Axonopus (de G. : 1230), Ichnanthus cf. axillaris Hitch.
(S. : 1473), Ichnanthus panicoides Beauv. (de G. 1036, 1092 ; S. :
1495), Ichnanthus sp. (de G. : 1084, 1390 ; S. : 1534), Ichnanthus sp.
(S. : 1453), Ischaemum guianense Kunth. (de G. : 1180, 1233 ; S. :
1507, 1552, 1716, 1791), Lasiacis ligulata Hitch. & Chase (de G. :
1055, 1380, B-4487 ; S. : 1460, 1610, 1672), Olyra cordifolia Willd.
var. scabriuscula Mart. (de G. 1259, 1394), Olyra latifolia L.
(S. : 1598, 1770), Olyra micrantha H.B.K. (de G. : 1353 ; S. : 1478,
1556, 1585), Panicum hirtum Lam. (de G. : 1298 ; S. : 1546, 1639, 1681),
Panicum mertensii Roth. (S. : 1429), Panicum sp. (de G. : 1240), Pariana
campestris Aubl. (de G. : 1515), Paspalum cf. parviflorum Rhodé (de G. :
1399), Pharus glaber H.B.K. (de G. : 1133), Pharus virescens Doell.
(de G. : 963, 1347 ; S. : 1566), Streptogyne americana C.E. Hubb.
(de G. : 1139, 1417 ; S. : 1656), sp. indét. 1 (S. : 1541), sp. indét. 2
(de G. : 1132).

HAEMODORACEAE :

Xiphidium coeruleum Aubl. var. coeruleum (de G. : 1054 ;
S. : 1720).

HYPERICACEAE :

Vismia cf. ramuliflora Miquel (de G. : B-4498).

LABIATAE :

Hyptis microphylla Pohl. ex Benth. (de G. : B-4542), Hyptis atrorubens Poit. (de G. : 1304 ; S. : 1499, 1640).

LAURACEAE :

Endlicheria v.s. punctulata (Mez.) C.K. Allen (de G. : 1448, B-4472 ; S. : 1619, 1651), Endlicheria pyriformis (Nees.) Mez. (de G. 1331, 1451, 1462), Nectandra kunthiana (Nees.) Kosterm. (de G. : B-4469) Nectandra pisi Miq. (S. : 1443), cf. Ocotea caudata Mez. ? (de G. : 985, 1105, 1106) ; S. : 1488, 1644), Ocotea fasciculata (Nees.) Mez. (de G. : 1264), Ocotea sp. (de G. : B-4514), Systemonodaphne mezii Kosterm. (de G. : 1212, B-4481 ; S. : 1646), cf., sp. indét. (de G. : B-4497).

LOBELIACEAE :

Centropogon cornutum L. (de G. : 981, 996, 1221 ; S. : 1562).

LOGANIACEAE :

Potalia amara Aubl. (de G. : 1225) Strychnos medeola Sagot ex Progel (de G. : 1284), Strychnos sp. (S. : 1668 A).

MALPIGHIACEAE :

Banisteriopsis gardneriana (A. Juss.) Comb. (de G. : 1265), Byrsonima crassifolia Rich. (de G. : 1256 ; S. : 1691), Heteropterys macrostachya A. Juss. (de G. : B-4544 ; S. : 1763), Stigmaphyllon sp. (de G. : 1324), Tetrapteris acutifolia Cav. (S. : 1696), sp. indét. (S. : 1796).

MALVACEAE :

Hibiscus spathulatus Garcke (de G. : 1069), Sida cf. linifolia Cav. (S. : 1612), Sida cf. rhombifolia L. (S. : 1445), sp. indét. (S. : 1641), sp. indét. (S. : 1769), cf. sp. indét. (de G. : 1181).

MARANTACEAE :

Calathea sp. nov. aff. altissima (Poepp. & Endl.) Koern.
(de G. : 1516), Calathea elliptica (Rosc.) K. Schum. (de G. : 1352),
Calathea grandis Peters (de G. : 1425), Calathea ovata (Nees. & Mart.)
Lindl. (de G. : 1121), Calathea propinqua (Poepp. & Endl.) Koern.
(de G. : 1238), Calathea sp. nov. - groupe comosae - (de G. : 999),
Hylaeanthé unilateralis (Poepp. & Endl.) Jonk. & Jonk. (de G. : 964,
1214), Ischnosiphon arouma (Aubl.) Koern. (de G. : 1249, B-4539),
Ischnosiphon gracilis (Rudge) Koern. (de G. : 1008, 1272), Ischnosiphon
petiolatus (Rudge) Anderss. (de G. : 1413, 1474), Ischnosiphon puberulus
Loes. ssp. scabrus Anderss. (de G. : 956), Ischnosiphon puberulus Loes.
var. verruculosus (Macbr.) Anderss. (de G. : 1320), Maranta divaricata
Rosc. (de G. : 1053 ; S. : 1590, 1657, 1701), Maranta humilis Aubl.
(de G. : 1302), Monotagma exannulatum K. Schum. (de G. : 976), Monotagma
spicatum (Aubl.) Macbr. (de G. : 1012, 1184), cf. Stromanthe ? (de G. :
978).

MARCGRAVIACEAE :

Marcgravia parviflora Rich. (de G. : 1043 ; S. : 1569),
Souroubea guianensis Aubl. (de G. : 1210, 1387 ; S. : 1753).

MELASTOMACEAE :

Adelobotrys ciliata (Naud.) Triana (de G. : B-4517),
Adelobotrys scandens (Aubl.) D.C. (S. : 1529), Clidemia capitata
(Bonpl.) Don. (de G. : 1337), Clidemia sp. (de G. : 1480 ; S. : 1467),
Ernestia blackii Brade & Mgf. (de G. : 1358), Ernestia cf. blackii
Brade & Mgf. (S. : 1516), Ernestia confertiflora Wurdack (de G. : 1127 ;
S. : 1506, 1624, 1694), Ernestia pullei Gleason (de G. : 1170, 1330 ;
S. : 1532, 1578, 1599, 1662, 1686, 1784), Ernestia rubra Pulle (de G. :
1102, 1286 ; S. : 1732), cf. Ernestia (S. : 1695), Henrietella caudata
Gleason (de G. : 1025), cf. Leandra agrestis (Aubl.) Raddi ex Char.
(de G. : 1504), Leandra pulverulenta (D.C.) Cogn. (de G. : 1148 ; S. :
1597), cf. Leandra pulverulenta (D.C.) Cogn. (de G. : B-4518), Macro-
centrum cristatum (Rich.) Triana (de G. : 1093 ; S. : 1537), Maieta
guianensis Aubl. (de G. : 997, 1485, B-4509 ; S. : 1471, 1483),
Miconia alata (Aubl.) D.C. (S. : 1586), Miconia cf. bracteata Naud.
(de G. : 1017), Miconia chrysophylla (L.C. Rich.) Urb. (de G. : 1248),
Miconia diaphanea Gleason (de G. : 984, 1309, 1442 ; S. : 1493, 1728),

Miconia lappacea (D.C.) Triana (de G. : 1333), Miconia cf. lateriflora Cogn. (de G. : 1489), Miconia longispicata Triana (de G. : B-4482), Miconia trinervia (Sw.) Don. ex Loud. (de G. : B-4555), cf. Miconia (de G. : 1365), cf. Miconia (de G. : B-4545), Mouriri sagotiana Triana (de G. : 1490), Nepsera aquatica (Aubl.) Naud. (de G. : 1312 ; S. : 1587), Platycentrum clidemioides Naud. (de G. : B-4479), Topobea parasitica Aubl. (S. : 1699, 1754).

MELIACEAE :

Guarea affinis Juss. (de G. : 1193, 1267, B-4500 ; S. : 1498) cf. Guarea (de G. : 1220), Trichilia sp. (de G. : B-4552), sp. indét. (S. : 1757), sp. indét. (S. : 1435), sp. indét. (de G. : 1497).

MENISPERMACEAE :

Abuta grandifolia (Mart.) Sandw. (de G. : 1024, 1042, 1073, 1188, B-4513 ; S. : 1557, 1607, 1785), Cissampelos fasciculata Bth. (de G. : 1301).

MIMOSACEAE :

Calliandra surinamensis Bth. (de G. : 1391), Inga cf. bourgoni (Aubl.) D.C. (de G. : 1197), Inga nobilis Willd. (S. : 1748), Inga cf. sciadon Steud. (de G. : 1475), Inga stipularis D.C. (S. : 1549), Inga virgultosa Desv. (de G. : 1120, 1131), Mimosa sp. (de G. : 1356), sp. indét. (de G. : 1009).

MONIMIACEAE :

Mollinedia sp. (S. : 1568), Siparuna decipiens A. DC. (de G. : 1351).

MORACEAE :

Ficus citrifolia P. Miller (de G. : 1314, 1329 ; S. : 1783).

MUSACEAE :

Heliconia acuminata A. Rich. (de G. : 1509, 1472, 1495), Heliconia densiflora Verlot (de G. : 1502), Heliconia richardiana Miq. (de G. : 1440), Heliconia psittacorum L. f. (de G. : 1244 ; S. : S. : 1510, 1629), Heliconia spatho-circinada Aristeguieta (de G. : 970)

Heliconia sp. nov. ? (de G. : 1438), Heliconia sp. nov. ? (de G. : 1426).

MYRSINACEAE :

Ardisia guianensis (Aubl.) Mez. (S. : 1453), cf. Cybianthus (de G. : 1229, B-4474), sp. indét. (de G. : 1022), sp. indét. (de G. : 1037).

MYRTACEAE :

Calyptranthes fasciculata Berg. (de G. 1204), Calyptranthes lepida Mac Vaugh (de G. : 1140), Calyptranthes aff. lucida Mart. (S. : 1560), Eugenia biflora (L.) D.C., forme à petites feuilles (de G. : 1235 ; S. : 1580, 1714), Eugenia aff. citrifolia Poir. (S. : 1433), Eugenia coffeifolia D.C. (de G. : B-4470 ; S. : 1729), Eugenia aff. lambertiana D.C. (S. : 1614), Eugenia latifolia Aubl. (de G. : B-4549), Eugenia muricata D.C. (de G. : B-4553), Eugenia omissa Mc Vaugh (S. : 1687), Eugenia pseudopsidium Jacq. (de G. : 1142, B-4511 ; S. : 1668 B), Eugenia aff. pseudopsidium Jacq. (de G. : 1108, 1213), Eugenia sp. (S. : 1648), Eugenia sp. de G. : B-4535), Eugenia sp. (de G. : 983 ; S. : 1606, 1654), Eugenia sp. (de G. : 1381), Myrcia minutiflora Sagot (de G. : 1023, 1510, B-4475, B-4510 ; S. : 1652), Myrcia multiflora (Lam.) D.C. (de G. : 1288, 1367, B-4484 ; S. : 1788) .

NYCTAGINACEAE :

Pisonia sp. (de G. : 1027), Pisonia sp. (de G. : 1473).

OCHNACEAE :

Ouratea sp. (de G. : 1466 ; S. : 1441, 1462, 1487, 1497, 1615, 1645, 1653, 1708, 1710, 1724, 1758), Sauvagesia tafelbergensis Sastre (de G. : 1396 ; S. : 1530, 1542, 1576, 1664, 1680, 1700, 1712), Sauvagesia pulchella Planchon (S. : 1789).

OENOTHERACEAE :

Jussieua cf. nervosa Poir. (de G. : B-4547).

OLACACEAE :

Heisteria microcalyx Sagot (de G. : 1019, 1058, 1491 ; S. : 1477, 1631), sp. indét. (de G. : 1141).

ORCHIDACEAE :

Cyrtopodium andersonii R. Br. (de G. : 1178, 1207 ; S. : 1717, 1787), Dichaea aff. muricata Lindl. (de G. : B-4532), Elleanthus linifolius Presl. (de G. : 1094, 1242, 1419 ; S. : 1492, 1555), Elleanthus strobilifer Reichb. (de G. : 1083), Encyclia ionosma (Lindl.) Schltr. (de G. : 1236, 1400 ; S. : 1583, 1623, 1666), Encyclia vespa (Vell.) Bressler var. crassilabia P. & E. (de G. : 1281 ; S. : 1591, 1723), Epidendrum nocturnum Jacq. (de G. : 1078, 1232, 1401 ; S. : 1582, 1622), Epidendrum ramosum Jacq. (de G. : 1098), Epidendrum spruceanum Lindl. (S. : 1582, 1779), Epidendrum strobiliferum Reichb. f. (de G. : 1085, 1263), Hexadesmia bifida Reichb. f. (de G. : 1143), Octomeria petulans Reichb. f. (de G. : 1418), Pleurothallis orbicularis Lindl. (de G. : 1262), Pleurothallis semperflorens Lindl. (de G. : 1183), Polystachia nana (P. & E.) Reichb. f. (S. : 1611), Psycmorchis pusilla (L.) Dodson & Dressler (de G. : 1278 ; S. : 1630, 1762), Scaphyglottis ochroleuca Schltr. (de G. : 1512), Scaphyglottis prolifera (R. Gr.) Cogn. (de G. : 1164 ; S. : 1519), Scaphyglottis sp. (S. : 1480), Sigmatostalix amazonica Schltr. (S. : 1726), Sobralia fragrans Lindl. (de G. : 1206), Trigonidium tenue Lodd. (de G. : 1222), sp. indét. (S. : 1776), sp. indét. (de G. : B-4503), sp. indét. (S. : 1536).

PAPILIONACEAE :

Centrosema pubescens Benth. (S. : 1765 ; de G. : B-4489), Dioclea guianensis Benth. (de G. : 1389), Dioclea virgata (Rich.) Amsl. (de G. : 1136, 1234, 1340, 1383 ; S. : 1501, 1633, 1721 A), Phaseolus peduncularis H.B.K. (de G. : 1382 ; S. : 1721 B), cf. Poecilanthe (S. : 1432), Stylosanthes hispida Rich. (de G. : 1177, 1208, 1360, 1411 ; S. : 1511, 1637).

PASSIFLORACEAE :

Passiflora sp. (de G. : 1430), Passiflora sp. (de G. : 1443).

PHYTOLACCACEAE :

Phytolacca rivinoides Kunth & Bouché (de G. : 1150).

PIPERACEAE :

Peperomia glabella (Swartz.) A. Dietrich (de G. : 1270, B-4537), Peperomia rotundifolia (L.) H.B.K. (de G. : 1315 ; S. : 1658),

Peperomia serpens (Swartz.) Loud. (S. : 1451), Peperomia cf. serpens (Swartz.) Loud. (S. : 1454), Peperomia sp. (S. : 1739), Peperomia sp. (S. : 1436), Piper aequale Vahl. (de G. : 1458), Piper arboreum Aubl. (de G. : B-4527), Piper bartlingianum (Miq.) C. DC. (de G. : 1509), Piper sp. nov. aff. caracasana Bredem. ex Link. (de G. : B-4504), Piper citrifolium Lam. (de G. : 989), Piper cyrtopodon (Miq.) C. DC. (de G. : 1311), Piper divaricatum Mey. (de G. : 1414), Piper dumosum Rudge (de G. : 1158, 1494, B-4480), Piper insipiens Trel. & Yuncker (de G. : 1029), Piper cf. oblongifolium (Kl.) C. DC. (de G. : 1030, 1373), Piper trichoneuron (Miq.) C. DC. (de G. : 1015 ; S. : 1464), Piper sp. (S. : 1496).

PODOSTEMACEAE :

Mourera fluviatilis Aubl. (S. : 1761).

POLYGONACEAE :

Triplaris cf. surinamensis Cham. (de G. : B-4548).

PORTULACACEAE :

Portulaca sedifolia N.E. Br. (de G. : 1537 ; S. : 1517),
Talinum triangulare (Jacq.) Willd. (S. : 1735).

QUIINACEAE :

Quina oiapocensis Pires (de G. : 1508).

RAPATEACEAE :

Rapatea paludosa (Aubl.) (de G. : 1114), Spathanthus unil-
teralis (Rudge) Desv. (de G. : 1465).

RHAMNACEAE :

Gouania blanchetiana Miq. (de G. : 1325), Gouania sp.
(de G. : 1045).

RUBIACEAE :

Alibertia surinamensis (Brem.) Steyerm. (de G. : 1039),
Amajoua corymbosa H.B.K. (S. : 1620), Bertiera diversiramea Steyerm.
(de G. : 1194), Bertiera guianensis Aubl. ssp. guianensis var.

guianensis (de G. : B-4495, B-4533 ; S. : 1738), Borreria cf. laevis (Lam.) Griseb. (S. : 1742), Borreria latifolia (Aubl.) K. Schum. var. latifolia f. latifolia (de G. : 1355 ; S. : 1781), Borreria sp. (de G. : 1455), Borreria sp. (de G. : 1456), Coussarea micrococca Brem. (de G. : 1168, 1310, B-4486 ; S. : 1574), Coutarea hexandra Schumann (de G. : 1056, 1124), Diodia ocimifolia (Willd.) Brem. (S. : 1768), Duroia aquatica (Aubl.) Brem. (de G. : 1198), Faramea guianensis (Aubl.) Brem. (de G. : 1028, 1151), Faramea lourteigiana Steyererm. (S. : 1485, 1527), Faramea multiflora A. Rich. var. epedunculata Steyererm. (de G. : 1444), Faramea multiflora A. Rich. var. multiflora (S. : 1679), Faramea umbelliflora Brem. (de G. : 1005, 1199, 1294 ; S. : 1491, 1650), Geophila cordifolia Miq. (de G. : 1461), Geophila repens (L.) I.M. Johnston (de G. : 994 ; S. : 1670), Geophila tenuis (M. Arg.) Standl. (S. : 1616), Hillia illustris (Vellozo) K. Schum. (de G. : 1089), Isertia wilhelminensis Steyererm. (S. : 1600), Ixora aluminicola Steyererm. (S. : 1584), Ixora cf. truncata M. Arg. (S. : 1655), Ixora sp. (de G. : 1020, 1459 ; S. : 1559), Morinda brachycalyx (Brem.) Steyererm. (de G. : 988, 1111, 1460 ; S. : 1596), Palicourea calophylla D.C. (S. : 1490, 1575), Palicourea longiflora (Aubl.) Rich. (de G. : 1246, 1493, B-4477 ; S. : 1595), Posoqueria latifolia (Rudge) Roemer & Schultes ssp. gracilis (Rudge) Steyererm. (S. : 1564), Psychotria sp. nov. aff. bahiensis D.C. var. cornigera (Benth.) Steyererm. (de G. : 955), Psychotria blepharophylla (Steudl.) Steyererm. (de G. : 1701), Psychotria brachybotria M. Arg. (S. : 1474), Psychotria bremekampiana Steyererm. (de G. : 1006, 1072), Psychotria capitata R. & P. ssp. amplifolia (Raeusch.) Steyererm. (de G. : 1412), Psychotria colorata (Willd. ex R. & S.) M. Arg. ssp. colorata (S. : 1554), Psychotria deflexa D.C. ssp. deflexa (de G. : 968, 1018), Psychotria deflexa D.C. ssp. venulosa (D.C.) Steyererm. (de G. : 1152), Psychotria hoffmannsegiana (R. & S.) M. Arg. var. hoffmannsegiana (de G. : 1077, 1123, 1241, 1243, B-4478), Psychotria iodotricha M. Arg. ssp. atricapilla (Brem.) Steyererm. (de G. : 1007, 1173, 1404, B-4538), Psychotria kappleri (Miq.) M. Arg. (de G. : 1061), Psychotria microbotrys R. ex Standl. (S. : 1481), Psychotria moroidea Steyererm. (de G. : 1147, 1268), Psychotria oblonga (D.C.) Steyererm. (de G. : 961, 1016, 119 B-4516), Psychotria officinalis (Aubl.) Sandw. (de G. : 1038 ; S. : 1526), Psychotria platypoda D.C. (de G. : 1011, 1406 ; S. : 1457, 1632), Psychotria poeppigiana M. Arg. ssp. barcellana (M. Arg.) Steyererm. (S. : 1489), Psychotria prancei Steyererm. (de G. : 1437), Psychotria pullei Brem. (de G. : B-4523), Psychotria racemosa (Aubl.) Raeusch. (de G. : 1003, 1013, 1376, B-4528 ; S. : 1609), Psychotria ulviformis

Steyerm. (de G. : 1010, 1431), Psychotria sp. (de G. : 1251), Psychotria sp. (de G. : 1374), cf. Psychotria (de G. : 1187), Randia armata (Sw.) D.C. (de G. : 1287), Rudgea cf. standleyana Steyerm. (de G. : 1087, 1280), Rudgea stipulacea D.C. (de G. : 995, 1492 ; S. : 1482), Sipanea pratensis Aubl. var. dichotoma (H.B.K.) Steyerm. (de G. : 1129, 1339 ; S. : 1538, 1713), Sipanea staheli Brem. (S. : 1539), Sipanea wilson-brownei Gwan. (de G. : 1135), Tocoyena guianensis K. Sch. (S. : 1798), sp. indét. (S. : 1772), sp. indét. (de G. : 1186).

RUTACEAE :

Monniera trifolia L. (S. : 1577, 1638 1741), RUTACEAE (de G. : 1354).

SAPINDACEAE :

cf. Cupania (de G. : B-4550), Paullinia alata Don. (S. : 1669), Paullinia pinnata L. (de G. : B-4541).

SAPOTACEAE :

Eremoluma sagotiana Baill. (S. : 1461), Micropholis cyrtobotrya (Mart.) Baill. (S. : 1643, 1725), sp. indét. (de G. : 1086).

SIMAROUBACEAE :

Simaba cf. cuspidata Spruce (de G. : B-4520), sp. indét. (S. : 1621).

SMILACACEAE :

Smilax schomburgkiana Kunth. (de G. : 1334).

SOLANACEAE :

Brunfelsia guianensis Benth. (de G. : 1378 ; S. : 1649), Schwenckia americana Benth. (de G. : 1393 ; S. : 1693), Solanum stramoniifolium Jacq. (de G. : 1379), Solanum sp. (S. : 1430), cf. Solanum (de G. : 1075).

STERCULIACEAE :

Helicteres pentandra L. (S. : 1508), sp. indét. (S. : 1774).

THEOPHRASTACEAE :

Clavija sp. (de G. : 1375 ; S. : 1674), Clavija sp.
(S. : 1528), sp. indét. (de G. : 1252).

THURNIACEAE :

Thurnia sphaerocephala Hook. f. (de G. : 1110).

THYMELEACEAE :

Schoenobiblus daphnoides Mart. (de G. : 1349).

TILIACEAE :

Triumfetta althaeoides Lam. (S. : 1736).

URTICACEAE :

Pilea imparifolia Wedd. (de G. : 972, B-4531).

UTRICULARIACEAE :

Utricularia hispida Lam. (de G. : 1407, 1408 ; S. : 1503,
1588), Utricularia sp. (S. : 1543).

VERBENACEAE :

Amasonia arborea H.B.K. (S. : 1465, 1563), Petrea kauhotiana
Presl. (S. : 1444), Vitex triflora Vahl. (de G. : 1112).

VIOLACEAE :

Amphirox cf. surinamensis Eichl. (de G. : 1021), Conohoria
flavescens (Aubl.) Oldeman comb. nov. (de G. : 957), Conohoria macro-
carpa (Mart. ex Eichl.) Oldeman comb. nov. (de G. : 1035, 1169),
Conohoria neglecta (Sandw) Old. comb. nov. (de G. : 979, B-4485, B-4531,
S. : 1573, 1731), Conohoria pubiflora (Benth.) Oldeman comb. nov. var.
andersonii Sandw. (de G. : 1040, 1247, 1293
B-4494 ; S. : 1676, 1697), Conohoria riana (D.C.) Oldeman comb. nov.
(de G. : 1283, B-4476 ; S. : 1608), Noisettia longifolia H.B.K. (de G.
1498 ; S. : 1448).

VITACEAE :

Cissus erosa L.C. Rich. (de G. : 1361, B-4543 ; S. : 1520, 1553, 1626)

XYRIDACEAE :

Xyris fallax Malme (de G. : 1410 ; S. : 1715).

ZINGIBERACEAE :

Costus arabicus L. (S. : 1446), Costus claviger R. Ben. (de G. : 1109), Costus congestiflorus Gagnep. (S. : 1466), Costus pironis Lindl. (S. : 1475), Costus scaber R. & P. (S. : 1428, 1794), Costus spiralis Jacq. Rosc. var. spiralis (S. : 1752), Costus spiralis (Jacq.) Rosc. var. villosus Maas (S. : 1584, 1659), Renealmia guianensis Maas (S. : 1618), Renealmia monosperma Miq. (S. : 1558).

B - CRYPTOGAMES VASCULAIRES

ADIANTACEAE :

Adiantum cajense^{en} Willd. ex Kl. (de G. : 1505), Adiantum humile Kunze (de G. : 1076), Adiantum latifolium Lam. (de G. : 952, 969, 1457), Adiantum leprieurii Hooker (de G. : 1422), Adiantum lucidum (Cav.) Swartz (de G. : 1471), Adiantum petiolatum Desv. (de G. : 1326), Adiantum terminatum Kunze (de G. : 1467).

ASPLENIACEAE :

Asplenium feei Kunze ex Fée (de G. : 1327), Asplenium hostmannii Hieron. (de G. : 1159, 1217, 1253), Asplenium kapplerianum Kunze (de G. : 1239, B-4492), Asplenium pediculariifolium St. Hil. (de G. : 1203), Asplenium perkinsii Jenman (de G. : 1119, 1433), Asplenium salicifolium L. (de G. : 1328), Asplenium serratum L. (de G. : 1192, 1336), Asplenium zamiifolium Willd. (de G. : 1290, B-4491).

BLECHNACEAE :

Blechnum occidentale L. (de G. : 1318).

CHEILANTHACEAE :

Cheilanthes radiata R. Brown (de G. : 1276, 1345),
Doryopteris sagittifolia (Raddi) J. Smith (S.: 1746), Hemionitis palmata
L. (S.: 1747).

CYATHEACEAE :

CYATHEOIDEAE : Cyathea (Nephelea) imrayana Hooker (de G.: 1157),
Cyathea ("Alsophila") oblonga (Klotzsch) Domin. (de G.: 1447, B-4521).
METAXYOIDEAE : Metaxya rostrata (H.B.K.) Presl. (de G. : 1065, 1463).

DENNSTAEDTIACEAE :

Dennstaedtia obtusifolia (Willd.) Moore (de G. : 1118, 1322),
Saccoloma (= Microlepia) inaequale (Kunze) Mettenius (de G.: 974, 1308)

DRYOPTERIDACEAE :

ATHYRIOIDEAE : Diplazium celtidifolium Kunze (de G.: 1332), Diplazium
cristatum (Desrouss.) Alston (de G.: 1162, 1500), Diplazium expansum
Willd. (de G.: 1321).

DRYOPTERIDACEAE : Didymochlaena truncatula (Swartz.) J. Smith (de G.:
1115, 1423), Polybotria caudata Kunze (de G.: 971, 991), Stigmatopteris
meniscioides (Willd.) Kramer (
Stigmatopteris rotundata (Willd.) C. Christ. (de G. 1291, 1434).

TECTARIOIDEAE : Ctenitis protensa (Afz.) Ching. var. funesta (Kunze)
Proctor (de G.: 1282, 1468), Tectaria incisa Cav. (de G.: 953, 965,
1424), Tectaria plantaginea (Jacq.) Maxon var. macrocarpa (Fée) Morton
(de G.: 1163).

GRAMMITIDACEAE :

Xiphopteris nana (Fée) Copel.

HYMENOPHYLLACEAE :

Hymenophyllum polyanthos Swartz. (de G.: 1156, 1166),
Trichomanes ankersii Hooker & Grev. (de G.: 1171, 1485), Trichomanes
cristatum Kaulf. (de G.: 1517), Trichomanes diversifrons (Bory) Metten. (de G.
987, 1160), Trichomanes ekmanii Wessels Boer (de G.: 1167), Trichomane
elegans Rich. (de G.: 1483), Trichomanes pedicellatum Desv. (de G.:

B-4515), Trichomanes pinnatum Hedw. (de G. : 1066), Trichomanes radicans Swartz. (de G.: 1156 B, 1161).

LINDSAEACEAE :

Lindsaea lancea (L.) Bedd. var. lancea (de G. : 1057, 1501),
Lindsaea pallida Klotsch (de G.: 1441), Lindsaea quadrangularis Raddi
ssp. antillensis Kramer (de G.: 1478)..

LOMARIOPSIDACEAE :

Bolbitis crenata (Presl.) C. Christ. (de G.: 1219, 1499),
Elaphoglossum glabellum J. Smith (de G.: 1134), Elaphoglossum herminieri
(Bory ex Fée) Moore (de G.: 1292), Elaphoglossum laminarioides (Bory
ex Fée) Moore (de G.: 1201), Lomariopsis japurensis (Mart.) J. Smith
(de G.: 1487).

LYCOPODIACEAE :

Lycopodium dichotomum (S.: 1749), Lycopodium cf. taxifolium
Swartz. (de G.: 1097).

OLEANDRACEAE :

Nephrolepis biserrata (Swartz.) Schott. (de G.: 1435),
Nephrolepis cordifolia (L.) Presl.) (de G.: 1049, 1257, 1296),
Nephrolepis rivularis (Vahl.) Mett. ex Krug. (
Oleandra pilosa Hooker (de G.: 1091, 1266).

POLYPODIACEAE :

PLEOPELTIDOIDEAE : Dicranoglossum desvauxii (Kl.) Proctor (de G.: 1154,
1254), Polypodium (Phlebodium) aureum (L.) J. Smith var. areolatum
Baker (de G.: 1081, 1237), Polypodium (Microgramma) ciliatum Willd.
(de G. : 1366), Polypodium (Microgramma) lycopodioides L. (de G.:
1095, 1261), Polypodium (Microgramma) persicariifolium Schrader
(de G.: 954).

POLYPODIOIDEAE : Polypodium (Goniophlebium) adnatum Kunze (de G.: 1518),
Polypodium (Goniophlebium) attenuatum H.B.W; (de G.: 1260),
Polypodium (Eupolypodium) dissimile L. (de G.: 1096), Polypodium
(Eupolypodium) pectinatum L. (de G.: 1050, 1153, 1305), Polypodium

(Eupolypodium) plumula H. & B. ex Willd. (de G.: 1052, 1395), Polypodium (Campyloneurum) repens Aubl. (de G.: 966, 1067), Polypodium (Campylo-
neurum) sphenodes Kunze (de G.: 1218, 1323), Polypodium (Goniophlebium)
triseriale Swartz. (de G.: 1048, 1082, 1130, 1295 ; S.: 1780).

PTERIDACEAE :

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn. ssp. caudata (L.) Bonap.
var. arachnoideum (Kaulf.) Brade (de G.: 1511), Pteris altissima Poir.
(de G.: 1117).

SCHIZAEACEAE :

Schizaea elegans (Wahl.) Sw. var. flabellum (Mart.) A. Sampaio
(de G.: 1033, 1074).

SELAGINELLACEAE :

Selaginella densifolia Spruce in Hooker (de G.: 1051, 1146),
Selaginella pedata Klotzch (de G.: 1026, 1145, 1420, 1469), Selaginella
flagellata Spring. (de G.: 1100), Selaginella radiata (Aubl.) Spring.
(de G.: 967, 992, 1144),

THELYPTERIDACEAE :

Thelypteris (Steiropteris) leprieurii (Hooker) R.M. Tryon
(de G.: 1116).

VITTARIACEAE :

Anetium citrifolium (L.) Splitgerber (de G.: 1454),
Polytaenium cajenense Kaulf. (de G.: 1255, 1470), Polytaenium feei
(Schaffner) Maxon (de G.: 1319).

SPHAGNACEAE :

Sphagnum cf. palustris L. (de G.: 1070).

D E U X I E M E P A R T I E

=====

MONOCOTYLEDONES ET CONTRAINTES ECOLOGIQUES :

L'EXEMPLE DE LA FORÊT GUYANAISE

=====

I N T R O D U C T I O N

=====

Il n'est, bien entendu, pas dans notre intention d'entreprendre ici une étude exhaustive sur les Monocotylédones de la Guyane française, ni d'en établir l'inventaire complet.

L'aspect purement taxonomique a été -ou sera- traité, souvent avec beaucoup de soin, dans chacune des révisions de familles ou de genres. Certaines d'entre elles sont publiées isolément, d'autres, la plupart, sont intégrées dans des flores telles que la "Flora of Suriname" (PULLE, 1932-37 et compléments ultérieurs), la "Flora de Venezuela" (1964 - ...), "The Botany of Guyana Highlands" (MAGUIRE & Coll., 1960-72) et surtout la "Flora Neotropica" (1968 - ...), oeuvre de grande envergure dont certains fascicules seulement sont parus. La "Flore de la Guyane française" (LEMEE, 1965), bien que très incomplète, est le seul "catalogue" qui existe spécifiquement pour la Guyane. Elle permet une estimation globale du nombre de Monocotylédones et de l'importance relative de chaque groupe : parmi les quelques 900 espèces de Monocotylédones vivant en Guyane, soit environ 1/10e de la flore vasculaire, les deux familles les plus riches (de l'ordre de 200 espèces chacune) sont les Orchidaceae et les Gramineae. Parmi ces dernières, bien peu d'espèces, en fait, sont forestières. Les Cyperaceae viennent en 3^e position avec plus de 100 espèces, suivies de 3 familles comportant 50 à 60 espèces chacune : les Araceae, les Bromeliaceae et les Arecaceae (ou Palmae). Enfin, les Marantaceae possèdent environ 25 espèces. Les autres familles de Monocotylédones en ont, chacune, moins de 20.

Des botanistes se sont particulièrement intéressés aux Monocotylédones mais il est évidemment impossible de donner, dans le cadre de cette étude, un historique de la question et un inventaire bibliographique des travaux touchant à ce domaine si vaste (anatomie, cytologie, biologie des fleurs, des fruits, des racines, morphologie,

croissance et développement, physiologie, écologie, plantes utiles et alimentaires...). D'ailleurs, la plupart de ces problèmes sont traités dans les manuels, conjointement avec les Dicotylédones, à quelques exceptions près (ARBER, 1925, par exemple).

Parmi les publications récentes, spécialisées, ayant trait à la flore néotropicale, on ne peut cependant pas passer sous silence les très nombreux travaux de TOMLINSON et de ses collaborateurs (plus de 40 publications au cours de ces 15 dernières années !) sur l'anatomie et la morphologie des Monocotylédones. Au cours de notre exposé, nous citerons, en particulier, les recherches de HICKEY & DOYLE (1977) sur la palynologie, celles de MOORE (1973 a et b) qui a écrit de remarquables articles sur les palmiers, ainsi que les publications de M. MADISON (1976, 1977 a et b) à propos des Araceae et des épiphytes en général. A la suite d'un symposium qui s'est tenu à Minneapolis en 1972, plusieurs auteurs (BENZING, BLACK, CAMPBELL, CHEN & DITTRICH, DOYLE, FISCHER, KAPLAN, MOORE & UHL, TOMLINSON, ZIMMERMAN) ont publié une intéressante étude regroupant différents articles sur la biologie des Monocotylédones ("The Monocotyledons : Their Evolution and Comparative Biology", 1973).

Avant tout, il est utile de rappeler les caractéristiques essentielles qui différencient les Monocotylédones des Dicotylédones : bien que certaines Dicotylédones soient monocotylées, les Monocotylédones, par définition, ne possèdent qu'un seul cotylédon et une seule préfeuille. La nervation de leurs feuilles est souvent parallèle, bien que ce ne soit pas un caractère général. Leurs pollens sont moins variés que ceux de Dicotylédones et, plus souvent, unia-perturés. Les Monocotylédones ont des fleurs trimères, mais certaines Dicotylédones en possèdent également. Enfin, les différences sont surtout d'ordre anatomique, dont la plus remarquable est l'absence de cambium ne permettant pas l'épaississement continu de la tige au cours de sa croissance en longueur. Il existe cependant quelques exceptions chez les genres Cordyline et Dracaena (Agavaceae) qui possèdent des tissus vasculaires secondaires (TOMLINSON, 1969, 1973 - ZIMMERMAN & TOMLINSON, 1970). Les conséquences morphologiques et écologiques de l'absence de cambium sont très importantes : toute ramification poussée est impossible, sauf si chaque branche porte ses propres racines, et

des réitérations (1) autres que traumatiques ne peuvent se produire (CASTRO e SANTOS, 1977).

Dans le présent travail, nous nous proposons d'abord de mettre en évidence la répartition des Monocotylédones dans la forêt guyanaise et, accessoirement, dans les formations ouvertes voisines. Nous préciserons aussi, à chaque fois que cela sera possible, les types biologiques ainsi que l'architecture des Monocotylédones arborescentes et herbacées que nous citerons. Nous pensons, en effet, que le rapprochement de ces deux concepts, morphologique et écologique, est intéressant, particulièrement chez les Monocotylédones : par exemple, la ramification basale du modèle de TOMLINSON ne peut correspondre qu'à des hémicryptophytes ou des cryptophytes, tandis que le modèle de CORNER, monocaulé, exclut **cette possibilité** et n'existe que chez les phanerophytes, sauf, évidemment, lorsqu'il s'agit d'espèces acaules. Nous tenterons ensuite de dégager la signification écologique que peut impliquer la répartition des Monocotylédones. Bien entendu, chacun des principaux groupements monocotylédoniens (herbes du sous-bois, palmiers, épiphytes, plantes grimpantes) sera traité séparément mais une appréciation globale sera également nécessaire pour la compréhension du rôle de ces plantes dans la végétation. Des idées qui ne semblent pas, jusqu'à présent, avoir été développées sous cet angle, seront exposées ici avec le souci constant de tenir compte de l'aspect dynamique très important de la forêt que, récemment, OLDEMAN (1974 a) a mis en relief dans son analyse architecturale.

Dans ce qui suit, nous admettrons, par convention, que l'état adulte, chez les Monocotylédones, correspond aux plantes susceptibles de fleurir, donc de ~~se~~ reproduire sexuellement. Cela ne signifie pas, pour autant, que leur croissance soit achevée. Cette conception, empruntée à la zoologie, est nécessaire car aucun autre point de repère commode n'est utilisable chez les Monocotylédones dont l'absence de réitération ne permet pas de distinguer, comme chez les Dicotylédones, les arbres "d'avenir" de ceux "du présent" (OLDEMAN, 1974 a) qui ont atteint leur taille définitive.

Enfin, nous considérons comme connus par le lecteur les modèles architecturaux décrits par HALLE & OLDEMAN (1970) auxquels nous faisons référence.

(1) La réitération (OLDEMAN, 1974a) est la réplique partielle ou intégrale du modèle architectural, initial d'une plante à partir de n'importe quel méristème végétatif autre que celui de la graine.

- A -

C H A P I T R E I E T II

=====

REPARTITION DES MONOCOTYLEDONES

ET DESCRIPTION DES FORMATIONS A MONOCOTYLEDONES

=====

CHAPITRE I

LES MONOCOTYLEDONES DANS LA FORET GUYANAISE

1°/ LES MONOCOTYLEDONES TERRESTRES

Pour qui parcourt la forêt guyanaise, il devient rapidement évident que les Moncotylédones terrestres ne sont pas disséminés au hasard dans l'apparent fouillis dicotylédonien. Un coup d'oeil à la figure 55 permet de s'en rendre compte immédiatement : le sous-bois de cette forêt sur pente est extrêmement riche en Moncotylédones (essentiellement des palmiers) mais peu d'entr'elles viennent s'immiscer dans les ensembles structuraux moyens ou supérieurs ; dans le bas-fond marécageux, au contraire, ce sont les palmiers qui forment la voûte, tandis que le sous-bois est également occupé par un grand nombre d'espèces de Moncotylédones. Traitant dans un deuxième paragraphe de la descriptions de ces remarquables forêts marécageuses à Moncotylédones, nous étudierons d'abord le cas de la forêt de terre ferme.

a) Forêt de pente ou de plateau sur sol bien drainé ;

a₁ . Les palmiers et autres Moncotylédones arborescentes

Les palmiers occupent une place très importante parmi les Moncotylédones terrestres de la forêt, non seulement par leurs dimensions mais aussi par leur richesse en espèces et le rôle qu'ils jouent dans la végétation.

La forêt considérée comme "belle", c'est-à-dire dont la voûte, élevée, dense et riche, est supportée par une majestueuse futaie sur un sol profond et stable, est très pauvre en Moncotylédones terrestres

FIGURE 55 (1) et (2) : TRANSECT FORESTIER SUR LA BASSE OUAQUI

Couloir d'analyses structurale et floristique de la forêt (largeur : 10 m - longueur : 200 m) : toutes les plantes terrestres ligneuses et herbacées supérieures à 1 m y sont représentées, à l'exclusion des épiphytes. Pour les arbres supérieurs à 10 m, seules la hauteur totale et la hauteur libre du fût ont été mesurées, leur forme exacte et leur architecture n'étant pas reproduites. Pour les arbres inférieurs à 10 m, une hauteur totale a été arbitrairement calculées comme 100 fois égale au diamètre du tronc ($H = 100 d$, en moyenne, chez les arbres conformes à leur modèle -OLDEMAN, 1974 a-)

La partie gauche du transect (A) comporte un fragment de forêt marécageuse à palmiers "pinots" (Euterpe oleracea). Le reste est une forêt bien drainée, sur pente et sur plateau, mais très perturbé par les chablis, avec un sous-bois envahi de façon spectaculaire par les "counanas" (Astrocaryum paramaca). Dans les trouées de la voûte (les principales sont marquées par des flèches), se développent de grands palmiers (B, C, D, E), principalement le "comou" (Oenocarpus bacaba) et l'"awara-mon-père" (Iriarteia exorrhiza).

Symboles :

Monocotylédones en noir (en trame de croisillons denses pour celles qui sont adjacentes à la parcelle mais à l'extérieur de ses limites).

Dicotylédones en trait fin (en tireté pour les parties parties cachées des arbres et les arbres adjacents mais extérieurs à la parcelle)

En trait pointillé lâche, la position et les dimensions approximatives des plus gros arbres tombés (reconstitué d'après le diamètre de la souche et les éléments trouvés sur le sol -voir plan-).

