

Photo Budowski.

Zones de végétation sur une montagne tropicale : Le volcan San Miguel, dans l'Etat de Salvador.

APERÇU SUR LES ÉTUDES DE RÉPARTITION DES ESSENCES FORESTIÈRES TROPICALES AMÉRICAINES

par Gérardo BUDOWSKI,
Institut Inter-Américain des Sciences Agricoles
Turrialba-Costa Rica.

SUMMARY

DISTRIBUTION STUDIES OF TROPICAL AMERICAN TREES, A REVIEW

Distribution maps for tropical American forest trees are scarce and usually of little value. This may be accounted to the great variety of environmental conditions frequently changing over small areas. Much more knowledge is needed on the ecology of trees in order to understand their pattern of distribution.

The influence of environmental factors classified into climatic, edaphic and biotic influences, with due regard to past changes, is stressed to explain distribution patterns.

Present climatic factors are overall important because plants usually restrict themselves to a certain environment bes defined by temperature and rainfall boundaries. Exceptions are pioneer species or others specially adapted to thrive and reproduce under special conditions, unfavorable to most other species.

There have been pest climatic changes and their impact on distribution is discussed. They often help to explain the presence of many species.

Actual differences of edaphic factors account for very specialized distribution patterns. Geological origin and drainage relationships like those found in the Amazon basin, account for important variations.

Among the biotic factors, man and with him fire, are of primordial importance. Pioneer and fire resistant species, including pine, are favored. The influence of wild and domestic animals is not well known although they may account for the dispersion of many seeds.

RESUMEN

APRECIACIÓN ACERCA DE LOS ESTUDIOS DE REPARTO DE LAS RESERVAS FORESTALES TROPICALES AMERICANAS

Los mapas de reparto de los árboles forestales en América tropical, no son muy abundantes y en general, los existentes presentan muy poco valor. Este hecho puede explicarse por la gran variedad de las condiciones de medio, que cambian con frecuencia en superficies reducidas. Un conocimiento mucho más profundo de la ecología de los árboles es necesario para poder comprender sus esquemas de reparto o distribución.

La influencia de los factores ambientales — climáticos, edáficos y biológicos — queda puesta de manifiesto, teniendo en cuenta las modificaciones con que se ha tropezado en el pasado, para explicar la estructura de las áreas de distribución.

Los factores climáticos actuales son extraordinariamente importantes, puesto que las plantas se limitan habitualmente a cierto medio ambiental, cuya mejor definición se obtiene por los límites de temperatura y de lluvias. Algunas excepciones están representadas por las especies colonizadoras u otras, especialmente adaptadas al desarrollo y a la reproducción en condiciones particulares, desfavorables en su mayor parte de las demás especies.

El autor estudia la acción que han podido ejercer los cambios de clima en el reparto de las especies.

Las diferencias de factores edáficos explican la existencia de ciertas zonas de distribución muy especializadas.

El origen y la historia geológica pueden explicar, como así ocurre en la cuenca del Amazonas, importantes variaciones.

Entre los factores bióticos, el hombre y los incendios por él provocados presentan primordial importancia. Las especies colonizadoras y aquellas que resisten bien al fuego quedan favorecidas. La influencia de los animales salvajes y domésticos es mal conocida, a pesar de que la misma pueda explicar la diseminación de un gran número de semillas.

La compréhension des facteurs qui déterminent la répartition d'un grand nombre d'essences forestières pose un problème aux savants de différentes disciplines. Des tentatives pour résoudre la question des schémas de distribution en traçant des frontières d'après des collections botaniques connues ont été souvent peu satisfaisantes; en raison de la pauvreté des rensei-

gnements recueillis, il est, en effet, souvent difficile de préciser les limites.

Le présent article se propose d'examiner plusieurs facteurs de base qui déterminent la répartition des essences et de souligner les données disponibles aujourd'hui en mentionnant les problèmes rencontrés, dans le but de faciliter la tâche des futurs chercheurs.

IMPORTANCE DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES

De nombreux facteurs interviennent dans le tracé des aires de répartition. Ils peuvent être d'origine géographique, climatique, édaphique, biologique, historique (influence du passé) et morphologique. Ce dernier facteur comprend tous ceux qui concourent à la réussite de l'implantation de l'espèce: croissance, reproduction et défense contre les ennemis naturels.

Il semble logique d'établir une classification des espèces suivant certains de ces facteurs. Un bon début consisterait à grouper ensemble les différentes espèces suivant les conditions climatiques, avec des subdivisions possibles pour les facteurs édaphiques, en tenant compte des considérations géographiques car souvent celles-ci sont les mieux connues. En fait, les plantes s'adaptent habituellement elles-mêmes à certaines conditions climatiques et édaphiques. Ce comportement, en liaison avec les notions de géographie (barrières topographiques, mers et courants, rivières, etc...) permettra d'atteindre une meilleure compréhension du schéma de répartition. En fait, souvent, on peut en tirer d'intéressantes déductions sur la présence ou l'absence de certaines espèces et même sur leur fréquence et leur taille.

Récemment, une expédition qui a fait l'ascension de quelques-unes des hautes montagnes du Honduras a trouvé, comme elle le prévoyait, différents conifères tels que: *Abies*, *Cupressus*, *Pinus* spp., *Taxus* précédemment signalés dans d'autres chaînes de montagne, mais dans d'autres pays, à des endroits éloignés ou du moins nettement séparés (ALLEN 1955).

On peut établir de nombreuses relations intéressantes en rapprochant le comportement biologique et la répartition des essences; par exemple, il devient tout à fait évident que les arbres qui ont une large distribution couvrant différentes formations climatiques (ce qui est plutôt inhabituel) doivent leur aire étendue à quelque facteur très spécial, habituellement d'origine biotique. Ces arbres ne sont pas des espèces climatiques mais ils appartiennent à des stades successifs et ils sont particulièrement adaptés à ce facteur spécial par opposition à d'autres espèces. Un bon exemple est donné par les arbres de savane (*Couratella americana* et *Byrsonima* spp.) qui ont une aire extrêmement vaste. On les trouve depuis le niveau de la mer jusque environ 1.500 mètres d'altitude sous des climats, soit relativement

secs, soit assez humides (130 à 160 inches ou de 750 à 4.000 mm), depuis le Sud du Brésil jusqu'au Mexique et aux Antilles. Ils sont partout associés au feu et aux autres activités humaines.

Un autre exemple est le *Cecropia peltata*, espèce colonisatrice spécialement adaptée pour envahir les terrains forestiers déboisés sous une large variété d'aires climatiquement différentes.

ETUDES SUR LES AIRES DE DISPERSION DES ESSENCES TROPICALES

Des études telles que celles de Lucy BRAUN (1955) pour l'hémisphère Nord et de WOLFHÜGEL (1959), n'ont jusqu'à présent pas été entreprises pour les tropiques. Les quelques cartes et études de répartition, telles que celles que l'on peut trouver : dans Records et Hess (1943) : «Timbers of the New World», entrent rarement dans les détails. Il n'a été accordé que peu d'importance au mécanisme et aux agents de dissémination, au comportement des semences et des semis, même si l'importance des facteurs a été bien admise pour des études de distribution.

Une publication suisse récente sur la biologie de la dispersion des phanérogames avec un champ d'application mondial devrait constituer un excellent guide pour une telle étude (MULLER 1955). Dans les pays tropicaux un travail, au moins, traite de ces questions dans l'Inde Méridionale (RAZI 1950) où toutes les plantes ont été classées d'après leurs moyens de dispersion. On sait que les oiseaux sont des agents de dissémination d'importance considérable dans de nombreuses régions du monde, notamment dans les îles (TAYLOR 1954) mais leur rôle est peu connu en Amérique Tropicale. Dans une île de l'archipel des Moluques, les oiseaux se sont avérés être le facteur individuel le plus important mais le vent doit être aussi tenu comme responsable de la présence des plantes à graines plus légères alors que la mer, enfin, en a emmené

De haut en bas :

Pinus hartwegii à 3.900 m d'altitude sur les pentes du Popocatepetl et face au volcan jumeau de Ixtaccihuatl où l'on peut encore trouver des arbres à 4.100 m. Il est curieux de constater que ces arbres montrent une bonne croissance, d'après les sondages à la tarière (3 anneaux pour 2 cm).

Peuplement naturel de Balsa, âgé de 7 ans, sur cultures abandonnées. Les diamètres de ces arbres mesurent entre 40 et 50 cm et leur hauteur atteint approximativement 20 m. La distribution de cette espèce colonisatrice est très large en Amérique tropicale. Sous-étage constitué principalement d'*Heliconia* spp. (Costa-Rica).

Photo Budowski.





Quercus oleoides trouvé au Costa Rica, près du niveau de la mer, sur sol très pauvre, de couleur blanchâtre dérivé de scories volcaniques, ce qui permet à l'espèce de lutter avec succès contre les autres espèces de basse altitude. On trouve aussi cette essence au Mexique et au Guatemala.

Photo Budowski.

pour d'autres espèces ; on peut trouver des notes sur la dissémination des arbres tropicaux américains dans le traité de MARSHALL (1939) sur les arbres de la Trinité et de Tobago. Elles sont loin d'être complètes et intéressent seulement certaines espèces.

On a accordé beaucoup d'attention à un groupe d'espèces à aire très étendue appelées « pan-tropicales ». Ces espèces dispersées par les courants marins témoignent de l'action transocéanique (TURRILL 1951, CHEVALIER 1948). Les espèces de marais et leur dissémination ont été aussi étudiées, spécialement les espèces

d'autres (WYATT-SMITH 1953). Des études similaires ont été entreprises sur des volcans récents. L'exemple le mieux connu étant le Krakatao, en Indonésie. À la Trinité, un essai intéressant a été fait par BEARD (1946) avec *Mora* sp. On a calculé que cette espèce grégaire arrivée assez récemment (fin du Pléistocène) à la Trinité, s'étend à une vitesse moyenne de 9 mètres tous les 50 ans (MARSHALL 1939, p. 102). On ne trouve pas d'études poussées

de Mangrove (SILVEIRA 1937) ainsi que d'autres espèces appartenant à des formations ripicoles (FANSHAVE 1954, MYERS 1935).

L'étroite relation entre la distribution des plantes et les facteurs de l'environnement fait qu'il est logique d'étudier ces derniers et leur influence possible. Les facteurs d'environnement sont habituellement groupés en facteurs climatiques, édaphiques et biotiques.

FACTEURS CLIMATIQUES

1° Actuels. — Les facteurs climatiques actuels sont primordiaux, car ils limitent l'aire naturelle de nombreuses espèces sous les tropiques. La température et la pluviosité ont ce rôle de premier plan. On peut dire que les plantes limitent habituellement leur aire à une formation climatique. Les exceptions sont entre autres, les espèces colonisatrices, spécialement adaptées à des influences édaphiques ou biotiques particulières.

Une formation climatique est déterminée par son régime de température qui décroît avec l'altitude et qui provoque, en combinaison avec la hauteur des chutes annuelles de pluie, la formation de zones distinctes. À l'intérieur de ces formations des associations d'origine édaphique ou biotique peuvent être décelées. HOLDRIDGE (1947) a largement traité les formations écologiques en Amérique Latine.