Légende : (voir feuille séparée)

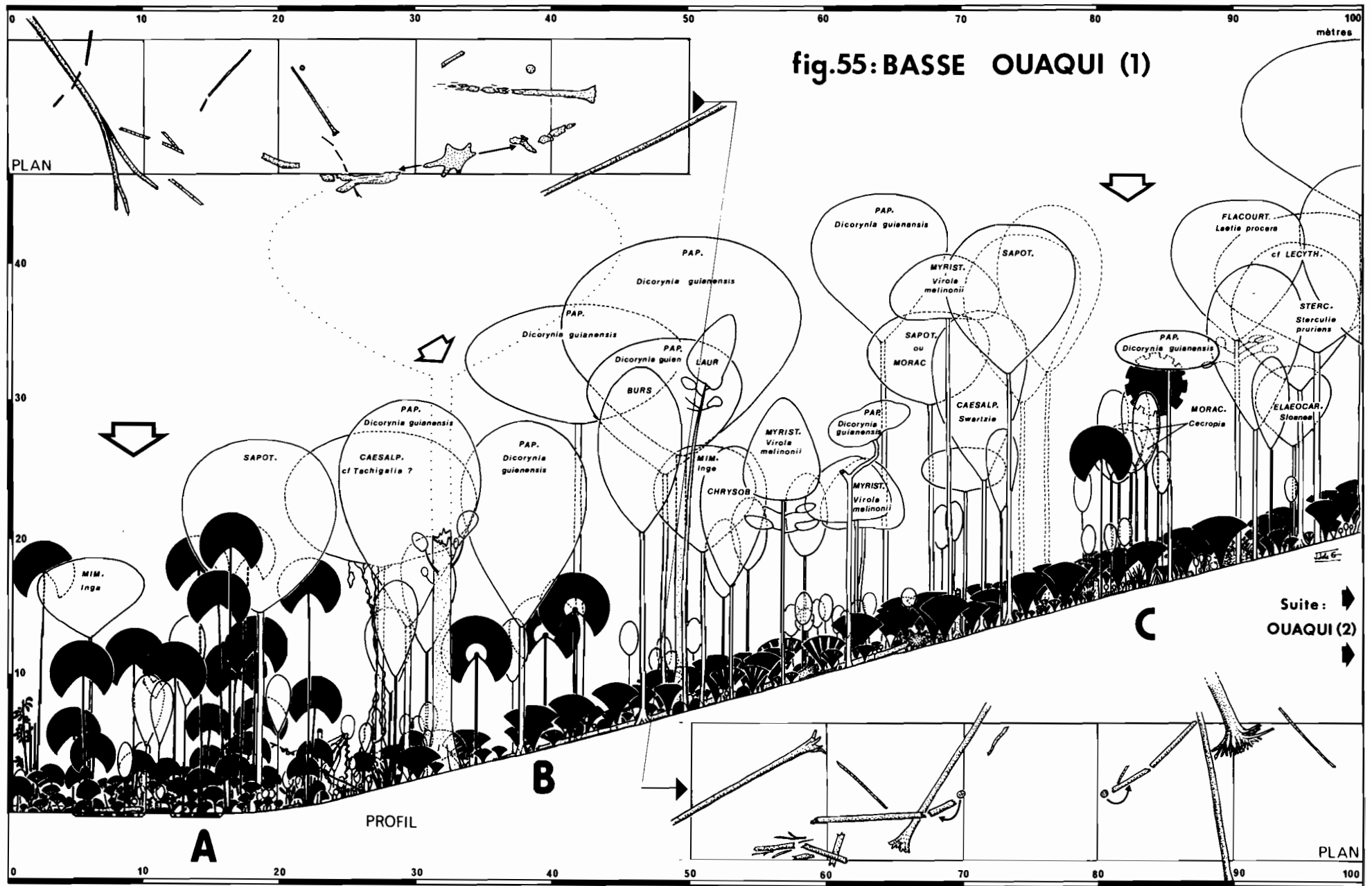
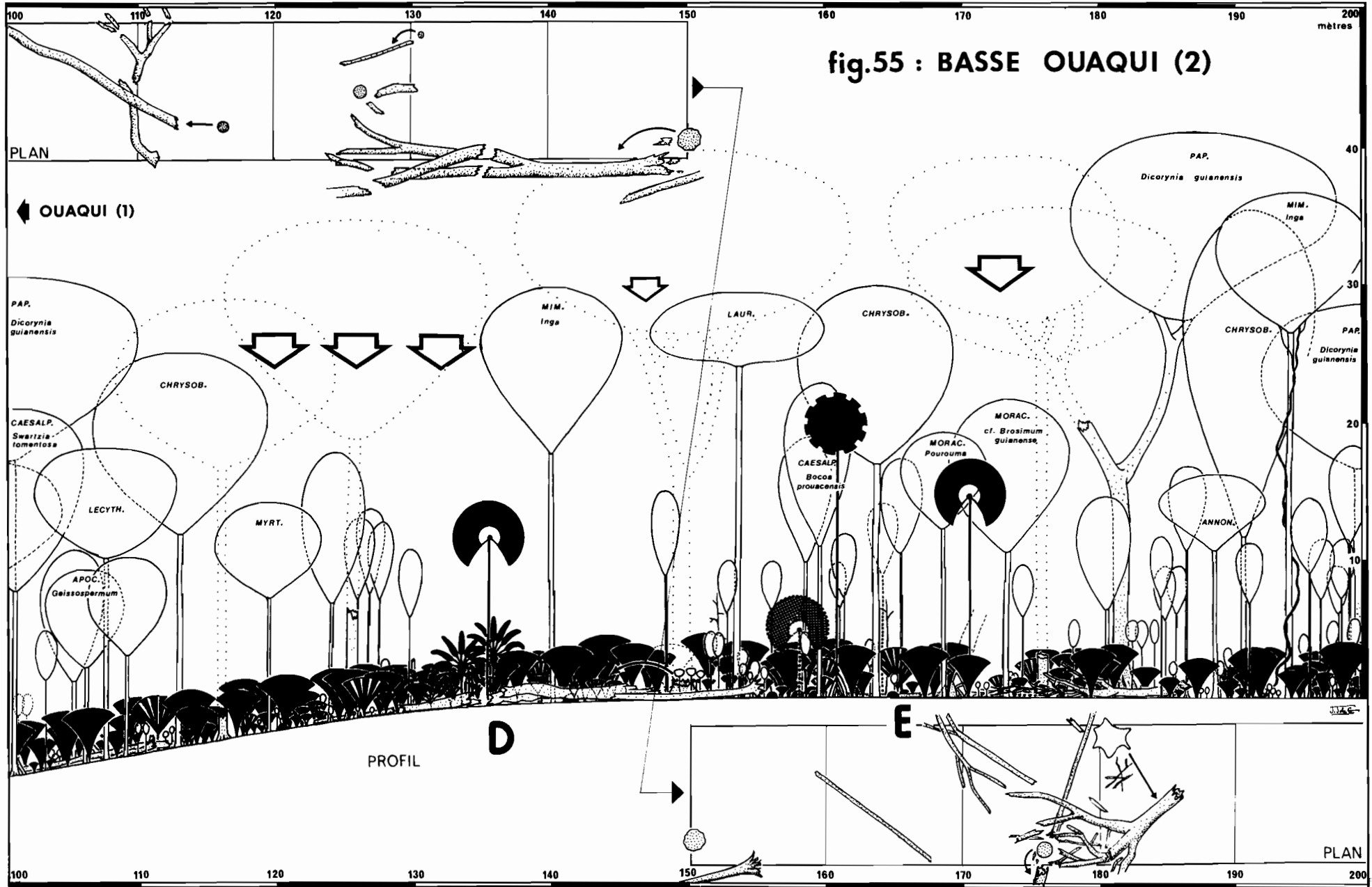


fig.55 : BASSE OUAQUI (2)



MONOCOTYLEDONES

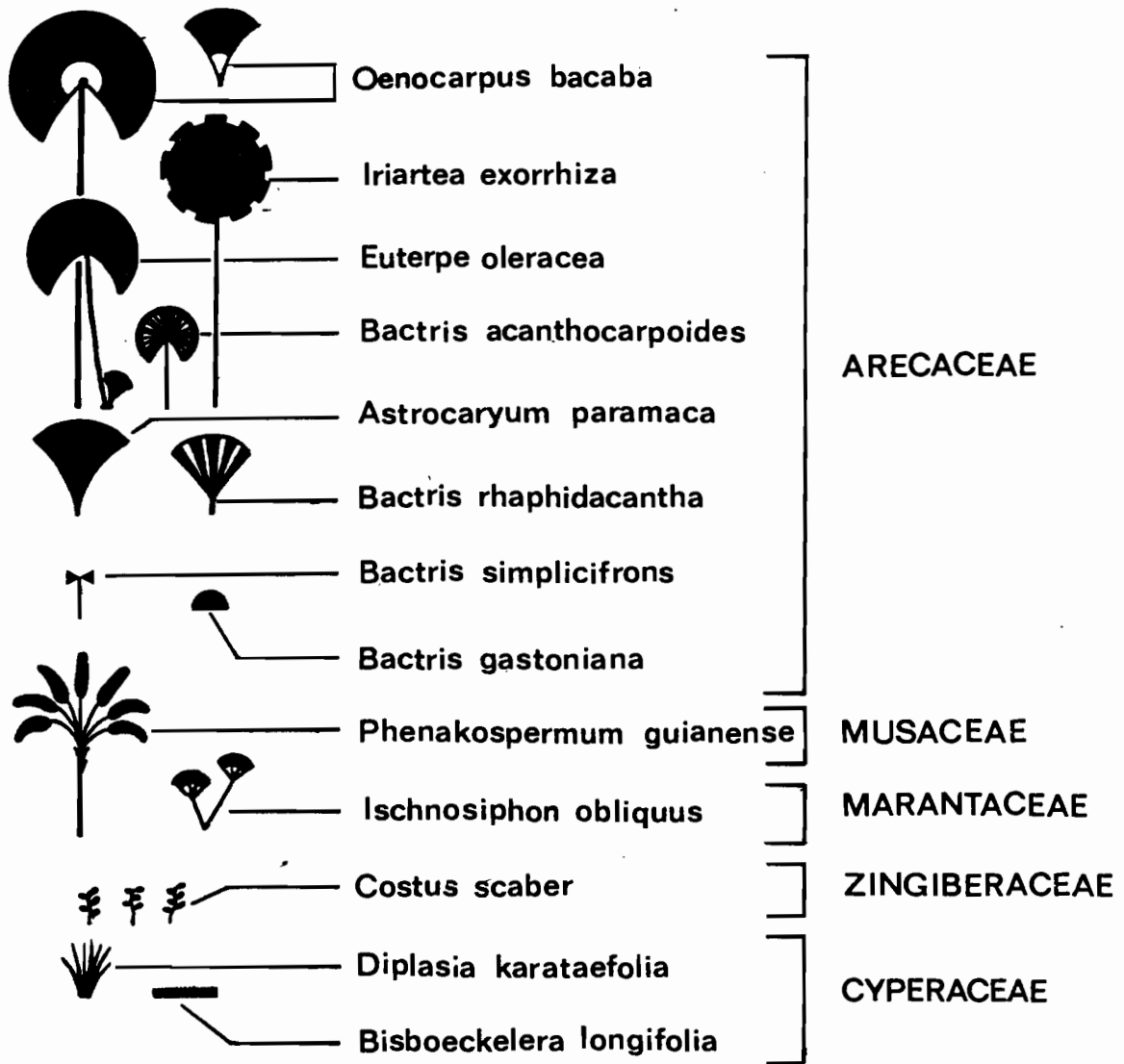


Fig.55: symboles

et, en particulier, en palmiers. Le sous-bois, obscur, y possède peu de lianes, il est aisément pénétrable et occupé par de petits arbres bien structurés (Fig. 56 A et 64). Les palmiers y sont rares ou absents. Lorsqu'il y en a, ce sont presque toujours des plantules. La figure 65 A est un exemple de forêt de terre ferme située à la limite à la fois d'un marécage et de la zone d'influence d'un chablis : excepté l'Astrocaryum paramaca (Arecaceae), en fruits, les autres Monocotylédones sont des plantules.

Par contre, dans les forêts à voûte moins dense, généralement par manque de stabilité des arbres, sur les pentes fortes notamment, les palmiers se développent plus fréquemment. Les trouées lumineuses hébergent des palmiers de taille moyenne ou grande (mésophanérophytes - 8 à 30 m -) : Attalea regia ("maripa"), Euterpe precatoria, Oenocarpus bacaba ("comou"), Oenocarpus oligocarpa ("patawa"), beaucoup plus localisé que les précédents, Syagrus inajai. Iriarteia exorrhiza ("awara-mon-père") est une espèce à racines-échasses qui pousse indifféremment dans les forêts marécageuses et sur les sols bien drainés des pentes des collines. Selon HALLE & OLDEMAN (1970), tous ces palmiers, appartiennent au modèle architectural de CORNER (arbres monocaules à sexualité latérale). Les figures 55 (B, C, D, E), 57, 59, 60 illustrent des exemples de ce type.

Lorsque la voûte est très disjointe, elle abrite des ensembles unistratifiés monospécifiques de palmiers monocaules, robustes mais à stipe court ou inexistant (chaméphytes, micro- et nanophanérophytes appartenant au modèle de CORNER) : Astrocaryum paramaca ("counana", Fig. 56 B), plus généralement sur sols riches ou humides, ou Astrocaryum sciophilum ("mourou-mourou"), affectant plus particulièrement les sols plus pauvres et secs sur socle cristallin. Ces palmiers ont la particularité, par la forme en entonnoir de leur couronne de feuilles, de collecter au sommet du stipe l'humus provenant de la chute des feuilles des arbres susjacents (de GRANVILLE, 1977). Il arrive que ces deux espèces soient mêlées entre elles (LESCURE, comm. pers.) et à d'autres palmiers acaules : Bactris raphidacantha, , B. gastoniana. Le profil forestier de la figure 55 donne un exemple d'un sous-bois riche en palmiers acaules (Astrocaryum paramaca, Bactris raphidacantha et, de part



Fig. 56

FIGURE 56 : LA FORET DE TERRE FERME

A : Un exemple de forêt de terre ferme sur faible pente et sol drainé, riche et profond, à faible incidence de chablis : on n'y distingue guère de Monocotylédones. C'est la "forêt à Dicotylédones" par excellence (Saül : Monts La Fumée).

B et C : Deux exemples de forêt peu structurée et à voûte non jointive : le sous-bois est riche en palmiers "counana" (Astrocaryum paramaca).

En B, un important chablis ayant perturbé la forêt sur une grande surface, les "counana" sont très vigoureux.

En C, ils envahissent la totalité du sous-bois, éliminant la plupart des autres plantes. Ils forment un ensemble unistratifié monospécifique. (Saül : Plateau La Douane).

FIGURE 57 : LES PALMIERS DANS LA FORET DE TERRE FERME

- A : Iriartea exorrhiza dans la végétation ripicole (fleuve Arataye).
- B : Une voûte forestière peu dense, perturbée par de fréquents chablis a favorisé l'insertion palmiers de moyen et de grande dimensions appartenant à plusieurs espèces : Syagrus inajai (1), Oenocarpus bacaba (2), Attalea regia (Ouaqui : environs du Saut Baille Nom).
- C : Inflorescence de Syagrus inajai, abritée par une spathe fortement lignifiée.
- D : Détail de l'inflorescence de Syagrus inajai dont les fleurs sont pollinisées par de petites abeilles (Melipones).



Fig. 57

en part, B. gastoniana), eux mêmes mêlés à de jeunes exemplaires acaules d'espèces normalement caulescentes, principalement Oenocarpus bacaba. Il est relativement fréquent de rencontrer, en Guyane, des forêts sur pente dont la densité en Astrocaryum est si spectaculaire qu'elle interdit l'implantation d'autres espèces et, en particulier, de Dicotylédones : le sous-bois, quasiment stérilisé sur quelques milliers de mètres carrés, doit être physionomiquement comparable à celui des forêts à Scaphopetalum amoenum (Sterculiaceae) de Côte d'Ivoire à l'exception du fait que cette espèce s'étend par multiplication végétative. Pour ces derniers, MANGENOT (1955) utilise le terme de "scaphopétalose" : on pourrait ici parler d'"astrocaryose" de la forêt (Fig. 56 C).

Le sous-bois, lorsqu'il n'est pas occupé par des ensembles unistratifiés d'Astrocaryum, mais si l'intensité lumineuse est cependant suffisante (zones moyennement perturbées), recèle de petits palmiers isolés au stipe généralement grêle, appartenant, dans la majorité des cas, aux genres Bactris ("zagrinettes") et Geonoma ("waï). Contrairement aux précédentes, presque toutes ces espèces sont cespiteuses : elles poussent selon le modèle de TOMLINSON. Les plus grandes espèces cespiteuses ont des stipes atteignant 5 mètre de haut : Astrocaryum munbaca, Geonoma maxima. Les autres ne dépassent généralement pas 2 mètres : Geonoma sp. pl., Bactris sp. pl., Hyospathe elegans. Les plus petites sont des espèces néoténiques à mésophylles ou macrophylles entières. Elles possèdent des stipes dont le diamètre n'excède pas celui d'un crayon (5 mm environ) et atteignent quelques dizaines de cm de hauteur : Bactris aubletiana, B. simplicifrons, Geonoma stricta. Tous ces petits palmiers, par leur aptitude à se ramifier à la base, sont des hémicryptophytes. Certaines espèces de Geonoma, en particulier, G. leptospadix (de GRANVILLE, 1977), sont facultativement, sans doute selon les conditions écologiques, soit monocaules, soit cespiteuses. Seul, Geonoma umbraculiformis, qui est une espèce submontagnarde ne poussant qu'à des altitudes supérieures à 500 mètres, reste strictement monocaule (nanophanérophyte). Enfin, nous ne connaissons que deux espèces acaules qui soient de véritables géophytes : Bactris gastoniana, aux feuilles pennées, atteignant 1 mètre mais dont l'inflorescence émerge à quelques cm du sol et Geonoma poiteauana, dont l'épi, dressé à l'extrémité d'un long et grêle pédoncule, est entouré de quelques feuilles entières oblancéolées.

FIGURE 58 : LES PALMIERS DANS LA FORET DE TERRE FERME

A : Sous-bois, riche en palmiers caractéristique d'une phase sylvigénétique relativement jeune. On distingue, en particulier :

Attalea regia (1) dont le stipe n'a pas encore commencé sa croissance en hauteur (seuls les pétioles sont visibles ici) ;

Astrocaryum paramaca (2) ;

Syagrus inajai (3), dont les feuilles entières sont bien caractéristiques des formes juvéniles. (Ouaqui : environs du Saut Baille Nom).

B, C et D : Convergences morphologiques et écologiques entre palmiers et fougères.

En B, on remarque la similitude d'aspect entre les feuilles d'un jeune "comou" (Oenocarpus bacaba - Areceae- et les frondes de Metaxya rostrata (Cyatheaceae). (Saül : Monts Galbao).

En C et D, des palmiers (1) et des fougères arborescentes (2) poussent côte à côte dans le même biotope, à la périphérie des chablis (Andes de l'Equateur, alt. : 1 900 m.; clichés OLDEMAN, 1978).



Fig. 58

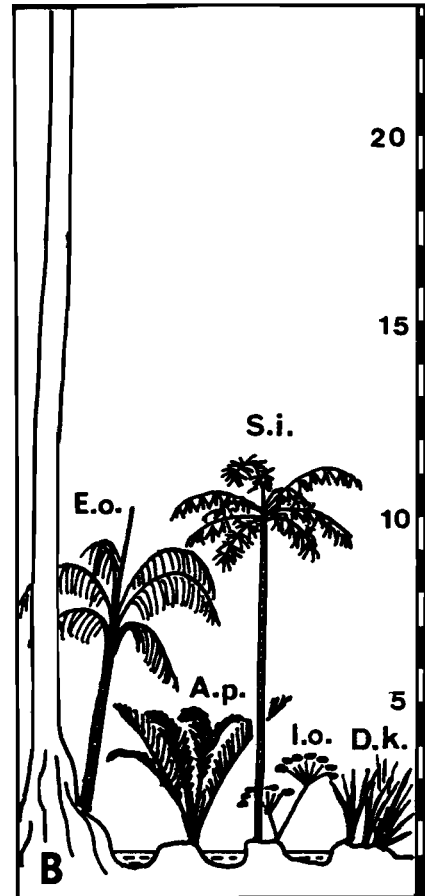
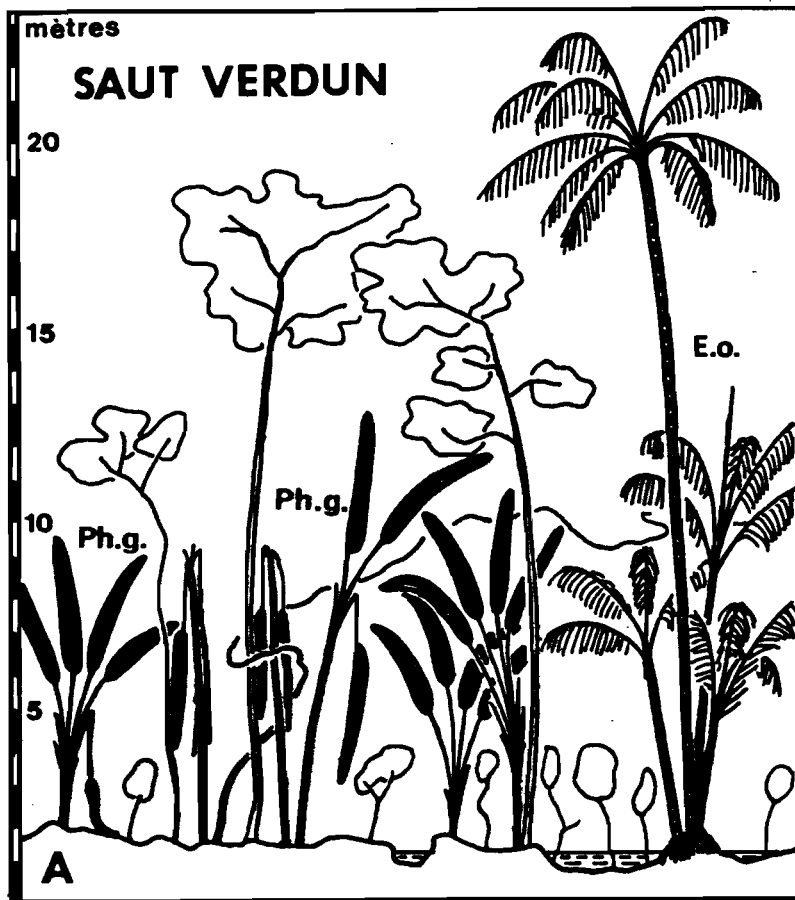


Figure 59 A et B : Profil schématique de la forêt sur plateau, à Saut Verdun (Haute Ouaqui).

Les "djougoung-pété" sont des trous (remplis d'eau ici) laissés par d'anciens chablis sur les sols à mauvais drainage et pourvus d'un horizon imperméable à faible profondeur (BLANCANEAUX, 1973). On remarque la rareté des grands arbres et l'abondance des Monocotylédones.

Symboles : Monocotylédones en noir et trait gras;
Dicotylédones en trait fin.

Légende

- A.p. : Astrocaryum paramaca (Arecaceae)
- D.k. : Diplasia karataefolia (Cyperaceae)
- E.o. : Euterpe oleracea (Arecaceae)
- I.o. : Ischnosiphon obliquus (Marantaceae)
- Ph.g. : Phenakospermum guianense (Musaceae)
- S.i. : Syagrus inajai (Arecaceae)

FIGURE 60 : LA FORET A CRIQUE GRAND FOSSE (Saül)

- A : Parcelle détaillée du sous-bois (longueur : 10 m -
largeur : 5 m pour les plantes supérieures à 2 m -
1 m pour les plantes inférieures à 2 m).
- B : Parcelle de forêt (longueur : 50 m - largeur : 20 m)
- d'après R.A.A. OLDEMAN, document inédit -

Il s'agit d'une forêt sur pente bien drainée. L'étude de la surface d'inversion morphologique, délimitée par la première fourche des "arbres du présent" (OLDEMAN, 1974 a), et de la flore où prédomine l'"angélique", Dicorynia guianensis (Papilionaceae), espèce caractéristique des stades jeunes de la sylvigénèse, mettent en évidence une zone perturbée par des chablis au centre de la parcelle B. Cette zone affecte la parcelle de détail du sous-bois A, particulièrement dans sa partie inférieure où persiste une trouée dans la voûte (flèche). Un "ensemble monocotylédonien d'avenir", constitué par de jeunes "comous" (Oenocarpus bacaba) en phase de latence, occupe le sous-bois. A la verticale de la trouée lumineuse, un "comou" a repris sa croissance.

Symboles : Monocotylédones en noir
Dicotylédones en trait fin

Légende

=====

MH : Surface de mi-hauteur des arbres
SI : Surface d'inversion morphologique

B. r. : Bactris rapidacantha (Arecaceae)
O. b. : Oenocarpus bacaba (Arecaceae)
P. h. : Philodendron sp. (Araceae)

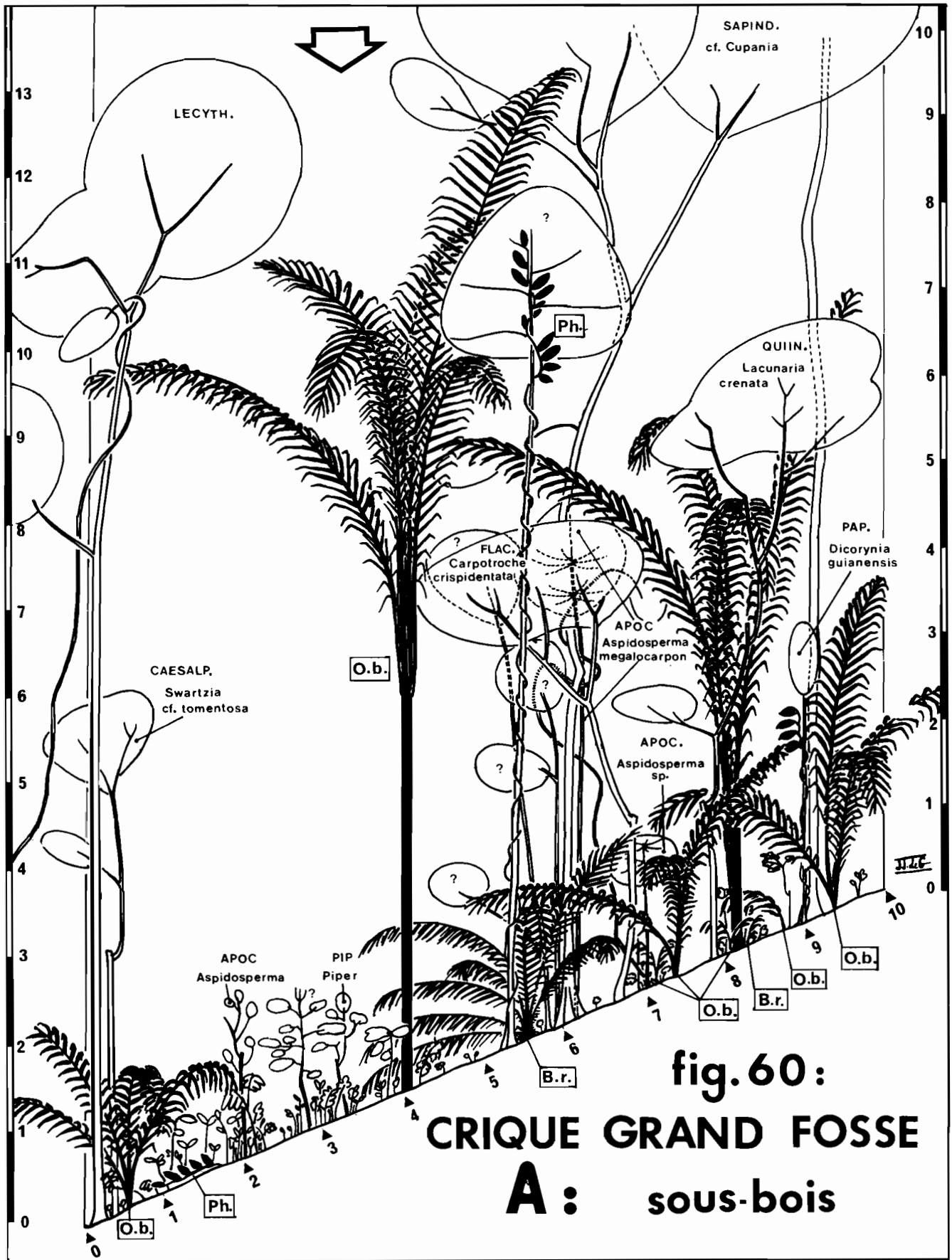
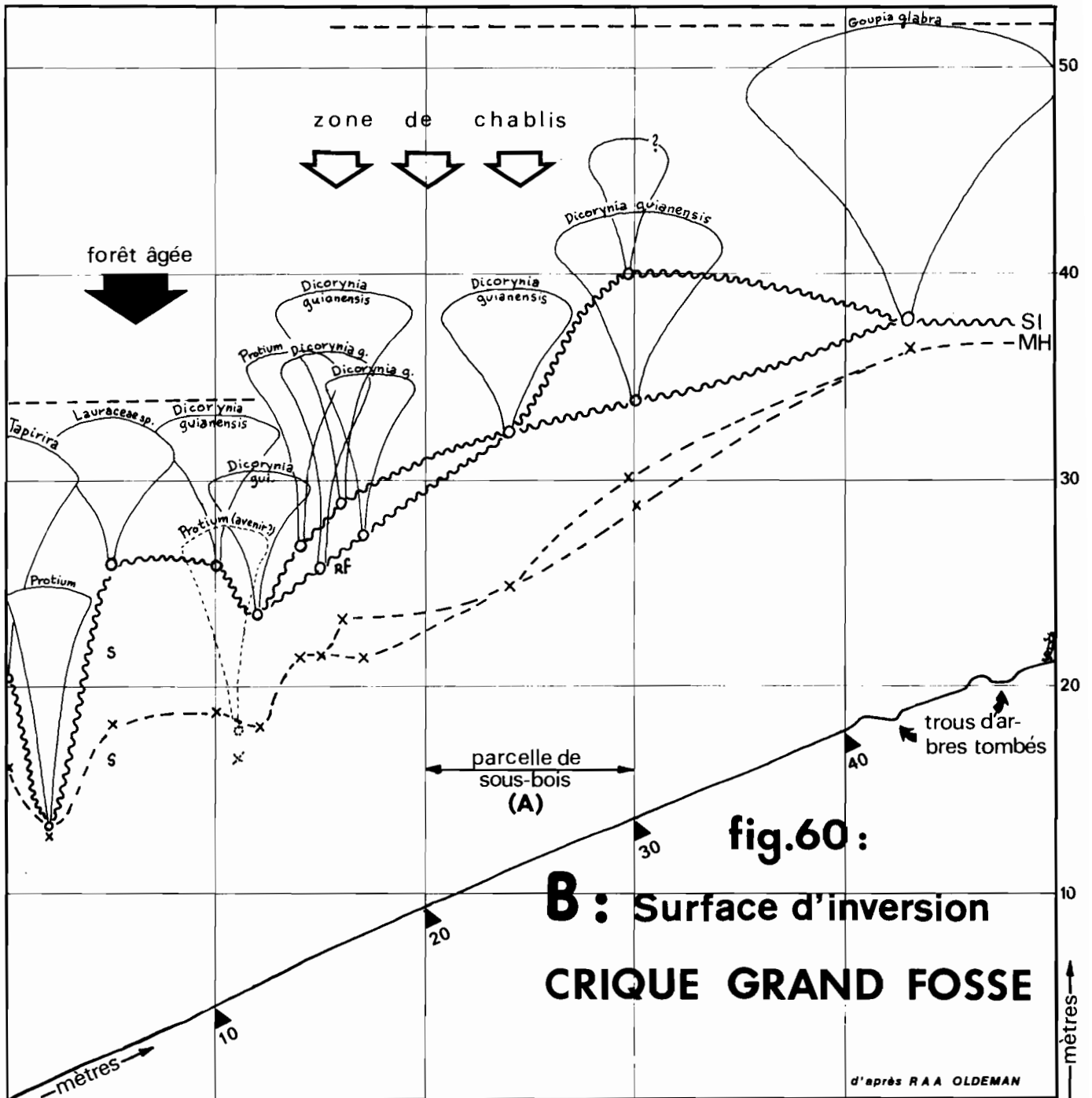


fig. 60:
CRIQUE GRAND FOSSE
A: sous-bois



Les palmiers lianescents (Desmoncus), grimpant à l'aide d'épines recourbées sur le rachis des feuilles, sont peu répandus : 3 espèces seulement en Guyane. Ils poussent selon le modèle de TOMLINSON.

Enfin, il n'existe, dans la forêt guyanaise, qu'une seule Monocotylédone arborescente qui ne soit pas un palmier : Phenakospermum guianense (Musaceae), espèce poussant selon le modèle de TOMLINSON, très fréquente dans la forêt côtière dégradée mais aussi dans les endroits clairs de la forêt primaire (Fig. 55 C, 59 A, 61 A).

a₂ . Les Monocotylédones herbacées du sous-bois
=====

La répartition et l'écologie des Monocotylédones terrestres herbacées sont très comparables à celles des palmiers : dans la "belle" forêt, à faible occurrence de chablis (MUTOJI-A-KAZADI, 1977) ou dépourvues de mauvaises conditions édaphiques, les Monocotylédones se présentent sous forme d'individus isolés, généralement des plantules, appartenant à de nombreuses espèces de : Araceae, Commelinaceae, Marantaceae, Musaceae, Smilacaceae, Zingiberaceae. Les Monocotylédones isolées "adultes", c'est-à-dire susceptibles de fleurir (Cf. introduction), sont rares. Lorsque l'on a la chance d'en rencontrer, ce sont des Zingiberaceae (Renealmia sp. pl.), mais, le plus souvent, de minuscules plantes saprophytes, blanches ou translucides : Apteria aphylla, Burmannia sp. pl., Campylosiphon purpurascens, Dictyostega sp. pl., Gymnosiphon sp. pl. (Burmanniaceae) ; Sciaphila sp. pl. (Triuridaceae). Toutes ces espèces sont exclusivement sciaphiles.

Au contraire, dans les forêts à voûte moins dense, offrant de larges trouées lumineuses vers le sous-bois (zones instables sur pentes fortes, chablis relativement récents, sols imperméables à faible profondeur), les Monocotylédones sont beaucoup plus nombreuses. Nous avons étudié un tel exemple de forêt le long du Grand Inini (de GRANVILLE, 1976a: transect A-1, Fig. 2) : cette forêt, située sur un flat inondable à "djougoung-pété" (trous d'eau, témoins d'anciens chablis - BLANCANEUX, 1973 -) est peu structurée et broussailleuse. Elle abrite un sous-bois dont l'ensemble herbacé est floristiquement dominé par Raddia guianensis et Olyra latifolia (Gramineae). Très souvent d'ail-

FIGURE 61 : LES MONOCOTYLEDONES DANS LA FORET DE TERRE FERME

- A : Vigoureuse croissance en hauteur de Phenakospermum guianense (Musaceae) grâce à la trouée lumineuse provoquée par un chablis.
(Ouaqui : environs du Saut Macaque).
- B : Ischnosiphon obliquus (Marantaceae) se développe à faveur d'un éclaircissement relativement important dû à la rareté des grands arbres et à la diffraction de la lumière par les brouillards (forêt à nuages, sur cuirass latéritique, au sommet des Monts Galbao - alt. : 670 m - dans la région de Saül).
- C : Dans une forêt très perturbée par de fréquents chablis, le sous-bois, lumineux, est riche en palmiers : Bactris raphidacantha et jeunes Oenocarpus bacaba.
Au centre, on observe une touffe de Diplasia karataefoli (Cyperaceae), dont les feuilles atteignent 2 m.
(Ouaqui : environ du Dégrad Carbet Mitan).
- D : L'accroissement de la lumière, dans le sous-bois, à proximité d'une "pinotière" (forêt marécageuse) favorise le développement de Calyptracarya glomerulata (1) -Cyperaceae- parmi les plantules de palmier "pinot", Euterpe oleracea (2) (Chemin des Emerillons).



Fig. 61

leurs, dans de telles forêts, on observe, comme pour les palmiers, des ensembles monospécifiques unistratifiés de Monocotylédones herbacées, occupant avec prédilection les zones les plus lumineuses. Il convient toutefois de remarquer qu'à l'inverse des palmiers, qui se reproduisent par voie sexuelle, les ensembles herbacés sont généralement le résultat d'une intense multiplication végétative (Cf. chapitre III, § 2 a). Ces herbes forment parfois de véritables tapis d'une superficie de quelques mètres carrés à quelques dizaines de mètres carrés, beaucoup plus rarement quelques centaines de mètres carrés. Ce ne sont plus des plantules, comme dans le cas précédent, mais des plantes adultes dont on trouve des "pieds" en fleurs presque tout au long de l'année. De tels exemples, dont la pauvreté en espèces est compensée par richesse en nombre d'individus, issus d'un même clone, dans la plupart des cas, peuvent être constitués de Gramineae (Ichnananthus panicoides, Olyra sp. pl., Pariana campestris, Pharus sp. pl.), d'Haemodoraceae (Schiekia orinocensis, Xiphidium coeruleum), de Marantaceae (Calathea sp. pl., Maranta humilis), de Musaceae (Heliconia acuminata, H. bihai), de Zingiberaceae (Costus sp. pl.). La figure 62 illustre plusieurs exemples de ce cas. Nous en avons, par ailleurs, donné d'autres exemples dans l'étude du sous-bois de la forêt basse sur sol mince qui pousse aux abords des "savanes-roches", sur les inselbergs (Cf. 1ère partie, Fig. 27 A et C). Dans les trouées lumineuses franches, s'installent quelques pieds d'Ischnosiphon arouma ou d'Ischnosiphon obliquus (Marantaceae) - Fig. 61 B -. Ces deux espèces ont des exigences en énergie lumineuse importantes, comparées à l'indifférence qu'elles expriment vis à vis du substrat : elles poussent aussi bien sur les crêtes que dans les bas-fonds marécageux, tout comme le palmier Iriartea exorrhiza dont il fut question plus haut. Dans certains sous-bois moins perturbés par des chablis mais, cependant, suffisamment éclairés, poussent des touffes isolées de Diplasia karataefolia (Fig. 61 C), de Calyptracarya sp. pl. (Fig. 61 D), ou encore de Streptogyne americana, seule Gramineae à feuilles étroites que nous connaissons dans le sous-bois. Il n'y a que très peu d'espèces de Bromeliaceae terrestres dans la forêt : Ananas ananassoides, Bromelia sp. pl. Disteganthus basilateralis. Exceptée cette dernière, les Bromeliaceae terrestres sont inféodées au sous-bois des forêts basses et sèches

FIGURE 62 : LES ENSEMBLES UNISTRATIFIES MONOSPECIFIQUES DE

DE MARANTACEAE (voir aussi Fig. 27)

Dans les zones plus lumineuses du sous-bois, se développent souvent des tapis herbacés issus, généralement d'une intense multiplication végétative.

- A : Monotagma exannulatum s'étendant sur plusieurs milliers de m² sur la crête de l'Icholi Epoyann (Tumuc-Humac).
- B : Monotagma spicatum formant une "tache" de 40 m² environ dans le sous-bois (Forêt aux environs du Saut Ektou, sur le Tamouri).
- C et D : Calathea sp. nov. -groupe comosae- s'étendant sur quelques centaines de m² dans un sous-bois riche en Astrocaryum sciophilum (Arecaceae).
Pente de Koulé-Koulé Epoyann ; Tumuc-Humac.
- E : Inflorescence de Calathea sp. nov. -groupe comosae-



Fig. 62

sur sables blancs, sur cuirasse latéritique, sur dalle rocheuse (Cf. 1ère partie).

Toutes ces Monocotylédones sont des herbes rhizomateuses, hémicryptophytes ou géophytes, du modèle de TOMLINSON, sauf les Bromeliaceae terrestres, dont nous ne connaissons d'ailleurs pas l'architecture. Les autres types biologiques sont peu répandus : les Asplundia (Cyclanthaceae), dont A. brachyphylla est l'espèce la plus commune, sont des chaméphytes monocauls du modèle de CORNER ; les Commelinaceae sont des chaméphytes herbacés rampants tandis que les Smilax (Smilacaceae) sont des lianes épineuses dont l'aptitude à rejeter de la base permet de les classer parmi les hémicryptophytes. Enfin, Dracontium polyphyllum (Araceae), dont seules les inflorescences et, à une autre époque, les énormes feuilles dressées au limbe très découpé sortent de terre, est un géophyte poussant selon le modèle de CHAMBERLAIN.

a₃ . Proportion de Monocotylédones terrestres dans
différentes forêts de terre ferme (Tableau XVI)

Parmi les nombreuses parcelles de forêt que nous avons étudiées, en Guyane, 4 nous ont permis d'établir un taux moyen très approximatif de Monocotylédones en forêt de terre ferme (le % de Monocotylédones est donné en comparaison avec le nombre total des Angiospermes et non des plantes vasculaires dans leur ensemble) :

Aux Monts Galbao (région de Saül, Fig. 1), en forêt de terre ferme sur pente douce et sol profond (altitude 500 m), une parcelle A, d'une superficie de 12,5 m², a été analysée, plantules comprises (Fig. 63). Nous y avons inventorié 30 espèces d'Angiospermes terrestres dont 3 Monocotylédones :

- Astrocaryum paramaca (Arecaceae)
- Bactris raphidacantha (")
- cf. Oenocarpus bacaba (")

soit 10 % de Monocotylédones terrestres.

FIGURE 63 : SOUS-BOIS DE LA FORET AUX MONTS GALBAO (Saül)

-col, altitude 500 m, forêt de terre ferme-

Parcelle A (longueur : 5 m, largeur : 2,5 m) :

La forêt est relativement peu perturbée mais la présence de quelques palmiers semble témoigner d'un ancien chablis. La voûte étant complètement refermée, on remarque que les palmiers stagnent en phase de latence : le jeune *Oenocarpus* (4) ainsi que le *Bactris raphidacantha* (3) qui est "adulte" et théoriquement capable de fleurir mais végète avec 2 feuilles seulement (son stipe, relativement long pour une espèce subcaule, témoigne d'un développement antérieur plus vigoureux, à l'époque où la voûte n'était pas encore reconstituée).

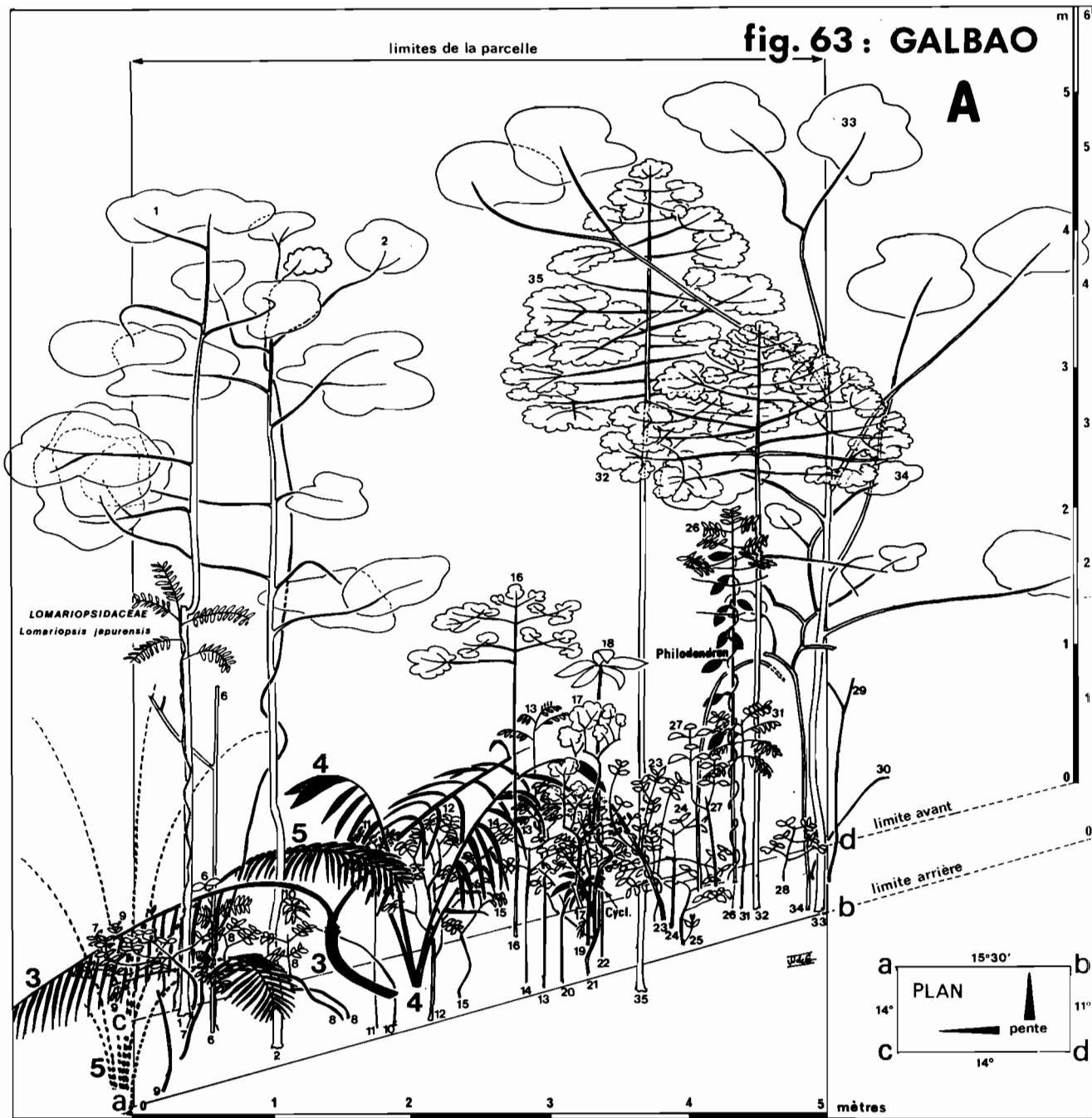
Symboles : Monocotylédones en noir
Dicotylédones en trait fin

Légende
=====

(✕) : Monocotylédones

1	-	Lecythidaceae	
2	-	?	
3	(✕)	Arecaceae	: <u>Bactris raphidacantha</u>
4	(✕)	Arecaceae	: <u>Oenocarpus bacaba</u>
5	(✕)	Arecaceae	: <u>Astrocaryum paramaca</u>
6	■	Rubiaceae	: <u>Duroia eriopila</u> (id. 18)
7	-	Rubiaceae	: <u>Psychotria pungens</u>
8	-	Rubiaceae	:
9	-	Rubiaceae	: <u>Rudgea cf. standleyana</u>
10	-	Rubiaceae	: <u>Morinda brachycalyx</u>
11	-	Piperaceae	: <u>Piper angustifolium</u> (id. 13)
12	-	Rubiaceae	: <u>Psychotria platypoda</u> (id. 23 et 27)
13	-		id. 11
14	-	Rubiaceae	:
15	-	Mimosaceae	: <u>Inga</u> (id. 20 ?)
16 et 17	-	Rubiaceae	: (sp. différentes)
18	-		id. 6
19	-	Moraceae	:
20	-		id. 15 ?
21	-	Rubiaceae	:
22	-		?
23	-		id. 12
24 et 25	-	Rubiaceae	:
26	-	Rubiaceae	: <u>Faramea multiflora</u> (id. 32 et 35)
27	-		id. 12
28	-	Rubiaceae	:
29 et 30	-		?
31	-	cf. Sapindaceae	: <u>Talisia</u>
32	-		id. 26
33	-	Rubiaceae	:
34	-	Myrtaceae	:
35	-		id. 26

fig. 63: GALBAO



Dans le même site, une parcelle B, de même superficie (Fig. 64), située à 15 mètres de la parcelle A, ne recèle que 16 espèces d'Angiospermes terrestres dont aucune Monocotylédone.

Si l'on compare les figures 63 et 64, on remarque que le sous-bois de la parcelle A est moins structuré et plus dense que celui de la parcelle B ; il est aussi plus riche en espèces. En A, les ensembles structuraux inférieurs de la forêt gardent les traces d'une perturbation par un chablis voisin, on y trouve quelques Monocotylédones. En B, la présence, sur le sol, d'un tronc mort en état de décomposition avancée témoigne d'un chablis ancien qui n'a pas dû affecter suffisamment la voûte à l'aplomb même de la parcelle pour y créer une grande trouée lumineuse : il n'y a pas de Monocotylédones.

Les comptages que nous avons effectués dans la région de la crique Grégoire (affluent du Sinnamary, Fig. 1) sur une parcelle de 50 m² environ, en forêt de terre ferme sur terrain horizontal, ont donné, pour un total de 70 espèces d'Angiospermes terrestres, 6 espèces de Monocotylédones (ces chiffres sont approximatifs, en raison de la difficulté d'identifier les plantules) :

- Bactris aubletiana (Arecaceae)
- Calathea sp. (Marantaceae)
- Ischnosiphon cf. gracilis (Marantaceae)
- Mapania sylvatica (Cyperaceae)
- Smilax sp. (Smilacaceae)
- Spathanthus unilateralis (Rapateaceae)

soit 9 % de Monocotylédones terrestres.

La parcelle de 27 m² que nous avons analysée le long de la piste de Ste Elie (Fig. 1, 65), en forêt primaire sur terrain en pente faible, comporte 3 parties : une zone de forêt de terre ferme (A), séparée d'une forêt marécageuse (C) par une zone de transition (B). La zone A, la seule qui nous intéresse pour le moment, possède 6 Monocotylédones terrestres pour un total de 53 espèces d'Angiospermes :

- Astrocaryum paramaca (Arecaceae)
- Attalea sagotii (")

FIGURE 64 : SOUS-BOIS DE LA FORET AUX MONTS GALBAO (Saül)

-col, altitude 500 m, forêt de terre ferme-

Parcelle B (longueur : 5 m - largeur : 2,5 m) :

Le sous-bois ne semble pas perturbé de longue date malgré la présence d'un tronc tombé (chablis très ancien et qui n'a pas dû faire de grands dommages). Les Monocotylédones font totalement défaut.