2° Passés. — Il est amplement démontré que le climat a changé dans le passé. L'intensité et la fréquence de ces changements ont provoqué des migrations et la formation d'aires discontinues. Certaines d'entre elles ont été bien étudiées (EMILIANI 1955). Les glaciations, pendant le dernier million d'années, ont revêtu une importance particulière. On peut présumer que pendant une période où ces facteurs climatiques sont favorables l'aire d'une espèce peut s'étendre considérablement pourvu que d'autres conditions ne s'y opposent pas. Si cependant, une telle période est suivie d'une autre période défavorable, par exemple plus froide ou plus sèche, certaines espèces disparaîtront à moins qu'elles ne trouvent un refuge d'où elles pourront à nouveau s'étendre, lorsque des temps plus favorables reviendront. Ceci a été effectivement prouvé, les exemples les plus

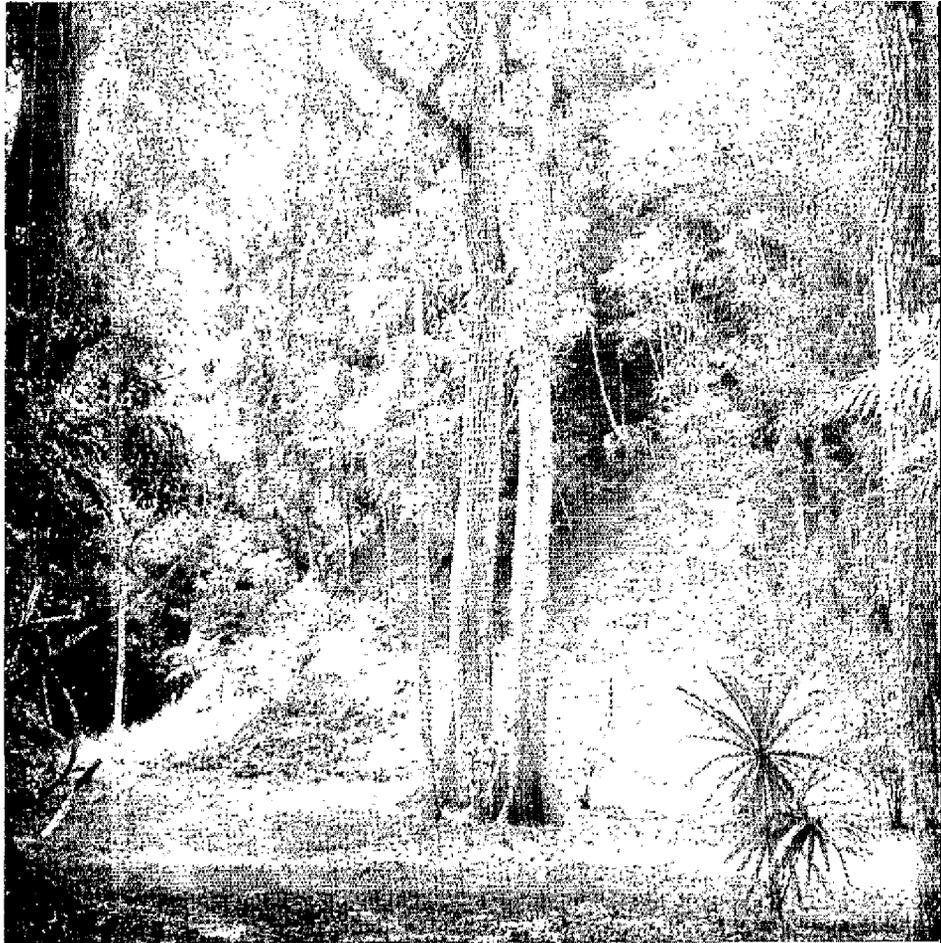
Cedrela mexicana de grande taille au pied des pyramides Maya à Tikal, au Nord du Guatemala. Cette pyramide a été abandonnée depuis plus de 8 siècles.

Photo Budowski.

connus pouvant se trouver dans la présence d'espèces tempérées sur les montagnes des tropiques (HUI LIN 1952). Cette présence s'explique, par une période plus froide, suivie d'une période plus chaude pendant laquelle ces espèces adaptées au froid, venant du Nord, arrivèrent aux hautes montagnes du Mexique et de l'Amérique Centrale (MARTIN 1955, MARTIN et HARELL 1956). Aujourd'hui, des espèces telles que *Abies Guatemalensis*, *Liquidambar styraciflua*, *Pinus strobus*, *Cupressus Lusitana* se trouvent souvent sur les hautes montagnes de l'Amérique Centrale avec une aire discontinue. On peut même rendre compte de l'absence occasionnelle de certaines espèces. Elle pourrait avoir été provoquée par un climat froid suivi d'un climat chaud, suivi lui-même plus tard par un autre changement vers une période un peu plus froide.

Si les montagnes n'étaient pas assez hautes pour fournir un refuge convenable pendant un climat très chaud, il est possible que les plantes adaptées au froid aient été ainsi éliminées. Cette explication a été mise en avant par BOUGHNEY (1955) pour expliquer l'absence de certains types de végétation sur certains sommets montagneux en Afrique alors que ces types de végétation existaient sur d'autres sommets situés dans la même zone climatique. Dans ce cas, les sommets étaient trop bas pour permettre aux plantes de se maintenir dans un climat très chaud. Dans d'autres cas, au contraire, elles ont trouvé un refuge et se sont plus tard étendues à nouveau.