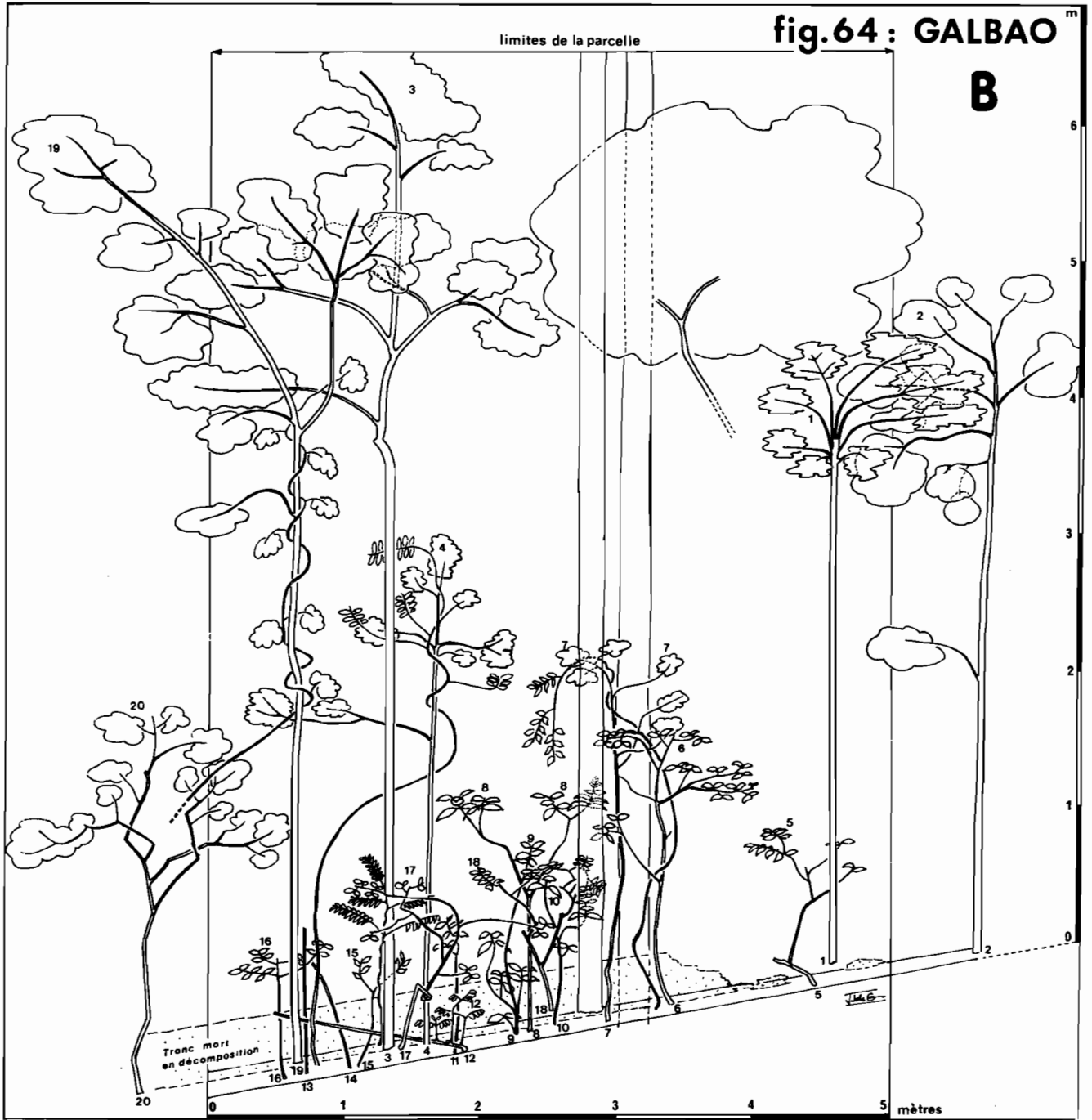
Légende

=====

- 1 - Myrtaceae
- 2 - Rubiaceae
- 3 - Lecythidaceae (+ fougère grimpante : Lomariopsis japurensis)
- 4 - Cf. Flacourtiaceae
- 5 - ?
- 6 - Mimosaceae : Inga (+ Menispermaceae -liane-)
- 7 - Mimosaceae : Inga (~~=~~ 6)
- 8, 9 et 10 - Melastomaceae : Miconia
- 11 et 12 - ?
- 13 et 14 - ? (morts)
- 15 - Menispermaceae (même espèce que celle grimpant sur 6)
- 16 - Rubiaceae : Faramea guianensis
- 17 - id. 6
- 18 - Hypericaceae : Vismia
- 19 - Mimosaceae : Inga
- 20 - Rubiaceae

fig.64: GALBAO^m

B



Transect dans le sous-bois (longueur : 26 m, largeur : 1 m).

Toutes les plantes vasculaires sont représentées, y compris les plantules.

- A : Forêt de terre ferme. La voûte est fermée. Dans le sous-bois, peu dense, les Monocotylédones sont surtout des plantules (une seule est "adulte") et forment un "ensemble d'avenir monocotylédonien".
- B : Zone de transition entre la terre ferme et la forêt marécageuse. La voûte n'est pas jointive, les couches basses du sous-bois sont denses et riches.
- C : Bas-fond marécageux avec chablis. La voûte, très disjointe, laisse passer la lumière abondamment. La couche herbacée et sous-frutescente est riche en Monocotylédones. On remarque, à l'extrême droite, un tronc mort dressé couvert de plantes mobiles grimpantes : toutes sont des Monocotylédones.

En B et C, on observe, parmi les Monocotylédones, respectivement 7 et 8 individus adultes dont certains sont en fleurs ou en fruits. Ils constituent l'"ensemble du présent monocotylédonien".

Symboles : Monocotylédones en noir,
Dicotylédones en trait fin
Les triangles noirs permettent de repérer les Monocotylédones "adultes"

FIGURE 65 : MONOCOTYLEDONES

A. p.	:	<u>Astrocaryum paramaca</u> (Arecaceae)
A. s.	:	<u>Attalea sagotii</u> (Arecaceae)
B. a.	:	<u>Bactris</u> cf. <u>acanthocarpoides</u> (Arecaceae)
B. 1.	:	<u>Bactris</u> sp. indét. 1 (Arecaceae)
B. 2.	:	<u>Bactris</u> sp. indét. 2 (Arecaceae)
B. l.	:	<u>Bisboeckelera longifolia</u> (Cyperaceae)
C. e.	:	<u>Calathea elliptica</u> (Marantaceae)
Com.	:	Commelinaceae, sp. indét.
D. b.	:	<u>Disteganthus basilateralis</u> (Bromeliaceae)
G. o.	:	<u>Geonoma oldemanii</u> (Arecaceae)
H. j.	:	<u>Heteropsis jenmanii</u> (Araceae)
H.	:	<u>Heliconia</u> sp. (Musaceae)
I. c.	:	<u>Ischnosiphon centricifolius</u> (Marantaceae)
I.	:	<u>Ischnosiphon</u> sp. (Marantaceae)
O. o.	:	<u>Oenocarpus oligocarpa</u> (Arecaceae)
Ph.	:	<u>Philodendron</u> sp. pl. (Araceae)
R. p.	:	<u>Rapatea paludosa</u> (Rapateaceae)
T. b.	:	<u>Thoracocarpus bissectus</u> (Cyclanthaceae)

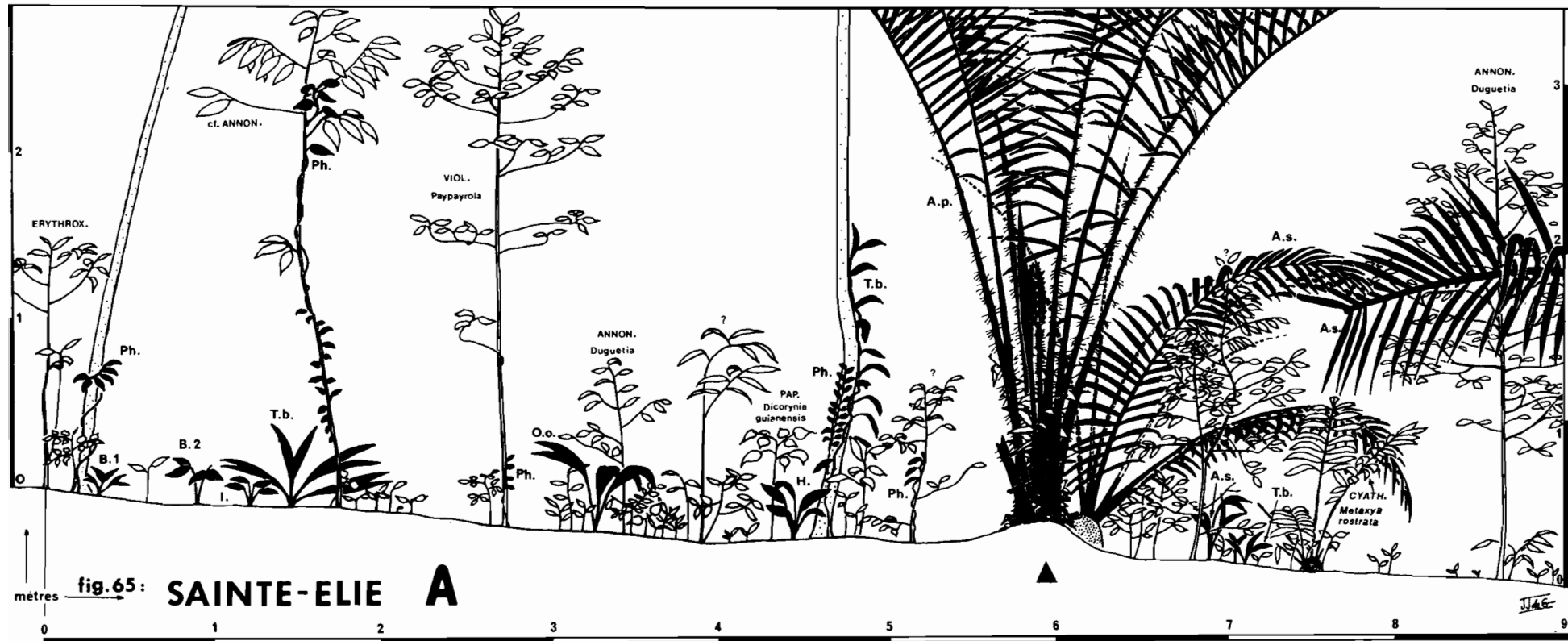
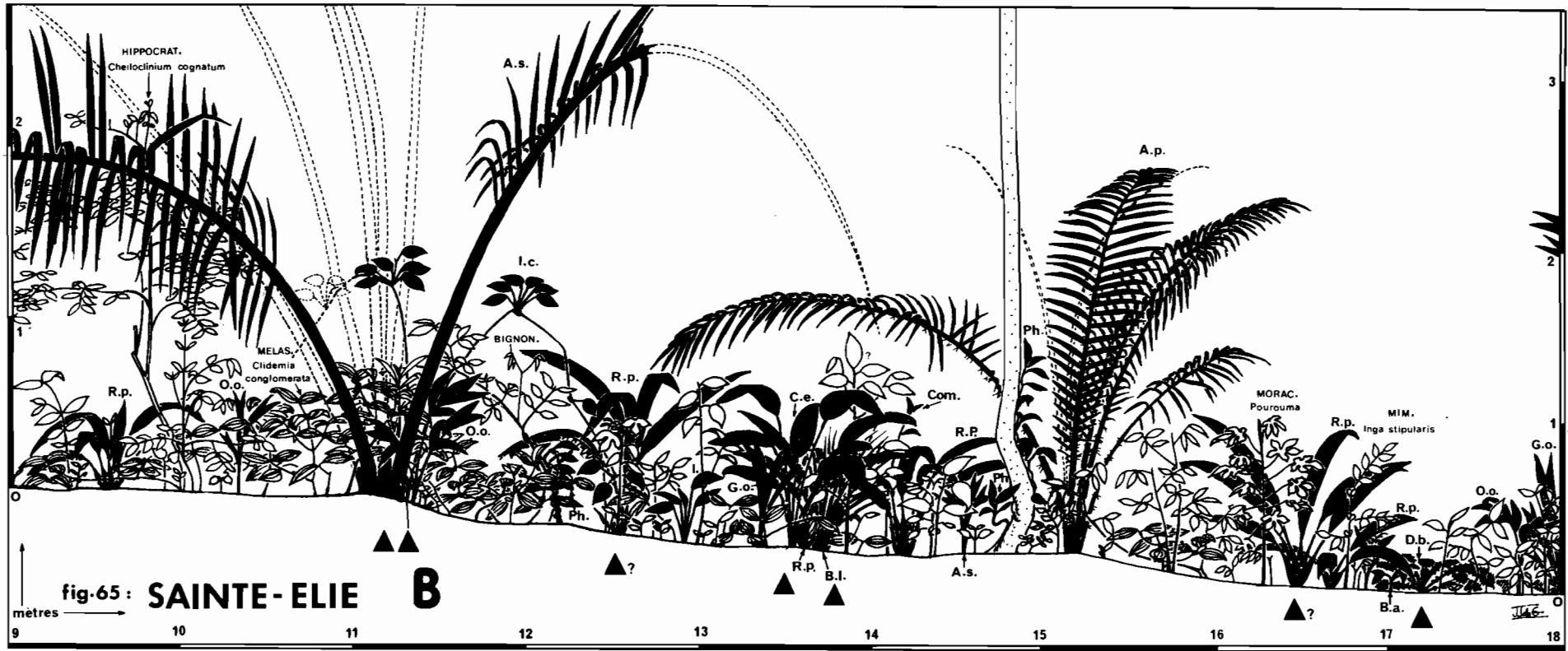


fig. 65: **SAINTE-ELIE** **A**





- | | | |
|---|---|-------------------------|
| - <u>Bactris</u> sp. 1 (Arecaceae) | } | (plantules indé- |
| - <u>Bactris</u> sp. 2 (") | | |
| - <u>Heliconia</u> sp. (Musaceae) | | |
| - <u>Ischnosiphon</u> sp. (Marantaceae) | | |
| | | terminables à l'espèce) |

soit une proportion de 11 % de Monocotylédones terrestres.

Enfin, parmi les relevés effectués par LINDEMAN (1953), dans son étude de la végétation côtière du Surinam, 15 concernent la forêt de terre ferme ("typical evergreen seasonal forest") analysée dans la région du Moengo et des Monts Nassau. Nous avons éliminés ceux qui sont manifestement situés dans des forêts basses de savanes, secondarisées ou à tendance marécageuse ("moist forest", "secondary forest", "scrub", "wood in savanna"), ne conservant que les 8 relevés apparemment effectués en forêt primaire bien drainée. Ces relevés, d'une superficie unitaire de 100 m², numérotés par l'auteur 72, 74, 75, 77, 78, 79, 83, 84, comportent, au total 95 Angiospermes terrestres dont 13 Monocotylédones, soit une proportion de 13 % de Monocotylédones terrestres. Ce nombre est évidemment approximatif car les relevés de LINDEMAN doivent être incomplets : aucune fougère n'y figure et les plantules les plus petites n'y ont, sans doute, pas été prises en considération. L'auteur fait d'ailleurs remarquer que "...in the small sample plots we were obliged to use, one will often miss species that are present in the neighbourhood, and the number of species that are really present remains a matter of conjecture".

Nous voyons donc que la proportion floristique de Monocotylédones terrestres, en forêt dense de terre ferme, varie de 0 à 13 % (Tableau XVI).

TABLEAU XVI : Les grands taxons de plantes vasculaires dans la terre ferme

	Nombre de relevés	Nombre total de sp.	Nombre de Ptérid.	Nombre d' Angios.	Nombre de Dicot.	Nombre de Monoc.	% (*) de Monoc. terrestres
<u>Galbao, parcelle A</u>	1	30	0	30	27	3	10 %
<u>Galbao, parcelle B</u>	1	16	0	16	16	0	0 %
<u>Crique Grégoire</u>	1	70	0	70	64	6	9 %
<u>Ste Elie - A -</u>	1	54	1	53	47	6	11 %
<u>Moengo et Mts Nassau(1)</u>	8	95	0	95	88	13	13 %

(*) : calculé par rapport du total des Angiospermes.

(1) : calculé d'après le total des espèces de 8 relevés de LINDEMAN (1953) en forêt de terre ferme, au Surinam.

b) Forêt marécageuse :

b₁ . Les palmiers et autres Monocotylédones arborescentes

Les forêts marécageuses de la zone côtière, bordant en général les estuaires et le cours inférieur des fleuves ("Symphonia globulifera type" et "Hura crepitans" forest" de LINDEMAN, 1953) sont riches en grands palmiers. Bien souvent, 3 espèces y sont mélangées en proportions variables selon les conditions écologiques : Mauritia flexuosa ("palmier-bâche") dont le stipe massif, qui peut atteindre 35 mètres de haut (WESSELS BOER, 1965), supporte une couronne de feuilles palmées Attalea regia ("maripa", synonyme : Maximiliana maripa), au stipe plus court (une vingtaine de mètres) mais dont les feuilles, pennées, atteignent 8 à 9 mètres de long. Ces 2 palmiers sont monocaules (modèle de CORNER). La troisième espèce, la plus commune, est un palmier cespiteux, Euterpe oleracea ("pinot" ou "wassañe") qui érige d'élégantes touffes de stipes élancés jusqu'à 25 mètres de haut (modèle de TOMLINSON). Le "maripa" affectionne les bords de fleuves et la forêt claire plus par besoin de lumière que pour la proximité de l'eau car il se contente généralement de sols bien drainés. Par contre, le "pinot" et le "palmier-bâche" sont strictement inféodés aux sols hydromorphes ; aussi, leurs racines portent-elles de petits pneumatophores dressés dont nous avons étudié la structure et l'histologie (de GRANVILLE, 1974). Les "pinots" peuvent vivre en formation presque pure sur de très grandes superficies (Fig. 66 D), comme les "pinotières" de la plaine de Kaw, ou être mêlés à des Dicotylédones arborescentes : ce sont les "pinotières mélangées" dont la biologie a été étudiée par OLDEMAN (1969). Manicaria saccifera ("toulouri") est un palmier très localisé dans certaines forêts marécageuses de la région côtière : en Guyane, nous l'avons trouvé le long de petits affluents des estuaires de l'Approuague et de l'Oyapock (Fig. 1). C'est une espèce monocaule, du modèle de CORNER, au stipe de dimensions modestes (5 à 6 mètres) portant d'énormes feuilles dressées dont le limbe est irrégulièrement découpé.

Dans l'intérieur de la Guyane, les forêts marécageuses n'occupent plus de surfaces aussi spectaculaires que dans la plaine côtière : elles sont réduites à d'étroites bandes bordant les ruisseaux d'eau

plus ou moins stagnante qui abondent dans toutes les vallées. Elles sont aussi moins riches en espèces que celles de la côte : Attalea regia y est très rare ; Mauritia flexuosa et Manicaria saccifera y font défaut. Ces 2 espèces dont les gros fruits, apparemment barochores et hydrochores, sont fréquents sur les plages où ils sont rejetés par la mer, ont, en Guyane, une aire restreinte à la zone d'influence des marées (1). Seul subsiste, parmi les grands palmiers, Euterpe oleracea (Fig. 55 A, 66 A). On y rencontre aussi, de temps à autres, l'"awara-mon-père", Iriarteia exorrhiza (Fig. 57 A).

Ces grandes espèces abritent généralement des palmiers de plus petite taille : Bactris sp. pl., dont B. acanthocarpoides, très commun dans l'intérieur, B. major, inféodé à la zone côtière, en bordure des estuaires ; Geonoma oldemanii, espèce néoténique aux longues feuilles entières (de GRANVILLE, 1975b), très localisé (Fig. 65 C, 66 C) et surtout Geonoma baculifera, commun dans toutes les "pinotières" où il forme parfois des ensembles denses de 1 à 2 mètres de haut sur quelques dizaines de mètres carrés. Cette espèce a la particularité de se reproduire végétativement par un mécanisme de marcottage naturel que nous avons décrit (de GRANVILLE, 1977), lorsque les stipes, devenus trop longs, s'inclinent et s'enracinent en touchant le sol. Attalea sagotii ("macoupi blanc") est un palmier acaule (hémicryptophyte ou géophyte ?), du modèle de CORNER, qui pousse dans certaines forêts marécageuses (Fig. 65 B, 66 C).

b2 . Les Monocotylédones herbacées

Le sous-bois de la forêt marécageuse est particulièrement spectaculaire par son pullulement de Monocotylédones à macrophylls (1,8 à 16,4 dm²) et à mégaphylls (plus de 16,4 dm²) : Fig. 65 C, 66 A et C, 67.

(1) : les quelques exemplaires de Mauritia flexuosa que nous avons repérés au confluent de la Petite et Grande Ouaqui, à plus de 200 km de la côte, ainsi que les 3 qui poussent à Saut Bâche, sur le haut Approuague (Fig. 1), témoignent sans doute d'une population relique ou de semences introduites de longue date par l'homme. A l'extérieur de la Guyane, cette espèce est très fréquente dans toutes les grandes plaines alluviales, notamment le bassin de l'Amazone jusqu'aux Andes, la Savane de Sipaliwini au sud du Surinam (Cf. 1ère partie, Fig. 47).

FIGURE 66 : LES MONOCOTYLEDONES DANS LA FORET MARECAGEUSE

- A : Bas fond marécageux riche en Monocotylédones.
On distingue les grandes feuilles entières de Bactris sp. nov. (1) néoténique car en fleurs à ce stade.
Au centre, se dresse un palmier "pinot", Euterpe oleracea (2) et, à gauche, on aperçoit les feuilles d'Ischnosiphon obliquus (Marantaceae).
(Crique Koulimapopann ; Tumuc-Humac).
- B : Saxofridericia aculeata (Rapateaceae) est une espèce caractéristique des sous-bois marécageux (Rivière Yaroupi)
- C : Forêt marécageuse où poussent plusieurs palmiers, en particulier Attalea sagotii (1) et Geonoma oldemanii (3).
On note aussi la présence parmi les Monocotylédones, de Dieffenbachia sp. (2) -Araceae-, Rapatea paludosa (4) -Rapateaceae-, Thurnia sphaerocephala (5) -Thurniaceae- (Piste de St-Elie, p.k. 17).
- D : "Pinotière" presque pure : chaque palmier (Euterpe oleracea) porte une multitude de "branches" orthotropes à sexualité latérale, d'où le port cespiteux du modèle architectural de TOMLINSON. (Tumuc-Humac).
- E : Montrichardia arborescens (Araceae) à la lisière de la forêt ripicole (Fleuve Approuague).



Fig.66

Les plus fréquentes sont : Heliconia latispatha, H. spathocircinata (Musaceae) -Fig. 67- ; Calathea sp. pl., Ischnosiphon obliquus, Monotagma sp. pl. (Marantaceae), en particulier, M. spicatum formant de véritables tapis (Fig. 62 B) ; Cyrtosperma americana, Dieffenbachia sp. pl. Xanthosoma belophyllum et, surtout, Spathiphyllum humboldtii (Araceae) -Fig. 67- ; Costus scaber (Zingiberaceae) ; Rapatea paludosa (Fig. 65 B), Saxofridericia aculeata (Fig. 66 B), Spathanthus unilateralis (Rapateaceae) ; Cyclanthus bipartitus (Cyclanthaceae) ; Bisboeckelera longifolia, Calyptracarya sp. pl. (Fig. 61 D), Hypolytrum sp. pl. (Cyperaceae). Thurnia sphaerocephala (Thurniaceae) pousse sur le fond sableux des ruisseaux d'eau claire : ses stades juvéniles sont entièrement aquatiques, avec des feuilles submergées, longues et souples, plus ou moins ondulées sur les bords, tandis que la plante adulte dresse au dessus de l'eau des touffes de feuilles rigides et scabres rappelant beaucoup celles des Cyperaceae (Fig. 66 C).

En lisière de la forêt, sur les rives marécageuses, poussent parfois Costus arabicus (Zingiberaceae), Urospatha sagittifolia (Araceae) et de remarquables ensembles unistratifiés constitués de clones de "moucou-moucou", Montrichardia arborescens (Araceae) -Fig. 66 E-.

Ainsi que les espèces de la forêt de terre ferme, la grande majorité des Monocotylédones des bas-fonds marécageux sont des hémicryptophytes cespiteux ou rhizomateux poussant selon le modèle de TOMLINSON.

b3 . Proportion des Monocotylédones terrestres en forêt
marécageuse (Tableau XVII)

La parcelle de forêt que nous avons étudiée le long de la piste de Ste Elie (Fig. 65) et dont il a déjà été question plus haut pour la partie qui concerne la forêt de terre ferme (Fig. 65 A) comporte une zone marécageuse (Fig. 65 C) et une zone intermédiaire sur sol très humide (Fig. 65 B). Le comptage des Monocotylédones terrestres dans ces deux dernières zones donne les résultats suivants :

La zone intermédiaire (Fig. 65 B), semi-marécageuse, d'une superficie de 9 m², possède environ 55 espèces d'Angiospermes dont 13

FIGURE 67 : LES MONOCOTYLEDONES DANS LA FORET MARECAGEUSE

Exemple d'un bas fond marécageux particulièrement riche en Monocotylédones herbacées. Deux **seulement** (3 et 5) sont arborescentes. (forêt entre Saül et Crique Limonade) :

- 1 - Asplundia brachyphylla (Cyclanthaceae)
- 2 - Cyclanthus bipartitus (Cyclanthaceae)
- 3 - Euterpe oleracea (Arecacéae)
- 4 - Heliconia spatho-circinada (Musaceae)
- 5 - Phenakospermum guianense (Musaceae)
- 6 - Spathiphyllum humboldtii (Araceae)
- 7 - Thoracocarpus bissectus (Cyclanthaceae), qui est une plante mobile grimpante.



Fig. 67

Monocotylédones terrestres :

- Astrocaryum paramaca (Arecaceae)
- Attalea sagotii (")
- Bactris cf. acanthocarpoides (")
- Bisboeckelera longifolia (Cyperaceae)
- Calathea elliptica (Marantaceae)
- Disteganthus basilateralis (Bromeliaceae)
- Geonoma oldemanii (Arecaceae)
- Heliconia sp. (Musaceae)
- Ischnosiphon centricifolius (Marantaceae)
- Ischnosiphon sp. (")
- Oenocarpus oligocarpa (Arecaceae)
- Rapatea paludosa (Rapateaceae)
- sp. indét. (Commelinaceae)

soit une proportion de 23 % de Monocotylédones terrestres.

La zone marécageuse (Fig. 65 C), de 8 m², possède environ 34 Angiospermes dont 5 Monocotylédones terrestres :

- Astrocaryum paramaca (Arecaceae)
- Calathea elliptica (Marantaceae)
- Oenocarpus oligocarpa (")
- Rapatea paludosa (Rapateaceae)

soit une proportion de 15 % de Monocotylédones terrestres.

Enfin, 58 relevés de LINDEMAN (1953), au Surinam, portant sur des surfaces de forêt plus importantes que les nôtres, permettent de compléter ces résultats (Tableau XVII) : nous avons calculé la proportion de Monocotylédones, **par rapport** au total des Angiospermes de l'ensemble des relevés, d'une surface unitaire de 100 m², effectués dans chacun des principaux groupements végétaux distingués par l'auteur : "Swamp wood" (relevés N° 1 à 9), "Triplaris marsh forest and Mauritia-Swamp strips" (relevés N° 10 à 28), "Symphonia marsh forest" (relevés N° 52 à 68), "Marsh forest" (relevés N° 29 à 32), "Mauritia-chryso-balanus association" (relevés N° 115 à 123). Selon les différents types de forêt marécageuse analysés, nous obtenons un pourcentage de Monocotylédones terrestres oscillant entre 12 % et 31 %, fourchette à l'intérieur de laquelle sont compris nos propres résultats, d'après la parcelle de la figure 65 B et C.

TABLEAU XVII : Les grands taxons de plantes vasculaires dans la
la forêt marécageuse

	Nombre de relevés	Nombre total de sp.	Nombre de Ptérid.	Nombre d' Angios.	Nombre de Dicot.	Nombre de Monoc.	% (*) Monoc. terres
(1) <u>Swamp wood</u> (Coronie, Nickerie, Braamspunt)	9	34	2	32	22	10	31 %
(1) <u>Triplaris marsh forest and Mauritia-swamp strips</u> (Wiawia)	19	39	1	38	28	10	26 %
(1) <u>Symphonia marsh fo- rest</u> (Wiawia, Tibi- ti, Moengo)	17	77	1	76	63	13	17 %
(1) <u>Marsh forest</u> (Coronie)	4	17	0	17	15	2	12 %
(1) <u>Mauritia-Chrysoba- lanus association</u> (Moengo, Wiawia, Coronie)	9	23	1	22	19	3	14 %
<u>Ste-Elie - B -</u>	1	57	2	55	42	13	23 %
<u>Ste-Elie - C -</u>	1	35	1	34	29	5	15 %

(*) : calculé par rapport au total des Angiospermes

(1) : calculé d'après les relevés de LINDEMAN (1953) au Surinam

2°/ EPIPHYTES ET PLANTES MOBILES GRIMPANTES
=====

a) Les épiphytes :

a₁ . Les taxons épiphytes monocotylédoniens
=====

Trois grandes familles de Monocotylédones, en forêt guyanaise, se partagent la vie épiphytique. Par ordre d'importance en nombre d'espèces, ce sont : les Orchidaceae, les Bromeliaceae et les Aracaceae. Une quatrième, les Cyclanthaceae, possède aussi quelques espèces épiphytes.

Les Dicotylédones épiphytes sont beaucoup moins nombreuses. Elles appartiennent principalement aux familles suivantes : Clusiaceae, Gesneriaceae, Piperaceae (Peperomia) et, accessoirement, Cactaceae, Ericaceae, Marcgraviaceae.

Les Orchidaceae sont représentées, en Guyane, par plus de 200 espèces épiphytes appartenant à de nombreux genres, en particulier : Brasavola, Brassia, Bulbophyllum, Dichaea, Epidendrum, Ionopsis, Maxillaria, Menadenium, Octomeria, Oncidium, Pleurothallis, Polystachya, Scaphyglottis, Sobralia, Stanhopea, Trigonidium. Bien que la vie épiphytique les amène à occuper des habitats assez semblables, on rencontre une très grande variété de formes, depuis le minuscule Psycmorchis pusilla aux fleurs jaunes, d'une taille de 2 à 5 cm, ou encore Dichaea pendula aux feuilles distiques imbriquées à la base sur des tiges pendantes charnues, jusqu'aux grandes espèces, généralement à pseudobulbes et à feuilles dressées, dont certaines atteignent 50 cm de haut. Celles-ci peuvent avoir des inflorescences pauciflores à grandes fleurs voyantes comme Menadenium labiosum, Sobralia sessilis, ou, au contraire de longues inflorescences pourvues de nombreuses petites fleurs : l'inflorescence d'Oncidium kappleri, très ramifié et portant une multitude de fleurs jaune vif, atteint 2 mètres de long !

Les Bromeliaceae sont moins riches en espèces que les Orchidaceae. La plupart forme des rosettes de feuilles érigées sur les branches qui leur servent de support. On rencontre surtout Aechmea sp. pl., Catopsis sessiliflora, Guzmania lingulata, petite espèce semi-héliophile extrêmement commune, même sur les branches basses (Fig. 68 A), Streptocalyx sp. pl. (Fig. 68 B), Tillandsia sp. pl., Vriesia sp. pl.

Chez les Araceae, les épiphytes sont en majorité des Anthurium et des Philodendron, en particulier Philodendron grandifolium aux énormes "rosettes" de feuilles sagittées (Fig. 68 C et D).

Enfin, nous ne connaissons qu'une seule espèce, parmi les Cyclanthaceae, qui soit exclusivement épiphyte : Ludovia lancifolia, aux longues feuilles entières oblancéolées.

FIGURE 68 : LES MONOCOTYLEDONES EPIPHYTES

- A : Guzmania lingulata (Bromeliaceae), sur une branche basse, dans la végétation ripicole. On remarque que les "adultes" ont des feuilles oblongues formant des citernes à la base, tandis que les plantules possèdent des feuilles linéaires ne formant pas de citernes et capables d'absorber directement l'humidité atmosphérique à la manière des Tillandsia. (Saut Ektou, sur le Tamouri).
- B : Steptocalyx cf. longifolius (Bromeliaceae), en fleurs dans dans la végétation ripicole (rivière Camopi).
- C et D : Philodendron grandifolium (Araceae) dans la végétation ripicole : les longues racines absorbantes pendent jusqu'à la surface de l'eau (rivière Arataye).



Fig. 68

a₂ . Principales adaptations à l'épiphytisme chez les
=====

Monocotylédones
=====

Les Monocotylédones épiphytes possèdent des structures souvent hautement spécialisées leur conférant de remarquables adaptations aux conditions écologiques auxquelles elles sont soumises : la myrmécophilie, la succulence foliaire (Orchidaceae, Bromeliaceae, certaines Araceae) et caulinaire (en particulier le pseudobulbe des Orchidaceae), le voile racinaire des Orchidaceae, l'absorption d'eau et de matières nutritives par les trichomes des Bromeliaceae sont des dispositifs connus de longue date. PABST (comm. pers.) fait remarquer que la couche de cellules du voile des Orchidaceae permet à des espèces saxicoles de résister à des températures atteignant 60° avec 10 % d'humidité relative de l'air.

BENZING (1973), qui étudie la nutrition minérale chez les Orchidaceae et les Bromeliaceae, distingue 3 stratégies aboutissant à l'épiphytisme : les citernes ("tank or nest epiphytism"), surtout répandues chez les Bromeliaceae mésophytiques ; l'épiphytisme "atmosphérique", c'est-à-dire l'absorption directe de l'eau et des éléments minéraux de l'atmosphère par les trichomes des feuilles des Bromeliaceae xérophytiques (Tillandsia) et l'épiphytisme particulier des Orchidaceae dont les racines, très développées contrairement à celles des Bromeliaceae, restent les organes principaux d'absorption.

Certaines Araceae (Monstera sp. pl., Philodendron sp. pl., en particulier Ph. goeldii) émettent, outre les racines spécialisées dans l'ancrage sur le support et qui ont peut être, aussi, un rôle nutritif, de longues racines pendantes, souples et élastiques, à fonction exclusivement nutritive. Ces dernières assurent la liaison entre la plante et le sol, ou l'eau lorsque le support domine une rivière. Ce dispositif est également remarquable si l'on réalise la résistance mécanique et la pression osmotique nécessaire pour l'alimentation de la plante en eau à travers des racines pouvant atteindre 30 mètres de long pour un diamètre n'excédant pas 1 ou 2 cm.

Enfin, la faible fertilité des épiphytes est à opposer à la rapidité de maturation des éphémérophytes des déserts qui, elles aussi, vivent dans un environnement très défavorable : on peut se demander

s'il n'existe pas d'épiphytes éphémérophytes accomplissant rapidement leur cycle complet pendant les pluies.

a₃ . Croissance et architecture des Monocotylédones épiphytes

Il est évident que les biotopes les plus inhospitaliers pour les plantes en général ne favorisent pas la production de biomasse. Aussi, la croissance des épiphytes est-elle très lente : "Atmospheric bromeliads and xerophytic Orchids mature much more slowly than terrestrial and tank bromeliads" (BENZING, 1973).

Nous connaissons mal l'architecture des épiphytes en général et, en particulier, celle des Orchidaceae dont certaines ont une croissance sympodiale, d'autres, une croissance monopodiale, mais qu'il serait prématuré de rattacher à un modèle connu. Chez les Bromeliaceae épiphytes, la croissance paraît toujours être sympodiale et, selon HALLE (comm. pers.) et JEANNODA ROBINSON (1977), elles appartiennent soit au modèle de TOMLINSON (par exemple Aræococcus micranthus et Guzmania lingulata).

a₄ . Répartition des épiphytes

La répartition des épiphytes dans la vôte forestière est très irrégulière. Elle dépend, bien entendu, de l'existence de supports adéquats et bien éclairés d'où une discontinuité spatiale importante de la végétation épiphytique : les grosses branches des arbres émergents âgés sont particulièrement favorables à l'installation des épiphytes car elles allient l'intensité de l'éclairement à l'avantage d'un substrat déjà en voie de décomposition, c'est-à-dire une pédogénèse très particulière. D'autre part, leur ancienneté a permis la croissance lente (Cf. § précédent), des épiphytes qui, sur des supports plus jeunes n'auraient eu pas le temps de se développer. Les plantes de nombreux taxons épiphytes y prolifèrent, groupées et mêlées les unes aux autres sans que la compétition soit, pour elles, un important facteur de survie : "competition for space and light seems to be mild, at least among adults" (BENZING, 1973).

Cependant, la hauteur du support n'a qu'un rôle secondaire : les épiphytes ne colonisent les hautes branches, en forêt dense, que parce qu'elles sont mieux éclairées. A la lisière de la forêt (savanes, clairières, inselbergs, fleuves), on observe jusqu'au niveau du sol les mêmes épiphytes qui, dans la forêt, peuplent la voûte, à condition, évidemment, qu'ils trouvent des supports propices. Ceci est particulièrement vrai pour la végétation ripicole dont OLDEMAN (1972), qui en a étudié la structure, fait remarquer "qu'au bord des rivières, la voûte forestière descend jusqu'au niveau de l'eau", les arbres étant inclinés et rabattus vers l'eau dans un mouvement d'éventail. Dans la forêt basse de transition qui pousse, sur les inselbergs, entre la forêt dense et la savane roche, nous avons vu (Cf. 1ère partie, Chapitre IV, § 2 a) que des épiphytes ordinairement inféolés à la voûte de la forêt dense, se trouvent ici à portée de main sur les branches basses et même le sol (Fig. 70 A).

Nous avons dessiné (Fig. 69) un fragment de végétation ripicole, au Saut Ektou, sur le Tamouri, à proximité de son confluent avec le Camopi (Fig. 1). Ce schéma met en évidence la présence d'épiphytes bas qui sont, en majorité, des Monocotylédones. Cette répartition a pour origine d'une part l'existence de supports favorables à faible distance du sol (fourches d'un gros tronc incliné portant plusieurs complexes réitérés), d'autre part un éclaircissement proche de l'horizontale provenant en partie de la réflexion du soleil sur l'écume blanche du "saut".

a5 . Proportion de Monocotylédones épiphytes
=====

Il n'a pas été possible d'effectuer des comptages d'épiphytes suffisamment précis pour évaluer la proportion de Monocotylédones épiphytes dans la voûte forestière. Cependant, pour l'ensemble de la flore épiphytisque vasculaire néotropicale, M. MADISON (1977) cite 12640 espèces de Monocotylédones (dont 11 000 Orchidaceae !) contre 2 030 espèces de Dicotylédones : 86 % des Angiospermes épiphytes sont des Monocotylédones. Etant donné la relative uniformité du milieu, dans la voûte, sur grandes distances, et l'indépendance des épiphytes

FIGURE 69 : LA VEGETATION RIPICOLE AU SAUT EKTOU

(confluent du Tamouri et du Camopi)

On note la prolifération d'épiphytes bas due, en partie, à la réflexion de la lumière sur l'écume blanche assurant un éclaircissement par en dessous.

Les arbres qui servent de support ont un comportement typiquement ripicole, tel qu'il a été décrit par OLDEMAN (1972) ; le plus grand porte 2 complexes réitérés bien visibles (R₁ et R₂).

Symboles : Monocotylédones en noir
Dicotylédones en trait fin

Légende
=====

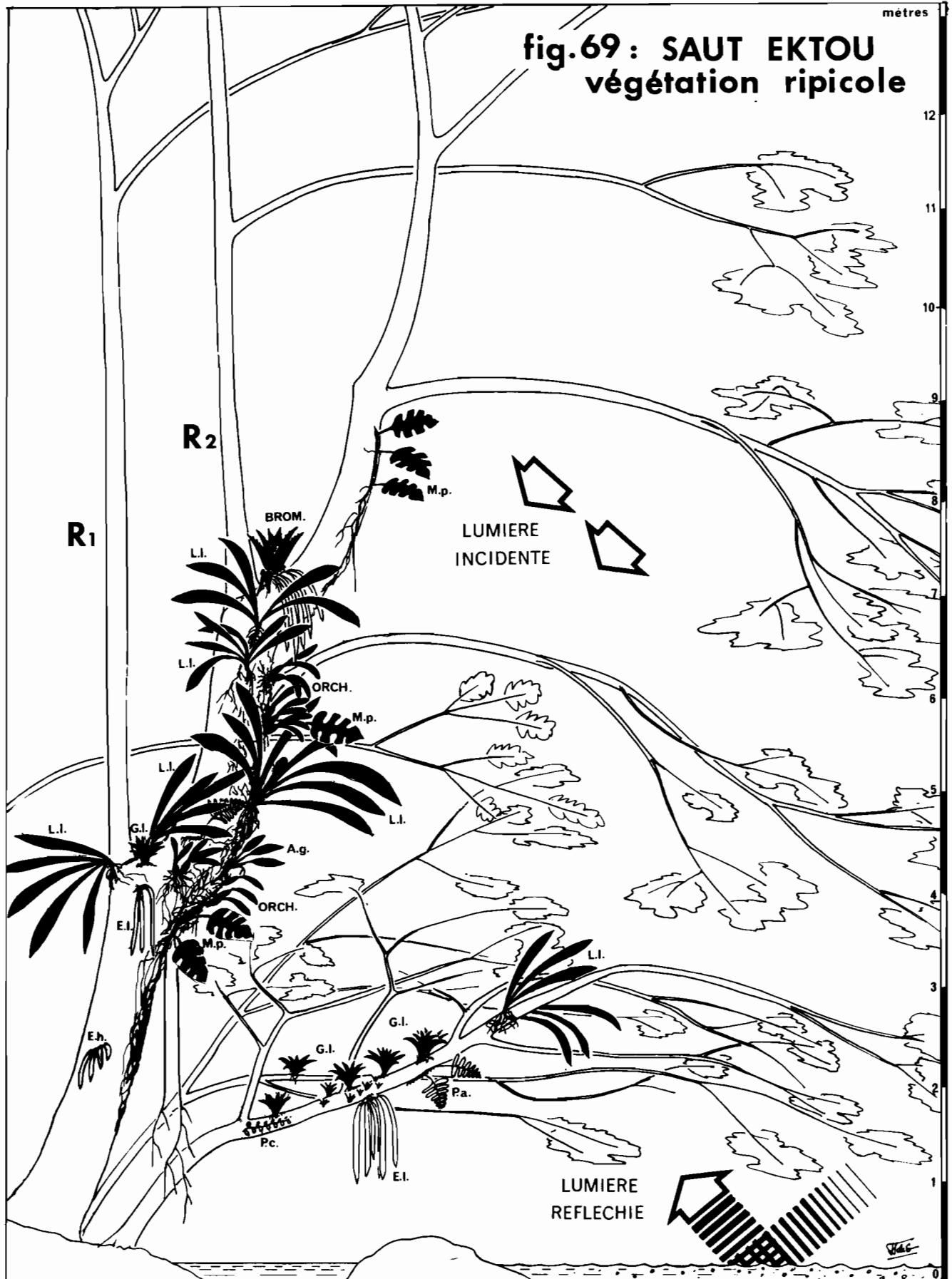
MONOCOTYLEDONES

A. g. : Anthurium gracile (Araceae)
BROM. : Bromeliaceae, sp. indét.
G. l. : Guzmania lingulata (Bromeliaceae)
L. l. : Ludovia lancifolia (Cyclanthaceae)
M. a. : Monstera adansonii (Araceae)
ORCH. : Orchidaceae, sp. indét.

PTERIDOPHYTES

E. h. : Elaphoglossum herminieri (Lomariopsidaceae)
E. l. : Elaphoglossum laminarioides (Lomariospsidaceae)
P. a. : Polypodium attenuatum (Polypodiaceae)
P. c. : Polypodium ciliatum (Polypodiaceae)

fig.69 : SAUT EKTOU
végétation ripicole



vis à vis du sol, des conditions de drainage, de la densité et de la hauteur de la forêt, nous estimons que cette proportion ne doit pas être bien différente de celle que l'on peut attendre pour le cas particulier de la forêt guyanaise.

b) Les plantes mobiles grimpantes :

Les "plantes mobiles" (concept établi par OLDEMAN, 1974a) prennent naissance en terre puis grimpent le long du tronc des arbres où elles s'accrochent à l'aide de racines adventives. Nous les appellerons dorénavant "plantes mobiles grimpantes" par opposition aux "plantes mobiles rampantes" qui sont des herbes terrestres, rhizomateuses ou stolonifères se déplaçant horizontalement (JEANNODA-ROBINSON, 1977 - NDIAYE, 1977). Au fur et à mesure du développement d'une plante mobile grimpante, la partie la plus ancienne de sa tige meurt, le contact caulinaire avec le sol est rompu, tandis qu'elle continue de progresser vers le haut du tronc ; les racines adventives de fixation, ou d'autres racines spécialisées dans la nutrition, ou les deux simultanément subviennent alors seules à son alimentation, à l'instar des épiphytes.

Des intermédiaires existent entre les plantes mobiles grimpantes et les épiphytes fixes, la mobilité étant fonction de la longueur des entre-noeuds et de la vitesse de croissance : les épiphytes ont un rhizome court, certes, mais dont la croissance assure un déplacement très lent de la plante, par exemple Ludovia lancifolia (Cyclanthaceae) plusieurs espèces d'Anthurium (Araceae). Nous les maintenons dans la catégorie des épiphytes car leur déplacement est trop lent pour avoir une signification écologique importante.

"Plants of this habitat and habit have been referred to as "shade epiphytes" -WALTER, 1971- or "small climbers" -RICHARDS, 1952-. They are mostly monocotyledons and ferns and, in the neotropics, the majority of them belong to a relatively few genera of the families Araceae, Cyclanthaceae and Polypodiaceae" M. MADISON, 1977 b). En forêt guyanaise, les plantes mobiles grimpantes sont effectivement bien représentées par deux familles monocotylédonnes et certaines Cy-

FIGURE 70 : LES MONOCOTYLEDONES EPIPHYTES

- A : Forêt basse d'inselberg sur le versant sud du Mitaraka Sud (Tumuc-Humac). On note la prolifération d'épiphytes (Araceae et Bromeliaceae) sur les branches des grands buissons.
- B : Philodendron tripartitum (Araceae) est une plante mobile grimpante (environs du Saut Ektou, sur le Tamouri).
- C et D : Les épiphytes, tombés sur le sol, se redressent et survivent plusieurs années grâce à la trouée lumineuse provoquée par le chablis qui les a entraînés.

En C, on remarque Anthurium solitarium (1) -Araceae- et Asplenium serratum (2) -Aspleniaceae-, exemples de convergences morphologiques et écologiques entre Monocotylédones et Ptéridophytes (Chemin des Emerillons).

En D, : Vriesia sp. -Bromeliaceae- (environs de Saül).



Fig. 70

clanthaceae, notamment Evodianthus funifer (Fig. 79 A), du modèle de CHAMBERLAIN, et Thoracocarpus bissectus (Fig. 65 C, 67), dont l'architecture est inconnue ; ainsi que de nombreuses espèces d'Araceae, pour la plupart du modèle de CHAMBERLAIN, sauf Heteropsis jenmani : Monstera sp. pl., Philodendron sp. pl. (Fig. 65, 70 B, 79 B), Syngonium vellozianum. Un seul genre d'Orchidaceae (Vanilla) se comporte, en Guyane, en plante mobile grimpante.

3°/ CONVERGENCES ECOLOGIQUES ET MORPHOLOGIQUES ENTRE MONOCOTYLEDONES ET PTERIDOPHYTES
=====

Il est surprenant de constater à quel point la répartition et l'écologie des Ptéridophytes, et, plus particulièrement des fougères, dans la forêt, sont comparables à celles des Monocotylédones.

La forêt de terre ferme, bien structurée, sur sol profond, ne comporte guère de fougères terrestres, tandis que celles-ci abondent souvent dans les bas-fonds marécageux où elles se mêlent aux Monocotylédones : Didymochlaena truncatula, Hemidictyum marginatum, Tectaria incisa (Dryopteridaceae) ; Thelypteris guianensis (Thelypteridaceae) ; Pteris altissima (Pteridaceae) ; Cyathea oblonga (Cyatheaceae) ; Schizaea sp. pl. (Schizaeaceae). Dans les forêts instables, broussailleuses, à sous-bois lumineux mais non marécageux, poussent des touffes isolées d'Adiantum sp. pl. (Adiantaceae) ; de Lindsaea sp. pl. (Lindsaeaceae) ; Ctenitis protensa var. funesta, Diplazium sp. pl. (Dryopteridaceae) ; Metaxya rostrata (Cyatheaceae). Quant aux ensembles unistratifiés monospécifiques, ils sont surtout représentés par des Sélaginelles formant, par endroits de véritables tapis, notamment dans la forêt basse d'inselberg (Cf. 1ère partie : Chapitre IV, § 1 a₂), mais aussi par Adiantum latifolium (Adiantaceae), Tectaria incisa (Dryopteridaceae).

Parmi les épiphytes, dans les mêmes biotopes que les Monocotylédones, on trouve également un grand nombre d'espèces de fougères (Fig. 69). Les plus fréquentes sont : Anetium citrifolium (Vittariaceae),

Asplenium sp. pl. (Aspleniaceae), Elaphoglossum sp. pl. (Lomariopsidaceae), Hymenophyllum sp. pl. (Hymenophyllaceae), Nephrolepis sp. pl. (Oleandraceae), Polypodium sp. pl. (Polypodiaceae), Polytaenium cajenense, Polytaenium feei (Vittariaceae), Trichomanes sp. pl. (Hymenophyllaceae).

Enfin, il existe aussi des plantes mobiles parmi les fougères dont les plus remarquables sont les Polybotria (Dryopteridaceae) et Lomariopsis japurensis (Lomariopsidaceae, Fig. 63).

Les convergences morphologiques entre fougères et Monocotylédones sont tout aussi frappantes :

En Guyane, les fougères arborescentes de très grande taille font défaut : Cyathea imrayna dont le stipe peut atteindre 3 mètres et C. microdonta (Cyatheaceae), qui atteint parfois 4 ou 5 mètres, sont les plus hautes que l'on puisse voir. Cependant, beaucoup de Cyathea ressemblent aux palmiers par l'aspect de leurs frondes, leur mode de croissance et leur port monocaule. Metaxya rostrata (Cyatheaceae) est une fougère acaule qui pousse dans le sous-bois, presque toujours en compagnie d'Oenocarpus bacaba (palmier "comou"). Ses grandes frondes dressées, penchées, se confondent, de loin, avec les feuilles des jeunes "comous" (Fig. 58 B). Dans les Andes, à 1 900 m d'altitude, des Cyatheaceae et des palmiers (les unes comme les autres étant du modèle de TOMLINSON) alternent dans les mêmes biotopes, à la périphérie de chablis (OLDEMAN, 1978 et Fig. 58 C et D).

Certains épiphytes ressemblent à s'y méprendre à des Monocotylédones : à quelques mètres de distance, il est presque impossible de distinguer Asplenium serratum (Aspleniaceae) ou Polypodium crassifolium (Polypodiaceae) de Philodendron linnaei (Araceae) ou de certaines Bromeliaceae. BENZING (1973), qui étudie l'épiphytisme chez les Bromeliaceae, fait d'ailleurs remarquer que "...tank or nest epiphytism has also evolved in epiphytes from other families (e.g. Asclepiadaceae, Polypodiaceae)" -Fig. 70 C-.

En fait, il semble évident que les convergences morphologiques et les convergences écologiques sont étroitement liées, les unes entraînant les autres : en effet, les Ptéridophytes et les Monocotylédones ont en commun l'absence de cambium, donc de croissance secondaire et, par conséquent, de ramification poussée et de réitérations non traumatiques (Cf. Introduction). Beaucoup d'entre elles ont également en commun leur mode de multiplication végétative : les fougères et les Monocotylédones terrestres du sous-bois sont, dans la majorité des cas, des herbes rhizomateuses. Il existe même une fougère arborescente malgache, Cyathea dregei (HALLE, comm. pers.), dont la ramification dichotomique des stolons est très comparable à celle de Nypa fruticans (Arecaceae - TOMLINSON, 1971).

Il n'est donc pas étonnant que des taxons, pourtant aussi éloignés, de plantes vasculaires aient les mêmes aptitudes à occuper des biotopes analogues.

x
x x
xxx

CHAPITRE II

LES MONOCOTYLEDONES DANS LES FORMATIONS OUVERTES

Nous n'aborderons que très partiellement les formations végétales non forestières, adjacentes à la forêt ou en enclave dans celle-ci, afin de mettre en évidence leur richesse en Monocotylédones. Les principales ont, en effet, déjà été l'objet de descriptions détaillées et d'études phytoécologiques : savanes (HOOCK, 1971), marais (LINDEMAN, 1953 - de GRANVILLE, 1976), inselbergs (1ère partie de ce mémoire). Nous nous proposons seulement de donner une estimation de la proportion en Monocotylédones à partir des études précipitées.

1°/ LES SAVANES COTIERES (Tableau XVIII)

Les savanes guyanaises, dispersées le long de la côte, entre Cayenne et Iracoubo (Fig. 1), hébergent peu d'arbres. Cependant, outre quelques arbres de petite taille, on peut y voir des palmiers. Les espèces monocaulées, de grandes dimensions, sont Mauritia flexuosa ("palmier-bâche") dans les endroits marécageux (Fig. 71 A) et le long des petites criques, Acrocomia lasiospatha ("moucaya") sur les sols bien drainés. Il existe également quelques palmiers cespiteux : Astrocaryum vulgare ("awara") et Bactris campestris, de taille beaucoup plus modeste que l'"awara".

Le tapis herbacé est riche en Monocotylédones, principalement des Gramineae et des Cyperaceae, accessoirement des Xyridaceae, des Eriocaulaceae, des Orchidaceae. Heliconia psittacorum (Musaceae) forme, par endroits, dans les zones humides, des ensembles spectaculaires et denses, résultant de leur intense multiplication végétative (Fig. 71 A).

TABLEAU XVIII : Les grands taxons de plantes vasculaires dans les savanes côtières (1) et la forêt sèche sur sables blancs (2)

	Nombre total de sp.	Nombre de Ptérid.	Nombre d' Angios.	Nombre de Dicot.	Nombre de Monoc.	% (*) de Monoc. terrestre.
(1) <u>SAVANES</u>						
<u>Savanes hautes :</u>						
Groupement paraforestier périphérique	124	3	121	76	45	37 %
Savane haute arbustive	141	3	138	90	48	35 %
Savane haute herbeuse	64	2	62	38	24	39 %
<u>Savanes basses :</u>						
Savane basse à nanophanérophytes	83	1	82	42	40	49 %
Savane basse herbacée	101	2	99	44	55	56 %
Savane basse arbustive	84	2	82	41	41	50 %
Fourrés sclérophylles	71	3	68	36	32	47 %
Savane basse marécageuse	142	3	139	63	76	55 %
(2) <u>"SAVANNA FOREST"</u>	44	0	44	37	7	16 %

(*) : calculé par rapport au total des Angiospermes

(1) : calculé d'après les relevés de HOOCK (1971)

(2) : calculé d'après 6 relevés de LINDEMAN (1953) au Surinam

HOOCK (1971), dans son étude des savanes de la région de Kourou, distingue plusieurs catégories de savanes pour lesquelles nous avons calculé, d'après ses relevés, la proportion de Monocotylédones (Tableau XVIII). Nous voyons que, dans les "savanes hautes", caractérisées par une végétation peu discontinue, haute, et une flore relativement riche,

la proportion, en nombre d'espèces, de Monocotylédones varie entre 35 % et 39 %. Dans les "savanes basses", sur sol plus pauvre, podzolisé, la végétation est plus discontinue et plus basse ; cette proportion varie entre 49 % et 56 %. Remarquons enfin que, dans les "savanna-forest" de LINDEMAN (1953), qui sont des forêts côtières, adjacentes aux savanes, à tendance xérique et sur sables blancs, 16 % des espèces sont des Monocotylédones, d'après 6 relevés de l'auteur, d'une surface unitaire de 100 m² (N° 109 à 114).

2°/ LES MARAIS COTIERS (Tableau XIX)

Les marais côtiers sont des étendues d'herbes, parfois parsemées d'arbrisseaux, inondées quasiment tout au long de l'année (Fig. 71 B). En Guyane, on les rencontre surtout entre le Mahury et l'embouchure de l'Oyapock (plaine de Kaw, Fig. 1) ainsi qu'au nord de l'estuaire de la Mana (Savane Sarcelle, Fig. 1). Comme dans les savanes "sèches", les Monocotylédones sont surtout représentées par des Cyperaceae et des Gramineae, accessoirement par des Alismataceae, des Araceae, des Typhaceae (Typha angustifolia), des Xyridaceae. Montrichardia arborescens (Araceae), aux tiges charnues, dressées, épineuses portant des feuilles sagittées, est bien caractéristique de certains groupements des marais. Les étendues d'eau libre sont occupées par des hydrophytes dicotylédoniens (Nymphaeaceae, Menyanthaceae), mais surtout monocotylédoniens : Araceae (Pistia stratiotes), Lemnaceae, Mayacaceae, Pontederiaceae. Y vivent également quelques Ptéridophytes de la famille des Salviniaceae.

FIGURE 71 : LES MONOCOTYLEDONES DANS LES FORMATIONS OUVERTES

.

- A : Les savanes côtières. Au premier plan, on distingue un ensemble très dense d'Heliconia psittacorum (Musaceae), en fleurs, espèce qui se propage rapidement par multiplication végétative (croissance selon le modèle de TOMLINSON forme rhizomateuse). A l'arrière plan, la savane, floristiquement dominée par des Cyperaceae et des Gramineae est parsemée de groupes de "palmiers-bâches", Mauritia flexuosa, dont la présence est un indice de sols marécageux. (bords de la piste St. Elie, aux environs de Sinnamary).
- B : Les marais côtiers. Sur un sol inondé, les Monocotylédones sont prépondérantes dans la végétation herbacée tandis qu'émergent quelques îlots de terre ferme formant de petits refuges forestiers. (Savane Gabriel, à proximité de Roura).
- C et D : Les "cambrouses".
- En C : "cambrouse" à Lasiacis ligulata (Gramineae), sur une pente forte, entre le Toukouchipann et le Sommet en Cloche (Tumuc-Humac). On remarque les arbres isolés drapés de lianes.
- En D : "cambrouse" à Guadua macrostachya (Gramineae) dans la végétation ripicole (rivière Arataye).



Fig.71

TABLEAU XIX : Les grands taxons de plantes vasculaires dans les marais subcôtiers

	Nombre de relevés	Nombre total de sp.	Nombre de Ptérid.	Nombre d' Angios.	Nombre de Dicot.	Nombre de Monoc.	% (*) de Monoc. terrestres
<u>Savane Sarcelle</u>							
(ensemble des groupements du marais; plage, cordon littoral et étendues d'eau libre exclus)	1	29	2	27	11	16	60 %
<u>Eaux salées & saumâtres</u> =====							
(1) <u>Eleocharis mutata swamp</u> (Nickerie) - eaux salées -	1	5	1	4	3	1	25 %
(1) <u>Brackish Typha-Cyperus articulatus swamps</u> (Nickerie, Wiawia, Coronie) - eaux saumâtres -	7	31	4	27	18	9	33 %
<u>Eaux douces</u> =====							
(1) <u>Leersia hexandra swamps</u> (Nickerie)	10	37	1	36	19	17	47 %
(1) <u>Cyperus giganteus-Typha-Scleria swamps</u> (Wiawia, Nickerie)	18	57	4	53	28	25	47 %
(1) <u>Rhynchospora corymbosa swamps</u> (Nanni creek, Coronie)	6	35	6	29	15	14	48 %
(1) <u>Lagenocarpus guianensis</u> other Cyperaceae swamps (Moengo-Tapoe, Wiawia)	9	22	3	19	7	12	63 %

(*) : calculé par rapport au total des Angiospermes

(1) : calculé d'après les relevés de LINDEMAN (1953), au Surinam

D'après l'étude que nous avons faite sur la Savane Sarcelle (de GRANVILLE, 1976), la proportion en espèces de Monocotylédones, calculée pour l'ensemble des groupements du marais, à l'exception des étendues d'eau libre peuplées d'hydrophytes flottants, est de 60 %. 51 relevés, de 100 m² chacun, effectués au Surinam par LINDEMAN (1953) révèlent un pourcentage de Monocotylédones de 25 % à 33 % dans les groupements littoraux à eaux salées et saumâtres (relevés N° 1 à 8 de l'auteur), de 47 % à 63 % dans les groupements d'eau douce (relevés N° 15 à 42 et 50 à 64).

3°/ LES INSELBERGS (Tableau XX)

Les inselbergs sont des dômes rocheux ou de simples pentes dénudées appelés localement "savanes-roches", que l'on rencontre sur socle cristallin, surtout dans la moitié sud de la Guyane (1ère partie : Chapitre II, § 1). La végétation, à prédominance herbacée, plus ou moins parsemée de fourrés isolés (Fig. 72 A), est généralement discontinue. Les Monocotylédones des "savanes-roches" sont des Cyperaceae, des Gramineae, des Orchidaceae (Fig. 72 D), des Bromeliaceae, Anthurium solitarium (Araceae), Furcraea foetida (Agavaceae - Fig. 72 C), et, au niveau des suintements, des Eriocaulaceae et des Xyridaceae.

Ayant étudié en détail, dans la première partie de cet ouvrage, la flore et la végétation des inselbergs des Tumuc-Humac (Fig. 1) qui sont les plus élevés et les plus spectaculaires en Guyane, nous avons calculé une proportion en espèces de Monocotylédones de 57 %, en moyenne dans les "savanes-roches". Si l'on tient compte des différents faciès de végétation de la "savane-roche" que nous avons définis dans notre étude (1ère partie : Chapitre IV, § 1 c), nous obtenons une proportion de Monocotylédones variant de 41 % dans le faciès à Ischaemum guianense (Gramineae) caractérisé par un tapis herbacé continu et floristiquement riche sur sol mince, à 100 % dans le faciès à succulentes, constitué par une végétation saxicole très discontinue. Pour le faciès intermédiaire à Pitcairnia geyskesii (Bromeliaceae), la proportion de Monocotylédones est de 54 % (Tableau XX).

TABLEAU XX : Les grands taxons de plantes vasculaires sur les inselbergs (d'après la première partie de cet ouvrage : Chapitre IV)

	Nombre total de sp.	Nombre de Ptérid.	Nombre d' Angios.	Nombre de Dicot.	Nombre de Monoc.	% (⌘) de Monoc. terrestres
<u>"SAVANE-ROCHE"</u>						
<u>Faciès à Ischaemum guianense</u> (tapis herbacé continu sur sol mince)	20	3	17	10	7	41 %
<u>Faciès à Pitcairnia geyskesii</u> (tapis herbacé discontinu sur rocher)	13	0	13	6	7	54 %
<u>Faciès à succulentes</u> (touradons isolés dans les fissures de rocher)	5	0	5	0	5	100 %
<u>Total</u>	40	3	37	16	21	57 %
<u>FORET BASSE</u> (de transition ou sommitale)	86	12	74	50	24	32 %

(⌘) : calculé par rapport au total des Angiospermes

Entre la forêt dense, haute, et la "savane-roche", nous avons mis en évidence une bande de forêt basse de transition, comparable à la forêt basse sommitale que l'on trouve sur certains inselbergs dont la flore comprend 32 % de Monocotylédones terrestres (Tableau XX). Les figures 15 à 36 illustrent en détail la flore et la végétation de ces inselbergs.

Il est à noter que les îlots rocheux les plus importants qui émergent de l'eau, au niveau des "sauts" et des rapides, sur les grands fleuves, ont une flore et une végétation souvent très comparable à celle des inselbergs, à l'exception des espèces endémiques d'affinités orophiles qui poussent parfois sur ces derniers (1ère partie : Chapitre V, § 3).

FIGURE 72 : LES MONOCOTYLEDONES DANS LES FORMATIONS OUVERTES :

LES INSELBERGS (voir aussi figure 15 à 36)

- A : Sur une crête granitique, végétation très discontinue à Pitcairnia geyskesii (1) -Bromeliaceae-, avec un petit fourré isolé composé principalement :
d'Anthurium solitarium (2) -Araceae- et
d'Epidendrum nocturnum (3) -Orchidaceae-
(Petit Mitaraka, Tumuc-Humac).
- B : Une plante mobile rampante saxicole à multiplication végétative : Pitcairnia geyskesii -Bromeliaceae-
Les tiges, rampantes, sont les axes feuillés qui se couchent au fur et à mesure de leur croissance et demeurent protégés par les bases écailleuses et persistantes des feuilles flétries (Petit Mitaraka, Tumuc-Humac).
- C : Dans une "savane-roche" à Ischaemum guianense -Gramineae-, se dressent les grandes "rosettes" de feuilles de Furcraea foetida -Agavaceae-
(Toukouchipann, Tumuc-Humac).
- D : Touradon de Cyrtopodium andersonii -Orchidaceae- sur une dalle rocheuse en pente. Noter les pseudobulbes fusiformes, annelés par les cicatrices foliaires.
(Roche Mon Père, fleuve Oyapock).

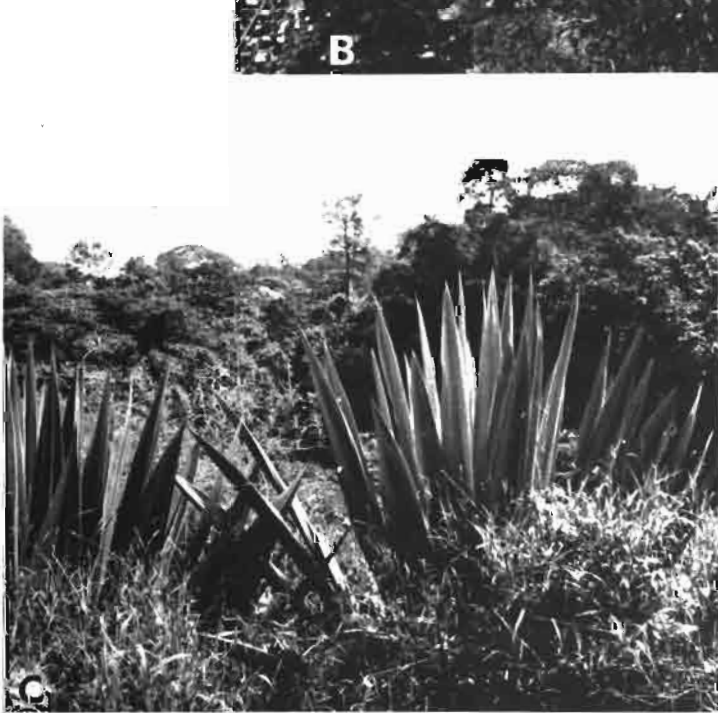


Fig. 72

4°/ LES CAMBROUSES
=====

Les cambrouses sont des formations denses, mono-spécifiques (clônes) de bambous, ramifiés, souvent inextricables, de 2 à 5 mètres de haut et couvrant des surfaces de quelques ares à quelques hectares, disposées en taches ou en bandes irrégulières. Généralement, leur couvert interdit la germination de toute autre espèce et les cambrouses semblent s'autoentretenir. Leur origine n'est pas élucidée et, peut-être, ne représentent-elles qu'une étape dans la succession de la végétation. D'après nos observations, il existe, en Guyane, 2 types principaux de cambrouses :

D'abord, il y a celles que nous avons décrites dans la région des Tumuc-Humac (1ère partie : Chapitre IV, § 1 b₄), où elles sont particulièrement abondantes, et qui affectionnent les sols secs, pauvres, souvent minces, sur pentes relativement fortes. On en trouve aussi dans la végétation secondaire, aux abords des villages, par exemple, sur la Montagne Boeuf Mort, à Saül. Ces cambrouses sont composées exclusivement de Lasiacis ligulata (Gramineae) -Fig. 71 C-

L'autre type de cambrouses, affectionnant, au contraire, les sols humides, par exemples les rives marécageuses des fleuves, entre les méandres, comportent de grandes herbes, également ramifiées, souvent plus robustes que les précédentes mais épineuses : Guadua macrostachya (Gramineae) -Fig. 71 D-.

Les formations des lisières et de la végétation ripicole à Scleria secans (Cyperaceae), grandes herbes ramifiées aux feuilles scabres, bien que mélangées à d'autres espèces, en particulier des Dicotylédones, sont, par leur structure, à rapprocher des cambrouses.

- B -

C H A P I T R E S I I I à V

=====

CROISSANCE ET DYNAMIQUE

=====

CHAPITRE III

MONOCOTYLEDONES TERRESTRES ET ROLE DES CHABLIS

Les chablis jouent un grand rôle dans la croissance et la répartition des Monocotylédones terrestres du sous-bois. Nous savons déjà (OLDEMAN, 1974 a et b ; HALLE, OLDEMAN & TOMLINSON, 1978) que les chablis sont à la base du cycle sylvigénétique : la cicatrice laissée dans la voûte par un arbre qui tombe est obstruée, en quelques années, par des espèces pionnières nomades héliophiles : Apeiba sp. pl. (Tiliaceae), Cecropia sp. pl. (Moraceae), Inga sp. pl. et Mimosa sp. pl. (Mimosaceae), Protium heptaphyllum (Burseraceae), Schefflera sp. pl. (Araliaceae), Solanum sp. pl. (Solanaceae). Ces pionniers qui ne forment qu'un seul ensemble structural, meurent progressivement sur pied au bout de 10 à 20 ans et sont, à leur tour, supplantées par des arbres plus élevés et à croissance plus lente, par exemple : Inga bourgoni (Mimosaceae), Sloanea sp. pl. (Elaeocarpaceae), Symphonia globulifera (Guttiferae), Tapirira sp. pl. (Anacardiaceae), Virola melinonii (Mysisticeae). Les ensembles structuraux apparaissent alors dans la forêt. Les espèces de cette deuxième phase sylvigénétique finissent également par dépérir, remplacées par celles de la troisième phase, par exemple : Dicorynia guianensis (Papilionaceae), Eschweilera sp. pl. (Lecythidaceae), Licania sp. pl. (Chrysobalanaceae), Minquartia guianensis (Olaaceae), Protium sp. pl. (Burseraceae), Newtonia et Parkia (Mimosaceae), Sterculia excelsa (Sterculiaceae), Qualea sp. (Vochysiaceae), puis de la quatrième phase : Eperua sp. pl. (Mimosaceae), Swartzia sp. pl. (Caesalpiniaceae), Tetragastris et Trattinickia (Burseraceae), de nombreuses Sapotaceae, et ainsi de suite jusqu'à ce que le processus soit interrompu par un nouveau chablis. Si les conditions écologiques sont exceptionnellement bonnes (sol profond, stable, riche, aéré, bien drainé, sur pente faible), la probabilité de chablis augmente moins vite, avec le temps, que dans d'autres forêt et celui-ci ne survient assez souvent que très tardivement, lorsque sont atteintes les dernières phases du cycle sylvigénétique, caractérisées par des arbres énormes, à

à bois dur (BUDOWSKI, 1963, 1965), peu répandus dans la forêt : Caryocar sp. (Caryocaraceae), Enterolobium schomburgkii (Caesalpiniaceae), Lecythis davisii (Lecythidaceae). OLDEMAN (1974 a) fait remarquer que beaucoup d'espèces pionnières à croissance rapide restent conformes toute leur vie à leur modèle architectural initial sans réitérer. Par leur grande vigueur, elles sont aptes à boucher rapidement un trou dans la voûte forestière : ce sont des plantes nomades (terme de Van STEENIS, 1956), équivalents arborescents des herbes rudérales.

1°/ LES PALMIERS ET AUTRES MONOCOTYLEDONES ARBORESCENTES
=====

a) Les palmiers caulescents croissant selon le modèle de CORNER :

Ils se comportent, à bien des égards, comme des plantes nomades en sous-bois, leur croissance est très lente, ils ne s'élèvent pas, c'est une phase de latence. Par contre, dès que l'occasion d'une trouée lumineuse se présente, leur croissance s'accélère, ils érigent un puissant stipe qui élève rapidement la couronne de feuilles au niveau de la voûte. C'est le cas de : Attalea regia, Itiartea exorrhiza, Oenocarpus bacaba, Oenocarpus oligocarpa, Syagrus inajai, ce dernier n'atteignant cependant par la voûte (Fig. 57).

Il convient de remarquer, d'autre part, que le volume de l'éco-tope (OLDEMAN, 1974 b) occupé par ces palmiers au cours de leur croissance a globalement la forme d'un cylindre en raison de l'absence de croissance cambiale. Ce cylindre est beaucoup plus apte à s'insérer dans une étroite trouée forestière que le volume, approximativement en forme d'entonnoir des Dicotylédones qui, au fur et à mesure de leur croissance en hauteur, ont besoin d'élargir leur couronne, surtout lorsqu'elles parviennent à la voûte. La Fig. 73 représente de manière très simplifiée le développement d'une Monocotylédone arborescente (palmier par exemple) et celui d'une Dicotylédone arborescente. La comparaison est aisée : chez les Monocotylédones (Fig. 73 A), une première phase -phase 1- correspond à l'édification d'une couronne de

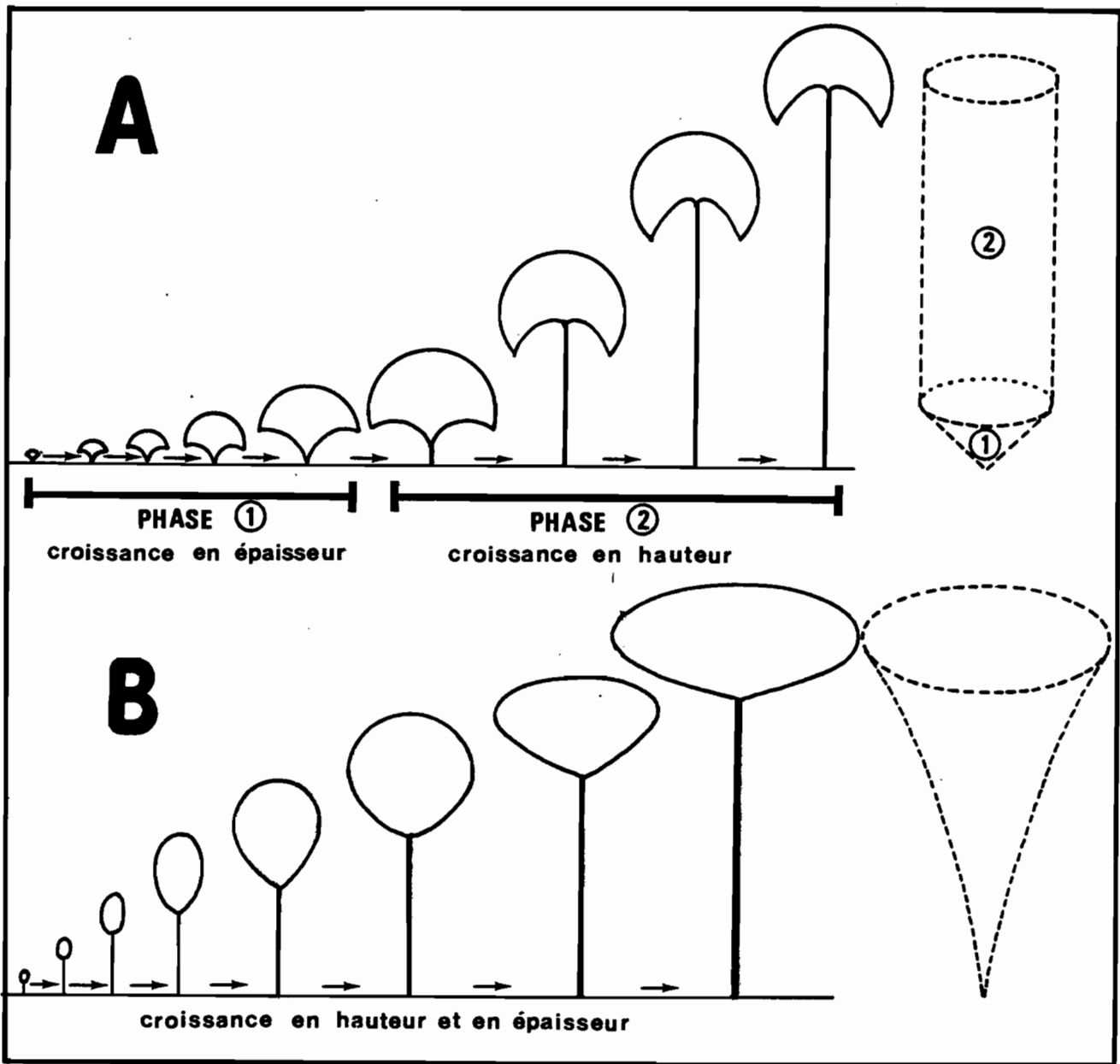


Figure 73 :

Représentation schématique du développement comparé d'une Monocotylédone arborescente du modèle de CORNER (A) et d'une Dicotylédone arborescente (B). En pointillé, le volume de l'écozone occupé au cours de leur croissance.

feuilles de taille "adulte". C'est l'"establishment growth" défini par TOMLINSON (1964, 1973) : dès les premiers stades de l'ontogénèse, le plateau méristématique initial s'accroît progressivement en épaisseur, édifiant un axe obconique. Corrélativement, le nombre des racines, le nombre et la taille des feuilles augmentent. Le volume occupé par la plante au cours de cette phase correspond au cône renversé situé à la base du cylindre. La phase 2 correspond à l'édification du stipe, c'est-à-dire à la croissance en hauteur, pendant laquelle le nombre de feuilles reste constant, celles-ci se renouvelant au même rythme qu'elles meurent (CORNER, 1966), ainsi que le diamètre de la couronne (volume cylindrique surmontant le cône). Chez les Dicotylédones (Fig. 73 B), la croissance en hauteur et la croissance en épaisseur du tronc par le jeu de l'assise génératrice libéro-ligneuse ont lieu simultanément.

Nous avons tenté d'apporter une explication énergétique simplifiée au développement des palmiers en forêt sempervirente et à l'incidence des chablis sur ce développement (Fig. 74) : supposons une plantule d'Oenocarpus bacaba isolée et à laquelle l'énergie lumineuse est dispensée largement (Fig. 74 A). Pendant la phase 1 ou phase "d'établissement", définie comme ci-dessus, il y a augmentation constante de la biomasse de la couronne et, en particulier, de la surface foliaire. Le besoin en énergie lumineuse nécessaire au développement du jeune palmier croît progressivement jusqu'à un palier qui correspond au stade où la couronne foliaire a atteint sa taille définitive. A partir de ce moment, la surface foliaire reste en moyenne constante et, avec la phase 2, démarre la croissance en hauteur. Si la plantule de palmier se trouve, comme c'est presque toujours le cas, en sous-bois où le niveau d'énergie lumineuse disponible est relativement faible (Fig. 74 B), son développement qui requiert, au début, très peu d'énergie, s'effectue normalement jusque ce que soit atteint le palier d'énergie lumineuse disponible (b). A ce moment, il y a blocage de la phase 1, stabilisation de la biomasse. Ce blocage correspond à la phase homéostatique provisoire décrite par OLDEMAN (1974 b) chez les "arbres d'avenir". La plante entre dans une phase de latence plus ou moins prolongée jusqu'à ce que survienne un chablis (c) provoquant un accroissement notable de l'énergie lumineuse disponible. La phase 1 reprend alors jusqu'à l'accession au palier énergétique (d). Commence alors la phase 2. Pendant ce temps,

les pionniers, les espèces cicatricielles (MANGENOT, 1955) ainsi que les arbres voisins par la croissance asymétrique de leurs cîmes tendent à reconstituer la voûte, entraînant une baisse progressive du niveau d'énergie lumineuse. Deux cas peuvent se présenter : si le palmier a déjà atteint la voûte et a trouvé sa "place au soleil", il poursuit son développement (Fig. 74 B) ; si la voûte se referme au dessus de lui avant qu'il n'y soit arrivé, l'énergie disponible devient à nouveau inférieure à l'énergie minimale nécessaire (e), il y a blocage de la croissance en hauteur et nouvelle phase de latence (Fig. 74 C).

Ce schéma permet d'expliquer aisément l'existence, dans le sous-bois, d'ensembles importants de palmiers d'une même espèce, en particulier de "comous" (Oenocarpus bacaba) tous bloqués au même stade de développement en cours de phase 1, donc encore acaules (Fig. 74 D). Le niveau d'énergie lumineuse disponible étant en moyenne constant dans le sous-bois d'un même type de forêt, il agit donc comme facteur de synchronisation des stades de développement des grands palmiers qui peuvent pourtant, à tailles égales, avoir des âges très différents : les palmiers stabilisés en phase de latence sur la Fig. 74 D sont nés en a_1, a_2, a_3, a_4, a_5 . Sur la figure 55, par exemple, on remarque, au bas de la pente, 3 exemplaires d'Oenocarpus bacaba de même dimension car "débloqués" simultanément lors de la chute du gros arbre voisin (représenté en pointillé).

Il est évident que tout ceci reste valable pour les espèces acaules (Astrocaryum paramaca, Attalea sagotii) ou subacaules (Bactris raphidacantha) bien qu'il soit, dans ce cas, beaucoup plus délicat de distinguer au premier coup d'oeil les individus en phase de latence de ceux qui sont en phase de croissance "en hauteur". Ceux-ci, comparés à des palmiers bloqués, dans leur développement, en cours de phase 1 ("establishment growth"), ont des feuilles plus nombreuses et plus robustes. Mais, lorsque le blocage se produit à la fin de la phase 1 ou pendant la phase 2, il n'est plus possible de différencier les individus en phase de latence de ceux qui sont en phase de croissance "en hauteur" car le nombre et la dimension des feuilles sont, en moyenne, constants. Ces derniers, cependant, se distinguent des premiers par la présence d'inflorescences ou d'infrutescences (état "adulte", ainsi que nous l'avons défini dans l'introduction) et aussi, fréquemment, de

Figure 74 : Schéma bio-énergétique de la croissance
d'un palmier (explications : voir § 1 a)

-
- A : palmier isolé en pleine lumière.
B & C: palmier isolé en sous-bois
D : population de palmiers en sous-bois.

Légende

- Energie lumineuse consommée par le palmier
au cours de son développement.
- Niveau d'énergie lumineuse disponible.
- ***** Niveau d'énergie lumineuse minimum nécessaire
au démarrage de la croissance en hauteur
(phase 2 -voir figure 73-).
- Consommation bloquée, potentielle.

E.L. : Energie lumineuse

t : temps

a : germination

b : blocage du développement (flèche noire)

c : chablis = déblocage du développement (flèche blanche)

d : stabilisation de la demande en énergie (démarrage de
la croissance en hauteur)

e : cicatrisation de la voûte.

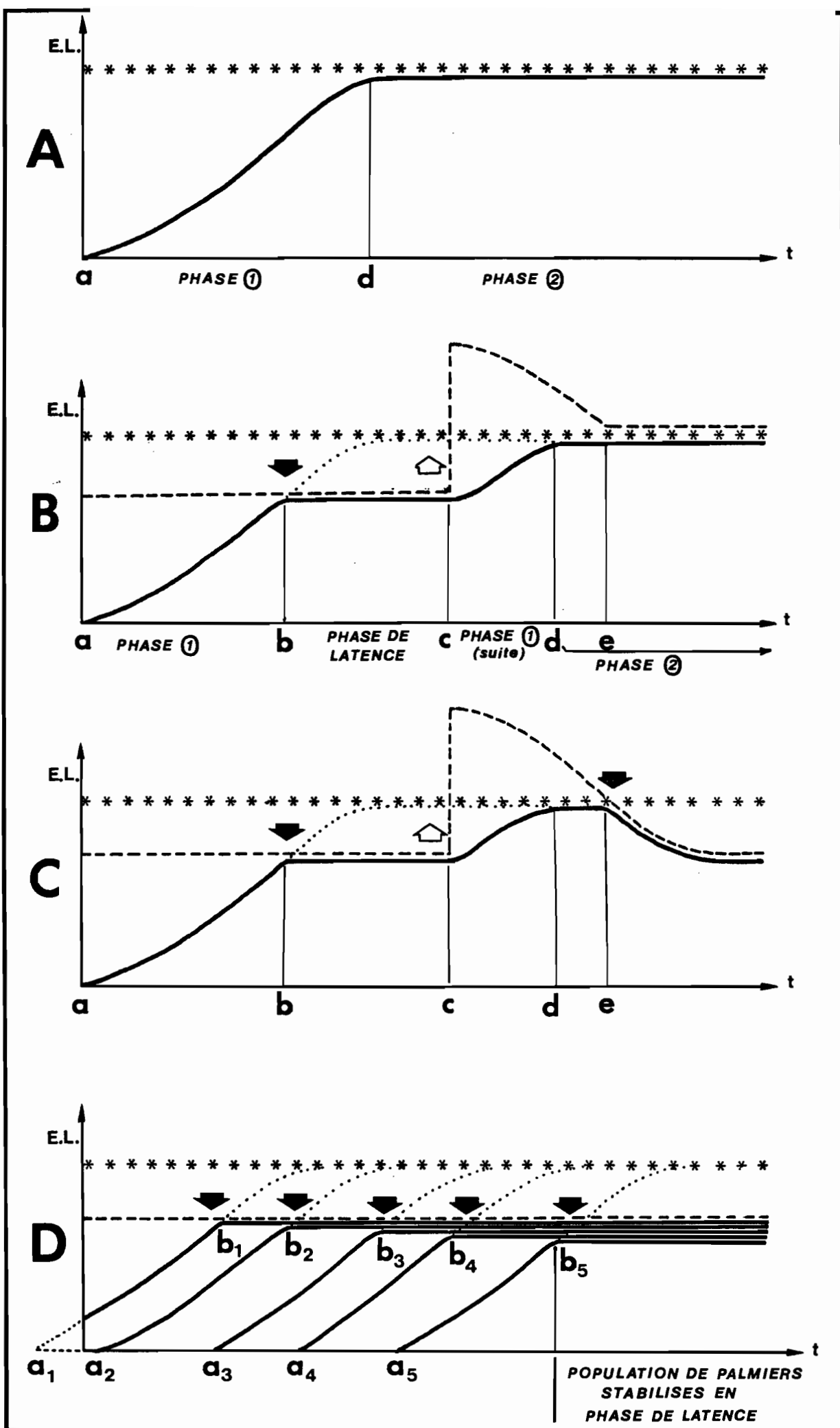


Fig.74

jeunes feuilles en cours de développement. En effet, le "trop-plein" d'énergie dont disposent les palmiers en phase de croissance accélère le processus de renouvellement des feuilles qui, par conséquent, ont une durée de vie plus courte. Une étude par marquage des feuilles serait indispensable pour connaître leur longévité chez les palmiers en phase de latence et chez ceux qui sont en phase de croissance.

b) Les palmiers croissant selon le modèle de TOMLINSON ont un comportement qui les rapproche des herbes. Contrairement aux précédents, ce ne sont pas des plantes nomades. Leur mode de croissance en touffe ne favorise pas leur insertion rapide dans une trouée de la voûte car le volume de l'écotope, occupé lors de leur développement n'est plus un cylindre mais un ensemble de cylindres accolés à la base s'accroissant en diamètre tout au long de leur vie (Fig. 75) que l'on pourrait comparer au volume de l'écotope d'une Dicotylédone arborescente. Ce mode de croissance favorise donc plutôt un développement global de la plante en épaisseur, une colonisation latérale du volume. C'est pourquoi il n'existe pas, en forêt de terre ferme, de grands palmiers du modèle de TOMLINSON mais seulement des espèces de petites dimensions (Astrocaryum munbaca, Bactris sp. pl., Geonoma sp. pl., Hyospathe elegans) presque assimilables à des herbes, dont il sera question au paragraphe suivant. Les seuls grands palmiers poussant selon le modèle de TOMLINSON (Euterpe oleracea) vivent dans les forêts marécageuses où l'opportunité d'une trouée dans la voûte n'est plus à rechercher, les arbres étant peu nombreux. OLDEMAN (comm. pers.) utilise, dans ce cas, le terme de "dominance passive du wassaïe". En forêt dense de terre ferme, la substitution d'Euterpe oleracea (modèle de TOMLINSON) par sa vicariante monocaule Euterpe precatoria (modèle de CORNER) vient à l'appui de cette hypothèse.

c) Rôle des palmiers dans l'établissement de la forêt :

Nous venons de voir quel était le rôle des palmiers dans la forêt dense à Dicotylédones déjà bien établie et comment ils se développaient dans des "créneaux" spatio-temporels favorables du cycle sylvigénétique.

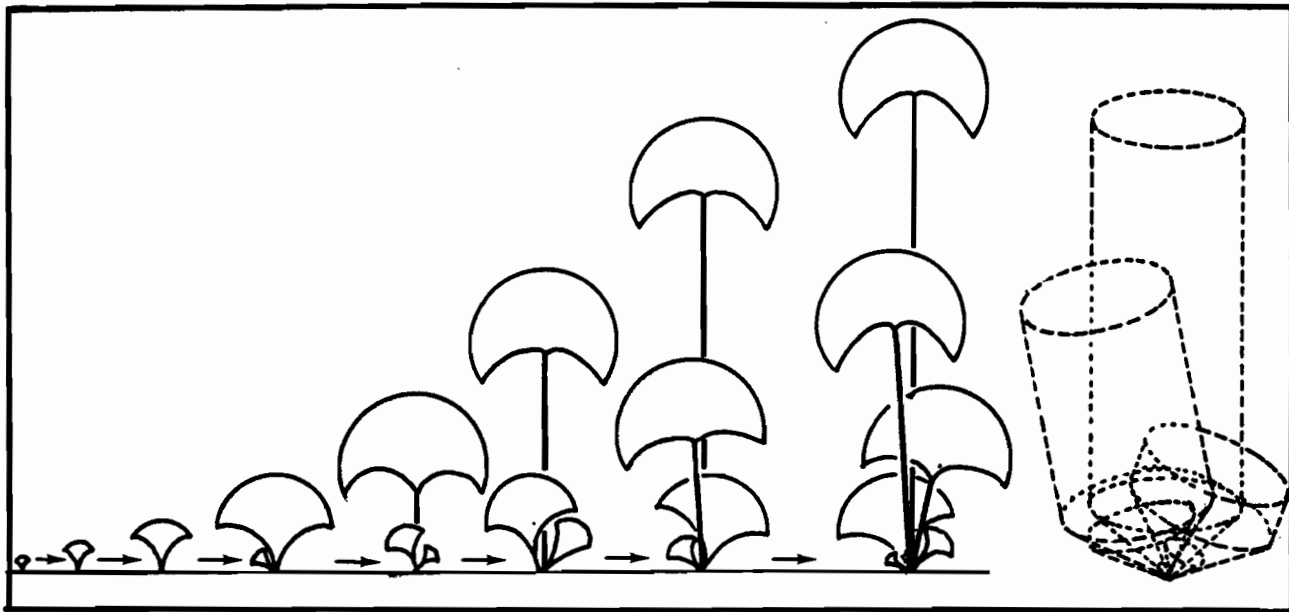


Figure 75 :

Représentation schématique du développement d'une Monocotylédone arborescente poussant selon le modèle de TOMLINSON, forme cespiteuse. En pointillé, le volume de l'écotope occupé au cours de sa croissance.

—

Ces espèces purement forestières, MOORE (1973 a) les considère comme les palmiers des formations climaciques sud-américaines. Ce point de vue n'est acceptable qu'à la condition d'admettre le "climax" comme la mosaïque des différentes phases coéxistant au sein de la forêt, résultant à la fois du processus successional et de ses nombreuses régressions (HALLE, OLDEMAN, & TOMLINSON, 1978 : leur Fig. 110). Si, au contraire, on considère le climax uniquement comme la phase la plus âgée et la plus stable de la forêt, on ne peut plus dire, alors, que ces palmiers appartiennent aux formations climaciques.

Dans les milieux ouverts, marécageux, où ne règne pas encore la forêt, il en est autrement et nous estimons que MOORE (1973 a) a parfaitement raison de prêter aux palmiers un rôle de pionniers dans l'établissement de la végétation forestière marécageuse à partir des marais à végétation herbacée : "In South America, following the establishment of herbaceous swamps, palms appear to enter as initial stages in the formation of seasonal swamp forest or of true swamp forest". En Guyane, ces espèces sont Astrocaryum jauari (sur les rives du Maroni), Attalea regia, Euterpe oleracea, Manicaria saccifera, Mauritia flexuosa, Raphia taedigera (de l'arrière mangrove).

ANDERSON & MORI (1967), qui étudient la végétation du Costa-Rica, estiment que les marécages à Raphia forment une communauté pionnière sur des sites imparfaitement drainés, cédant la place à une forêt où le taux de Dicotylédones s'accroît au fur et à mesure que le drainage s'améliore.

MOORE (1973 a) donne également des exemples africains à l'appui de cette hypothèse.