Dans quelques montagnes du Nord-Est du Mexique, les arbres ont subsisté mais les animaux plus sensibles, ont disparu et la faune actuelle est évidemment celle des basses terres (MARTIN et HARELL, 1956). Aujourd'hui, beaucoup d'études traitant des changements climatiques passés emploient la technique de l'analyse pollinique (MAC GUNITIE 1941, HANSE 1947). Sous les tropiques, tout reste à faire et ce long travail n'a commencé que très récemment avec les publications de HAMMAN en Colombie (1954) et de HEDBERG en Afrique Orientale. L'ordre de succession des changements



climatiques dans le passé est loin d'être élucidé. JUSR (1947), qui a révisé une importante bibliographie, écrit : « Les variations climatiques les plus importantes depuis le Tertiaire se sont produites dans les régions polaires et tempérées en s'accompagnant d'un changement complet de la flore, comme le montrent les fossiles actuellement découverts dans ces régions. En comparaison, les régions tropicales et subtropicales ont conservé des conditions écologiques pratiquement inchangées, accompagnées par une évolution virtuellement continue de leurs flores ». Cette affirmation semble toutefois reposer plus sur l'absence de preuves que sur des études approfondies. Même les effets de la glaciation ne sont pas bien connus et nous ne disposons que de données fragmentaires. Les études portant sur les moraines glaciaires de la Sierra Nevada de Santa Maria, en Colombie, révèlent que la limite inférieure de la glaciation au cours du Pléistocène se situe à 3.160 mètres. De nos jours, cette limite ne descend pas au-dessous de 4.575 mètres. Aucune évaluation de la différence de température correspondant à ce phénomène n'a pu être faite, que cette différence soit liée ou non à une humidité plus importante (CABOT 1939). Des études de glaciation effectuées au Pérou indiquent également une limite autrefois beaucoup plus basse, vers 2.040 mètres au-dessus du niveau de la mer. Ce fait a toutefois été attribué à l'influence du volcanisme. Des pentes abruptes provo-

queraient un mouvement rapide des glaces et permettraient leur maintien à des niveaux inférieurs, tandis que les éruptions occasionnelles protégeraient par ailleurs les glaciers de la fonte (BURKALOW 1949).

Des tentatives ont été faites en vue d'établir la chronologie des changements climatiques post-glaciaires ou récents (y compris pendant la période historique) en Afrique tropicale (MURRAY 1951, DALE 1954, TROCHAIN 1940). Les crues du Nil ont permis d'étudier les périodes de pluies abondantes et celles de sécheresse. Selon DALE 1954, les 1.200 premières années de l'ère chrétienne ont été plus sèches qu'actuellement, la sécheresse atteignant son maximum vers 760-800. Le climat est ensuite devenu plus humide après 1.200. La première moitié du XIX^e siècle est sèche, puis le climat devient plus humide jusqu'en 1920, où il

se réchauffe. DALE ne trouve toutefois aucune corrélation significative entre ces faits et les déplacements de la végétation. Il conclut que « le recul récent des forêts de montagnes est évidemment dû à l'homme et a été accéléré par la Pax Britannica imposée dans ces régions ».

Au Sénégal, où l'altitude ne dépasse jamais 200 mètres, les fluctuations climatiques au cours du quaternaire comprendraient

1° Une période humide (paléolithique ancien) avec la présence de forêt dense.

2° Une période sèche avec des carapaces latéritiques et un recul des forêts.

3° Une seconde période humide, certainement au néolithique, avec une extension des savanes, boisées vers le nord, laissant derrière elles des peuplements reliques.

4° La période actuelle (TROCHAIN 1940).

FACTEURS GÉOLOGIQUES

1° Actuels. — On admet généralement que les facteurs édaphiques y compris le relief, amènent une différenciation des associations par suite de leur influence sur l'humidité et la fertilité du sol. Dans le cas des sols zonaux, l'humidité peut être le principal facteur limitatif. Quant aux sols intrazonaux, tels que les roches-mères calcaires

récentes, dans des conditions de sécheresse relative (moins de 2.050 mm de pluie), avec une température annuelle moyenne de 24°C ou plus, ils peuvent exercer une très grande influence, comme l'ont montré de nombreuses études phytogéographiques à Cuba (MARIE-VICTORIN et LÉON, 1942, 1944, 1956). On ne sait cependant si, sous une forte pluviométrie, cette influence peut être *limitante*. Les facteurs édaphiques et leur influence limitative sur la répartition des espèces ont été bien étudiés dans ce domaine. Un autre rapprochement intéressant a été établi au Honduras Britannique, où la répartition de certaines espèces correspond bien à celle des sols et à leur origine géologique (OWER 1929). L'Acajou (*Swietenia macrophylla*) et le Sapotillier (*Achras zapota*) par exemple ne se trouveraient que sur les marnes et le calcaire blanc datant du Miocène.

Le vaste bassin de l'Amazone et les variations de son sol méritent une mention spéciale, car les

Un peuplement de Cordia alliodora, producteur d'un bon bois d'œuvre, et très répandu en raison de ses qualités de colonisateur. Peuplement établi par régénération naturelle 13 ans plus tôt, mais entretenu par la suite. Turrialba (Costa-Rica).

Photo Budowski.



conditions qu'on y a étudiées sont identiques à celles de nombreuses régions tropicales du monde, où l'on trouve de grandes plaines alluviales coupées par des fleuves dont le débit est variable (StoLi, 1951a, 1951b). La plupart des textes relatifs à l'Amazone attirent l'attention sur les forêts de « Varzea » d' « Igapo » et de « Terra firme » sur la variation des niveaux et sur les mouvements de l'eau. La « Terra firme » est constituée par les versants escarpés et bien drainés. Les fleuves à « eaux blanches », provenant des Andes, montagnes jeunes, transportent une quantité importante de sédiments qui se déposent pendant les crues ; les particules les plus lourdes se déposent alors à proximité des berges du fleuve. Ces fleuves diffèrent étonnamment de ceux dont les eaux sont plus claires qui transportent moins de sédiments. Les « Varzéas » sont les forêts qui bordent les fleuves riches en alluvions. Elles ne sont inondées que pendant de courtes périodes et se développent habituellement sur un sol très fertile. La plupart des cultures se font en déboisant la forêt de « Varzea ». Les « Igapos » sont situés à plus longue distance des rives du fleuve, mais à un niveau inférieur à ces dernières, de sorte qu'au moment des crues l'eau s'accumule et y stagne longtemps, habituellement jusqu'à ce que le fleuve revienne à un niveau inférieur. Il s'y produit alors une décomposition anaérobie des matières organiques, donnant une couleur noire caractéristique. Les fleuves à « Eaux blanches » ont beaucoup de « Varzéas », mais habituellement peu d' « Igapos » par suite du relief accidenté. Ils changent souvent de cours et proviennent généralement des Andes. Les fleuves à eaux noires proviennent des plateaux guyanais anciens et « usés ». Ils s'étirent sur de vastes étendues sans relief avant de se jeter dans des fleuves à eaux blanches. Ils reçoivent l'apport de nombreuses « Igapos », mais transportent peu de sédiments minéraux, d'où l'absence relative de « Varzéas » et la teinte de leurs eaux. De nombreux noms de rivières et fleuves locaux reflètent ce comportement.

La répartition des arbres forestiers correspond nettement à celle des diverses variations édaphiques ; il est rare que l'aire d'une espèce en déborde les limites.

Forêt humide de basse altitude. Chutes de pluie annuelles supérieures à 4,000 mm. Beaucoup d'endémiques ne se rencontrent que dans cette forêt --- Costa-Rica septentrional.

Photo Budowski.

2° Passés. — Les variations géologiques du passé ont fait l'objet d'études considérables. Différentes « paléosciences » ont vu le jour mais de nombreuses questions controversées n'ont pas encore trouvé de solution satisfaisante. L'une d'elles est relative à une possible liaison autrefois, entre l'Amérique du Sud et l'Afrique. LONGWELL (1953), qui a étudié les résultats d'un symposium spécialement consacré à cette question, conclut qu'il reste encore de nombreuses questions à élucider. Toutefois, « l'examen pondéré des données physiques et biologiques semble être en faveur d'une ancienne liaison terrestre entre les deux continents, mais plutôt indirecte et périodique que directe et permanente ».

Les théories de la dérive des continents, des centres de dispersion d'origine monopolaire ou bipolaire, etc., sont très populaires mais TURRILL (1951), botaniste du Kew Garden qui les a examinées, a récemment soulevé une série d'objections ne laissant guère entrevoir une solution nette. La dérive des continents implique l'existence d'une masse originelle continentale solide qui s'est ensuite divisée en plusieurs parties pour former nos continents actuels. A l'appui de cette théorie, on a prouvé, d'après l'étude de nombreuses espèces l'existence d'un centre monopolaire, lieu bien d'origine, d'une flore subtropicale largement répandue, composée d'un grand nombre de souches anciennes qui se seraient dispersées par la suite vers le Sud. Mais l'évolution bipolaire de certaines souches, notam-





Un peuplement de Pinus pseudostrobus près de Tequeigalpa (Honduras) à 1.600 m d'altitude. Cette association se maintient par l'effet du feu.

Photo Budowski.

du Matto Grosso, situés de part et d'autre du cours inférieur de l'Amazone, n'ont toutefois subi que peu de modifications.

Ainsi s'explique qu'une flore, aboutissement d'une longue évolution, et comportant une grande abondance d'espèces endémiques se soit développée sur les massifs guyanais pour la plus grande joie et la réussite de différentes expéditions botaniques (MAGUIRE et PHELPS, 1952, MAGUIRE, COWAN et WURDACK, 1953). On espère pouvoir faire des constatations du même ordre dans certaines montagnes encore inexplorées du Centre du Brésil, au sud du cours inférieur de l'Amazone (MURÇA PIREs, 1956).

La géologie historique a également été invoquée pour expliquer l'origine insulaire d'espèces endémiques dans la plaine de la Guyane Britannique (DAVIS 1941). Cette plaine a été submergée à l'époque du tertiaire, à l'exception des îles volcaniques couvertes de végétation. Après la résurgence ultérieure de cette plaine, les hauteurs volcaniques — aujourd'hui aplanées par l'érosion — sont devenues des centres de végétation endémique.

Il ne s'agit que de quelques exemples qui montrent dans quelle mesure il est possible de faire appel à l'histoire géologique pour établir une correspondance entre son évolution et la répartition floristique.

b) AMÉRIQUE CENTRALE. — L'ensemble de la région a été instable jusqu'au début du Mésozoïque. Des océans ont recouvert le Tehuantepec et Panama, les îles des Antilles ont été réunies, puis séparées à nouveau. Les grandes Antilles ont été réunies au cours de l'Oligocène, non seulement entre elles, mais probablement aussi à la masse de l'Amérique du Nord, par le sud du Mexique. D'autres faits suggèrent également l'hypothèse d'une liaison avec la Floride. La Trinité fait, par ses origines, partie du Continent Sud Américain. Les calcaires du Yucatan datent de l'Oligocène.

Les couches du Pliocène, à de très rares exceptions locales près, ne sont pas bouleversées. Le Miocène semble toutefois être une période d'importants soulèvements. L'isthme de Panama s'est réuni à l'Amérique du Sud au cours du Miocène. Une grande partie de l'Amérique Centrale était submergée au cours de l'Eocène coupant ainsi les communications terrestres entre les continents, mais ouvrant un chemin à la migration marine entre l'Atlantique et le Pacifique. Ce fait donnerait

ment celle des conifères, semble également très probable (JUSZ 1947).