2° / LES MONOCOTYLEDONES HERBACEES
=====

a) Les Monocotylédones herbacées terrestres du sous-bois :

Généralement, ce qui a été énoncé plus haut en ce qui concerne la bioénergique du développement des palmiers est valable pour les herbes du sous-bois, bien que celles-ci requièrent, naturellement, moins d'énergie pour leur développement que les Monocotylédones arborescentes : l'économie énergétique est l'un des trois facteurs de sélection concourant à déterminer une réduction du format de l'appareil végétatif (MANGENOT, 1969). Dans les forêts trop sombres, des plantules d'espèces herbacées, bloquées en phase de latence, voisinent avec celles des palmiers. Seule, une amélioration de l'éclairement peut leur permettre de reprendre leur croissance. Notons toutefois qu'il existe des Monocotylédones sciaphiles, en particulier les saprophytes (Chapitre I, § 1 b). D'autre part, d'après MANGENOT (1958 et comm. pers.), il y aurait, en Amazonie, des forêts marécageuses dont l'obscurité du sous-bois n'entraverait pas le développement des Monocotylédones terrestres.

Chez les Monocotylédones herbacées terrestres, il n'est plus question de conquête de l'espace vertical puisqu'elles n'érigent pas de stipe : toutes les espèces que nous avons rencontrées en forêt guyanaise poussent selon le modèle de TOMLINSON et tendent à occuper l'espace en superficie et non en hauteur. Cela n'est cependant pas incompatible avec la vie en sous-bois : en effet, la tache de lumière produite par un chablis, souvent juste suffisante pour qu'un grand palmier monocaule ait le temps de s'y installer, devient, à l'échelle d'une herbe de petites dimensions, largement propice à une colonisation horizontale de la zone d'influence du chablis. Ce ne sont cependant pas les chablis qui sont les plus favorables à l'implantation de tapis monocotylédoniens tels que nous les avons décrits plus haut mais les zones soumises en permanence à un éclairement supérieur à celui d'un sous-bois forestier de terre ferme et profonde : marécages, sols minces ou imperméables. Dans ces stations, l'abondance des chablis entraîne l'existence de nombreux pionniers à cîmes peu denses.

La croissance selon le modèle de TOMLINSON des herbes rhizomateuses du sous-bois est d'ailleurs d'une efficacité et d'une souplesse remar-

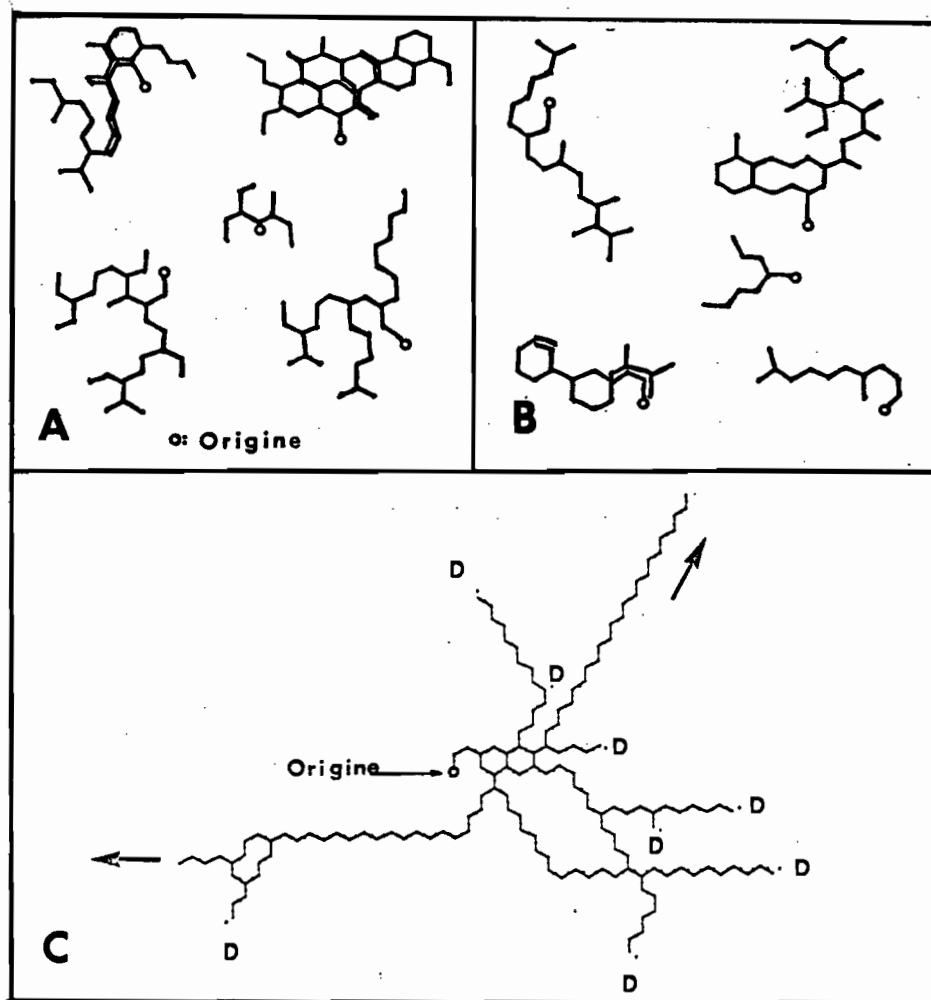


Figure 76 : Diagramme (en plan) des rhizomes chez deux genres de Zingiberaceae : Alpinia, d'après 5 plantes "simulées" par ordinateur (A) et d'après 5 plantes "réelles" (B) ; Costus, d'après une plante "simulée" par ordinateur (C).

(D : extrémités de rhizomes mortes)

(d'après BELL, 1976)

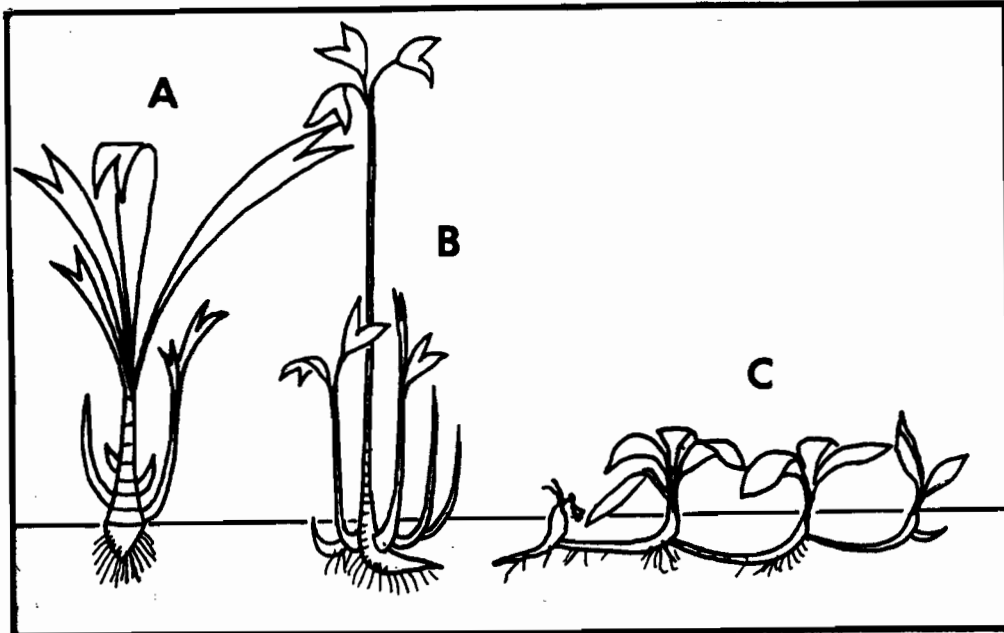


Figure 77 : Exemples de plantes du sous-bois croissant selon le modèle de TOMLINSON.

A : forme cespiteuse chez Geonoma leptospadix (Arecaceae)
- d'après de GRANVILLE, 1977 -

B : forme intermédiaire chez Bactris simplicifrons (Arecaceae)
- d'après de GRANVILLE, 1977 -

C : forme rhizomateuse chez Calathea cyclophora (Marantaceae)

quables pour l'exploitation de l'espace dans des conditions optimales : stratégie d'occupation du sol au fur et à mesure que surviennent des trouées dans la voûte et que d'autres se referment. La mobilité végétative de telles herbes, en particulier les Zingiberaceae, a été étudiée par BELL (1976) qui en reproduit d'étonnantes figures géométriques. La figure 76 en donne des exemples, soit à partir de rhizomes soigneusement déterrés, soit à partir de plantes "simulées" dont les rhizomes ont été dessinés par ordinateur ; dans ce dernier cas, les règles de croissance établies lors de l'observation de plantes "réelles" sont fournies à l'ordinateur.

BELL fait remarquer que de telles herbes forment des populations potentiellement immortelles qui sont des clones.

Précisons que ces plantes mobiles rampantes sont des formes rhizomateuses du modèle de TOMLINSON, par opposition à la forme cespiteuse représentées, d'une part, par des herbes en touffes, fixes ou très peu mobiles, d'autre part par des palmiers (§ 1 b). Cependant, comme entre les épiphytes et les plantes mobiles grimpantes, des intermédiaires existent entre les plantes terrestres fixes et les plantes mobiles rampantes (Fig. 77).

b) Les Monocotylédones herbacées des lieux découverts

poussent aussi, à de rares exceptions près (1) selon le modèle de TOMLINSON, mais leur mobilité est encore beaucoup plus grande que celle des herbes du sous-bois ; elle l'est d'autant plus que le milieu à coloniser est plus inhospitalier : longs stolons des Paspalum vivant dans les formations psammophiles, par exemple. JEANNODA-ROBINSON (1977), qui a étudié l'architecture des herbes, fait remarquer que "dans un milieu défavorable, ... l'herbe économisera l'énergie dont elle dispose pour former des structures végétatives réduites au strict nécessaire afin de favoriser au maximum la formation de graines d'où la paupérisation du modèle architectural. L'architecture de l'herbe est donc une architecture souple et opportuniste qui, selon les conditions du milieu, peut ou non se réaliser entièrement".

(1) Furcraea foetida (Agavaceae) : modèle de HOLTUM
Bromeliaceae : modèle de CHAMBERLAIN
certaines Eriocaulaceae : modèle de LEEUWENBERG

CHAPITRE IV

EPIPHYTES ET PLANTES MOBILES GRIMPANTES :
LES ECHANGES VOUTE-SOL DE MONOCOTYLEDONES HERBACEES

L'aspect dynamique de l'écologie des Monocotylédones en forêt guyanaise est particulièrement frappant dans les échanges entre la voûte et le sol. Nous avons mis en évidence deux mouvements orientés en sens inverse :

1°/ MOUVEMENT ASCENDANT : LES PLANTES MOBILES GRIMPANTES

Ce mouvement, actif, orienté de bas en haut, est matérialisé par les plantes mobiles grimpantes qui germent sur le sol et se dirigent vers la voûte en grimpant le long des troncs.

C'est le cas de nombreuses espèces d'Araceae dont les feuilles juvéniles ont le limbe étroitement appliqué sur l'écorce du tronc de l'arbre support. A partir d'une hauteur variable mais d'au moins 3 mètres en général, apparaissent les feuilles adultes, pétiolées, au limbe orienté perpendiculairement au support. Ce n'est qu'à ce stade que la plante peut fleurir alors que, depuis longtemps déjà, elle s'est affranchie de la vie terrestre. Seules, les racines assimilatrices, chez certaines espèces, maintiennent un contact entre le sol et la plante. Remarquons que, chez Culcasia rotundifolia qui est une espèce africaine néoténique, les feuilles restent tout au long de la vie appliquées sur l'écorcé (BLANC, comm. pers.), de même que chez Monstera tuberculata, d'Amérique Centrale (Fig. 78, n° 32, d'après M. MADISON, 1977 b).

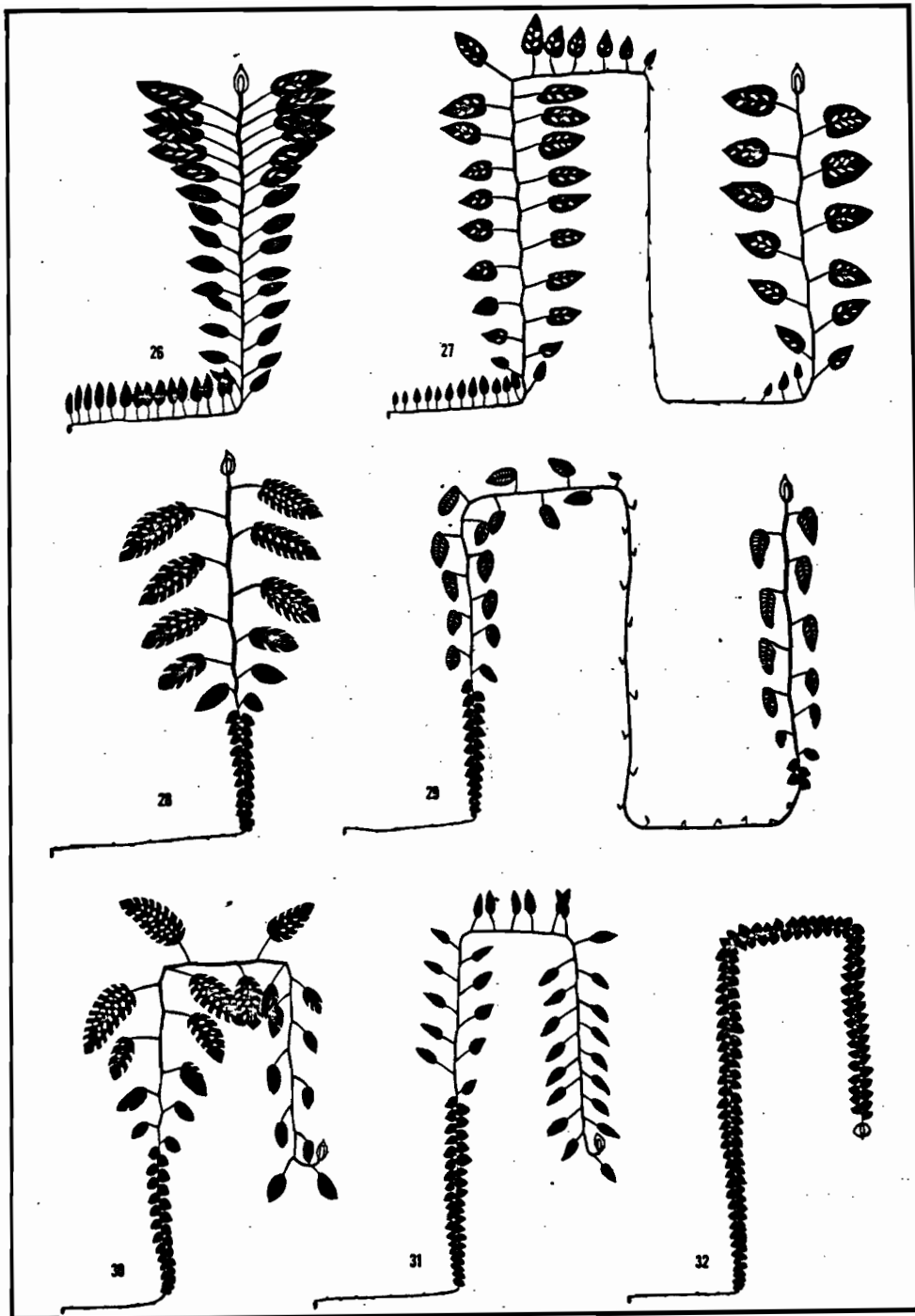


Figure 78 : Exemples d'hétéromorphie chez les plantes
mobiles grimpantes du genre Monstera (Araceae).

Représentation schématique du développement de 5 espèces de Monstera. Les parties représentées ne sont pas contemporaines, la partie basale étant généralement déjà morte lorsque la partie apicale se forme. L'espèce 26, qui ne possède qu'un seul type de feuilles, est la moins spécialisée. Les autres présentent des plantules en forme de stolons rampants et des stades juvéniles à feuilles appliquées sur le tronc (28,29,30,31,32). Certaines émettent des stolons pendants pourvus de feuilles adultes ou à peine réduites (30,31) ou pourvus de cataphylles (27,28). L'espèce 32 est néoténique.

(d'après M. MADISON, 1977 b - fig. 26 à 32 -)

Dans la famille des Araceae, les plantes mobiles grimpantes appartiennent principalement aux genres Philodendron et Monstera (Chapitre I, § 2 b). Les graines, dispersées par les oiseaux (M. MADISON, 1977, b), ne germant pas nécessairement au pied des arbres qui serviront de support à la plante, il y a d'abord une phase de prospection de la plantule tout à fait remarquable, décrite par M. MADISON (1977 b) chez les Monstera : la première tige formée est un stolon pouvant atteindre 2 mètres de long et pourvu soit de 2 cataphylles suivies de feuilles assimimatrices de petite taille (section Monstera, Fig. 78 : 26, 27), soit uniquement de cataphylles sur toute sa longueur (sections Marcgraviopsis et Echinospadix, Fig. 78 : 28 à 32). Selon M. MADISON, sur un terrain en pente, la croissance s'oriente vers le haut de la pente et, d'après STRONG & RAY (1975), "le "skototropisme" du stolon a tendance à le diriger vers une zone sombre donc, par exemple, la base d'un tronc. Le "skototropisme", est défini par ces auteurs comme étant l'attraction par un ombrage diffus sis au pied d'un arbre.

La stratégie de recherche de supports favorables s'accompagne, chez certaines espèces de Monstera, de la production de stolons pendants, généralement munis seulement de cataphylles et qui correspondent à des phases d'exploration rapide du milieu (Fig. 78, selon M. MADISON, 1977 b).

Chez plusieurs espèces de Philodendron grimpants, par exemple Ph. heterophyllum, on note également la présence de feuilles juvéniles appliquées sur le tronc de l'arbre hôte. Philodendron linnaei, très répandu en Guyane, a une croissance rythmique (BLANC, comm. pers.), avec alternance de tiges à entre-noeuds longs et cataphylles correspondant à une phase d'exploration rapide, et de tiges à entre-noeuds courts portant des "rosettes" de feuilles assimilatrices, correspondant à une phase d'exploitation (Fig. 79 B).

D'autres exemples sont fournis par les Cyclanthaceae : Evodianthus funifer, qui a d'abord des feuilles entières jusqu'à une hauteur moyenne de 1 mètre environ, a des feuilles bifides ensuite, petites puis de plus en plus grandes jusqu'à la floraison (Fig. 79 A). Les modes de croissance rythmique de cette espèce et de Philodendron linnaei (Araceae), décrit plus haut, sont comparables. Evodianthus funifer,

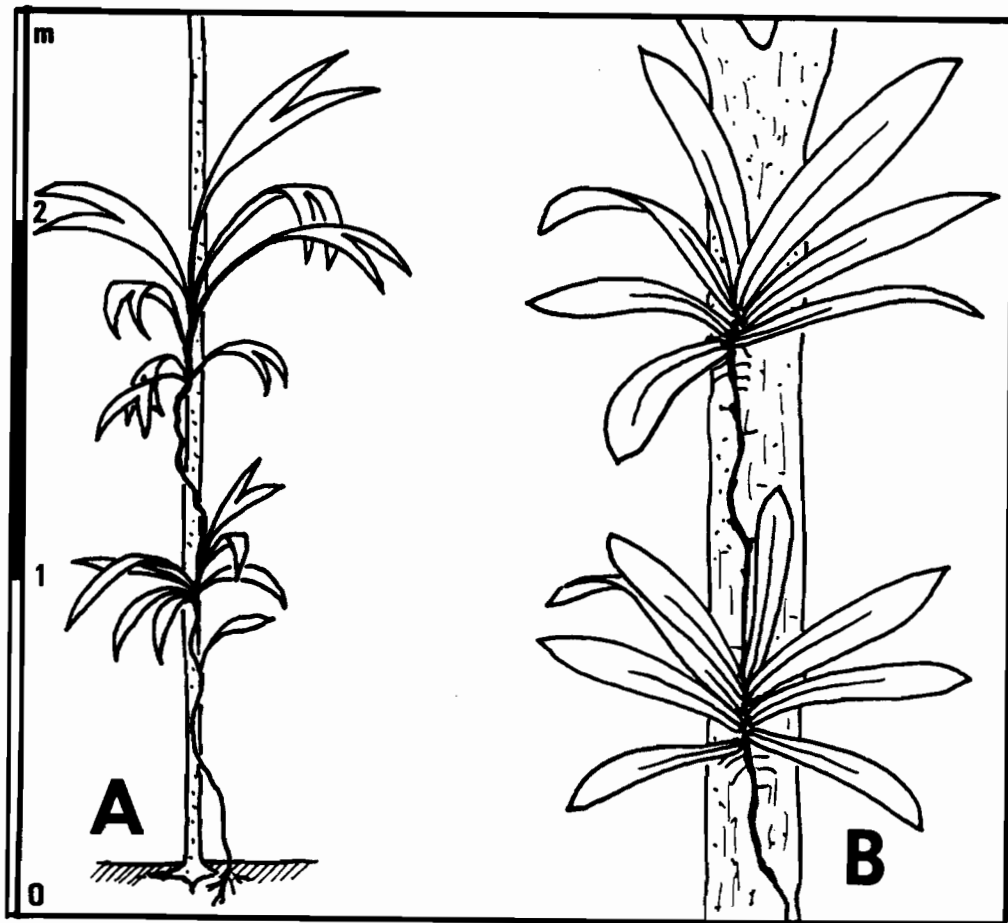


Figure 79 : Exemples de plantes mobiles grimpantes.

A : Jeune stade d'Evodianthus funifer (Cyclanthaceae) encore relié au sol. Les feuilles juvéniles sont entières, celles des stades plus âgés sont bifides.

B : Philodendron linnaei (Araceae).

On remarque la croissance rythmique dans les 2 cas.

cependant, ne semble jamais atteindre la voûte, sa vitesse de croissance et sa durée de vie limitant son ascension, en sous-bois, à une hauteur de 6 à 8 mètres. Thoracocarpus bissectus, très répandu dans la forêt guyanaise, possède également des feuilles juvéniles entières et grimpe jusqu'à des hauteurs importantes sur les grands arbres. Sa croissance et sa morphologie ont été étudiées par WILDER (1977) qui en donne de belles illustrations.

Remarquons que le déplacement vertical des plantes mobiles grim-pantes, s'il est écologiquement comparable à celui des Monocotylédones terrestres arborescentes du modèle de CORNER qui accèdent à la lumière, à l'occasion d'une trouée, sans croissance en épaisseur, est morpholo-giquement équivalent au déplacement horizontal des plantes mobiles rampantes. En effet, la plupart des plantes mobiles grimpantes pousse selon le modèle de CHAMBERLAIN, sauf Heteropsis, dont la croissance est monopodiale (modèle de ROUX ?), Philodendron guttiferum (modèle de STONE) chez les Araceae ; Thoracocarpus bissectus, monopodial, chez les Cyclanthaceae. Par contre, la majorité des plantes mobiles rampantes croissent selon le modèle de TOMLINSON, forme rhizomateuse. Or le mo-dèle de CHAMBERLAIN ne diffère du modèle de TOMLINSON que par le fait que chaque relais sympodial est acrotone, donc situé au dessus des feuilles assimilatrices. Chez le modèle de TOMLINSON, il est basitone, donc situé au dessous des feuilles assimilatrices (Fig. 80). Vertica-lement ou horizontalement, le déplacement est assuré par le système des relais sympodiaux. J.H. MADISON (1970) fait remarquer que ... "due to only limited secondary growth from an intercalary meristem, monocots are linear in form rather than cubics, and shoots are determinate with existence continued through a sympodial succession of shoots which forces the monocot to be motile as seen on a compressed time scale".

Selon BLANC (comm. pers.), Philodendron guttiferum, extrêmement répandu dans toute la forêt guyanaise et croissant selon le modèle de STONE, est l'Araceae la mieux adaptée à l'occupation du territoire, aussi bien en surface où elle se comporte en plante mobile rampante, qu'en hauteur où elle fait alors figure de plante mobile grimpante. Nous avons relaté, dans la première partie de ce mémoire (Chapitre VI, § 3 b), un cas semblable chez une fougère, Polypodium ciliatum (Poly-

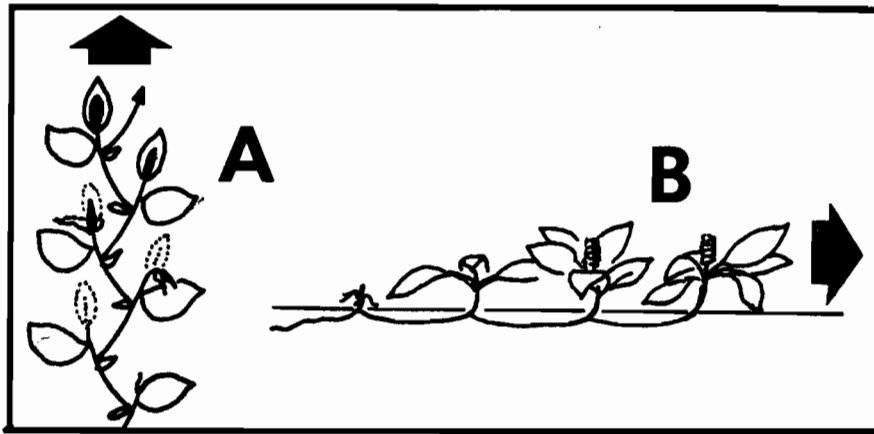


Figure 80 : Déplacement comparé d'une plante mobile
grimpeuse du modèle de CHAMBERLAIN (A)
- Philodendron sp.- et d'une plante
mobile rampante du modèle de TOMLINSON
(B), forme rhizomateuse - Calathea sp.-

diaceae), grimpant sur les arbres, en Guyane mais "couvrant le sol à la manière du lierre" (BONARDI, 1966), sur les inselbergs ivoiriens. Cette espèce a vraisemblablement été introduite en Afrique par l'homme.

2°/ LA CHUTE DES EPIPHYTES
=====

C'est un mouvement passif, de haut en bas, dû à la chute de grosses branches, parfois de fragments d'écorce, ou encore d'arbres entiers, entraînant brutalement au niveau du sol les épiphytes nés au soleil. Dans la plupart des cas, la trouée lumineuse ainsi créée dans la voûte par le chablis permet aux épiphytes tombés de survivre et de fleurir sur les branches mortes ou à même le sol pendant de nombreuses années. Il est fréquent de voir, à l'emplacement d'anciens chablis, des épiphytes encore fixés sur leur support en décomposition mais qui se sont complètement redressés au cours de leur vie terrestre (Fig. 70 C et D). La capacité de survie de ces plantes dans de telles conditions et la chronologie du processus mériteraient une étude détaillée.

x
xx
xxx

CHAPITRE V

MONOCOTYLEDONES ET CYCLES SYLVIGENETIQUES

1°/ LES NOTIONS D'ENSEMBLE D'AVENIR ET D'ENSEMBLE DU PRESENT CHEZ
LES MONOCOTYLEDONES

Chez les Dicotylédones arborescentes pour qui ce concept a été créé par OLDEMAN (1974 a), "l'ensemble d'avenir" comprend les jeunes arbres dont l'architecture reste conforme au modèle initial et dont la croissance n'est pas achevée ; "l'ensemble du présent" correspond à l'ensemble des arbres qui réitèrent abondamment leur modèle architectural initial et dont l'expansion végétative n'est plus possible.

Chez les Monocotylédones, la notion de plantes "d'avenir" ou "du présent" est très discutable, voire illusoire :

En effet, chez celles qui se reproduisent essentiellement par voie sexuelle et qui sont, dans la plupart des cas, des Monocotylédones arborescentes, l'absence de réitération ne permet pas de distinguer l'état d'"avenir" de celui du "présent". Il est évident qu'une plantule de palmier, au cours de son "establishment growth" (Cf. Chapitre III, § 1 a), fait partie de l'ensemble d'avenir. Par contre, un palmier déjà bien développé et qui fleurit régulièrement n'a pas nécessairement atteint son expansion maximale. Selon les conventions d'OLDEMAN, il ferait donc partie de l'ensemble d'avenir. Du fait qu'un palmier ne réitère pas, sa croissance en hauteur se poursuit jusqu'à sa mort, de plus en plus lentement certes à l'approche de celle-ci. Seule, la longueur des entre-noeuds pourrait constituer un indice visible de ce ralentissement de la croissance. Mais, est-ce là un critère suffisant

pour définir l'état "du présent", qui ne correspondrait alors qu'aux ultimes années de la vie du palmier ?

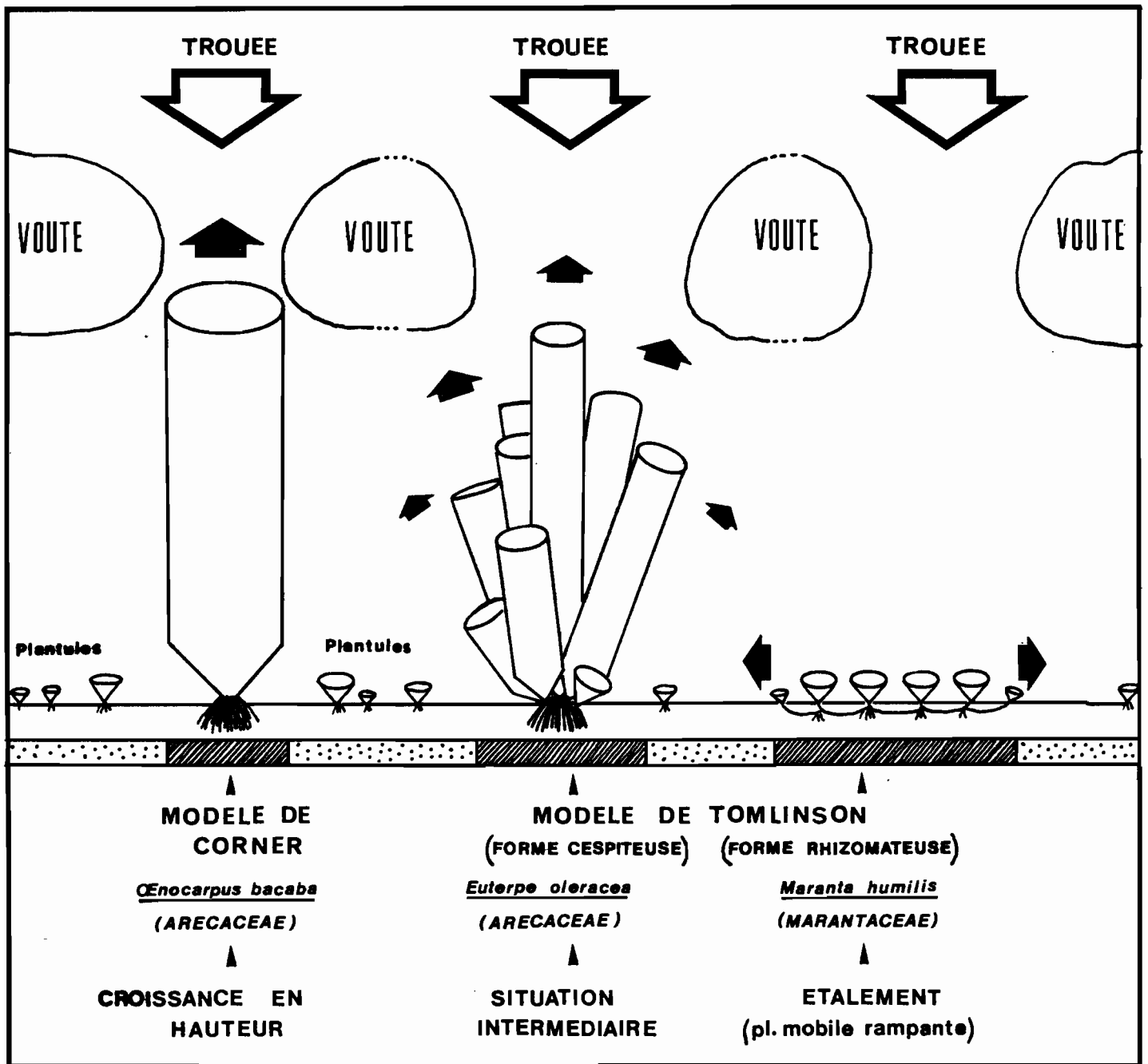
Chez les Monocotylédones herbacées, rampantes ou grimpantes qui, pour la plupart, sont des plantes mobiles par le jeu des relais sympodiaux, non seulement la réitération n'existe pas mais il n'y a pas non plus mort de l'individu au sens ou nous l'entendons chez les grands palmiers. Faut-il, en effet, parler d'ensemble d'avenir ou d'ensemble du présent devant un tapis herbacé à multiplication végétative prépondérante dont tous les individus sont issus d'un parent commun et constituent un clône ? Son expansion est théoriquement illimitée et chaque individu mobile est théoriquement immortel. Seuls les axes aériens florifères meurent.

Dans le cas des Monocotylédones, il nous semble donc raisonnable de définir l'ensemble du présent comme l'ensemble des plantes "adultes" c'est-à-dire susceptible de fleurir ainsi que nous en avons convenu dans l'introduction. L'ensemble d'avenir est constitué de plantules, encore incapables de se reproduire sexuellement, provenant de la dissémination de graines ou de propagules végétatives.

Ce que nous avons énoncé au Chapitre IV, à propos de la dynamique de croissance des Monocotylédones terrestres du sous-bois, est synthétisé schématiquement sur la figure 81. On y remarque bien, chez les espèces herbacées, la compensation de l'absence de croissance en hauteur par une tendance à l'étalement sur le sol aboutissant à la formation des ensembles unistratifiés monospécifiques décrits plus haut.

On note également la présence, aux endroits où la voûte est dense et le sous-bois obscur, des plantules et des Monocotylédones semi-héliophiles bloquées en phase de latence qui constituent "l'ensemble d'avenir" monocotylédonien en attente d'une possibilité de développement : nous avons vu plus haut que les Monocotylédones strictement sciaphiles sont très peu nombreuses. Cet ensemble est riche en espèces, donc en potentialités.

"L'ensemble du présent" monocotylédonien est formé par les individus ou les groupes d'individus adultes qui se sont développés et





 Ensemble monocotylédonien d'avenir (plantules, individus bloqués en phase de latence)
 Ensemble monocotylédonien du présent

Figure 81 : Mode de croissance comparé des Monocotylédones terrestres du sous-bois, selon leur architecture. (Seules, les Monocotylédones sont représentées sur ce schéma)

fleurissent dans les zones mieux éclairées. Il est souvent riche en individus d'une même espèce, celle qui, parmi les plantules, était la mieux adaptée, donc génétiquement programmée, à se développer dans ce site. Mais il est plus pauvre en espèces que l'ensemble d'avenir, les plantules des autres espèces ayant été éliminées par compétition. Le cas extrême est celui des ensembles unistratifiés monospécifiques. La méconnaissance que l'on a des systèmes souterrains, en général, ne permet pas de savoir au premier coup d'oeil, devant un tel ensemble, si l'on se trouve en présence d'une population d'individus d'origines diverses, donc génétiquement différents ou si, comme cela semble le plus souvent être le cas, dans la Nature, il s'agit d'un clône formé d'individus génétiquement identiques dont certains sont encore reliés entre eux par les rhizomes ou les stolons.

La relative simplicité floristique des formations à Monocotylédones et l'absence de réitérations, donc de surfaces d'inversion ne semble pas permettre de définir des ensembles structuraux tels qu'ils ont été décrits par OLDEMAN (1974 a) dans la forêt à Dicotylédones.

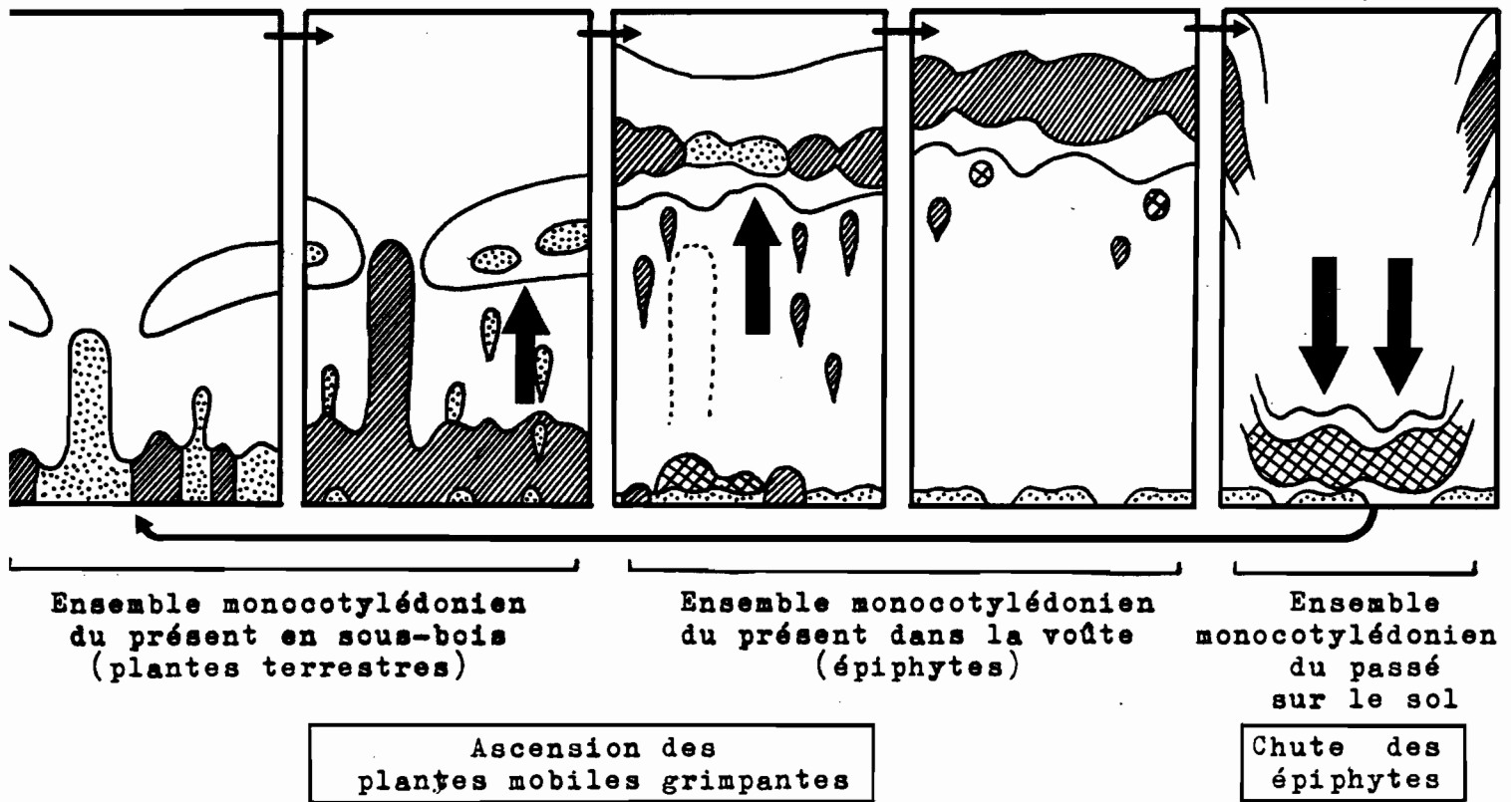
2°/ LE ROLE DES MONOCOTYLEDONES DANS LES CYCLES SYLVIGENETIQUES

Considérant simultanément les cycles sylvigénétiques et le développement des Monocotylédones terrestres et épiphytes, nous avons été amenés à élaborer la figure 82. En effet, sans avoir pu le vérifier quantitativement (l'inventaire et le comptage systématique des épiphytes des grands arbres est presque impossible), nous avons remarqué que, dans la majorité des cas, un sous-bois riche en Monocotylédones terrestres correspond à une voûte pauvre en Monocotylédones épiphytes et vice-versa. Ceci est aisé à comprendre si l'on se souvient qu'en forêt de terre ferme, sur sol riche et profond, l'abondance de Monocotylédones terrestres et, en particulier, de palmiers, signifie que l'on est en présence d'une phase de régénération relativement jeune de la forêt sur une zone de chablis peu anciens : les grands arbres à croissance lente et, en particulier, les émergents aux puissantes fourches et à l'écorce crevassée si propices à l'implantation des épiphytes font défaut.

STADES JEUNES

STADES ÂGÉS

CHABLIS



LEGENDE




-  Ensemble monocotylédonien d'avenir (beaucoup d'espèces, peu d'individus)
-  Ensemble monocotylédonien du présent (beaucoup d'individus, peu d'espèces)
-  Ensemble monocotylédonien du passé

Figure 82 : Schéma synthétique de la répartition et du développement des Monocotylédones, en relation avec un cycle sylvigénétique.

Dans une phase sylvigénétique jeune, l'ensemble monocotylédonien "du présent" (plantes terrestres) se trouve en dessous des ensembles structuraux dicotylédoniens, dans une phase âgée, il se trouve au dessus (épiphytes). Lors d'un chablis ou d'une série de chablis (système de "jeu de quilles" décrit par SCHULZ, 1960, il y a chute brutale de cet ensemble d'épiphytes et début d'un nouveau cycle sylvigénétique.

Le développement et la répartition des Monocotylédones dans la forêt sont donc intimement liés à la dynamique de croissance des Dicotylédones et aux chablis.

Dans une végétation herbacée à Monocotylédones dépourvue d'arbres, donc de chablis, la dynamique de la végétation est assurée par d'autres processus :

- le déplacement des individus les uns par rapport aux autres (herbes mobiles rampantes),
- la disparition de l'appareil aérien à la mauvaise saison, qu'est, ici, la saison sèche (géophytes, hémicryptophytes),
- la mort des individus (thérophytes -peu répandus, il est vrai, chez les Monocotylédones guyanaises-).

En outre, il faut tenir compte de l'assèchement périodique de certains marais et surtout du passage annuel des feux dans les savanes entraînant la destruction de l'appareil aérien, voire la mort complète de certaines plantes, subsistant à l'état de graines. Ce sont alors des thérophytes malgré elles.

x
x x
xxx

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

1°/ CONCLUSIONS D'ORDRE ECOLOGIQUE

=====

La figure 83 résume schématiquement la répartition et la dynamique des Monocotylédones en forêt guyanaise telles qu'elles ont été décrites dans les pages précédentes :

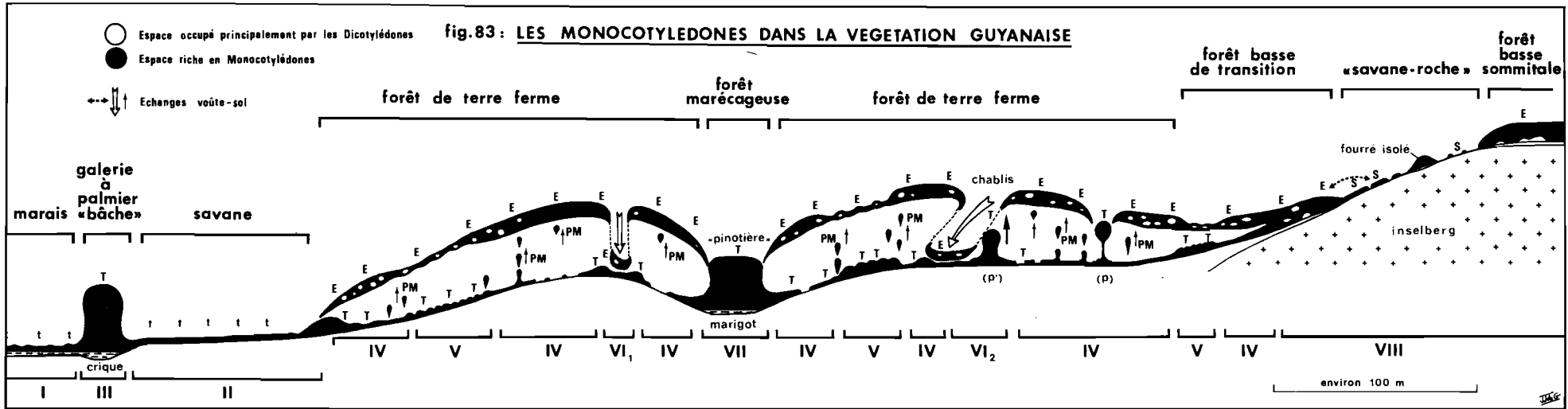
Sur les inselbergs ("savanes-roches"), dans les savanes et marais côtiers ainsi que dans les forêts marécageuses ("pinotières"), la flore possède un taux de Monocotylédones élevé. Par contre, lorsqu'apparaissent des sols riches, profonds, bien drainés mais sans déficit hydrique, c'est-à-dire partout où les conditions écologiques sont optimales, il y a dédoublement de l'ensemble monocotylédonien en deux couches qui prennent en "sandwich" la forêt à Dicotylédones. Les échanges voûte-sol entre ces deux couches sont matérialisés par l'ascension des plantes mobiles grimpantes et la croissance des grands palmiers dans un sens, la chute des épiphytes dans l'autre sens : les épiphytes naissent dans la voûte et meurent sur le sol, les plantes mobiles grimpantes et les grands palmiers naissent sur le sol et meurent dans la voûte.