Le passé géologique de l'Amérique Latine a été décrit dans une série d'articles de DARRAH (* 1945a, 1945b, 1945c), essentiellement fondés sur les travaux de SCHUCHERT. On en retiendra les observations suivantes :

a) AMÉRIQUE DU SUD. — On considère qu'à la fin du Dévonien, la plus grande partie de l'Amérique du Sud était émergée mais d'importantes inondations se sont produites à la fin du Carbonifère, puis pendant le Triasique, le Jurassique et le Crétacé. Une flore extrêmement homogène s'est développée à partir du Permien. Les plissements et les soulèvements importants se sont produits à la fin du Crétacé et se sont poursuivis, avec des interruptions prolongées, au cours du Pliocène et peut-être même aux époques récentes. Les Andes résultent de soulèvements successifs. Le bassin de l'Amazone, autrefois drainé vers l'ouest, est devenu un vaste lac intérieur pour finalement s'ouvrir un passage vers l'est. Les plateaux de Guyane et

alors une explication définitive de la dissémination tout au long des côtes des deux océans et des rives des fleuves qui s'y jettent, de mêmes espèces ripicoles et de mangrove, telles que : *Prioria*, *Copaifera*, *Mora* spp., *Pterocarpus officinalis*, *Pachira aquatica*, etc.

La liaison terrestre entre les continents a connu deux coupures importantes : au début du Mésozoïque, avant l'apparition et la dissémination des angiospermes ; puis à la fin du Miocène-Pliocène inférieur, avec l'interruption des premières liaisons du Cénozoïque.

On peut tirer de ces faits quelques applications intéressantes. En étudiant l'origine et la dissémination de *Quercus sagreana* (*Q. virginiana*) à Cuba, on a pu montrer que cette espèce est un hybride provenant de *Q. geminata* originaire du Sud des Etats-Unis et de *Q. oleioides* originaire du Mexique. Les liaisons terrestres passées con-

cordent avec cette explication (MULLER 1955). Au Guatemala, l'âge des roches exerce une nette influence sur la végétation. Les principaux volcans sont tous du Pléistocène et d'origine récente, tandis que les montagnes du sud, formées de roches du Paléozoïque et du Mésozoïque, font partie d'un ancien massif d'Amérique Centrale que la végétation recouvrait depuis la fin du Crétacé. Ainsi s'explique que des genres tels que *Magnolia*, *Talauma*, *Drimys*, *Taxodium*, *Taxus*, *Juniperus*, *Podocarpus*, *Carpinus*, *Juglans*, *Alfaroa*, *Liquidambar*, *Platanus*, *Acer* et de nombreux autres, y compris des plantes endémiques peu connues, ne se trouvent que sur ces vieilles roches (STEYERMARK, 1950). D'autre part, certains genres et espèces endémiques sont limités à la région volcanique du Guatemala, apparemment par suite de leur isolement géographique après la naissance des volcans.

FACTEURS BIOLOGIQUES

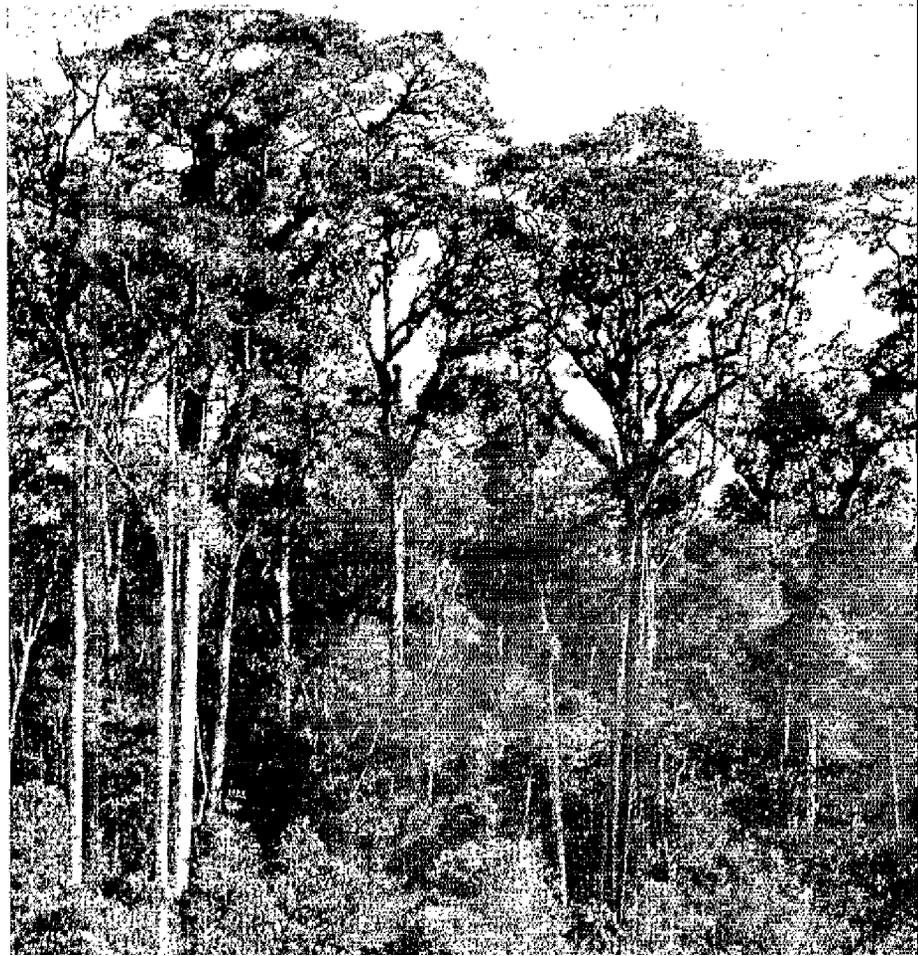
L'action de l'homme sur les divers modes de répartition des espèces a souvent été soulignée. Il participe non seulement à la dissémination en dispersant volontairement ou non des graines dans les régions où il séjourne ou voyage, mais de plus son action sur la végétation a modifié la répartition normale de nombreuses espèces, comme le prouve l'extension de l'habitat des espèces colonisatrices capables d'envahir les terres défrichées, et le remplacement des espèces prédominantes par des espèces résistant au feu.

La distribution de certains arbres économiquement importants a même été facilement reliée à des activités biologiques. Les meilleurs peuplements de Balsa (*Ochroma lagopus*) ne se trouvent pas dans la forêt « vierge », mais sur des terrains secondaires où la forêt primitive a été défrichée pour l'établissement de cultures et abandonnées par la suite. En Amérique Centrale, le *Cordia alliodora*, essence commerciale de valeur se régénère très bien sur certaines zones converties en prairies à condition de dis-

poser de porte graines en quantité suffisante. Il s'agit d'une ancienne espèce colonisatrice à croissance très rapide, qui rejette bien de souche, qui a un fût droit et un bon houppier de faible diamètre. Les fermiers ont récemment constaté que c'était une bonne pratique de maintenir en place les *Cordia* lors de l'établissement de leurs pâturages.

Peuplement de *Podocarpus rospigliosi*, à la Carbonera, au Nord de Mérida (Vénézuéla). Cet arbre est répandu du Vénézuéla au Pérou, le long des Andes humides, entre 2.000 et 3.000 m. Le genre *Podocarpus* est pantropical.

Photo Budowski.



On pense que même la dissémination de l'Acajou d'Amérique Centrale (*Swietenia macrophylla*) est liée aux activités agricoles du passé, et notamment à celles des Indiens Maya. L'Acajou n'est ni une espèce colonisatrice, ni une espèce climatique. La régénération dans les vieux peuplements d'Acajou est extrêmement rare. Mais beaucoup des plus riches peuplements du Nord de l'Amérique Centrale correspondent à d'anciennes zones cultivées, puis abandonnées (OWER 1929). Une période de 400 à 800 ans peut être nécessaire après l'abandon des cultures pour atteindre le stade actuel, où la plupart des arbres ont un diamètre très supérieur à 1 mètre.

Il existe de nombreuses études montrant l'influence du feu et son effet sur la répartition des plantes. Or le feu est presque toujours provoqué par l'homme, qui l'a utilisé depuis le début du Pléistocène (JACOBS et STERN 1952). On peut considérer comme acquis que toute zone soumise à un régime de saison sèche est parcourue par le feu. On pense que les pins et autres conifères, y compris *Araucaria*, doivent l'extension de leur aire de répartition à l'emploi continu du feu (HOLDRIDGE, LAMB et MASON 1950, HUECK 1953).

Une abondante littérature traite des influences

humaines sur la dissémination des végétaux pour une information plus détaillée on se reportera aux travaux de ANTEVS (1935), COOK (1909), SAUER (1947) et SEARS (1953).

Peu d'études traitent par contre des facteurs biotiques d'origine animale. Les oiseaux, et dans une moindre mesure les chauves-souris sont généralement considérés comme des disséminateurs de graines. On sait que dans les pâturages d'Amérique tropicale, certaines espèces telles que *Pithecolobium saman*, *Acrocomia* spp., *Psidium guajava*, *Guazuma ulmifolia* parmi d'autres se reproduisent lorsque les graines après avoir été mangées sont excrétées par le bétail. Il s'agit là d'un aspect intéressant de la dissémination d'espèces où pratiquement tout reste à faire.

Par les changements croissants apportés au paysage terrestre surtout par défrichage des formations primitives, incendie, pâturage, introduction d'espèces nouvelles, y compris les mauvaises herbes actuelles ou potentielles, l'homme est devenu la plus importante force de modification des schémas de répartition des plantes, sur de vastes étendues, et il est probable que cette tendance se poursuivra à l'avenir.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, P. H. 1955. — The conquest of cerro Santa Barbara, Honduras. *Ceiba* 4 : 253-270.
- ANTEVS, E. 1935. — The spread of aboriginal man to North America. *Geogr. Rev.* 25 : 302-309.
- BEARD, J. S. 1946. — The mora forests of Trinidad, British West Indies. *Jour. Ecol.* 33 : 173-192.
- BOUGHEY, A. S. 1955. — The vegetation of the mountains of Biafra. *Proc. Linn. Soc. London* 105 : 144-150.
- BRAUN, Lucy. 1955. — The phytogeography of unglaciated eastern United States. *Bol. Rev.* 21 : 297-375.
- BUDOWSKI, G. 1960. — La clasificación de comunidades vegetales. Turrialba, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. 24 pp.
- BURKALOW, Anastasia van. 1949. — Pleistocene conditions in southern Perú. *Geogr. Rev.* 39 : 493-494.
- CABOT, T. D. 1939. — The Cabot expedition to the Sierra Nevada de Santa Marta of Colombia. *Geogr. Rev.* 29 : 587-621.
- CHEVALIER, A. 1948. — Sur quelques arbres et arbustes d'Afrique tropicale à patrie incertaine. *Rev. int. Bot. appl. Agr. trop.* 28 : 160-167.
- COOK, O. F. 1909. — Vegetation affected by agriculture in Central America. U. S. D. A. *Plant. Ind. Bull.* N° 145. 23 pp.
- DALE, I. V. 1954. — Forest spread and climatic change in Uganda during the Christian era. *Emp. For. Rev.* 33 : 23-29.
- DARRAH, W. C. 1945a. — A brief account of the geology of South America. In: Verdoon, Frans, editor. *Plants and plant science in Latin America*. Botanica Co., Waltham, Mass. pp. 318-322.
- DARRAH, W. C. 1945b. — A geological sketch of Central America and the Antilles. In: Verdoon, Frans, editor. *Plants and plant science in Latin America*. Chronica Botanica Co., Waltham, Mass. pp. 153-156.
- DARRAH, W. C. 1945c. — Paleobotanical work in Latin America. In: Verdoon, Frans, editor. *Plants and plant science in Latin America*. Chronica Botanica Co., Waltham, Mass. pp. 181-183.
- DAVIS, T. A. W. 1941. — On the island origin of the endemic trees of the British Guiana peninsular. *Jour. Ecol.* 29 : 1-13.
- EMILIANI, C. 1955. — Pleistocene temperatures. *Jour. Geol.* 63 : 538-578.
- FANSHAVE, D. B. 1954. — Riparian vegetation in British Guiana. *Jour. Ecol.* 42 : 289-295.
- HAMMAN, T. v. d. 1954. — El desarrollo de la flora colombiana en los periodos geológicos. I. Maestríchiano hasta terciario más inferior. *Bol. Geológico (Bogotá)* 2(1) : 49-106.
- HANSEN, H. 1947. — Postglacial forest succession, climate and chronology in the Pacific Northwest. *Amer. Philosoph. Soc. Trans.* 37 : 1-130.
- HEDBERG, O. 1954. — A pollen-analytical reconnaissance in tropical East Africa. *Oikos* 5 : 137-166.
- HOLDRIDGE, L. R. 1947. — Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105 (2727) : 367-368.
- HOLDRIDGE, L. R., B. Lamb and B. Mason, 1950. — Los bosques de Guatemala. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas and Inst. Fom. Prod. Guatemala. Turrialba, Costa Rica. 174 pp.
- HUECK, K. 1954. — Distribuição e habitat natural do Pinheiro de Paraná (*Araucaria angustifolia*). *Bol. Facult. Filosofia, Cienc. Letr. Univ. São Paulo* 16 : 5-24.
- HUI-LIN L., 1952. — Floristic relationship between eastern Asia and eastern North America. *Trans. Amer. Philosoph. Soc.* 42 (2) : 371-429.
- JACOBS, M., and B. J. STERN. 1952. — General anthropology. 2nd ed. Barnes & Noble, Inc., New York. 338 pp.