Le tableau XXI récapitule les facteurs limitants les plus importants qui entrent en jeu dans les formations à Monocotylédones, les principales adaptations qui permettent aux plantes d'y résister, les taxons monocotylédoniens floristiquement dominants ainsi que le taux de Monocotylédones dans chacun de ces biotopes. Bien que ces chiffres soient déjà significatifs, ils l'auraient sans doute été beaucoup plus si l'on avait pu établir, pour chacune de ces catégories, le pourcentage de Monocotylédones adultes donc "du présent" par rapport au total des Angiospermes "du présent", en faisant abstraction des plantules en phase de latence : sur la figure 65, par exemple, les Monocotylédones "du présent" sont marquées de flèches noires ; elles sont surtout groupées en 65 C). Il convient de remarquer qu'en sous-bois obscur,

FIGURE 83 : SCHEMA RECAPITULATIF DE LA REPARTITION ET DE LA DYNAMIQUE DES MONOCOTYLEDONES DANS

LA VEGETATION GUYANAISE

- I et II : Dans les marais côtiers (I), comme dans les savanes côtières (II), ce sont les Monocotylédones terrestres héliophiles (t) qui prédominent.
- III : Les ruisseaux ("criques") et les marigots de la plaine côtière, en savane, sont bordés de galeries ou de petits groupes de "palmiers-bâches" (Mauritia flexuosa).
- IV : En forêt dense de terre ferme, les Monocotylédones appartiennent à 3 catégories :
1 - Les épiphytes (E), héliophiles, concentrés dans la voûte ;
2 - Les plantes mobiles grimpantes (PM), semi-héliophiles, s'élevant du sol vers la voûte (flèches noires)
3 - Les espèces terrestres (T) qui sont soit sciaphiles, soit héliophiles ou semi-héliophiles bloquées en phase de latence. On remarque un palmier (p) qui a pris sa place dans la voûte à l'occasion d'un chablis ancien.
- V : Aux endroits où la voûte laisse passer une plus grande quantité de lumière, des ensembles uni-
stratifiés monospécifiques s'installent dans le sous-bois. C'est le domaine des palmiers acaulés
et des plantes mobiles rampantes.
- VI : Les chablis, par la chute de grosses branches (VI₁) ou d'arbres entiers (VI₂), entraînent les
épiphytes sur le sol (flèches blanches) où ils continuent à vivre grâce à la trouée lumineuse
produite. Celle-ci favorise aussi le démarrage des espèces bloquées en phase de latence et,
en particulier, des palmiers (p').
- VII : Dans les bas-fonds marécageux, les Monocotylédones occupent tout l'espace.
- VIII : Dans la "savane-roche", les Monocotylédones héliophiles saxicoles (S) prédominent. Le substrat
est écologiquement équivalent à celui qui porte les épiphytes ; il y a continuité et échanges



PRINCIPALES FORMATIONS ET BIOTOPES VÉGÉTAUX		% MONOCOT.	TAXONS MONOCOTYLEDONIENS LES MEUX REPRÉSENTÉS	PRINCIPAUX FACTEURS LIMITANTS	PRINCIPALES ADAPTATIONS DES MONOC. AUX MAUVAISES CONDITIONS MESOLOGIQUES
Forêt dense haute de terre ferme	Phases âgées (zones stables)	0 - 13 %	Burmanniaceae, Cyperaceae, Gramineae, Marantaceae, Musaceae, <u>Arecaceae</u> (<u>Bactris</u> , <u>Geonoma</u> , <u>Oenocarpus</u>), Triuridaceae, Zingiberaceae	Peu d'énergie lumineuse disponible	Plantes saprophytes ou à macrophyllies parallèles au sol
	Phases jeunes (zones de chablis)			Facteur temps : reconstitution de la voûte	Mobilité des plantes rampantes, palmiers nomades
Forêts côtières à tendance sèche sur sables blancs		16 %	Bromeliaceae, Cyperaceae, Gramineae, Marantaceae, Musaceae, <u>Arecaceae</u> Zingiberaceae	Sols pauvres, lessivés, périodiquement secs	Citernes (Bromeliaceae), Réduction ou perte de l'appareil aérien à la mauvaise saison
Forêts marécageuses (pinotières, galeries à palmiers bâches)		12 - 31 %	Cyclanthaceae (<u>Cyclanthus bipartitus</u>), Musaceae, Marantaceae, <u>Arecaceae</u> (<u>Euterpe oleraceae</u> , <u>Mauritia flexuosa</u> , ...), Rapateaceae, Thurniaceae	Sols inondés, asphyxiants	Pneumatophores
Forêts basses d'inselbergs sur dalles rocheuses		32 %	Bromeliaceae (<u>Ananas</u> , <u>Pitcairnia</u>), Cyperaceae, Gramineae, Marantaceae	Sols très minces, Peu de réserve hydrique	Citernes (Bromeliaceae), Réduction ou perte de l'appareil aérien à la mauvaise saison
Marais côtiers à végétation herbacée	Eaux saumâtres	25 - 33 %	Alismataceae, Araceae (<u>Montrichardia arborescens</u>), Cyperaceae, Gramineae, Lemnaceae, Pontederiaceae, Typhaceae (<u>Typha angustifolia</u>), Xyridaceae	Sols inondés, asphyxiants	Hydrophytes
	Eaux douces	47 - 63 %			
Savanes côtières	Savanes hautes	35 - 40 %	Cyperaceae, Eriocaulaceae, Gramineae, Musaceae (<u>Heliconia psittacorum</u>), Orchidaceae, Xyridaceae	Sols périodiquement secs, pauvres (sav: basses). Feux annuels	Feuilles graminéennes, perpendiculaires au sol, disparition de l'appareil aérien à la mauvaise saison, thérophytes
	Savanes basses	45 - 60 %			
"Savanes-roches"		40 - 100 %	Araceae (<u>Anthurium solitarium</u>), Bromeliaceae (<u>Pitcairnia</u>), Cyperaceae, Eriocaulaceae, Gramineae, Orchidaceae	Absence de sol, manque d'eau périodique	Feuilles graminéennes, perpendiculaires au sol, citernes (Bromeliaceae), succulence (Orchidaceae), sclérophyllie
Voûte forestière (épiphytes)		86 % (*)	Araceae, Bromeliaceae, Cyclanthaceae, Orchidaceae		Citernes (Bromeliaceae), Succulence (Orchidaceae), sclérophyllie, longues racines pendantes atteignant le sol (Araceae)

(*) : pour l'ensemble de la flore néotropicale, d'après MADISON (1977)

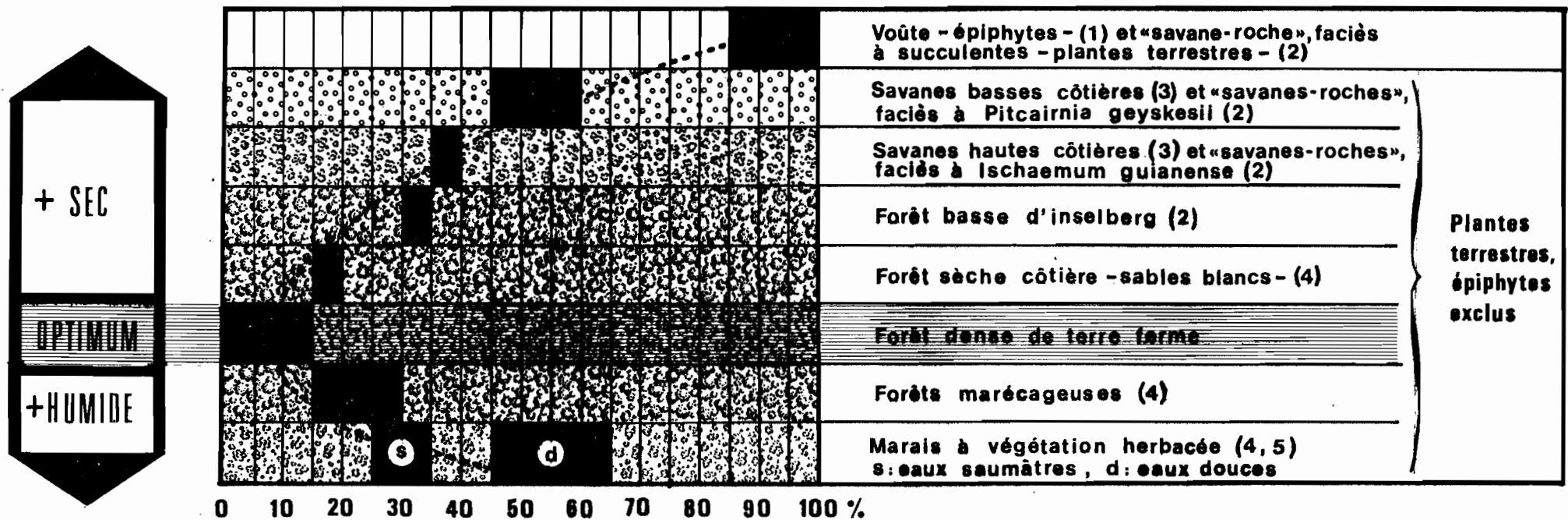
TABLEAU XXI : Répartition et écologie des Monocotylédones dans les différentes formations et biotopes végétaux de la Guyane.

le saprophytisme constitue une bonne adaptation au manque d'énergie lumineuse et que, dans les zones de chablis, c'est le facteur temps qui devient limitant. Enfin, en ce qui concerne la flore des marais sublittoraux, on aurait pu s'attendre à trouver un taux de Monocotylédones plus important en eau saumâtre qu'en eau douce, la présence de sel constituant un handicap supplémentaire : or, c'est l'inverse qui se produit. Sans que nous puissions l'expliquer, nous avons remarqué, en effet, que la salinité ne joue pas, vis à vis des Monocotylédones, le même rôle que les autres facteurs limitants : il y a relativement peu de Monocotylédones halophiles sur les plages (Remirea maritima -Cyperaceae-) et dans la mangrove. Nous ne connaissons pas de Monocotylédones marines, en Guyane.

Nous avons tenté de synthétiser et de visualiser sur un diagramme (Fig. 84) la proportion de Monocotylédones, qui correspond au niveau de contrainte mésologique, dans les différents biotopes végétaux de la Guyane décrits au cours de cette étude : on voit que, au fur et à mesure que l'on s'éloigne des conditions optimales de sol et de drainage, où prospère la forêt à Dicotylédones, le taux de Monocotylédones augmente ainsi que la discontinuité de la végétation qui devient basse et à prédominance herbacée dans les cas extrêmes. Ceci est valable aussi bien lorsque l'on s'adresse à des milieux de plus en plus secs (inselbergs, voûte) qu'à des milieux de plus en plus humides (marais).

Il ressort donc de cette étude que les Monocotylédones, dans la forêt guyanaise et les formations végétales adjacentes, ainsi, d'ailleurs que les Ptéridophytes (Cf. Chapitre I, § 3) occupent préférentiellement des niches écologiques soumises à d'importants facteurs limitants. Elles sont, dans l'ensemble, mieux adaptées que les Dicotylédones à des conditions de vie particulières, soit grâce à des structures hautement spécialisées, soit grâce à la souplesse de leur mode de croissance et de leur architecture, cette souplesse résidant dans le modèle lui même et non dans sa réitération comme chez les Dicotylédones. Deux points de vue sont possibles :

1 - Les Dicotylédones, dont l'emprise est énorme, repoussent les Monocotylédones dans des niches marginales ;



PROPORTION DE MONOCOTYLEDONES^(*) =
NIVEAU DE CONTRAINTE MESOLOGIQUE

(*) : en nombre d'espèces par rapport
au total des espèces d'Angiospermes

Forêts denses hautes
Forêts basses ou à voûte disjointe
Formations basses continues
Formations basses discontinues
Formations basses très discontinues

(1) : pour l'ensemble de la flore néotropicale
d'après MADISON (1977)
(2) : d'après de GRANVILLE (1978)
(3) : d'après les relevés de HOOCK (1971)
(4) : d'après les relevés de LINDEMAN (1953)
(5) : d'après de GRANVILLE (1976)

Figure 84 : Représentation synthétique schématisée du % de Monocotylédones dans les principaux biotopes végétaux de la Guyane.

2 - les Monocotylédones sont, en général, des remarquables plantes pionnières capables de coloniser des milieux impropres aux Dicotylédones. Ce sont là, en vérité, deux aspects différents d'un même état de fait indéniable.

Il est évident que cette théorie n'est viable que si l'on considère globalement les classes des Monocotylédones et Dicotylédones et la proportion approximative des espèces respectives de ces deux classes adaptées à des milieux inhospitaliers : il y a, bien entendu, des Dicotylédones parfaitement adaptées à de tels milieux, comme les Podostemaceae qui vivent dans les eaux tumultueuses des grands fleuves, les espèces, fort peu nombreuses il est vrai, de la mangrove et des plages, les quelques Dicotylédones épiphytes. Inversement, certaines Monocotylédones n'affectionnent pas les biotopes soumis à de puissants facteurs limitants : c'est le cas des grands palmiers de la forêt de terre ferme. Il n'en est pas moins vrai qu'en moyenne il y a beaucoup plus de Monocotylédones que de Dicotylédones adaptées à des conditions de vie rigoureuses. On pourrait d'ailleurs imaginer une relation mathématique indiquant le "niveau de contrainte écologique" du milieu en fonction du taux de Monocotylédones par rapport au total des Angiospermes (ou de Monocotylédones + Ptéridophytes par rapport au total des plantes vasculaires) dans une végétation homogène, à l'exclusion des milieux saumâtres.

Si tout ce qui précède est valable en Guyane et sans doute, plus généralement, pour les végétations néotropicales de plaine, il convient de formuler de sérieuses réserves en ce qui concerne les zones de hautes montagnes tropicales et l'ensemble des formations végétales paléotropicales : aucune donnée précise ne nous permet d'extrapoler ces idées à d'autres continents. Il n'est pas certain qu'en Afrique inter-tropicale, par exemple, il en soit de même : il y a beaucoup moins d'épiphytes angiospermiens que sur le Nouveau Continent et, en particulier, très peu de Monocotylédones épiphytes (2 000 espèces d'Orchidaceae et 5 espèces seulement appartenant à d'autres familles monocotylédoniennes (M. MADISON, 1977 a - Tableau XXII). Sans la grande richesse de l'Amérique en Orchidaceae et en Araceae et l'existence des deux familles endémiques des Bromeliaceae et des Cyclanthaceae (épiphytes, plantes mobiles, saxicoles), il n'aurait pas été possible

d'élaborer cette théorie. Son extension aux régions tempérées et froides, presque dépourvues d'épiphytes vasculaires et riches en Dicotylédones bien adaptées aux intempéries ne nous semble pas non plus envisageable.

TABLEAU XXII : Distribution géographique des épiphytes,
à l'exclusion de Madagascar.

(d'après M. MADISON, 1977a)

		NEOTROPIQUES	ASIE & PACIFIQUE	AFRIQUE
FOUGERES ET GYMNOSPERMES	Genres Espèces	35 840	73 1410	21 245
MONOCOTYLEDONES (sauf les Orchidaceae)	Genres Espèces	46 1640	17 200	2 5
DICOTYLEDONES	Genres Espèces	124 2030	94 1580	12 120
TOTAL (sauf les Orchidaceae)	Genres Espèces	205 4510	168 3190	35 370
ORCHIDACEAE (espèces)		11 000	7000	2 000
TOTAL DES ESPECES		15 510	10 190	2 370

2°/ QUELQUES CONSIDERATIONS PHYLOGENIQUES

Etant donné le caractère plus ou moins hypothétique du résultat des études concernant la phylogénèse, les quelques réflexions qui suivent sont à considérer avec prudence comme éléments de discussions possibles et non en tant que vérités solidement étayées.

Nous avons vu qu'une forte majorité de Monocotylédones, dans la végétation guyanaise, montrent des structures spécialisées leur permettant de vivre dans des biotopes "difficiles" : adaptations à la

sècheresse, aux sols asphyxiants, à l'obscurité relative du sous-bois ; mobilité végétative ; zoophilie (CORNER, 1964; MEEUSE, 1961; Fig. 57 I). Elles apparaissent donc, globalement, comme des plantes phylogéniquement plutôt avancées.

a) Les taxons terrestres :

Aucun des palmiers de la forêt guyanaise n'appartient à l'un des taxons considérés comme les plus primitifs par MOORE (1973 a et b) : Coryphoïdeae, Phoenicoïdeae (anémophiles), Pseudophoenicoïdeae, Ceroxyloïdeae. Au contraire, ce sont presque tous des Geonomoïdeae, des Cocosoidae et des Arecoïdeae qui forment, avec les Phytelephantoïdeae, hautement spécialisés, mais non représentés en Guyane, les trois groupes de palmiers arécoïdes les plus évolués.

D'autre part, les espèces qui peuplent les bas-fonds marécageux n'appartiennent pas à des groupes plus primitifs que ceux de la forêt de terre ferme : Euterpe oleracea et Manicaria saccifera, par exemple, sont tous deux des Arecoïdeae donc évolués, avec des fleurs très dimorphiques disposées en triades. Ces deux espèces occupent des habitats semblables et appartiennent donc à la même sous-famille. Cependant, E. oleracea nous semble plus spécialisé et plus compétitif, donc sans doute plus évolué, que M. saccifera : en effet, le premier pousse selon le modèle de TOMLINSON et il est vraisemblablement endozoochore ; le second appartient au modèle de CORNER et ses fruits, pour autant que nous sachions, sont barochores et hydrochores.

Chez les Monocotylédones herbacées terrestres, il nous paraît également difficile, en considérant les espèces de la forêt guyanaise, de dégager une explication phylogénique à partir de critères écologiques. Cependant, eu égard à d'autres critères, les Marantaceae, les Musaceae, les Zingiberaceae dérivent de Proto-Scitamineae (TOMLINSON, 1962), au cours d'une évolution parallèle. Ces différentes familles, dont les habitats, en Guyane, sont généralement très semblables, sont difficilement comparables entre elles bien que les Musaceae (5 étamine paraissent plus primitives que les Zingiberaceae (1 étamine à 2 lobes fertiles) et, à plus forte raison que les Marantaceae (1 étamine à 1 lobe fertile).

Les familles bien représentées à la fois en milieu ouvert (héliophiles) et en sous-bois (subsciaphiles) sont en Guyane, les Gramineae et les Cyperaceae. Sans pouvoir avancer d'arguments phylogéniques, nous constatons que toutes les Gramineae du sous-bois, à l'exception d'Ichnanthus panicoides, appartiennent à la sous-famille des Pooïdeae. Chez les Cyperaceae, il nous est impossible de dire si les genre représentés à la fois en forêt et en savane sont originaires de l'une ou de l'autre. En Côte d'Ivoire, d'après LOROUGNON (1972; Fig. 35), ils auraient reconquis la forêt à partir de la savane (Scleria par exemple), à l'exception d'Hypolytrum et Mapania qui sont, comme en Guyane, des genres strictement forestiers.

b) Les taxons ayant à la fois des représentants terrestres et des représentants épiphytes :

Nous pensons surtout que l'évolution de certains groupes monocotylédoniens, dans la forêt guyanaise, pourrait être, en partie, expliquée à la lumière des échanges voûte-sol analysés plus haut :

En effet, si l'on admet le parallélisme entre ontogénèse et phylogénèse, il serait séduisant de considérer les plantes mobiles grim-pantes comme des témoins vivants du passage de la vie terrestre à la vie épiphytique. Pourtant, nous allons voir que, dans la plupart des cas, ce raisonnement ne semble pas entièrement correct. S'il en était ainsi, l'acquisition progressive des structures et de la physiologie épiphytique, se serait accompagnée, au cours de l'évolution, d'une diminution de la croissance végétative et de la longueur des entre-noeuds : l'élaboration des longues tiges des plantes grimpantes devient inutile et l'économie d'énergie ainsi réalisée permet à ces plantes de se contenter de peu, ce qui rend possible la vie épiphytique.

Il est vraisemblable, également, qu'à la suite de réversions, de perte de structures spécialisées, certains épiphytes aient pu, au cours de l'évolution, retourner à la vie terrestre et occuper les zones les mieux éclairées du sous-bois. La perte des structures leur permettant de vivre dans la voûte, par exemple la succulence et le système d'an-

crage, serait partiellement compensée par de nouvelles adaptations à la vie semi-sciaphile : accroissement de la surface du limbe, orientation de ce dernier perpendiculairement à la lumière, augmentation du rendement photosynthétique. La chute des épiphytes survivant plusieurs années dans les trouées lumineuses des chablis pourrait être le témoin de telles réversions : "... mesic tillandsioids are found growing in mineral soils through their entire life or are found thriving there as adults after they fall from a host tree" (BENZING & BURT, 1970).

Aucune preuve irréfutable ne permet cependant de déceler dans quelle proportion l'évolution a conduit des espèces terrestres du sous-bois à se spécialiser dans la vie épiphytique et vice-versa. C'est l'étude des taxons épiphytes possédant aussi des représentants terrestres qui nous paraît la plus enrichissante à cette fin. Nous avons vu que, dans la forêt guyanaise, c'est le cas de 4 familles monocotylédoniennes les Araceae, les Bromeliaceae, les Cyclanthaceae et les Orchidaceae. D'ailleurs, selon M. MADISON (1977 a), il n'existe pas, dans le monde, de familles de plantes vasculaires (sauf les Vittariaceae) qui soit exclusivement épiphytique et qui semble dériver d'un ancêtre primitif épiphyte : "... rather in each case epiphytism is probably a recent adaptation within an otherwise terrestrial family". Comme MADISON et la plupart des auteurs, nous estimons que l'épiphytisme, en raison des hautes spécialisations qu'il requiert, est l'apanage des taxons relativement évolués par rapport aux Monocotylédones terrestres du sous-bois.

Examinons indépendamment le cas de chacune de ces 4 familles. A cette occasion, nous tenons à remercier tout particulièrement les collègues qui ont bien voulu nous communiquer personnellement des idées et de récentes données (1977, 1978) sur les Araceae (M. MADISON, NICOLSO), les Bromeliaceae (SMITH), les Cyclanthaceae (HARLING), les Orchidaceae (PABST, VEYRET).

Chez les Araceae, il est indubitable que, plus le nombre d'adaptations présentées par les épiphytes est grand, plus le degré de spécialisation est élevé. Par exemple, chez Anthurium, ces adaptations son

les racines photosynthétiques à géotropisme négatif, le raccourcissement des tiges et des pétioles aboutissant à la formation de "rosettes" accumulant eau et débris, l'existence de graines petites et nombreuses, la symbiose avec les fourmis, l'agamospermie. Mais, cela ne veut pas dire que, phylogéniquement, les épiphytes dérivent tous d'ancêtres terrestres : MADISON, comme NICOLSON, estime qu'au cours de l'évolution des Araceae, il a pu y avoir plusieurs passages successifs de la vie terrestre à la vie épiphytique et vice-versa.

D'autre part, d'après ENGLER (1920), les taxons les plus primitifs appartiennent à la tribu des Pothoeae, aux fleurs hermaphrodites munies de tépales, qui sont toutes des plantes grimpantes et doivent beaucoup ressembler aux premières Aroïdeae. Les Monstereae, qui sont également grimpantes, possèdent des caractères relativement primitifs : les fleurs sont hermaphrodites bien que sans tépales, les grosses graines de Monstera mettent un an pour se développer (MADISON & TIFFNEY, 1976). NICOLSON pense aussi que les espèces grimpantes pourraient être plus primitives que les épiphytes et les terrestres, ce qui remet donc en cause le fait, évoqué par nous plus haut, que ces plantes mobiles grimpantes seraient des stades de transition évolutifs entre les terrestres et les épiphytes. Au contraire, les espèces grimpantes auraient, par spécialisation ultérieure dans un sens ou dans l'autre, donné naissance d'une part à des terrestres, d'autre part à des épiphytes. D'ailleurs, la sous-famille des Aroïdeae, entièrement terrestre, est la plus évoluée et comporte même de remarquables adaptations à l'hydrophytisme (Cryptocoryne). L'hypothèse des plantes mobiles grimpantes, à l'origine des espèces terrestres d'une part, des épiphytes d'autre part concorde, en outre, avec le phénomène de contraction de l'appareil végétatif lors de la phylogénèse que nous avons abordé au début de ce paragraphe.

Quoiqu'il en soit, à l'intérieur même de la famille, chaque genre doit être considéré indépendamment. Par exemple, M. MADISON (1977 a) fait remarquer que des épiphytes stricts existent, notamment en Guyane, chez les genres Anthurium, Philodendron et Stenospermation. Mais chacun d'eux est taxonomiquement très proches de groupes terrestres moins spécialisés. Ils témoignent donc, en admettant que leurs ancêtres étaient terrestres, d'au moins 3 origines indépendantes de l'épiphytisme, chez les Araceae, ayant abouti aux formes actuelles par évolution parallèle.

Dans la famille des Orchidaceae, dont la classification et la phylogénèse ont été relativement bien étudiées, en particulier par DRESSLER & DODSON (1960), les tribus les plus primitives sont les Neottieae et les Orchideae, généralement terrestres et sans voile racinaire. Elles ont aussi, entre autres caractères, des pollinies nues ou obscurément caudiculées et un albumen rudimentaire (chez les Neottieae). En Guyane, les plantes terrestres sont représentées, dans la tribu des Orchideae, par le genre Habenaria et, chez les Neottieae, par les genres Brachysteles, Cleistis, Cyclopogon, Erythrodes, Pelexia, Sarcoglottis, Spiranthes, Palmeria. Au contraire, les deux autres tribus, les plus évoluées, les Epidendreae et les Vandaeae, qui possèdent des pollinies stipitées et des racines avec voile, sont, en très grande majorité, des épiphytes. Les épiphytes apparaissent aussi comme plus évolués, à en juger par la diversification des adaptations aux agents pollinisateurs qui sont des insectes (Diptères, Coléoptères, Hyménoptères, Lépidoptères) ou des oiseaux (Colibris). Les lépidoptères hétérocères sont attirés par des fleurs peu voyantes mais odorantes seulement après le coucher du soleil tandis que les Colibris réagissent, par attraction visuelle, à des fleurs très colorées.

Cependant, comme chez les Araceae, PABST croit à la possibilité d'évolution régressive, c'est-à-dire d'espèces épiphytes redevenus terrestres.

Enfin, PABST, ainsi que DRESSLER & DODSON (1960), font également remarquer qu'il ne faut pas considérer les groupes actuels comme dérivés les uns des autres mais, au contraire, résultant d'une évolution parallèle des genres à partir d'ancêtres désormais disparus : "There is every indication that monopodial growth, saprophytism, compact pseudobulbs, conduplicate leaves, lateral inflorescences, spurs, viscidia, stipes and reduction in number of pollinia have all occurred independently in two to several different groups of orchids... The patterns of evolution within the family point rather clearly to an ancestor which would be classified in the Liliaean complex of living monocotyledons" (DRESSLER & DODSON, 1960).

Si l'on examine plus particulièrement la tribu des Epidendreae, évoluée, et dont la plupart des représentants sont épiphytes, on constate que la sous-tribu des Vanillinae, dont le genre Vanilla, présent en Guyane, en est le groupe le plus primitif. Il est plus primitif, même, que les Neottieae actuelles par la structure de ses graines, ce qui fait dire à DRESSLER et DODSON que les deux tribus des Epidendreae et des Neottieae se sont différenciées très tôt. Or, les vanilles ne sont pas des épiphytes stricts mais des plantes grimpantes. Ce sont même les seules Orchidaceae mobiles grimpantes que nous connaissions en Guyane. Il est donc possible que chez les Orchidaceae, comme chez les Araceae, les plantes mobiles grimpantes ne représentent pas non plus une étape entre la vie terrestre et la vie épiphytique mais plutôt une forme primitive à partir de laquelle ont évolué, par contraction de l'appareil végétatif, d'une part des groupes épiphytes très spécialisés, d'autre part des groupes terrestres moins spécialisés.

Chez les Bromeliaceae, il n'existe pas, à notre connaissance, de plantes mobiles grimpantes mais seulement des épiphytes, des saxicoles et quelques espèces terrestres du sous-bois, toutes à mobilité végétative très lente.

D'après BENZING & BURT (1970), en forêt dense ombrophile, les Bromeliaceae terrestres sont en général plus primitives que les épiphytes : des trois sous-familles, celle des Pitcairnioideae, qui ne possède que des représentants terrestres, est, de loin, la plus primitive par ses caractères morphologiques (ovaire supère, fruit capsulaire, graines ailées) et physiologiques (nutrition et absorption de l'eau par un système racinaire non spécialisé). Les deux autres sous-familles, les Bromelioideae et les Tillandsioideae, comportent à la fois des éléments primitifs et des éléments évolués. Cependant, les Bromelioideae possèdent quelques représentants terrestres (Bromelia sp. pl.). Ils ont, par ailleurs, développé le "tank epiphytism" (citernes) que BENZING (1973) estime moins spécialisé que l'"atmospheric epiphytism" des Tillandsioideae, c'est-à-dire la nutrition et l'absorption de l'humidité atmosphérique directement par les trichomes, représentant un cas de

xérophytisme extrême. Or, les Tillandsioïdeae sont, en très forte majorité, strictement épiphytes : "A strong epiphytic habit among the xeric members of the Tillandsioïdeae suggest that atmospheric have evolved effective adaptations which are highly specific for non terrestrial life" (BENZING & BURT, 1970).

Cependant, la phylogénèse des Bromeliaceae reste une question très obscure, loin d'être élucidée : SCHIMPER (1888) estimait, comme nous, que les épiphytes, et, en particulier les Bromeliaceae, étaient issus de la flore terrestre humide du sous-bois. MEZ (1904), puis TIETZE (1904) et enfin PITTENDRIGH (1948) admettent que les ancêtres des Bromeliaceae étaient des plantes terrestres mais xérophiiles : des espèces actuelles primitives et terrestres sont, en effet, adaptées à la vie sur sols pauvres et secs, et donc aussi prédisposées à l'occupation d'habitats non terrestres (trichomes absorbants, citernes). Pitcairnia geyskesii et P. sastrei, terrestres ou saxicoles dans les "savanes-roches" des Tumuc-Humac (Cf. 1ère partie de ce mémoire et Fig. 72 B), en sont des exemples.

Examinons la sous-famille des Tillandsioïdeae, particulièrement complexe par la nature de ses adaptations et son amplitude écologique : l'existence d'une morphologie florale plus primitive dans le genre Tillandsia que dans les autres genres est un argument supplémentaire renforçant l'hypothèse, émise par PITTENDRIGH, d'une origine xérique. Chez les Tillandsioïdeae, l'évolution semble avoir régressé depuis les Tillandsia, morphologiquement primitifs mais écologiquement bien spécialisés ("atmosphériques"), généralement très xérophiiles et habitant dans les hautes branches, vers les genres Vriesia et Guzmania (à citer-nes) subxérophiiles et peuplant les branches plus basses de la voûte. Enfin, les plantules des Tillandsioïdeae mésophytiques à citernes étant xérophytiques (feuilles linéaires sans citernes, système racinaire peu développé - Fig. 68 A -), on pourrait penser que leur ontogénèse récapitule une évolution à partir d'ancêtres strictement xérophytiques, conformément aux hypothèses de TIETZE et de PITTENDRIGH, ainsi que le font remarquer BENZING & BURT (1970). Cependant, ces deux derniers auteurs pensent qu'il n'a pas dû en être ainsi : les Tillandsioïdeae et, en particulier, les Tillandsia mésophytiques, aux feuilles minces formant des citernes, qui vivent dans la basse voûte ou le sous-bois (Guzmania lingulata et Tillandsia monadelpha, par exemple, en Guyane)

peuvent, au contraire, illustrer des structures primitives dans cette sous-famille. Leurs plantules étant, comme nous l'avons vu, xérophytiques, les Tillandsioïdeae xérophytiques "atmosphériques" actuelles auraient pu dériver, au contraire, des espèces mésophytiques à citer-nes par néoténie.

Nous n'avons guère de renseignements précis concernant la phylogénèse des Cyclanthaceae mais, selon HARLING, les espèces grim-pantes et épiphytiques seraient, dans la plupart des cas, dérivées d'ancêtres terrestres.

En conclusion, bien que des réversions -sans doute peu nombreuses- aient dû avoir lieu au cours de l'évolution, il est vraisemblable que l'épiphytisme strict, accumulant un grand nombre de spécialisations, correspond à des taxons modernes qui ont évolué à partir d'ancêtres du sous-bois, terrestres ou grimpants, actuellement disparus. "The barrier between terrestrial life and full epiphytism may have been crossed only by those few taxa which, as terrestrials, came to possess a large and fortuitous combination of unrelated preadaptations. These preadaptations, several of which have not been well defined, probably assumed increased ecological significance while the evolutionary lines possessing them moved from the ground up the forest profile or directly to the drier zones of the canopy" (BENZING, 1973). Le fait que l'épiphytisme extrême soit l'apanage de si peu de familles alors que la voûte forestière semble sous-exploitée (BENZING, 1973) nous paraît constituer un argument supplémentaire pour considérer l'épiphytisme comme un phénomène moderne, du moins chez les Angiospermes. Nous ne disposons d'aucune donnée sur l'existence possible d'épiphytes pré-angiospermiens.

Les groupes actuellement considérés comme relativement primitifs sont des plantes mobiles grimpantes chez les Araceae (Pothoïdeae) et les Orchidaceae (Vanillineae), peut-être aussi chez les Cyclanthaceae. Il est peu probable que ce soient des ancêtres survivants de taxons anciens mais plutôt des éléments qui ont évolué moins vite que

les autres. A partir de ces plantes mobiles grimpantes, l'acquisition progressive des spécialisations autorisant la vie en milieu très inhospitalier a dû se faire selon deux orientations, accompagnées toutes deux du raccourcissement des entre-noeuds et de la condensation de l'appareil végétatif :

- certains groupes se sont spécialisés dans la vie terrestre :

géophytes, hydrophytes enracinés, saprophytes, herbes à feuilles panachées ou pourpres (1)

- d'autres ont acquis des dispositifs les adaptant à la vie épiphytique :

succulence, trichomes, citernes, physiologie particulière.

Au cours de la phylogénèse, l'accès à la voûte a pu avoir lieu par deux voies différentes ; une voie directe, probablement très rare ainsi que nous venons de le voir, par le biais des espèces mobiles grimpantes ; une voie indirecte, d'autre part, par spécialisation en milieu ouvert saxicole ou terrestre inhospitalier (savanes sur sols podzolisés) et la conquête ultérieure de la voûte à partir de ces milieux. De toutes façons, les échanges floristiques entre voûte et sols pauvres ou rochers des inselbergs sont fréquents dans les deux sens (Cf. 1ère partie, Chapitre IV, § 2 a et Fig. 54 B).

c) A propos de l'origine des Monocotylédones et de leur amplitude écologique :

Le fait que les Monocotylédones, dans l'ensemble occupent, du moins en forêt néotropicale de plaine, des niches écologiques marginales, inhospitalières, peu propices, bien souvent, à la survie des Dicotylédones, témoigne d'une amplitude écologique et d'une plasticité adaptative différentes de celles des Dicotylédones.

(1) : d'après LEE (comm. pers.), les feuilles panachées, seraient un moyen de lutte contre les prédateurs dont l'action peut être très néfaste aux plantes les plus basses du sous-bois. Pour ces dernières, en effet, il est important de conserver intact le maximum de surface foliaire. D'autre part, les feuilles pourpres sur leur face inférieure ont un mésenchyme, sous-jacent au parenchyme palissadique, riche en anthocyanes. Par réflexion de la lumière vers les chloroplastes, ces anthocyanes amélioreraient le rendement photosynthétique (LEE, LOWRY & STONE, 1978)

Un tel comportement, avec un éventail de spécialisations au moins aussi spectaculaire que celui des Dicotylédones, évoque une grande ancienneté des Monocotylédones et une différenciation très précoce des deux classes. Ceci est parfaitement en accord avec les découvertes de cette dernière décennie :

DOYLE (1973), qui a étudié les pollens fossiles et les macrofossiles de la séquence stratigraphique de Potomac (plaine côtière de l'Atlantique, aux U.S.A.), pense que les Monocotylédones, qu'elles soient ou non reliées aux Nymphaeales actuelles auxquelles ont dû ressembler les Monocotylédones primitives, proviennent d'une différenciation très précoce, herbacée, en partie aquatique, des Angiospermes. D'après les palynologistes (HICKEY & DOYLE, 1977 - HUGHES, 1977), les premières Monocotylédones dateraient du Barrémien ou de l'Aptien (105 à 115 millions d'années B.P.), dans la deuxième moitié du Crétacé inférieur. Elles se seraient différenciées à partir d'Angiospermes primitives nées peu avant le Barrémien. En effet, au Barrémien, on observe une faible diversité de pollens angiospermiens monosulqués, c'est-à-dire à une seule ouverture en forme de sillon, caractéristiques de beaucoup de Monocotylédones et des Dicotylédones primitives. D'autre part, la morphologie très uniforme des feuilles dicotylédoniennes associées à ces pollens incitent à penser que les Angiospermes devaient être alors à un stade très précoce de diversification. Quant à l'origine monophylétique (CRONQUIST, 1968, - TAKHTAJAN, 1969, HICKEY & DOYLE, 1977) ou polyphylétique (KRASSILOV, 1977) des Angiospermes, elle est encore très discutée (Fig. 85). Les recherches des palynologistes concordent, en grande partie, avec les théories, devenues classiques de CRONQUIST et de TAKHTAJAN, à la différence près que ces auteurs semblent faire dériver les Monocotylédones de Dicotylédones apocarpiques déjà bien différenciées, vraisemblablement des Magnoliales. Selon DOYLE (1973), les pollens fossiles témoigneraient d'une apparition relativement tardive des palmiers, au Crétacé supérieur.

Par contre, MOORE (1973) estime, ainsi que TOMLINSON, qu'une partie des Monocotylédones primitives auraient bien pu ne pas être des herbes mais des plantes ligneuses ressemblant beaucoup aux palmiers actuels. "The possibility of the monocotyledons as a whole being descended from arborescent ancestors should be borne in mind by those

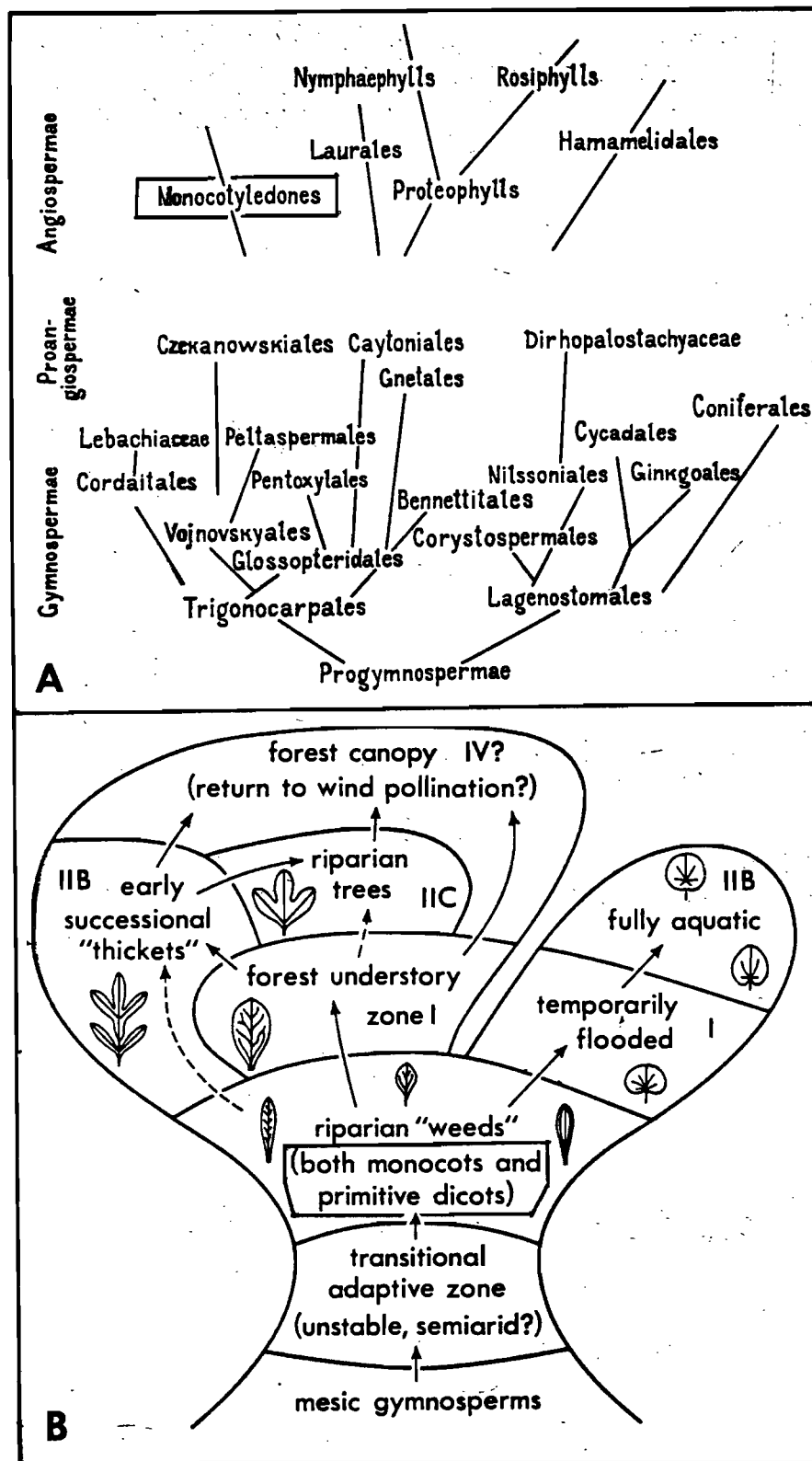


Figure 85 : Deux schémas possibles de l'origine des Angiospermes.
A : une origine polyphylétique (d'après KRASSILOV, 1977);
B : une origine monophylétique (d'après DOYLE & HICKEY, 1976) et leur évolution, vue sous un angle écologique (les chiffres romains renvoient aux zones de la séquence stratigraphique de Potomac d'où proviennent les pollens fossiles).

phylogenists who seek to relate the monocotyledons to existing dicotyledons" (TOMLINSON, 1962). Selon MOORE & UHL (1973, l'arborescence des palmiers va de pair avec une structure florale primitive, tandis que, chez les Liliidae, elle correspond, au contraire, à des taxons plus spécialisés. Il serait donc hasardeux de généraliser à d'autres Monocotylédones l'origine arborescente possible des palmiers et, comme le font remarquer MOORE & UHL, "it seems premature to designate the arborescent or herbaceous forms as primitive within the monocotyledons as a whole". Cependant, l'hypothèse d'une origine arborescente de certains groupes monocotylédoniens, bien que très controversée, en particulier par les palynologistes, a le mérite de mettre en parallèle l'évolution des Monocotylédones avec celle des Dicotylédones chez qui les arbres sont, en général, considérés comme primitifs par rapport aux herbes. On ne voit en effet pas pourquoi, chez les Dicotylédones, la tendance générale serait à la contraction de l'appareil végétatif, chez les Monocotylédones elle serait au déploiement.

D'après MOORE (1973), les Monocotylédones et les Dicotylédones ont évolué séparément à partir d'un stock proto-angiospermien et la structure florale primitive dans différents groupes, ligneux ou herbacés, occupant des biotopes très variés (aquatiques, mésophytiques, orophiles) suggère une dispersion très ancienne des Monocotylédones dans différents habitats. C'est aussi notre point de vue. Les palmiers, dont MOORE, d'après la distribution actuelle et passée, estime l'apparition au début du Crétacé et même au Jurassique tardif, auraient une origine ouest-gondwanienne. Selon cet auteur, la distribution des groupes de palmiers les plus primitifs suggère des aires d'origine différentes pour les Monocotylédones et les Dicotylédones : "the center of diversity and of primitiveness appears to be in South America" (MOORE, 1973).

x
x x
xxx

CONCLUSION GENERALE

Une remarque générale sur la méthodologie suivie au cours de cette étude s'impose en premier lieu : en effet, les techniques de prospection que nous avons utilisées dans différents milieux forestiers et non forestiers furent souvent ponctuelles et relativement simples. Cependant, nous estimons qu'elles ont permis une assez bonne approche de la flore et de la phytoécologie de ces milieux. Par exemple, les tableaux exprimant la proportion de Monocotylédones dans plusieurs formations et groupements végétaux, malgré la faible superficie des relevés (8 à 100 m², selon les cas), donnent des ordres de grandeur probables qui semblent significatifs mais qu'il serait utile de préciser, ultérieurement, par des techniques plus perfectionnées : notre premier objectif n'était pas d'effectuer une analyse phytosociologique, d'une part, et l'on connaît les difficultés d'application de telles méthodes en forêt équatoriale, d'autre part.

Les aires minimales (1), par exemple, varient de 50 à 2 000 m² dans les savanes qui offrent de vastes étendues homogènes (ADJANOHOUN, 1964).

Or, dans les "savanes-roches", constituées d'une mosaïque d'associations végétales différentes dues aux irrégularités du relief (pentes, parois, paliers, fissures, crevasses, vasques), il est impossible de trouver un groupement homogène dont la superficie atteigne cet ordre de grandeur : notre opinion rejoint celle

(1) L'aire minimale est déterminée par la construction de la courbe exprimant l'augmentation du nombre d'espèces en fonction de la surface. Pour un groupement homogène, le nombre des espèces tend vers une valeur constante.

d'ADJANOHOUN qui, n'ayant pas calculé l'aire minimale du groupement à Afrotrilepis pilosa des inselbergs, fait remarquer que " ce groupement forme des plages peu étendues et nos relevés intéressent l'ensemble de ces plages ".

Dans l'étude des groupements forestiers, c'est la mosaïque des différentes phases sylvigénétiques observées qui constitue l'obstacle majeur à l'établissement d'une aire minimale qui, par ailleurs, serait certainement beaucoup plus grande qu'en savane. LINDEMAN (1952) exprime les remarques suivantes : " in the forest, we could register the trees only in plots, that were much smaller than the minimum area... I regard the determination of the minimum area as practically of little importance for the study of forest communities ".

Si nous tentons maintenant de faire le bilan de l'étude de ces quelques aspects de la flore et de la végétation guyanaise, nous constatons que, dans les deux parties de cet ouvrage, ce sont des biotopes marginaux qui ont retenu notre attention.

A l'échelle géologique des variations des composantes climatiques d'une région ou d'un continent, nous avons vu l'importance des répercussions que celles-ci pouvaient provoquer sur la flore et la végétation en isolant alternativement :

- des refuges de savanes où prédominent les Monocotylédones herbacées, dans un paysage forestier, pendant les épisodes humides (c'est le cas, actuellement, en Amérique tropicale) ;
- des refuges forestiers dans un paysage de savanes pendant les grandes périodes climatiques sèches où les Monocotylédones herbacées devaient régner sur la majeure partie de la région néotropicale.

A l'échelle de la dynamique interne de l'écosystème, nous avons également mis en évidence l'existence de refuges à Monocotylédones dans la forêt guyanaise, au cours de la sylvigénèse.

Un rapprochement peut donc être fait entre :

- les événements dont la durée se mesure en millénaires qui ont un rôle prépondérant dans la dynamique de la flore par le jeu de la spéciation, assurant ainsi l'Evolution ; dans le cas que nous avons étudié, ce sont les pulsations climatiques et le déplacement des zones climatiques ;

- les événements dont la durée se mesure en années qui assurent la dynamique de la végétation, par exemple, les chablis en forêt, les feux dans les savanes, l'assèchement annuel de certains marais.

Quelle que soit l'échelle spatio-temporelle considérée, on constate l'importance du rôle des biotopes-refuges. L'exemple des Monocotylédones, particulièrement abondantes dans tous les sites soumis à des fluctuations fréquentes, y compris ceux où s'exercent des actions anthropiques, que nous n'avons pas étudiés, montre que, dans un cas comme dans l'autre, le milieu sélectionne soit des herbes pouvant migrer hors de la forêt ou gagner la voûte, soit des plantes capables de réaliser l'état arborescent afin de survivre dans la forêt. Les premières, envahissant un nouveau biotope, sont, le plus souvent, soumises à une sélection de type r. Les secondes, en particulier les grands palmiers forestiers, doivent subir une importante pression sélective; elles se développent donc, plus fréquemment, selon une stratégie de type K.