- JUST, T. 1947. — Geology and plant distribution. *Ecol. Mon.* 17: 128-137.
- LONGWELL, C. R. 1953. — Was South America formerly joined to Africa? *Geogr. Rev.* 43: 279-281.
- MAC QUINTIE, H. D. 1941. — A middle Eocene flora from the Central Sierra Nevada, Carn. Inst. Wash. Publ. 534. 178 pp.
- MAGUIRE B. R. S., COWAN, J. J. WURDACK and collaborators. 1953. — The botany of the Guiana highland. A report of the Kunhardt, the Phelps, and the New York Botanical Garden Venezuelan expeditions. Mem. N. Y. Bot. Gard. 8: 87-160.
- MAGUIRE, B. and Kathleen Phelps. 1952. — Botánica de las expediciones Phelps en la Guyana Venezolana I. Territorio Amazonas. Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat. 14(78): 5-19.
- MARIE-VICTORIN, (Frère) and LEÖN, (Frère). 1942, 1944, 1956. — Itinéraires botaniques dans l'île de Cuba. Contr. Inst. Bot. Univ. Montréal N° 41, 50 and 68. 496, 410 and 230 pp.
- MARSHALL, R. C. 1939. — Silviculture of the trees of Trinidad and Tobago. Oxf. Univ. Press. xlviii + 247 pp.
- MARTIN, P. S. 1955. — Zonal distribution of vertebrates in a Mexican cloud forest. Am. Nat. 89 (849): 347-361.
- MARTIN P. S. and B. E. HARRELL. 1956. — Terrestrial vertebrates and temperate forests in México through the Pleistocene. Unpublished paper, Yale University. New Haven. 15 pp.
- MÜLLER, G. 1955. — The origin of *Quercus* in Cuba. Rev. Soc. Cub. Bot. 12(3): 41-47.
- MULLER, P. 1955. — Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. Publ. Geob. Inst. Rübel, Zürich. No. 30. 152 pp.
- MURÇA PIRES, J. 1956. — Personal communication. Yale School of Forestry, New Haven.
- MURRAY, G. W. 1951. — The Egyptian climate: an historical outline. *Geogr. Journ.* 117: 422-434.
- MYERS, J. G. 1935. — Zonation of vegetation along river courses. *Jour. Ecol.* 23: 356-360.
- OWER, L. H. 1929. — The geology of British Honduras. Clarion Lim. Belize, B. H. 24 pp.
- RAZI, B. A. 1950. — A contribution towards the study of the dispersal mechanisms in flowering plants in Mysore (South India). *Ecol.* 31: 282-286.
- RECORD, S. J. and R. W. HESS. 1943. — Timbers of the new world, Yale Univ. Press. New Haven, x v + 460 pp.
- SAUER, C. O. 1947. — Early relations of man to plants. *Geogr. Rev.* 37: 1-25.
- SEARS, P. B. 1953. — An ecological view of land use in Middle America. *Ceiba* 3: 157-164.
- SILVEIRA, F. 1937. — Mangrove. *Rodriguésia* 3(10): 131-154.
- SIOLI, H. 1951 a. — Algunos resultados o problemas da limnologia amazônica. Bol. Tec. Inst. Agr. Norte (Belém) 24: 1-44.
- SIOLI, H. 1951 b. — Sobre a sedimentação na várzea do Baixo Amazonas. *Bol. Tec. Inst. Agr. Norte (Belém)* 24: 45-65.
- STBYERMARK, J. 1950. — Flora of Guatemala. *Ecol.* 31: 368-372.
- TAYLOR, B. W. 1954. — An example of long distance dispersal. *Ecol.* 35: 569-572.
- TROCHAIN, J. 1940. — Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal. Mém. Inst. Franç. Afr. Noire N° 2. 483 pp.
- TURRIL, W. B. 1951. — Some problems of plant range and distribution. *Jour. Ecol.* 39: 205-227.
- WOLFHÜGEL, K. 1949. — Rätsel der Notohylaea. *Revista Sudamericana de Botánica (Montevideo)* 8: 45-48.
- WYATT-SMITH, J. 1953. — The vegetation of Jarak islands, straits of Moluca. *Journ. Ecol.* 41: 207-225.