Nous pensons que les quelques données complémentaires que nous avons apportées sur la biologie et l'écologie

des Monocotylédones peuvent aussi jouer un rôle dans l'amélioration de l'exploitation du milieu naturel par l'homme :

En effet, d'une part, le taux élevé de Monocotylédones, indicateur d'un milieu écologiquement contraignant ou bien d'un stade jeune de régénération de la forêt, nous paraît d'un intérêt certain pour la mise en valeur d'un écosystème car, le plus souvent, l'abondance ou la rareté des Monocotylédones sont des éléments appréciables au premier coup d'œil.

D'autre part, de nombreuses Monocotylédones sont utiles à l'homme qui les cultive. Il serait peut-être possible de concevoir et de planifier des agro-écosystèmes pouvant les accueillir dans des conditions optimales. Nous avons vu, en effet, que les Monocotylédones ne s'écartant pas de leur modèle architectural par le biais des répétitions, elles sont génétiquement programmées de façon très précise à occuper certains écotopes.

Les recherches traitées dans cet ouvrage, ainsi que toutes celles qui précèdent et que nous avons évoquées dans l'Avant-Propos sont peut-être la consécration de huit années de travail en Guyane mais ne peuvent, en aucun cas, être considérées comme une fin en elles-mêmes.

Nous avons évoqué, parmi bien d'autres, quelques unes des lacunes qui seraient à combler : l'étude des systèmes souterrains, celle des épiphytes en général, l'analyse des mécanismes de pollinisation et de dispersion des diaspores, l'étude de la longévité des feuilles de palmiers et, plus généralement, des rythmes de renouvellement du feuillage, l'architecture du sous-bois. Il ne faut cependant pas sous-estimer les difficultés que l'on rencontrera pour mener à bien de telles recherches, en Guyane. Ces diffi-

cultés sont dues, en partie, aux problèmes de transport, de pénétration et, surtout, d'accessibilité à la voûte, mais la patience et la ténacité devraient peu à peu en avoir raison.

Par ailleurs, l'inventaire très complet de la flore est indispensable si l'on veut se faire une idée plus précise des aires de répartition des espèces à l'échelle de la Guyane. La synthèse phytogéographique que nous souhaiterions y réaliser nécessite, en effet, que les affinités floristiques soient, auparavant, analysées avec soin. Il sera alors peut-être possible de mieux comprendre l'histoire de la flore néotropicale et de ses relations avec la flore paléotropicale. A cette fin, l'étude poussée de tous les biotopes-refuges où règnent des conditions écologiques extrêmes pour la Guyane, c'est à dire les milieux les plus secs, les plus humides, les plus élevés en altitude, nous semble particulièrement enrichissante. C'est dans de tels biotopes que l'on peut encore trouver des espèces reliques témoignant des événements paléogéographiques et paléofloristiques. La découverte récente de Pakaraimaea dipterocarpacea (Dipterocarpaceae), sur les montagnes du Roraïma (MAGUIRE & al., 1977), en est un exemple; celle de Diplacrum africanum (Cyperaceae) dans la savane de Sipaliwini (KOYAMA & OLDENBURGER, 1971 ; NORDE & OLDENBURGER, 1973) en constitue, sans doute, un autre ; de même les curieuses affinités floristiques avec le sud du Brésil que nous avons mises en évidence chez des espèces à aires disjointes poussant sur les Inselbergs des Tumuc-Humac.

Parmi les grands biotopes-refuges de Guyane dont la prospection et l'étude nous paraissent les plus prometteurs dans cette optique, figurent les vastes marais de la plaine de Kaw et, surtout, les sommets les plus élevés. Nous avons d'ailleurs l'intention de poursuivre, à cette occasion, les recherches comparatives que nous avons entreprises à la fois sur les inselbergs et les reliefs tabulaires à cuirasse latéritique qui constituent les deux grandes catégories de "montagnes" existant en Guyane.

En espérant que ces quelques projets puissent voir le jour, nous formulons le vœu que nos modestes contributions encouragent beaucoup d'autres botanistes à œuvrer dans ce magnifique champ d'expériences encore presque intact.

x
x x
x x x

BIBLIOGRAPHIE

- ADJANDHOUN, E. - 1964 - Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire. Mém. O.R.S.T.O.M., n° 7, Paris.
- ANDERSON, W.R. & GATES, B. - 1975 - Notes on Banisteriopsis from South-Central Brazil. Contr. Univ. Mich. Herb., 11 (2) : 51-55.
- ANDERSON R. & MORI, S. - 1967 - A preliminary investigation of Raphia palm swamps, Puerto Viejo, Costa Rica. Turrialba, 17 : 221-224.
- ANORADE LIMA, D. de - 1959 - Viagem aos Campos de Monte Alegre, Para. Bol. Tecn. Inst. Agron. Norte Belém, 36 : 99-149.
- ARBER, A. - 1925 - Monocotyledons. Cambridge ; reprinted 1961, Hafner, New York ; Cramer, Weinheim.
- AUBERT DE LA RÜE, E. - 1953 - Reconnaissance géologique de la Guyane française méridionale. O.R.S.T.O.M., Larose, Paris, 127 p.
- AUBREVILLE, A. - 1956 - Essai de classification et de nomenclature des formations forestières africaines avec extension du système proposé à toutes les formations du monde tropical. Rapp. Réunion phyt. Yangambi, C.C.T.A.-C.S.A.
- AUBREVILLE, A. - 1962 - Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. Adansonia, II (1) : 16-84.
- AUBREVILLE, A. - 1963 - Classification des formes biologiques des plantes vasculaires en milieu tropical. Adansonia III (2) : 221-226.
- BELL, A. - 1976 - Computerized vegetative mobility in rhizomatous plants. In : LINDENMAYER & ROZENBERG (eds.), Automata, Languages, Development. North-Holland Publishing Company.
- BENOIST, R. - 1924, 1925 - La végétation de la Guyane française. Bull. Soc. Bot. Fr., 71 : 1169-1177 ; 72 : 1066-1078.
- BENZIG, D.H. - 1973 - Mineral nutrition and related phenomena in Bromeliaceae and Orchidaceae. In : The Monocotyledons : Their Evolution and Comparative Biology. The Quarterly Review of Biology, 48 (2) : 277-290.
- BENZIG, D.H. & BURT, K.M. - 1970 - Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. Bull. Torr. Bot. Club, 95 (5) : 269-279.
- BHARUCHA, F.R. & ANSARI, M.Y. - 1963 - Studies on the plant associations of Slopes and Screes of the Western Ghats, India. Vegetatio, XI (4) : 141-154.
- BIROT, P. - 1958 - Les dômes cristallins. C.N.R.S., Mém. et doc., Paris, 6.
- BIROT, P. - 1959 - Précis de géographie physique générale. A. Colin, Paris.

- BLANCANEAUX, P. - 1973 - Notes de Pédologie guyanaise : les Djougoung-Pété du bassin versant expérimental de la crique Grégoire (Sinnamary - Guyane française). Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Pédol., XI (1) : 29-42.
- BLANCANEAUX, P. & POUYLLAU, M. - 1977 - Formes d'altération pseudokarstiques en relation avec la géomorphologie des granites précambriens du type Rapakivi dans le territoire fédéral de l'Amazone, Vénézuéla. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Pédol., XV (2) : 131-142.
- BONARDI, D. - 1966 - Contribution à l'étude botanique des inselbergs de Côte d'Ivoire forestière. D.E.S. Univ. d'Abidjan, 81 p. multigr.
- BOULET, R. - 1974 - Toposéquence de sols tropicaux en Haute Volta : équilibres dynamiques et bioclimats. Thèse Univ. de Strasbourg, n° C.N.R.S. : A.O 9953.
- 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.
- BUDOWSKI, G. - 1963 - Forest succession in tropical lowlands. Turrialba, 13 (1) : 42-44.
- BUDOWSKI, G. - 1965 - Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. Turrialba, 15 (1) : 40-44.
- CARLES, J. - 1948 - Le spectre biologique réel. Bull. Soc. bot. Fr., 95 (7-9) : 340-343.
- CASTRO e SANTOS, A. de - 1977 - Tentative de classification des arbres selon leur capacité de réitération. D.E.A. Univ. Sci. et Techn. du Languedoc Montpellier, 44 p.
- CHOUBERT, B. - 1957 - Essai sur la morphologie de la Guyane française. Mémoire pour servir à l'explication de la carte géologique de la France Paris.
- CLEMENTS, F.E. - 1916 - Plant succession. Carnegie Inst. Wash. Publ., 242.
- CLEMENTS, F.E. - 1928 - Plant succession and Indicators. New York.
- CLIMAP project Members - 1976 - Science, 191 : 1131.
- CORNER, E.J.H. - 1949 - The Durian theory or the origin of the Modern Tree. Annals of Botany, XIII (52) : 367-414.
- CORNER, E.J.H. - 1964 - The Natural History of Plants. Weidenfeld & Nicolson, London, 315 p.
- CORNER, E.J.H. - 1966 - The Natural History of Palms. Weidenfeld & Nicolson, London, 393 p.
- CRONQUIST, A. - 1968 - The Evolution and Classification of Flowering Plants. Houghton Mifflin, Boston, 396 p.

- DANSEREAU, P. - 1957 - Biogeography. An ecological perspective. New York, 394 p.
- DAVIDSE, G. & MORTON, E. - 1973 - Bird-Mediated Fruit Dispersal in the Tropical Grass Genus Lasiacis (Gramineae : Paniceae). Biotropica, 5 (3) : 162-167.
- DIETZ, R.S. & HOLDEN, J.C. - 1970 - Reconstruction of Pangea : Breakup and dispersion of continents. Journ. Geophys. Res. 75 : 4939-4956.
- DOBZHANSKY, T. - 1950 - Evolution in the Tropics. Am. Sci., 38 : 209-221.
- DOYLE, J.A. - 1973 - Fossil evidence on early evolution of the Monocotyledons. In : The Monocotyledons : Their Evolution and Comparative Biology. The Quarterly Review of Biology, 48 (3) : 399-413.
- 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 : Origin and early evolution of angiosperms, p. 139-206, Columbia Univ. Press, New York.
- DRESSLER, R.L. & DODSON, C.H. - 1960 - Classification and Phylqgeny in the Orchidaceae. Ann. Miss. Bot. Gard., 47 (1) : 25-68.
- DUPLESSY, J.C. et al. - 1974 - in : les Méthodes quantitatives d'étude des variations du climat au cours du Pléistocène Colloque Interna. C.N.R.S. n° 219.
- EGLER, W.A. - 1960 - Contribuições ao conhecimento dos campos da Amazonia. I - Os campos do Aribamba. Bol. Mus. Paraense E. Goeldi, nov. série, Bot. 4 : 1-36.
- EITEN, G. - 1974 - An outline of the Vegetation of South America. Symp. 5 th. Cong. Internat. Primat. Soc. p. 529-545.
- EITEN, G. - 1978 - Delimitation of the cerrado concept Vegetatio, 36 (3) : 169-178.
- EMBERGER, L. - 1966 - Reflexions sur le spectre biologique de Raunkiaer (Colloque de Morphologie, Montpellier 1965). Mém. Soc. Bot. France : 147-156.
- ENGLER, A. - 1920 - Wahrscheinlicher Entwicklungsgang der Araceen. In : Das Pflanzenreich, W. Engelmann, Leipzig, IV (23 A) : 47-50.
- FAIRBRIDGE, R.W. - 1964 - African Ice-Age Aridity. In : NAIRN (A.E.M.) : Problems in Palaeclimatology. Interscience Publisher, London, NY, Sidney, 705 p.
- FERRI, M.G. - 1974 - Ecological Problems in Latin America. In : SRB (A.M.) : Genes, Enzymes and Populations. Plenum Publishing Corporation, New York : p. 5 à 24.
- Flora Neotropica - 1968 - Organization for Flora Neotropica, the N.Y. Bot. Gard., Hafner Publishing Company, New York.
- Flora de Venezuela - 1964 - 15 Vol. Instituto Botánico, Ministerio de Agricultura y Cria, Caracas.

- FOSBERG, F.R. - 1961 - A classification of vegetation for general purposes. Tropical Ecology, 2 (1, 2) : 1-28.
- FREISE, F.W. - 1938 - Inselberge und Inselbergland -Schafte im Granit- und Gneissgebiete Brasiliens. Zeitschr. f. Geomorph. X, s. 137 u. f.
- FRENAY, P. - 1963 - Mission française d'abornement de la frontière Guyane française - Brésil 1962. I.G.N., Paris.
- GATES, W.L. - 1976 - Modeling the Ice age climate. Science, 191 : 1138-1144.
- GLEASON, H.A. - 1935 - Melastomaceae. In : PULLE, Flora of Suriname, III, p. 182, E.J. Brill, Amsterdam.
- GOMEZ-POMPA, A. - VAZQUEZ-YANES, C. & GUEVARA, S. - 1972 - The tropical rain forest : a nonrenewable resource. Science, 177 : 762-765.
- GOOD, R. - 1964 - The Geography of the Flowering Plants. Longmans Green and Co, London, 518 p.
- GRANVILLE, J.J. de - 1974 - Aperçu sur la structure des pneumatophores de deux espèces des sols hydromorphes en Guyane : Mauritia flexuosa L. et Euterpe oleracea Mart. (Palmae). Généralisation au système respiratoire racinaire d'autres palmiers. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biol., 23 : 3-22.
- GRANVILLE, J.J. de - 1975 a - Projets de Réserves Botaniques et Forestières en Guyane. Rapp. multigr. Centre O.R.S.T.O.M. de Cayenne, cote B-70, 29 p., 16 cartes.
- GRANVILLE, J.J. de - 1975 b - Un nouveau palmier en Guyane française, Geonoma oldemanii. Adansonia, sér. 2, 14 (4) : 553-559.
- GRANVILLE, J.J. de - 1976 a - Notes guyanaises : quelques forêts sur le Grand Inini. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biol., XI (1) : 23-34.
- GRANVILLE, J.J. de - 1976 b - Un transect à travers la Savane Sarcelle (Mana, Guyane française), Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biol., XI (1) : 3-21.
- GRANVILLE, J.J. de - 1977 - Notes biologiques sur quelques palmiers guyanais. Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Biol., XII (4).
- GRANVILLE, J.J. de - 1978 - Flore et Végétation. In : Atlas de la Guyane, en préparation, coéd. C.N.R.S.-O.R.S.T.O.M. (sous-presse).
- GRANVILLE, J.J. de & SASTRE, C. - 1974 - Aperçu sur la végétation des inselbergs du Sud-Ouest de la Guyane française. C.R. Soc. Biogéogr., 439 : 54-58.
- GRISEBACH, A.H. - 1858 - Malpighiaceae. In : MARTIUS, Flora Brasiliensis, 12 (1) : 1-123. Rééd. 1965 Verlag von Cramer J., Weinheim.

- GUILLAUMET, J.L. - 1967 - Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire). Mém. O.R.S.T.O.M. n° 20, Paris.
- HAFFER, J. - 1969 - Speciation in Amazonian forest birds. Science, 165 : 131-137.
- HALLE, F. & OLOEMAN, R.A.A. - 1970 - Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris, 178 p.
- HALLE, F. - OLOEMAN, R.A.A. & TOMLINSON, P.B. - 1978 - Tropical trees and Forests. An Architectural Analysis. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York.
- HICKEY, L.J. & DOYLE, J.A. - 1977 - Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. The Botanical Review, 43 (1) : 3-104.
- HOOCK, J. - 1971 - Les savanes guyanaise : Kourou. Essai de phytoécologie numérique. Mém. O.R.S.T.O.M. n° 44, Paris, 251 p.
- HUGHES, N.F. - 1977 - Palaeo-succession of earliest angiosperms evolution. The Botanical Review, 43 (1) : 105-127.
- HURAUULT, J.M. - 1957 - Mission de délimitation de la frontière Guyane française-Brézil. Frontière Sud (Bassin du Maroni). I.G.N., Paris.
- HURAUULT, J.M. - 1963 - Recherches sur les inselbergs granitiques nus de la Guyane française. Revue de géomorph. dyn., XIV^e an. (4, 5, 6) : 49-61.
- HURAUULT, J.M. - 1967 - L'érosion régressive dans les régions tropicales humides, et la genèse des inselbergs granitiques. I.G.N., Paris, 68 p., 30 pl.
- HURAUULT, J.M. - 1972 - Français et Indiens en Guyane. Union Générale d'éditions, Coll. 10/18, Paris, 438 p.
- HURAUULT, J.M. - 1973 - Les inselbergs rocheux des régions tropicales humides, témoins de paléoclimats. C.R. Soc. Biogéogr., 439 : 49-54.
- HURAUULT, J.M. - FRENAY, P. & RAOUX, Y. - 1963 - Pétroglyphes et assemblages de pierres dans le Sud-Est de la Guyane française. Journ. Soc. Améric., Nlle série t, 52 : 157-166.
- IMBRIE, J. & KIPP, N.G. - 1971 - Ir : The late cenozoic glacial ages. Turekian ed., Yale Univ. Press., New Haven, Conn. : 71-181.
- JABLONSKI, E. - 1967 - Euphorbiaceae. in : The Botany of Guyana Highlands, VII. Mem. N.Y. Bot. Gard., 17 (1) : 182.
- JEANNODA-ROBINSON, V. - 1977 - Contribution à l'étude de l'architecture des herbes. Thèse Acad. de Montpellier, Univ. des Sci. et Techn. du Languedoc, 76 p.

- JOHNSON, H.B. - 1975 - Plant pubescence : an ecological perspective. Bot. Review 41 : 233-258.
- JOURNAUX, A. - 1975 - Recherches géomorphologiques en Amazonie brésilienne. C.N.R.S., Centre de Géomorphologie de Caen, Bull. n° 20, 68 p.
- KEAY, R.W.J. - 1957 - Wind dispersed species in a Nigerian forest. Journ. Ecology, 45 : 471-478.
- KOYAMA, T. & MAGUIRE, B. - 1965 - Cyperaceae tribe Lagenocarpae. In : The Botany of Guyana Highlands, Mem. N.Y. Bot. Gard., 12 (3) : 8-69.
- KOYAMA, T. - 1976 - New Cyperaceae from tropical America (1). Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, Sér. B., bot., 2 (4) : 167-176.
- KOYAMA, T. & OLDENBURGER, F.H.F. - 1971 - Diplacrum africanum newly found in tropical America. Rhodora, 73 : 793
- KRASSILOV, V.A. - 1977 - The origin of Angiosperms. The Botanical Review, 43 (1) : 143-176.
- LAMB, H.H. - 1977 - Climates, Present, Post and Future. II : Climatic history and the Future. Merhuen and C². London, 835 p.
- LEE, D.W. & LOWRY, J.B. - 1978 - The evolution of Leptospermum on Mount Kinabalu (en préparation).
- LEE, D.W. - LOWRY, J.B. & STONE, B.C. - 1978 - Why leaf undersides of tropical rainforest understorey plants are frequently red. Biotropica (sous-presse).
- LELLINGER, D.B. - 1972 - Polypodiaceae subfam. Adiantoidae. In : The Botany of Guyana Highlands, IX. Mem. N.Y. Bot. Gard., 23 : 1-15.
- LEMEE, A. - 1955 - Flore de la Guyane française, 4 tomes, Lechevalier, Paris.
- LESCURE, J. - 1975 - Biogéographie et écologie des Amphibiens de Guyane française. C.R. Soc. Biogéogr., 440 : 68-82.
- LINDEMAN, J.C. - 1953 - The vegetation of the coastal region of Suriname. Kemink en Zoon N.V., Utrecht, 135 p.
- LORIUS, J. & DUPLESSY, J.C. - 1977 - Les grands changements climatiques. La Recherche, 8 (83) : 947-955.
- LOROUGNON, G. - 1972 - Les Cypéracées forestières de Côte d'Ivoire. Mém. O.R.S.T.O.M. n° 58, 102 p.

- Mac ARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. - 1967 - The Theory of Island Biogeography. Monographs in Population Biology n° 1, Princeton Univ. Press., N.J., 203 p.
- Mac VAUGH, R. - 1969 - Myrtaceae : in : The Botany of the Guyana Highland, VIII. Mem. of The N.Y. Bot. Gard., 18 (2) : 55-286.
- MADISON, J.H. - 1970 - An appreciation of Monocotyledons. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 30 (2) : 377-390.
- MADISON, M. - 1977 a - Vascular epiphytes : their systematic occurrence and salient features. Selbyana, 2 : 1-13.
- MADISON, M. - 1977 b - A revision of Monstera (Araceae). Contrib. from the Gray Herbarium of Harvard University, n° 207 : 3-100.
- MADISON, M. & TIFFNEY, B.H. - 1976 - The seeds of the Monstereae : their morphology and fossil record. Journ. Arnold. Arboretum, 57 : 185-201.
- MAGUIRE, B. & al. - 1953-1972 - The Botany of the Guyana Highlands. Mem. N.Y. Bot. Garden.
- MAGUIRE, B. & al. - 1977 - Pakaraimodeae, Dipterocarpaceae of the western hemisphere. Taxon 26 (4) : 341-385.
- MAGUIRE, B. & WURDACK, J.J. - 1961 - Guttiferae. In : The Botany of Guyana Highlands, IV (2). Mem. N.Y. Bot. Gard., 10 (4) : 21-32.
- MALEY, J. - 1973 - Mécanisme des changements climatiques aux basses latitudes. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 14 : 193-227.
- MALEY, J. - 1977 a - Analyses polliniques et paleoclimatologie des douze derniers millénaires du bassin du Tchad (Afrique centrale). In : Recherches françaises sur le quaternaire, INQUA ; Supplément du Bull. AFEQ 1 (50) : 187-197.
- MALEY, J. - 1977 b - Palaeoclimates of central Sahara during the early Holocene. Nature, 269 (5629) : 573-577.
- MANGENOT, G. - 1955 - Etude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. Etudes éburnéennes, I.F.A.N., 4 : 5-61.
- MANGENOT, G. - 1958 - Remarques sur l'Hylaea dans le Monde. Anais Acad. Bras. Ci., 30 (1) : 83-90.

- MANGENOT, G. - 1969 - Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires. Candollea, 24 (2) : 279-294.
- MANGENOT, G. - 1973 - Données élémentaires sur l'Angiospermie. Ann. Univ. Abidjan, sér. E, VI (1), 233 :
- MARCEL, G. - 1898 - L'apparition cartographique des monts Tumuc-Humac. Journ. Soc. Americanistes, II.
- MEEUSE, B.J.D. - 1961 - The story of pollination. The Ronald Press Company, New York, 243 p.
- MEGGERS, B.J. - 1975 - Application of the biological model of diversification to cultural distribution in Tropical Lowland South America. Biotropica, 7 (3) : 141-161.
- MILANKOVITCH, M. - 1930 - Matematische Klimalehre und Astronomische Theorie der Klima Schwankungen. H.d. B. Klimato. I.A.
- The Monocotyledons : Their Evolution and comparative biology. The Quarterly Review of Biology, 48 (2-3) : 277-466.
- MOORE Jr., H.E. - 1973 a - Palms in the tropical forest ecosystems of Africa and South America. In : MEGGERS, AYENSU & DUCKWORTH : Tropical forest ecosystem in Africa and South America : a comparative Review, Smithsonian Institution Press, Washington D.C., p. 63-88
- MOORE Jr., H.E. - 1973 b - The major groups of palms and their distribution. Gentes Herbarum, 11 : 27-141.
- MOORE Jr., H.E. & UHL, N.W. - 1973 - Palms and the origin and evolution of monocotyledons. In : The Monocotyledons : Their evolution and comparative biology. The Quarterly Review of Biology, 48 (3) : 414-436.
- MORTON, C.V. & LELLINGER, D.B. - 1966 - The Polypodiaceae subfamily Asplenioidae in Venezuela. Mem. N.Y. Bot. Gard., 15 : 1-49.
- MÜLLER, P. - 1972 - Centres of dispersal and evolution in Neotropical region. Studies on the Neotropical Fauna 7 : 173-185.
- MÜLLER, P. - 1973 - The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm. W. Junk B.V., La Hague.
- MUTOJI-A-KAZADI - 1977 - Notes de sylvigénèse pour la Guyane. D.E.A. Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 35 p.
- NDIAYE, P. - 1977 - Préliminaire à l'étude architecturale des végétations herbacées. D.E.A. Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 22 p.
- NORDE, R. & OLDENBURGER, F.H.F. - 1973 - 200 Sipaliwini - Savanne planten. Press Traiectina, Utrecht, 137 p.

- OLDEMAN, R.A.A. - 1969 - Etude biologique des pinotières de la Guyane française. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biol., 10 : 3-18.
- OLDEMAN, R.A.A. - 1972 - L'architecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et criques guyanais. Adansonia, sér. 2, 12 (2) : 253-265.
- OLDEMAN, R.A.A. - 1974 a - L'architecture de la forêt guyanaise. Mém. O.R.S.T.O.M. n° 73, Paris.
- OLDEMAN, R.A.A. - 1974 b - Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. La Terre et la Vie, Rev. d'Ecologie appliquée, 28 : 487-520.
- OLDEMAN, R.A.A. - 1978 - Ecología y valorización regional. O.R.S.T.O.M./PRONAREG, Min. Agric. y Ganad., Quito, 126 p.
- PITTENDRIGH, C.S. - 1948 - The bromeliad-Anopheles-malaria complex in Trinidad I. The bromeliad flora. Evolution, 2 : 58-89.
- 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.
- PULLE, A. - 1932-1937 - Flora of Suriname. Rééd. 1966-1968, E.J. Brill, Leiden.
- RAUNKIAER, C. - 1905 - Types biologiques pour la géographie botanique. Oversigt over det Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Forhandling (Copenhague), 5 : 347-438.
- RAUNKIAER, C. - 1934 - The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 632 p.
- RICHARDS, P.W. - 1952 - The tropical rain forest . Cambridge, Univ. Press, 450 p.
- ROSSIGNOL, M. - 1978 - La frange marine continentale de la Guyane française : influence de la dynamique du milieu sur l'écosystème marin. T. I : Les composantes du milieu et leurs variations. Mém. O.R.S.T.O.M. (sous presse).
- ROUGERIE, G. - 1955 - Un mode de dégagement probable de certains dômes granitiques. C.R. Acad. Sci., 240 : 327-329.
- SASTRE, C. - 1976 - Quelques aspects de la phytogéographie des milieux ouverts guyanais. Biogéographie et évolution en Amérique tropicale, publ. du Lab. Zool. Ecol. Norm. Sup., n° 9, H. DESCIMON Ed. : 67-74.
- SASTRE, C. & GRANVILLE, J.J. de - 1975 - Observations phytogéographiques sur les inselbergs du Bassin supérieur du Maroni. C.R. Soc. Biogéogr., 444 : 7-15.
- SCHMITHUSEN, J. - 1968 - Allgemeine Vegetationsgeographie. In : Lehrbuch der Allgemeinen Geographie, Dritte Auflage, Walter de Gruyter & Co, Berlin, 463 p.

- SCHNELL, R. - 1965 - Aperçu préliminaire sur la phytogéographie de la Guyane. Adansonia, V (3) : 309-355.
- SCHNELL, R. - 1971 - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux, 2 : Les milieux, les groupements végétaux. Gauthier-Villars, Paris, 448 p.
- SCHIMPER, A.F.W. - 1888 - Epiphytische Vegetation Amerikas. In : Botanische Mitteilungen aus den Tropen, Heft II : 1-162, G. Fischer, Iena.
- SHIMWELL, D.W. - 1971 - The description and classification of vegetation. Sidgwick & Jackson, London, 322 p.
- SCHULZ, J.P. - 1960 - Ecological studies on rain forest in Northern Suriname. Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch., afd. Natuurk., zeeks 2, 53 (1) 1-267. Ed. : Noord Holl Uitg. Mij., Amsterdam.
- STEYERMARK, J.A. - 1968 - Flora del Auyan-Tepuí. Act. Bot. Venez., 2 (5-8) : 5-370.
- STRONG, D.R. & RAY, T.S. - 1975 - Host tree location behavior of a tropical vine [Monstera gigantea] by skototropism. Science 190 (4216) : 804-806.
- TAKHTAJAN, A. - 1969 - Flowering Plants. Origin and Dispersal. Oliver and Boyd, Edinburgh, 310 p.
- TIETZE, M. 1906 - Removal of plant nutrients from tree crowns by rain. Physiol. Plant., 4 : 184-188.
- TOMLINSON, P.B. - 1962 - Phylogeny of the Scitaminae. Morphological and anatomical considerations. Evolution, XVI (2) : 192-213.
- TOMLINSON, P.B. - 1964 - Stem structure in arborescent monocotyledons. In : ZIMMERMANN, M.H. : The formation of wood in forest trees, p. 65-68, Academic Press, New York.
- TOMLINSON, P.B. - 1969 - Vascular anatomy of monocotyledons with secondary growth - an introduction. Journ. Arnold Arboret 50 : 159-179.
- TOMLINSON, P.B. - 1971 - The shoot apex and its dichotomous branching in the Nypa palm. Ann. Bot., 35 (142) : 865-879.
- TOMLINSON, P.B. - 1973 - Establishment growth in woody Monocotyledons Native to New Zeland. New Zeland Journ. of Bot., 11 : 627-644.
- TRICART, J. - 1965 - Le modelé des régions chaudes, forêts et savanes. Soc. Edit. Ens. Sup., Paris.
- TRICART, J. - 1974 - Existence de périodes sèches au Quaternaire en Amazonie et dans les régions voisines. Rev. Géomorph. dynamique, XXIIIe année, 4 : 145-158.

- TROCHAIN, J.L. - 1954 - Nomenclature et classification des milieux végétaux en Afrique Noire Française. In. : Les divisions écologiques du Monde, Colloque C.N.R.S., 59 : 73-90 ; Année Biol. 1955, 31 : 317-334.
- TROCHAIN, J.L. - 1957 - Accord interafricain sur la définition des types de végétation. Bull. I.E.C., 13-14 : 55-93.
- VAN DER HAMMEN, T. - 1972 - Changes in vegetation and climate in the Amazon Basin and surrounding areas during the Pleistocene. Geologie en Mijnbouw, 51 (6) : 641-643.
- VAN DER HAMMEN, T. - 1974 - The Pleistocene Changes of vegetation and climate in tropical South America. Journ. of Biogeogr., 1 : 3-26.
- VAN DER PIJL, L. - 1969 - Principles of Dispersal in Higher plants. Springer Verlag, Berlin, 153 p.
- VAN DONSELAAR, J. - 1968 - Phytogeographic notes on the savanna flora of Southern Surinam (South America). Acta Bot. Neerland., 17 (5) : 393-404.
- VAN DONSELAAR, J. - 1969 - Observations on savanna vegetation - types in the Guianas. Vegetatio 17 : 271-312.
- VAN STEENIS, C.G.G.J. - 1956 - Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types : the biological nomad theory. UNESCO, Actes Coll. Kandy : 212-218.
- VANZOLINI, P.E. - 1970 - Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies. Instituto de Geografia Universidad de São Paulo, Serie Teses e Monografias 3, São Paulo.
- VANZOLINI, P.E. - 1973 - Paleoclimates, relief and species multiplication in equatorial forests. In. : MEGGERS, B.J., AYENSU, E.S. & DUCKWORTH W.D. - Tropical forests ecosystems in Africa and South America : a comparative review. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. : 255-258.
- VANZOLINI, P.E. & Ab'SABER, A.N. - 1968 - Divergence rates in South American lizards of the genus Liolaemus (Sauria, Iguanidae). Papeis Avulsos Zool. Sao Paulo, 21 : 205-208.
- VARESCHI, V. - 1968 - Helechos. In. : Flora de Venezuela, I (1-2), Instituto Botanico, Ministerio de Agricultura y Cria, Caracas
- VUILLEUMIER, B.S. - 1971 - Pleistocene changes in the Fauna and Flora of South America. Science, 173 : 771-779.
- WALTER, H. - 1971 - Ecology of tropical and subtropical vegetation. Oliver & Boyd Edinburgh, 539 p.
- WALTER, H. - 1973 - Die vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. I. Die tropischen und Subtropischen Zonen, Stuttgart, 3e ed., 743 p.

- WILDER, G.J. - 1977 - Structure and symmetry of species of the Asplundia group (Cyclanthaceae) having monopodial vegetative axes : Schultesiophytum chlorianthum, Dicranopygium sp. nov. Asplundia rigida and Thoracocarpus bissectus.-Bot. Gaz., 138 (1) : 80-101.
- WILLIS, J.C. - 1973 - A dictionary of the flowering plants and ferns. 8e ed., Univ. Press, Cambridge, 1245 p.
- WURDACK, J.J. - 1973 - Melastomataceae. In. :Flora de Venezuela, VIII (1-2), Instituto Botánico, Ministerio de Agricultura y Cria, Caracas.
- ZIMMERMANN, M.H. & TOMLINSON, P.B. - 1970 - The vascular system in the axis of Dracaena fragrans (Agavaceae) 2. Distribution and development of secondary vascular tissue. Journ. Arnold Arboret. 51 : 478-491.
- ZONNEVELD, J.I.S. - 1975 - Some problems of tropical geomorphology. Zeitschrift für Geomorphologie N.F., 19 (4) : 377-392.

x
x x
x x x

INDEX ALPHABETIQUE
DES GENRES ET DES ESPECES CITES

(Voir aussi : APPENDICE, page 149)

-
- Les nombres **non** soulignés correspondent aux numéros des pages,
 - Les nombres soulignés à ceux des figures.
-

<u>Abuta grandifolia</u> (Mart.) Sandw.	MENISPERMACEAE	32
<u>Acrocomia lasiospatha</u> Mart.	ARECACEAE	195
<u>Adiantum</u>	ADIANTACEAE	108, 192
<u>Adiantum cajenense</u> Willd. ex Kl.	ADIANTACEAE	33, 113
<u>Adiantum humile</u> Kunze	ADIANTACEAE	44, 65, 69
<u>Adiantum latifolium</u> Lam.	ADIANTACEAE	31, 111, 192
<u>Adiantum leprieurii</u> Hooker	ADIANTACEAE	33
<u>Adiantum petiolatum</u> Desv.	ADIANTACEAE	111, 33
<u>Adiantum terminatum</u> Kunze	ADIANTACEAE	111
<u>Aechmea</u>	BROMELIACEAE	107, 187, 220
<u>Aechmea setigera</u> Mart.	BROMELIACEAE	79, 85, 113
<u>Afrotrilepis pilosa</u> (Boeck.) J. Raynal	CYPERACEAE	124, 126
<u>Alpinia</u>	ZINGIBERACEAE	<u>76</u>
<u>Ananas</u>	BROMELIACEAE	107, 220
<u>Ananas ananassoides</u> (Baker) L.B. Smith	BROMELIACEAE	60, 70, 74, 113, 178
<u>Anthurium</u>	ARACEAE	107, 187, 191, 226
<u>Anthurium gracile</u> (Rudge) Lindley	ARACEAE	<u>69</u> 227
<u>Anthurium pentaphyllum</u> (Aubl.) G. Don.	ARACEAE	68, 110
<u>Anthurium solitarium</u> (Vell.) Schott.	ARACEAE	44, 46, 47, 49, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 57, 58, 60, 72, 75, 79, 80 , 87, 91, 100, 102, 113, 126, 199, 220, 9, 13, 15, 16, 18, 21, 22, 24, 25 <u>25, 30, 31, 33, 34, 37, 70, 72</u>

<u>Apeiba</u>	TILIACEAE	203
<u>Apteria aphylla</u> (Nutt.) Barnh.	BURMANNIACEAE	177
<u>Araecoccus micranthus</u> Brongn.	BROMELIACEAE	189
<u>Aspidosperma</u>	APOCYNACEAE	60, <u>60</u>
<u>Aspidosperma megalocarpon</u> Müll. Arg.	APOCYNACEAE	<u>60</u>
<u>Asplenium</u>	ASPLENIACEAE	108, 193
<u>Asplenium abscissum</u> Willd.	ASPLENIACEAE	31
<u>Asplenium feei</u> Kunze ex Fée	ASPLENIACEAE	33
<u>Asplenium hostmannii</u> Hieron.	ASPLENIACEAE	31
<u>Asplenium kapplerianum</u> Kunze	ASPLENIACEAE	69, 113
<u>Asplenium pediculariifolium</u> St-Hil.	ASPLENIACEAE	69, 117
<u>Asplenium perkinsii</u> Jenman	ASPLENIACEAE	31
<u>Asplenium salicifolium</u> L.	ASPLENIACEAE	33
<u>Asplenium serratum</u> L.	ASPLENIACEAE	55, 66, 69, 193, <u>70</u>
<u>Asplenium zamifolium</u> Willd.	ASPLENIACEAE	69, 91, 115
<u>Asplundia</u>	CYCLANTHACEAE	179
<u>Asplundia brachyphylla</u> Harl.	CYCLANTHACEAE	179, <u>67</u>
<u>Astrocaryum</u>	ARECACEAE	176
<u>Astrocaryum jauari</u> Mart.	ARECACEAE	208
<u>Astrocaryum munbaca</u> Mart.	ARECACEAE	32, 176, 207
<u>Astrocaryum paramaca</u> Mart.	ARECACEAE	175, 179, 180, 185, 206, <u>55</u> , <u>56</u> , <u>58</u> , <u>59</u> , <u>63</u> , <u>65</u>
<u>Astrocaryum sciophilum</u> (Miquel) Pulle	ARECACEAE	32, 52, 175, <u>62</u>
<u>Astrocaryum vulgare</u> Mart.	ARECACEAE	195
<u>Attalea regia</u> (Mart.) W. Boer	ARECACEAE	175, 182, 183, 204, 208, <u>57</u> , <u>58</u>
<u>Attalea sagotii</u> (Trail. ex Im Thurn) W. Boer	ARECACEAE	183, 185, 206, <u>65</u> , <u>66</u>
<u>Axonopus</u>	GRAMINEAE	52, 90, 108
<u>Axonopus ramosus</u> Swallen	GRAMINEAE	122
<u>Bactris</u>	ARECACEAE	20, 176, 181, 183, 207, 220, <u>65</u> , <u>66</u>
<u>Bactris acanthocarpoides</u> Barb. Rodr.	ARECACEAE	183, 185, <u>55</u> , <u>65</u>
<u>Bactris aubletiana</u> Trail.	ARECACEAE	176, 180
<u>Bactris campestris</u> Mart.	ARECACEAE	195
<u>Bactris gastoniana</u> Barb. Rodr.	ARECACEAE	30, 33, 82, 175, 176, <u>55</u>
<u>Bactris major</u> Jacquin	ARECACEAE	183
<u>Bactris raphidacantha</u> W. Boer	ARECACEAE	175, 179, 206, <u>55</u> , <u>60</u> , <u>61</u> , <u>63</u>
<u>Bactris simplicifrons</u> Mart.	ARECACEAE	33, 82, 176, <u>55</u> , <u>77</u>
<u>Banisteriopsis</u>	MALPIGHIACEAE	107

<u>Banisteriopsis gardneriana</u> (A. Juss.) Comb.	MALPIGHIACEAE	51,70,74,75,116
<u>Begonia</u>	BEGONIACEAE	33,106,108
<u>Begonia glabra</u> Aubl.	BEGONIACEAE	31
<u>Begonia priourii</u> A. DC.	BEGONIACEAE	42,58,67,90,91,114
<u>Begonia scandens</u> Sw. (= <u>B. glabra</u>)	BEGONIACEAE	113
<u>Bertiera</u>	RUBIACEAE	108
<u>Bertiera diversiramea</u> Steyerm.	RUBIACEAE	67
<u>Bisboeckelera longifolia</u> (Rudge) O. Kuntze	CYPERACEAE	184,185,55,65
<u>Blechnum</u>	BLECHNACEAE	108
<u>Blechnum occidentale</u> L.	BLECHNACEAE	69,111
<u>Bocoa prouacensis</u> Aubl.	CAESALPINIACEAE	55
<u>Bonafousia undulata</u> (Vahl.) D.C.	APOCYNACEAE	31,32
<u>Borreria</u>	RUBIACEAE	77,81,90,108
<u>Borreria laevis</u> (Lam.) Griseb.	RUBIACEAE	120
<u>Borreria latifolia</u> (Aubl.) K. Schum.	RUBIACEAE	57,71,74,77,120,34
<u>Brachysteles</u>	ORCHIDACEAE	228
<u>Brassavola</u>	ORCHIDACEAE	187
<u>Brassia</u>	ORCHIDACEAE	187
<u>Bromelia</u>	BROMELIACEAE	178,229
<u>Brosimum guianense</u> (Aubl.) Hub.	MORACEAE	55
<u>Bulbophyllum</u>	ORCHIDACEAE	187
<u>Bulbostylis</u>	CYPERACEAE	49,79,80,87,91,94,108
<u>Burmanna</u>	BURMANNIACEAE	177
<u>Byrsonima</u>	MALPIGHIACEAE	107,140,51
<u>Byrsonima crassifolia</u> Rich.	MALPIGHIACEAE	72,75,91,93,110,120
<u>Calathea</u>	MARANTACEAE	32,51,97,107,178,180,184,62,80
<u>Calathea cyclophora</u> Baker	MARANTACEAE	77
<u>Calathea elliptica</u> (Rosc.) K. Schum.	MARANTACEAE	30,98,65
<u>Calathea ovata</u> (Nees. & Mart.) Lindl.	MARANTACEAE	48,58,60,65,68,90,113
<u>Calathea propinqua</u> (Poepp. & Endl.) Koern.	MARANTACEAE	31,53,54,58,65,68,90,113,25,27
<u>Calliandra</u>	MIMOSACEAE	108
<u>Calliandra surinamensis</u> Bth.	MIMOSACEAE	60,71,74,113,120
<u>Calyptrocarya</u>	CYPERACEAE	178,184
<u>Calyptrocarya glomerulata</u> (Brongn.)	CYPERACEAE	61
<u>Calyptranthes</u>	MYRTACEAE	107
<u>Calyptranthes fasciculata</u> Berg.	MYRTACEAE	52,62
<u>Calyptranthes lepida</u> Mc. Vaugh	MYRTACEAE	48,64,67,115,122

<u>Campylosiphon purpurascens</u> (Benth.)	BURMANNIACEAE	176
<u>Carpotroche crispidentata</u> (Ducke)	FLACOURTIACEAE	<u>60</u>
<u>Carpotroche longifolia</u> (Poepp. & Endl.) Bth.	FLACOURTIACEAE	30
<u>Casearia</u>	FLACOURTIACEAE	60
<u>Casearia pitumba</u> Sleumer	FLACOURTIACEAE	67, 114
<u>Cassia</u>	CAESALPINIACEAE	106, 108
<u>Cassia saxatilis</u> (Amsh.) Irwin	CAESALPINIACEAE	42, 46, 47, 49, 51, 52, 59, 76, 77, 78, 79,
<u>Cassia stenocarpa</u> Vog.	CAESALPINIACEAE	42, 71, 74, <u>9</u> 90, 114, <u>10, 26</u>
<u>Catopsis</u>	BROMELIACEAE	107
<u>Catopsis sessiliflora</u> (R. & P.) Mez.	BROMELIACEAE	58, 70, 74, 75, 110, 187
<u>Cecropia</u>	MORACEAE	58, 73, 203, <u>30, 55</u>
<u>Cecropia obtusa</u> Trec.	MORACEAE	54, <u>34</u>
<u>Centrosema</u>	PAPILIONACEAE	105, 107
<u>Cheilanthes</u>	CHEILANTHACEAE	108
<u>Cheilanthes radiata</u> R. Brown	CHEILANTHACEAE	71, 74, 77, 111
<u>Chelonanthus</u>	GENTIANACEAE	85, 107
<u>Chelonanthus uliginosus</u> (Griseb.) Gilg.	GENTIANACEAE	44, 45, 47, 51, 52, 54, 55, 60, 72, 74, 75, 77, 85, 87, 92, 109, 113, 120, 122, <u>13, 21, 30, 42</u>
<u>Chrysothemis</u>	GESNERIACEAE	107
<u>Chrysothemis pulchella</u> (Donn. ex Sims) Dcne	GESNERIACEAE	43, 57, 67, 71, 74, 91, 110, <u>9, 34</u>
<u>Cissampelos</u>	MENISPERMACEAE	108
<u>Cissampelos fasciculata</u> Bth.	MENISPERMACEAE	67, 71, 74
<u>Cissus</u>	VITACEAE	108, 126
<u>Cissus erosa</u> L.C. Rich.	VITACEAE	53, 54, 70, 71, 74, 110, 120, 126, <u>19</u>
<u>Cleistis</u>	ORCHIDACEAE	228
<u>Clidemia</u>	MELASTOMACEAE	29, 98, 107
<u>Clidemia capitata</u> (Bonpl.) Don.	MELASTOMACEAE	54, 58, 67, 73, 114
<u>Clidemia conglomerata</u> D.C.	MELASTOMACEAE	<u>65</u>
<u>Clusia</u>	CLUSIACEAE	43, 47, 50, 52, 54, 55, 56, 57, 58, 60, 71, 85, 87, 91, 108, 122, <u>21, 22, 25, 37</u>
<u>Clusia annularis</u> Maguire	CLUSIACEAE	71, 115
<u>Clusia colorans</u> Engl.	CLUSIACEAE	42, 71, 75, 112, <u>9</u>
<u>Clusia kanukuana</u> Maguire	CLUSIACEAE	47, 70, 71, 74, 75, 115
<u>Clusia minor</u> L.	CLUSIACEAE	46, 71, 75, 113, <u>13</u>
<u>Clusia nemorosa</u> G.F.W. Meyer	CLUSIACEAE	44, 71, 74, 75, 113, 120
<u>Cochlospermum</u>	COCHLOSPERMACEAE	108
<u>Cochlospermum orinocensis</u> (H.B.K.) Steudel	COCHLOSPERMACEAE	42, 56, 72, 75, 87, 93, 98, 113 127
<u>Cochlospermum planchonii</u> Hook. f.	COCHLOSPERMACEAE	126

<u>Conohoria flavescens</u> (Aubl.) Oldeman	VIOLACEAE	31
<u>Conohoria neglecta</u> (Sandw.) Oldeman	VIOLACEAE	29
<u>Conohoria pubiflora</u> (Benth.) Oldeman	VIOLACEAE	30
<u>Conyza</u>	ASTERACEAE	108
<u>Cordia nodosa</u> Lam.	BORRAGINACEAE	30
<u>Cordyline</u>	AGAVACEAE	171
<u>Costus</u>	ZINGIBERACEAE	108, 178, <u>76</u>
<u>Costus arabicus</u> L.	ZINGIBERACEAE	184
<u>Costus claviger</u> R. Ben.	ZINGIBERACEAE	29
<u>Costus scaber</u> R. & P.	ZINGIBERACEAE	29, 184, <u>55</u>
<u>Costus spiralis</u> (Jacq.) Rosc.	ZINGIBERACEAE	47, 51, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 60, 70, 71, 74, 84, 112, 113, 120, <u>19, 24, 25, 30, 34</u>
<u>Coutarea</u>	RUBIACEAE	107
<u>Coutarea hexandra</u> Schumann	RUBIACEAE	46, 67, 72, 75, 87, 98, 110, <u>9</u>
<u>Croton</u>	EUPHORBIACEAE	106, 108
<u>Croton stahelianus</u> Lanj.	EUPHORBIACEAE	75, 116
<u>Cryptocoryne</u>	ARACEAE	227
<u>Ctenitis protensa</u> (Afz.) Ching.	DRYOPTERIDACEAE	33, 192, <u>19</u>
<u>Culcasia rotundifolia</u>	ARACEAE	211
<u>Curatella</u>	DILLENACEAE	140
<u>Cyathea dregei</u> Kunze	CYATHEACEAE	194
<u>Cyathea imrayana</u> Hooker	CYATHEACEAE	193
<u>Cyathea microdonta</u> Desv.	CYATHEACEAE	193
<u>Cyathea oblonga</u> (Klozsch.) Domin.	CYATHEACEAE	29, 192
<u>Cyclanthus bipartitus</u> Poit.	CYCLANTHACEAE	29, 184, 220, <u>67</u>
<u>Cyclopogon</u>	ORCHIDACEAE	228
<u>Cyperus</u>	CYPERACEAE	108
<u>Cyperus diffusus</u> Vahl.	CYPERACEAE	58, 65, 67, 110, 120
<u>Cyrtopodium</u>	ORCHIDACEAE	107
<u>Cyrtopodium andersonii</u> R. Br.	ORCHIDACEAE	50, 51, 60, 71, 74, 77, 91, 93, 94, 111, <u>9, 19, 21, 72</u>
<u>Cyrtosperma americana</u> Engl.	ARACEAE	184
<u>Dennstaedtia oblusifolia</u> (Willd.) Moore	DENNSTAEDTIACEAE	29
<u>Desmoncus</u>	ARECACEAE	177
<u>Dichaea</u>	ORCHIDACEAE	187
<u>Dichaea pendula</u> (Aubl.) Cogn.	ORCHIDACEAE	187
<u>Dicorynia guianensis</u> Amsh.	PAPILIONACEAE	203, <u>55, 60, 65</u>

<u>Dicranoglossum</u>	POLYPODIACEAE	107
<u>Dicranoglossum desvauuxii</u> (Kl.) Proctor	POLYPODIACEAE	69
<u>Dictyostega</u>	BURMANNIACEAE	177
<u>Didymochlaena trunculata</u> (Swartz.) J. Smith.	DRYOPTERIDACEAE	29, 192
<u>Dieffenbachia</u>	ARACEAE	68, 107, 184, 66
<u>Dieffenbachia seguine</u> (Jacq.) Schott.	ARACEAE	54, 73, 93, 94, 110, 30
<u>Dioclea</u>	PAPILIONACEAE	67, 71, 108
<u>Dioclea guianensis</u> Benth.	PAPILIONACEAE	60, 70, 74, 75, 120, 9
<u>Dioclea virgata</u> (Rich.) Amsh.	PAPILIONACEAE	42, 47, 50, 51, 52, 55, 58, 70, 72, 74, 75, 110, 15, 19
<u>Diodia</u>	RUBIACEAE	108
<u>Diodia ocimifolia</u> (Willd.) Brem.	RUBIACEAE	120
<u>Dioscorea</u>	DIOSCOREACEAE	54
<u>Diplacrum africanum</u> C.B. Clarke	CYPERACEAE	240
<u>Diplasia karataefolia</u> L.C. Rich	CYPERACEAE	178, 55, 59, 61
<u>Diplazium</u>	DRYOPTERIDACEAE	192
<u>Diplazium celtidifolium</u> Kunze	DRYOPTERIDACEAE	33
<u>Diplazium cristatum</u> (Desrouss.) Alston	DRYOPTERIDACEAE	31
<u>Diplazium expansum</u> Willd.	DRYOPTERIDACEAE	31
<u>Diplotheis purpurea</u> (L.C. Rich.) Amsh.	PAPILIONACEAE	30
<u>Disteganthus basilateralis</u> Lem.	BROMELIACEAE	178, 185, 65
<u>Doryopteris sagittifolia</u> (Raddi) J. Smith	CHEILANTHACEAE	115, 117
<u>Dracaena</u>	AGAVACEAE	171
<u>Dracontium polyphyllum</u> L.	ARACEAE	178
<u>Duguetia</u>	ANNONACEAE	65
<u>Duroia aquatica</u> (Aubl.) Brem.	RUBIACEAE	30
<u>Duroia eriopila</u> L.F.	RUBIACEAE	63
<u>Echinospadix</u>	ARACEAE	212
<u>Elaterium</u>	CUCURBITACEAE	67, 81, 107
<u>Elaphoglossum</u>	LOMARIOPSIDACEAE	66, 106, 108, 193
<u>Elaphoglossum glabellum</u> J. Smith.	LOMARIOPSIDACEAE	66, 69
<u>Elaphoglossum herminieri</u> (Borg ex Fée) Moore	LOMARIOPSIDACEAE	66, 69, 91, 92, 69
<u>Elaphoglossum laminarioides</u> (Bory ex Fée) Moore	LOMARIOPSIDACEAE	66, 69, 69
<u>Elleanthus</u>	ORCHIDACEAE	107
<u>Elleanthus linifolius</u> Presl.	ORCHIDACEAE	45, 48, 65, 68, 94, 111
<u>Elleanthus strobilifer</u> Reichb.	ORCHIDACEAE	45, 48, 49, 52, 55, 65, 80, 111
<u>Encyclia</u>	ORCHIDACEAE	107

<u>Encyclia ionosma</u> (Lindl.) Schltr.	ORCHIDACEAE	47, 49, 52, 57, 58, 60, 72, 75, 79, 80, 87, 91, 113, <u>24</u> , <u>37</u>
<u>Encyclia vespa</u> (Vell.) Bressler	ORCHIDACEAE	48, 65, 68, 75, 91, 111
<u>Enterolobium schomburgkii</u> Benth.	MIMOSACEAE	204
<u>Eperua</u>	CAESALPINIACEAE	203
<u>Epidendrum</u>	ORCHIDACEAE	106, 107, 187
<u>Epidendrum nocturnum</u> Jacq.	ORCHIDACEAE	45, 47, 49, 52, 55, 57, 60, 72, 75, 79, 80, 85, 87, 91, 111, 120, 122, <u>13</u> , <u>16</u> , <u>18</u> , <u>22</u> , <u>25</u> , <u>37</u> <u>72</u>
<u>Epidendrum ramosum</u> Jacq.	ORCHIDACEAE	45, 68, 111
<u>Epidendrum spruceanum</u> Lindl.	ORCHIDACEAE	113
<u>Epidendrum strobiliferum</u> Reichb. f.	ORCHIDACEAE	45, 65, 68, 85
<u>Episcia ciliosa</u> (Mart.) Hanst.	GESNERIACEAE	31
<u>Erechtites</u>	ASTERACEAE	108
<u>Erechtites valerianaefolia</u> D.C.	ASTERACEAE	58, 67, 92, 110
<u>Eriocaulon</u>	ERIOCAULACEAE	126
<u>Ernestia</u>	MELASTOMACEAE	49, 52, 60, 90, 91, 98, 106, 107, 122, <u>23</u> , <u>25</u>
<u>Ernestia blackii</u> Brade & Mgf.	MELASTOMACEAE	42, 57, 78, 79, 93, 94
<u>Ernestia confertiflora</u> Wurdack	MELASTOMACEAE	42, 52, 57, 76, 77, 94, 114, 122, <u>10</u> , <u>33</u> , <u>34</u>
<u>Ernestia pullei</u> Gleason	MELASTOMACEAE	48, 51, 65, 67, 70, 74, 97, 114, <u>21</u>
<u>Ernestia rubra</u> Pulle	MELASTOMACEAE	46, 78, 79, 94, 114
<u>Erythrodos</u>	ORCHIDACEAE	228
<u>Erythroxyllum</u>	ERYTHROXYLACEAE	58, 74, 108
<u>Eschweilera</u>	LECYTHIDACEAE	203
<u>Eugenia</u>	MYRTACEAE	74, 108
<u>Eugenia biflora</u> (L.) D.C.	MYRTACEAE	44, 47, 50, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 64, 70, 71, 74, 75, 87, 110, 122, 127, <u>19</u> , <u>22</u> , <u>23</u> , <u>25</u> , <u>34</u>
<u>Eugenia leonensis</u> Engl. & v. Brehm.	MYRTACEAE	127
<u>Eugenia omissa</u> Mc Vaugh	MYRTACEAE	64, 67
<u>Eugenia pseudopsidium</u> Jacq.	MYRTACEAE	33, 64, 67
<u>Euterpe oleracea</u> Mart.	ARECACEAE	10, 29, 182, 183, 207, 208, 220, 224, <u>55</u> , <u>59</u> , <u>61</u> , <u>66</u> , <u>67</u> , <u>81</u>
<u>Euterpe precatoria</u> Mart.	ARECACEAE	175, 207
<u>Evodianthus funifer</u> (Poit.) Lindm.	CYCLANTHACEAE	192, 212, <u>79</u>
<u>Evolvulus</u>	CONVOLVULACEAE	108
<u>Evolvulus alsinoides</u> L.	CONVOLVULACEAE	75, 90, 110

<u>Faramea guianensis</u> (Aubl.) Brem.	RUBIACEAE	64
<u>Faramea lourteigiana</u> Steyerm.	RUBIACEAE	33
<u>Faramea multiflora</u> A. Rich.	RUBIACEAE	63
<u>Faramea umbelliflora</u> Brem.	RUBIACEAE	33
<u>Ficus</u>	MORACEAE	108
<u>Ficus citrifolia</u> P. Miller	MORACEAE	54, 55, 56, 67, 71, 74, 75, 87, 93, 110, 127
<u>Ficus leprieuri</u> Miq.	MORACEAE	126
<u>Furcraea</u>	AGAVACEAE	107
<u>Furcraea foetida</u> (L.) Haw.	AGAVACEAE	51, 54, 58, 76, 77, 91, 102, 110, 120, 199, 210, <u>21</u> , <u>29</u> , <u>31</u> , <u>37</u> , <u>72</u>
<u>Geonoma</u>	ARECACEAE	176, 207, 220
<u>Geonoma baculifera</u> (Poit.) Kunth.	ARECACEAE	29, 183
<u>Geonoma euspatha</u> Burret	ARECACEAE	31, 33
<u>Geonoma leptospadix</u> Trail.	ARECACEAE	32, 176, <u>77</u>
<u>Geonoma maxima</u> (Poit.) Kunth.	ARECACEAE	176
<u>Geonoma oldemani</u> J. J. de Granville	ARECACEAE	183, 185, <u>65</u> , <u>66</u>
<u>Geonoma poi eaucana</u> Kunth.	ARECACEAE	176
<u>Geonoma stricta</u> (Poit.) Kunth.	ARECACEAE	29, 176
<u>Geonoma umbraculiformis</u> W. Boer	ARECACEAE	32, 176
<u>Geissospermum</u>	APOCYNACEAE	55
<u>Gouania</u>	RHAMNACEAE	74, 106
<u>Gouania blanchetiana</u> Miq.	RHAMNACEAE	67, 70, 74
<u>Guadua macrostachya</u> Rupr.	GRAMINEAE	201, <u>71</u>
<u>Guarea</u>	MELIACEAE	108
<u>Guarea affinis</u> Juss.	MELIACEAE	32, 67
<u>Gurania</u>	CUCURBITACEAE	107
<u>Guzmania</u>	BROMELIACEAE	107, 230
<u>Guzmania lingulata</u> (L.) Mez.	BROMELIACEAE	48, 52, 66, 68, 84, 187, 189, 230, <u>19</u> , <u>25</u> , <u>68</u>
<u>Gymnosyphon</u>	BURMANNIACEAE	177
<u>Habenaria</u>	ORCHIDACEAE	228
<u>Hedera helix</u> L.	ARALIACEAE	104
<u>Heisteria microcalyx</u> Sagot	OLACACEAE	32
<u>Heliconia</u>	MUSACEAE	107, 181, 185, <u>65</u>
<u>Heliconia acuminata</u> A. Rich.	MUSACEAE	31, 178
<u>Heliconia bihai</u> L.	MUSACEAE	178
<u>Heliconia latispatha</u> Benth.	MUSACEAE	184
<u>Heliconia psittacorum</u> L. f.	MUSACEAE	42, 47, 50, 53, 56, 70, 71, 74, 76, 77, 90, 109, 110, 120, 122, 195, 220, <u>9</u> , <u>15</u> , <u>19</u> , <u>24</u> , <u>25</u> , <u>71</u>

<i>Heliconia spatho-circinada</i> Aristeguieta	MUSACEAE	29,184,67
<i>Helicteres</i>	STERCULIACEAE	107
<i>Helicteres pentandra</i> L.	STERCULIACEAE	42,44,50,70,71,74,113,120,9,19
<i>Helosis</i>	BALANOPHORACEAE	107
<i>Helosis guianensis</i> Aubl.	BALANOPHORACEAE	43,120
<i>Hemidictyum marginatum</i> (L.)Pr.	DRYOPTERIDACEAE	192
<i>Hemionitis palmata</i> L.	CHEILANTHACEAE	111
<i>Henriettella caudata</i> Gleason	MELASTOMACEAE	32,34
<i>Heteropsis</i>	ARACEAE	213
<i>Heteropsis jermanii</i> Oliver	ARACEAE	192,65
<i>Heteropteris</i>	MALPIGHIACEAE	108
<i>Hexadesmia</i>	ORCHIDACEAE	107
<i>Hibiscus</i>	MALVACEAE	108
<i>Hibiscus spathulathus</i> Garcke	MALVACEAE	47,67,111
<i>Hillia</i>	RUBIACEAE	107
<i>Hillia illustris</i> (Vellozo)K.Schum.	RUBIACEAE	45,67,111,13
<i>Hirtella</i>	CHRYSOBALANACEAE	108
<i>Hirtella cauliflora</i> : cf. <i>H. physophora</i>	CHRYSOBALANACEAE	30
<i>Hirtella physophora</i> Mart. & Zucc.	CHRYSOBALANACEAE	
<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	CHRYSOBALANACEAE	45,67
<i>Hylaeanthus unilateralis</i> (Poepp. & Endl.)Jonk. & Jonk.	MARANTACEAE	31,48
<i>Hymenophyllum</i>	HYMENOPHYLLACEAE	31,106,108,193
<i>Hymenophyllum polyanthos</i> Swartz	HYMENOPHYLLACEAE	69
<i>Hyospathe elegans</i> Mart.	ARECACEAE	30,33,176,207
<i>Hypolytrum</i>	CYPERACEAE	184,225
<i>Hyptis</i>	LABIATAE	42,107
<i>Hyptis atromubens</i> Poit.	LABIATAE	53,67,92,111,120
<i>Ichnanthus</i>	GRAMINEAE	45,60,68,77,90,108
<i>Ichnanthus panicoides</i> Beauv.	GRAMINEAE	45,65,68,178,225
<i>Ichthyothere</i>	ASTERACEAE	43,55,57,58,67,71,74,81,90,92,107, 26
<i>Inga</i>	MIMOSACEAE	64,107,203,55,63,64
<i>Inga bourgoni</i> (Aubl.)D.C.	MIMOSACEAE	203
<i>Inga sciadon</i> Stend.	MIMOSACEAE	67
<i>Inga stipularis</i> D.C.	MIMOSACEAE	30,33,45,113,13,65
<i>Inga virgultosa</i> Desv.	MIMOSACEAE	48,50,52,60,64,67,112,19,25
<i>Ionopsis</i>	ORCHIDACEAE	187

<u>Ipomoea</u>	CONVOLVULACEAE	42,71
<u>Iriarteia exorrhiza</u> Mart.	ARECACEAE	175,178,183,204, <u>55,57</u>
<u>Ischaemum</u>	GRAMINEAE	78,108
<u>Ischaemum aristatum</u> L.	GRAMINEAE	128
<u>Ischaemum guianense</u> Kunth.	GRAMINEAE	41,42,45,47,49,50,51,52,54,55,56,57, 58,71,74,76,77,78,79,80,81,88,92, 100,114,118,120,122,128,199, <u>9,10,13</u> <u>15,18,19,21,22,23,24,25,31,33,34,37</u> <u>43,44,72</u>
<u>Ischaemum semisagittatum</u> Roxb.	GRAMINEAE	128
<u>Ischnosiphon</u>	MARANTACEAE	181,185, <u>65</u>
<u>Ischnosiphon areuma</u> (Aubl.)Koern.	MARANTACEAE	178
<u>Ischnosiphon centricifolius</u> Anders.	MARANTACEAE	185, <u>65</u>
<u>Ischnosiphon gracilis</u> (Rudge)Koern.	MARANTACEAE	32,180
<u>Ischnosiphon obliquus</u> (Rudge)Koern.	MARANTACEAE	29,57,178,184, <u>34,55,59,61,66</u>
<u>Justicia</u>	ACANTHACEAE	108
<u>Justicia pectoralis</u> Jacq.	ACANTHACEAE	48,65,67,79,81,90,113,120
<u>Laetia procera</u> P. & E.)Eichl.	FLACOURTIACEAE	<u>55</u>
<u>Lasiacis</u>	GRAMINEAE	98,100,107
<u>Lasiacis ligulata</u> Hitch.&Chase	GRAMINEAE	43,63,68,73,74; 98,111,201
<u>Lecythis</u>	LECYTHIDACEAE	29
<u>Lecythis davisii</u> Sandw.	LECYTHIDACEAE	204
<u>Licania</u>	CHRYSOBALANACEAE	203
<u>Lindsaea</u>	LINDSAEACEAE	106,108,192
<u>Lindsaea pallida</u> Klotzsch	LINDSAEACEAE	65,69,114
<u>Lomariopsis japurensis</u> (Mart.)J.Smith	LOMARIOPSIDACEAE	29,193, <u>64</u>
<u>Ludovia lancifolia</u> Brogn.	CYCLANTHACEAE	187,191, <u>64</u>
<u>Lueheopsis rugosa</u> (Pulle)Burret	TILIACEAE	30
<u>Lycopodium</u>	LYCOPODIACEAE	108
<u>Lycopodium taxifolium</u> Swartz.	LYCOPODIACEAE	69
<u>Macrocentrum</u>	MELASTOMACEAE	98,106,107
<u>Macrocentrum cristatum</u> (Rich.)Triana	MELASTOMACEAE	44,45,65,67,114,120,122
<u>Maieta guianensis</u> Aubl.	MELASTOMACEAE	29,38
<u>Mandevilla</u>	APOCYNACEAE	107
<u>Mandevilla surinamensis</u> (Pulle)Woodson	APOCYNACEAE	45,47,52,54,55,57,60,72,75,87,94, 98,115,122, <u>13,16,30</u>
<u>Manicaria saccifera</u> Gaertn.	ARECACEAE	182,183,208,224
<u>Manihot</u>	EUPHORBIACEAE	53,54,58,73,67,94,107
<u>Manihot esculenta</u> Crantz.	EUPHORBIACEAE	75

<u>Mapania</u>	CYPERACEAE	225
<u>Mapania sylvatica</u> Aubl.	CYPERACEAE	180
<u>Maranta</u>	MARANTACEAE	107
<u>Maranta divaricata</u> Rosc.	MARANTACEAE	33, 43, 44, 48, 50, 52, 53, 54, 55, 56, 58, 63, 65, 68, 93, 97, 113, 126, 9, 19, 24, 25, 34
<u>Maranta humilis</u> Aubl.	MARANTACEAE	52, 53, 65, 68, 114, 178, 27, 81
<u>Marantochloa purpurea</u> (Ridl.) Milne-Redh.	MARANTACEAE	126
<u>Marcgravia</u>	MARCGRAVIACEAE	107
<u>Marcgraviopsis</u>	ARACEAE	212
<u>Matalea</u>	ASCLEPIADACEAE	107
<u>Mauritia flexuosa</u> L.f.	ARECACEAE	10, 182, 183, 195, 208, 220, 71, 83
<u>Maxillaria</u>	ORCHIDACEAE	187
<u>Maximiliana maripa</u> (Mart.) Drude	ARECACEAE	182
<u>Melampodium</u>	ASTERACEAE	107
<u>Melampodium camphoratum</u> Bak.	ASTERACEAE	24, 46, 47, 49, 51, 54, 55, 59, 76, 77, 78, 79, 90, 92, 100, 113, 120, 18, 19
<u>Menadenium</u>	ORCHIDACEAE	187
<u>Menadenium labiosum</u> (L.C.Rich.) Cogn.	ORCHIDACEAE	287
<u>Merremia</u>	CONVOLVULACEAE	108
<u>Merremia glabra</u> Hall.	CONVOLVULACEAE	75, 120
<u>Metaxya rostrata</u> (H.B.K.) Presl.	CYATHEACEAE	33, 192, 193, 58, 65
<u>Miconia</u>	MELASTOMACEAE	53, 67, 98, 108, 64,
<u>Miconia alata</u> (Aubl.) D.C.	MELASTOMACEAE	112, 120
<u>Miconia diaphanea</u> Gleason	MELASTOMACEAE	31
<u>Miconia chrysophylla</u> (L.C.Rich.) Urb.	MELASTOMACEAE	33
<u>Mikania</u>	ASTERACEAE	100, 108
<u>Mikania micrantha</u> H.B.K.	ASTERACEAE	54, 67, 73, 74, 111
<u>Mimosa</u>	MIMOSACEAE	51, 75, 108, 203, 26
<u>Minuartia guianensis</u> Aubl.	OLACACEAE	30, 203
<u>Monnieria</u>	RUTACEAE	107
<u>Monnieria trifolia</u> L.	RUTACEAE	48, 56, 65, 67, 111, 120
<u>Monotagma</u>	MARANTACEAE	184
<u>Monotagma exannulatum</u> K.Schum.	MARANTACEAE	62
<u>Monotagma spicatum</u> (Aubl.) Macbr.	MARANTACEAE	62, 184
<u>Monstera</u>	ARACEAE	107, 188, 192, 212
<u>Monstera adansonii</u> Schott.	ARACEAE	69
<u>Monstera sagotiana</u> Engl.	ARACEAE	68, 111
<u>Monstera tuberculata</u> Lundell	ARACEAE	211
<u>Montrichardia arborescens</u> (L.) Schott.	ARACEAE	184, 197, 220, 66

<u>Morinda brachycalyx</u> (Brem.) Steyerm.	RUBIACEAE	63
<u>Myrcia</u>	MYRTACEAE	107
<u>Myrcia bracteata</u> (L.C. Rich.) D.C.	MYRTACEAE	60
<u>Myrcia multiflora</u> (Lam.) D.C.	MYRTACEAE	58, 67, 71, 74, 75
<u>Napeanthus macrostoma</u> Leewenberg	GESNERIACEAE	29
<u>Nautilocalyx pictus</u> (Hook.) Sprague	GESNERIACEAE	29
<u>Neoptychocarpus apodanthus</u> (Kuhl.) Buchheim	FLACOURTIACEAE	33
<u>Nephrolepis</u>	OLEANDRACEAE	106, 193
<u>Nephrolepis cordifolia</u> (L.) Presl.	OLEANDRACEAE	42, 50, 54, 69, 70, 72, 74, 75, 76, 77, 87, 94, 110, <u>9</u>
<u>Nepsera</u>	MELASTOMACEAE	98, 107
<u>Nepsera aquatica</u> (Aubl.) Naud.	MELASTOMACEAE	55, 67, 71, 74, 90, 92; 111
<u>Noisettia longifolia</u> H.B.K.	VIOLACEAE	31
<u>Newtonia</u>	MIMOSACEAE	203
<u>Nypa fruticans</u>	ARECACEAE	194
<u>Ocotea</u>	LAURACEAE	30, 67, 108
<u>Octomeria</u>	ORCHIDACEAE	107, 187
<u>Octomeria petulans</u> Reichb. f.	ORCHIDACEAE	68
<u>Odontadenia nitida</u> (Vahl.) Müll. Arg.	APOCYNACEAE	112, 120
<u>Odontonema variegata</u> (Aubl.) Kunze	ACANTHACEAE	31
<u>Oenocarpus</u>	ARECACEAE	220
<u>Oenocarpus bacaba</u> Mart.	ARECACEAE	175, 176, 179, 193, 204, 205, 206, <u>55, 57</u> <u>58, 60, 61, 63, 81</u>
<u>Oenocarpus oligocarpa</u> (Grisebach) W. Boer	ARECACEAE	185, 204, <u>65</u>
<u>Oleandra</u>	OLEANDRACEAE	68
<u>Oleandra distenta</u> Kunze	OLEANDRACEAE	126
<u>Oleandra pilosa</u> Hooker	OLEANDRACEAE	45, 51, 66, 69, 74, 111, 114, 126
<u>Olyra</u>	GRAMINEAE	108, 178, <u>19</u>
<u>Olyra cordifolia</u> Willd.	GRAMINEAE	51, 60, 65, 68,
<u>Olyra micrantha</u> H.B.K.	GRAMINEAE	48, 57, 65, 68, 113, <u>34</u>
<u>Omphalea</u>	EUPHORBIACEAE	108
<u>Omphalea diandra</u> L.	EUPHORBIACEAE	85, 111, <u>19</u>
<u>Oncidium</u>	ORCHIDACEAE	187
<u>Oncidium kappleri</u> Reichb. f.	ORCHIDACEAE	187
<u>Operculina</u>	CONVOLVULACEAE	108
<u>Oreopanax</u>	ARALIACEAE	107
<u>Oreopanax capitatum</u> DC. & Planch.	ARALIACEAE	57, 71, 75, 85, 111

<u>Paepalanthus</u>	ERIOCAULACEAE	107
<u>Paepalanthus cf. lamarckii</u> Kunth.	ERIOCAULACEAE	42, 44, 60, 79, 81, 90, 111, 120, 126
<u>Pakaraimaea dipterocarpacea</u> Maguire & Ashton	DIPTEROCARPACEAE	240
<u>Palmorchis</u>	ORCHIDACEAE	228
<u>Panicum</u>	GRAMINEAE	68, 108
<u>Panicum hirtum</u> Lam.	GRAMINEAE	75, 90, 112, 120
<u>Pariana</u>	GRAMINEAE	44, 107
<u>Pariana campestris</u> Aubl.	GRAMINEAE	65, 68, 112, 120, 178
<u>Parkia</u>	MIMOSACEAE	203
<u>Paspalum</u>	GRAMINEAE	108, 210
<u>Paspalum parviflorum</u> Rhodé	GRAMINEAE	60, 78, 79, 90, 93, 120
<u>Pelexia</u>	ORCHIDACEAE	228
<u>Peperomia</u>	PIPERACEAE	33, 55, 91, 108, 187
<u>Peperomia rotundifolia</u> (L.) H.B.K.	PIPERACEAE	67, 111
<u>Pharus</u>	GRAMINEAE	98, 107, 178
<u>Pharus glaber</u> H.B.K.	GRAMINEAE	48, 56, 68
<u>Pharus virescens</u> Doell.	GRAMINEAE	33, 113
<u>Phaseolus</u>	PAPILIONACEAE	106, 108
<u>Phaseolus peduncularis</u> H.B.K.	PAPILIONACEAE	53, 71, 74, 111, 120, 34
<u>Phenakospermum guianense</u> (L.C. Rich.) Miq.	MUSACEAE	29, 54, 30, 55, 59, 61, 67
<u>Philodendron</u>	ARACEAE	48, 187, 188, 192, 212, 227, 60, 63, 65, 80
<u>Philodendron goeldii</u> G.M. Barroso	ARACEAE	188
<u>Philodendron grandifolium</u> (Jacq.) Schott.	ARACEAE	187, 68
<u>Philodendron guttiferum</u> Kunth.	ARACEAE	213
<u>Philodendron heterophyllum</u> Poepp.	ARACEAE	212
<u>Philodendron linnaei</u> Kunth.	ARACEAE	193, 212, 79
<u>Philodendron tripartitum</u> (Jacq.) Schott.	ARACEAE	70
<u>Phitecellobium</u>	MIMOSACEAE	31
<u>Phyllanthus</u>	EUPHORBIACEAE	108
<u>Phyllanthus niruri</u> L.	EUPHORBIACEAE	53, 55, 58, 60, 65, 67, 92, 94, 110, 120
<u>Phytolacca rivinoides</u> Kunth. & Bouché	PHYTOLACCACEAE	54, 73
<u>Pilea imparifolia</u> Wedd.	URTICACEAE	29
<u>Piper</u>	PIPERACEAE	60
<u>Piper angustifolium</u> Ruiz & Pav.	PIPERACEAE	63
<u>Piper augustum</u> Rudge	PIPERACEAE	29
<u>Piper bartlingianum</u> (Miq.) C.DC.	PIPERACEAE	33

<u>Piper dumosum</u> Rudge	PIPERACEAE	29
<u>Piptocarpha</u>	ASTERACEAE	107
<u>Piptocarpha triflora</u> (Aubl.) Benn.	ASTERACEAE	60, 67, 70, 71, 74, 75, 100, 114, <u>13</u>
<u>Pistia stratiotes</u> L.	ARACEAE	197
<u>Pitcairnia</u>	BROMELIACEAE	107, 220
<u>Pitcairnia feliciana</u> (A.Chev.) Harms & Mildbr.	BROMELIACEAE	104
<u>Pitcairnia geyskesii</u> L.B. Smith	BROMELIACEAE	42, 45, 46, 47, 49, 50, 51, 52, 54, 55, 56, 57, 59, 76, 77, 78, 79, 80, 82, 87, 88, 92, 102, 122, 199, 230
<u>Pitcairnia sastrei</u> L.B. Smith	BROMELIACEAE	53, 68, 116, 230, <u>29</u>
<u>Pleurothallis</u>	ORCHIDACEAE	107, 187
<u>Pleurothallis orbicularis</u> Lindl.	ORCHIDACEAE	68, 111, 114
<u>Pleurothallis semperflorens</u> Lindl.	ORCHIDACEAE	90
<u>Poecilanthe</u>	PAPILIONACEAE	107
<u>Polybotria</u>	DRYOPTERIDACEAE	193
<u>Polybotria caudata</u> Kunze	DRYOPTERIDACEAE	29
<u>Polypodium</u>	POLYPODIACEAE	93, 108, 193
<u>Polypodium attenuatum</u> H.B.W.	POLYPODIACEAE	74, <u>69</u>
<u>Polypodium aureum</u> L.	POLYPODIACEAE	45, 53, 66, 69, 94, 111, <u>13</u>
<u>Polypodium brasiliense</u> = <u>P. triseriale</u>	POLYPODIACEAE	115
<u>Polypodium ciliatum</u> Willd.	POLYPODIACEAE	193
<u>Polypodium crassifolium</u> L.	POLYPODIACEAE	69, 111, 120, 125, 127, <u>69</u>
<u>Polypodium dissimile</u> L.	POLYPODIACEAE	193
<u>Polypodium lycopodioides</u> L.	POLYPODIACEAE	45, 66, 69, 110, 120
<u>Polypodium pectinatum</u> L.	POLYPODIACEAE	42, 55, 69, 72, 75, 111, <u>9</u>
<u>Polypodium plumula</u> H. & B. ex Willd.	POLYPODIACEAE	42, 69, 70, 72, 74, 75, 87, 91, 120, <u>9, 13</u>
<u>Polypodium sphenodes</u> Kunze	POLYPODIACEAE	69
<u>Polypodium triseriale</u> Swartz.	POLYPODIACEAE	42, 47, 52, 54, 58, 69, 72, 74, 75, 87, 91, 120, <u>9, 13</u>
<u>Polystachya</u>	ORCHIDACEAE	187
<u>Polystachya nana</u> (P. & E.) Reichb. f.	ORCHIDACEAE	111
<u>Polytaenium cajenense</u> Kaulf.	VITTARIACEAE	31, 111, 193
<u>Polytaenium feei</u> (Schaffner) Maxon	VITTARIACEAE	69, 193
<u>Portulaca</u>	PORTULACACEAE	106, 108
<u>Portulaca sedifolia</u> N.E.Br.	PORTULACACEAE	42, 57, 78, 79-90, 91, 93, 94, 114, 120, <u>9</u>
<u>Pourouma</u>	MORACEAE	<u>55, 65</u>
<u>Pourouma minor</u> R. Ben.	MORACEAE	30
<u>Protium</u>	BURSERACEAE	203, <u>60</u>
<u>Protium heptaphyllum</u> (Aubl.) March.	BURSERACEAE	203

<u>Psammisia</u>	ERICACEAE	107
<u>Psychotria</u>	RUBIACEAE	108
<u>Psychotria bremekampiana Steyerm.</u>	RUBIACEAE	33
<u>Psychotria hoffmannseggiana (R. & S.) M. Arg.</u>	RUBIACEAE	44, 48, 51, 52, 58, 60, 65, 67, 82, 113
<u>Psychotria iodotricha M. Arg.</u>	RUBIACEAE	33, 67, 113
<u>Psychotria platypoda D.C.</u>	RUBIACEAE	33, 63
<u>Psychotria pungens Steyerm.</u>	RUBIACEAE	63
<u>Psychotria ulviformis Steyerm.</u>	RUBIACEAE	33
<u>Psychotria variegata Steyerm.</u>	RUBIACEAE	33
<u>Psugmorchis</u>	ORCHIDACEAE	107
<u>Psugmorchis pusilla (L.) Dodson & Dressler</u>	ORCHIDACEAE	68, 90, 111, 187
<u>Pteridium</u>	PTERIDACEAE	108
<u>Pteridium aquilinum (L.) Kuhn.</u>	PTERIDACEAE	69, 91, 120
<u>Pteris altissima Poir.</u>	PTERIDACEAE	29, 192
<u>Qualea</u>	VOCHYSIACEAE	203
<u>Raddia guianensis Hitch.</u>	GRAMINEAE	177
<u>Randia</u>	RUBIACEAE	108
<u>Randia armata (Sw.) D.C.</u>	RUBIACEAE	67
<u>Rapatea paludosa Aubl.</u>	RAPATEACEAE	29, 184
<u>Raphia</u>	ARECACEAE	208
<u>Raphia taedigera Mart.</u>	ARECACEAE	208
<u>Raphidophora africana N.E. Br.</u>	ARACEAE	125, 126
<u>Remirea maritima Aubl.</u>	CYPERACEAE	221
<u>Renealmia</u>	ZINGIBERACEAE	177, 19
<u>Riencourtia</u>	ASTERACEAE	107
<u>Riencourtia glomerata Cass.</u>	ASTERACEAE	42, 51, 76, 77, 81, 92, 100, 114, 120
<u>Rhynchospora</u>	CYPERACEAE	108
<u>Rhynchospora barbata (Vahl.) Kunth.</u>	CYPERACEAE	42, 49, 52, 60, 76, 77, 78, 79, 111, 120
<u>Rhynchospora lapensis C.B. Clarke</u>	CYPERACEAE	117
<u>Rhynchospora subdicephala Koyama</u>	CYPERACEAE	46, 60, 78, 79, 93, 94, 116, 117
<u>Rudgea</u>	RUBIACEAE	107
<u>Rudgea standleyana Steyerm.</u>	RUBIACEAE	45, 67, 13, 63
<u>Rudgea stipulacea D.C.</u>	RUBIACEAE	32, 33
<u>Ruellia</u>	ACANTHACEAE	107
<u>Ruellia rubra Aubl.</u>	ACANTHACEAE	45, 67, 114
<u>Sapium</u>	EUPHORBIACEAE	106, 108

<u>Sapium montanum</u> Lanj.	EUPHORBIACEAE	114
<u>Sarcoglottis</u>	ORCHIDACEAE	228
<u>Sauvagesia</u>	OCHNACEAE	108
<u>Sauvagesia pulchella</u> Planchon	OCHNACEAE	116,120
<u>Sauvagesia tafelbergensis</u> Sastre	OCHNACEAE	44,48,51,53,60,70,71,74,92,94,115, 122,13
<u>Saxofriderica aculeata</u> (L.C.Rich.) Koern.	RAPATEACEAE	29,184,66
<u>Scaphopetalum amoenum</u> A. Chev.	STERCULIACEAE	176
<u>Scaphyglottis</u>	ORCHIDACEAE	107,187
<u>Scaphyglottis cuneata</u> Schltr.	ORCHIDACEAE	42,48,65,68,1 13
<u>Scaphyglottis ochroleuca</u> Schltr.	ORCHIDACEAE	68
<u>Scaphyglottis prolifera</u> (R.Br.) Cogn.	ORCHIDACEAE	111
<u>Schefflera</u>	ARALIACEAE	203
<u>Schiekia orinocensis</u> (H.B.K.) Meissn.	HAEMODORACEAE	178
<u>Schizaea</u>	SCHIZAEACEAE	192
<u>Schizaea elegans</u> (Vahl.) Sw.	SCHIZAEACEAE	111
<u>Schwenckia</u>	SOLANACEAE	108
<u>Schwenckia americana</u> Benth.	SOLANACEAE	60,79,81,92,94,120,127
<u>Sciaphila</u>	BURMANNIACEAE	177
<u>Scleria</u>	CYPERACEAE	60,98,100,108,225
<u>Scleria latifolia</u> Swartz	CYPERACEAE	68,111
<u>Scleria pterota</u> Presl.	CYPERACEAE	68,111,120
<u>Scleria reflexa</u> H.B.K.	CYPERACEAE	58,65,68
<u>Scleria secans</u> (L.) Urban	CYPERACEAE	63,65,68,111,120,201
<u>Scleria staheliana</u> Vitt.	CYPERACEAE	79
<u>Scleria stipitata</u> Vitt.	CYPERACEAE	52,68
<u>Selaginella</u>	SELAGINELLACEAE	44,108
<u>Selaginella densifolia</u> Spruce	SELAGINELLACEAE	42,50,53,55,65,69,81,114,120,9,19,34
<u>Selaginella flagellata</u> Spring.	SELAGINELLACEAE	69,120
<u>Selaginella pedata</u> Klotzsch	SELAGINELLACEAE	48,50,60,65,69,113,120,19
<u>Selaginella radiata</u> (Aubl.) Spring.	SELAGINELLACEAE	31,48,50,55,65,69,113,19
<u>Sida linifolia</u> Cav.	MALVACEAE	120
<u>Sida rhombifolia</u> L.	MALVACEAE	120
<u>Sipanea</u>	RUBIACEAE	107
<u>Sipanea pratensis</u> Aubl.	RUBIACEAE	44,47,54,67,73,77,90,92,113,120
<u>Sipanea staheli</u> Brem.	RUBIACEAE	44,73
<u>Sipanea wilson-brownei</u> Gwan.	RUBIACEAE	48,65,67,114
<u>Sloanea</u>	ELAEOCARPACEAE	203,55

<u>Smilax</u>	SMILACACEAE	178,180
<u>Sobralia</u>	ORCHIDACEAE	107,187
<u>Sobralia fragrans</u> Lindl.	ORCHIDACEAE	68,116
<u>Sobralia sessilis</u> Lindl.	ORCHIDACEAE	187
<u>Solanum</u>	SOLANACEAE	54,73,108,203
<u>Solanum stramonifolium</u> Jacq.	SOLANACEAE	74
<u>Souroubea</u>	MARCGRAVIACEAE	107
<u>Souroubea guianensis</u> Aubl.	MARCGRAVIACEAE	47,50,52,55,57,60,71,75,87,91,109,
<u>Spathanthus unilateralis</u> (R. & Sch.) Desv.	RAPATEACEAE	29,180,184
<u>Spathiphyllum humboldtii</u> Schott.	ARACEAE	184,67
<u>Sphagnum palustre</u> L.	SPHAGNACEAE	44,70,81
<u>Spiranthes</u>	ORCHIDACEAE	228
<u>Stanhopea</u>	ORCHIDACEAE	187
<u>Stenospermation</u>	ARACEAE	227
<u>Sterculia excelsa</u> Mart.	STERCULIACEAE	203
<u>Sterculia pruriens</u> (Aubl.) K. Schum.	STERCULIACEAE	55
<u>Stigmaphyllon</u>	MALPIGHIACEAE	67,107
<u>Stigmatopteris meniscioides</u> (Willd) Kramer	DRYOPTERIDACEAE	29
<u>Stigmatopteris rotundata</u> (Willd.) C. Christ.	DRYOPTERIDACEAE	29
<u>Sigmatostalis</u>	ORCHIDACEAE	107
<u>Sigmatostalis amazonica</u> Schltr.	ORCHIDACEAE	113
<u>Streptocalyx</u>	BROMELIACEAE	107,187
<u>Streptocalyx longifolius</u> (Rudge) Bak.	BROMELIACEAE	68
<u>Streptocalyx poeppigii</u> Beer	BROMELIACEAE	68,74,113
<u>Streptogyne</u>	GRAMINEAE	108
<u>Streptogyne americana</u> C.E. Hubb.	GRAMINEAE	48,52,60,65,68,178
<u>Stylosanthes</u>	PAPILIONACEAE	108
<u>Stylosanthes hispida</u> Rich.	PAPILIONACEAE	42,49,51,52,60,77,78,79,90,92,120,
<u>Swartzia</u>	CAESALPINIACEAE	203
<u>Swartzia arborescens</u> (Aubl.) Pittier	CAESALPINIACEAE	33
<u>Swartzia tomentosa</u> D.C.	CAESALPINIACEAE	55,60
<u>Syagrus inajai</u> (Spruce) Beccari	ARECACEAE	175,204,57,58,59
<u>Symphonia globulifera</u> L.f.	GUTTIFERAE	29,182,203
<u>Syngonium vellozianum</u> Schott.	ARACEAE	192
<u>Tabebuia</u>	BIGNONIACEAE	107
<u>Tabebuia capitata</u> (Bur. & K. Schum.) Sandw.	BIGNONIACEAE	75,93,98,113

<u>Tachigalia</u>	CAESALPINIACEAE	55
<u>Talinum</u>	PORTULACACEAE	108
<u>Talisia</u>	SAPINDACEAE	63
<u>Tapirira</u>	ANACARDIACEAE	60, 107, 203
<u>Tapirira guianensis</u> Aubl.	ANACARDIACEAE	58, 64, 67, 120
<u>Tectaria incisa</u> Cav.	DRYOPTERIDACEAE	31, 192
<u>Tectaria plantaginea</u> (Jacq.) Maxon	DRYOPTERIDACEAE	31
<u>Teliostachya</u>	ACANTHACEAE	107
<u>Teliostachya alopecuroidea</u> (Vahl.) Nees.	ACANTHACEAE	42, 65, 9
<u>Tetragastris</u>	BURSERACEAE	203
<u>Thelypteris guianensis</u> (Presl.) R.M.	THELYPTERIDACEAE	192
<u>Thelypteris leprieurii</u> (Hooker) R.M.	THELYPTERIDACEAE	31
<u>Thoracocarpus bissectus</u> (Vell.) Harl.	CYCLANTHACEAE	65, 67, 213
<u>Thurnia sphaerocephala</u> Hook. f.	THURNIACEAE	29, 184, 66
<u>Tillandsia</u>	BROMELIACEAE	92, 107, 187, 188, 230, 68
<u>Tillandsia anceps</u> Lodd.	BROMELIACEAE	48, 66, 68, 113
<u>Tillandsia monadelpha</u> (E. Morr.) Baker	BROMELIACEAE	48, 66, 68, 113, 230
<u>Topobea</u>	MELASTOMACEAE	107
<u>Topobea parasitica</u> Aubl.	MELASTOMACEAE	47, 50, 54, 55, 56, 57, 58, 60, 71, 75, 87, 93, 109, 112, 30, 31
<u>Trattinickia</u>	BURSERACEAE	203
<u>Trichomanes</u>	HYMENOPHYLLACEAE	31, 106, 108, 193
<u>Trichomanes cristatum</u> Kaulf.	HYMENOPHYLLACEAE	69
<u>Trichomanes diversifrons</u> (Brory) Metten.	HYMENOPHYLLACEAE	31
<u>Trichomanes pinnatum</u> Hedw.	HYMENOPHYLLACEAE	33
<u>Trichomanes radicans</u> Swartz.	HYMENOPHYLLACEAE	31
<u>Trigonidium</u>	ORCHIDACEAE	107, 187
<u>Trigonidium tenue</u> Lodd.	ORCHIDACEAE	113
<u>Trilepis</u>	CYPERACEAE	106, 107, 117
<u>Trilepis kanukuensis</u> Gilly	CYPERACEAE	49, 79, 80, 87, 90, 93, 94, 115, 116, 117, 126, 18
<u>Triumfetta althaeoides</u> Lam.	TILIACEAE	110
<u>Typha angustifolia</u> L.	TYPHACEAE	197, 220
<u>Urospatha sagittifolia</u> (Rudge) Schott.	ARACEAE	184
<u>Utricularia</u>	LENTIBULARIACEAE	81, 108
<u>Utricularia hispida</u> Lam.	LENTIBULARIACEAE	42, 44, 47, 60, 79, 90
<u>Vanilla</u>	ORCHIDACEAE	192
<u>Virola melioninii</u> (R. Ben.) A.C. Smith	MYRISTICACEAE	29, 30, 203, 55

<u>Vismia</u>	HYPERICACEAE	<u>64</u>
<u>Vriesia</u>	BROMELIACEAE	107, 187, 230, <u>70</u>
<u>Vriesia amazonica</u> (Baker) Mez.	BROMELIACEAE	58, 70, 74, 75, 112, <u>25</u>
<u>Vriesia splitgerbera</u> Sm. & Pitt.	BROMELIACEAE	68, 70, 74, 112, <u>24, 25</u>
<u>Vouacapoua americana</u> Aubl.	CAESALPINIACEAE	30
<u>Xanthosoma belophyllum</u> (Willd.) Kunth.	ARACEAE	184
<u>Xiphidium</u>	HAEMODORACEAE	107
<u>Xiphidium coeruleum</u> Aubl.	HAEMODORACEAE	43, 57, 68, 71, 91, 111, 178, <u>9, 34</u>
<u>Xiphopteris</u>	GRAMMITIDACEAE	108
<u>Xiphopteris nana</u> (Fée) Copel.	GRAMMITIDACEAE	74, 93, 111, 114
<u>Xyris</u>	XYRIDACEAE	108
<u>Xyris fallax</u> Malme	XYRIDACEAE	60, 79, 112, 120

X
X X
X X X