

# poissons de Guyane

guide écologique  
de l'Approuague  
et de la réserve des Nouragues





HYDROBIOLOGIE ET AQUACULTURE

poissons  
de Guyane  
guide écologique  
de l'Approuague  
et de la réserve des Nouragues

T. BOUJARD, M. PASCAL,  
J.F. MEUNIER et P.Y. LE BAIL  
Illustrations de J. GALLÉ

*Ouvrage publié avec le concours  
du ministère de l'Environnement, Direction de l'Eau*

**INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE**  
147, rue de l'Université, 75338 Paris Cedex 07

## HYDROBIOLOGIE ET AQUACULTURE

*Déjà parus dans la même collection :*

**Le Brochet :**

**gestion dans le milieu naturel  
et élevage**

Grignon (France), 9-10 septembre 1982  
R. Billard, éd.  
1984, 374 p.

**L'Aquaculture du Bar et des Sparidés**

Sète (France), 15-16-17 mars 1983  
G. Barnabé et R. Billard, éd.  
1984, 542 p.

**Caractérisation et essais  
de restauration d'un écosystème  
dégradé : le lac de Nantua**

J. Feuillade, éd.  
1985, 168 p.

**Aquaculture of Cyprinids**

Evry (France), 2-5 septembre 1985  
R. Billard, J. Marcel, éd.  
1986, 502 p.

**La truite.**

**Biologie et écologie**

J.L. Baglinière, G. Maisse, éd.  
1991, 304 p.

**Les carpes.**

**Biologie et élevage**

R. Billard, coord.  
1995, 388 p.

*Editeurs / Editors*

T. BOUJARD  
INRA, Unité d'Hydrobiologie  
64310 St-Pée-sur-Nivelle, France

F. MEUNIER  
MNHN, Laboratoire d'Ichtyologie  
43, rue Cuvier  
75231 Paris Cedex 05, France

M. PASCAL  
INRA, Laboratoire de la Faune sauvage  
Campus de Beaulieu  
35042 Rennes Cedex, France

P.Y. LE BAIL  
INRA, Laboratoire de Physiologie des Poissons  
Campus de Beaulieu  
35042 Rennes Cedex, France

J. GALLÉ  
INRA, Bureau de Dessin  
Domaine de Vilvert  
78352 Jouy-en-Josas Cedex, France

© INRA, Paris 1997 - ISBN : 2-7380-0719-8 - ISSN : 0763-1707

© Le code de la propriété intellectuelle du 1<sup>er</sup> juillet 1992 interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants-droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique. Toute reproduction, partielle ou totale, du présent ouvrage est interdite sans autorisation de l'éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 3, rue Hautefeuille, Paris 6<sup>e</sup>.

Ce livre est dédié à nos compagnes et à nos enfants  
qui nous ont toujours accueilli avec joie  
aux retours de nos divers périples.



## Préface

La richesse et la biodiversité rencontrées en Amérique tropicale, qu'il s'agisse de la faune ou de la flore, continuent d'être des sujets de réflexion passionnantes pour les naturalistes.

Les nouvelles informations apportées sur les espèces de poissons d'une partie de la Guyane, sur leur systématique et leur biologie, sont donc les bienvenues.

Il est vrai que nos idées sur les facteurs favorisant la biodiversité ont évolué. Aux thèses antérieures favorisant l'influence de la stabilité des milieux ont succédé celles qui mettent au contraire en avant le rôle de l'instabilité.

Ces idées, que je trouve plus satisfaisantes sur le plan philosophique, se trouvent confirmées par les évidences paléontologiques. Cependant, comme le font remarquer les auteurs, l'instabilité doit s'accompagner de zones refuges. On sait que l'existence de celles-ci pose des questions en ce qui concerne la flore. L'évaluation des températures dans certaines zones d'altitude considérées comme des refuges potentiels nous a amené à certaines révisions.

Le présent travail permettra peut-être d'apporter des lumières sur le cas des poissons, mais il faudra sans doute encore beaucoup de temps avant de disposer d'une vue synthétique.

Parfois, le coin du voile se soulève. C'est ainsi que l'on sait maintenant que les raies d'eau douce d'Amérique tropicale proviennent de la mer, et plus spécialement de l'océan Pacifique. Elles sont les témoins d'un temps révolu où ce qui deviendrait l'Amazonie se jetait dans cet océan. Mais l'obscurité reste, le plus souvent, profonde.

Peut-on expliquer avec sûreté pourquoi les grands lacs africains abritaient, avant que l'homme ne les perturbe, plus de 1 100 espèces tandis que les grands lacs d'Amérique du nord n'en comptent que 160 ? Certes, ces derniers sont bien plus jeunes et ne sont pas placés dans les mêmes conditions climatiques, mais tient-on, pour autant, l'explication ? De toute manière, l'importance des inventaires descriptifs pour nourrir nos tentatives de reconstitution des

processus de spéciation n'est plus à démontrer et l'emporte, je pense, sur d'autres préoccupations telles celles liées au désir d'agrandir notre panoplie de poissons d'aquarium ou de candidats à l'aquaculture.

Ce recensement est d'autant plus impératif que nul n'ignore à quel point la forêt tropicale est menacée et, avec elle, l'ensemble des constituants de l'écosystème. La perception de nos richesses peut, d'ailleurs, nous permettre de lutter plus efficacement contre leurs destructions. Cependant, une place dans la nomenclature, l'image fixée par un photographe ou un peintre, un corps recroquevillé dans un bocal, tout cela ne remplace pas le vivant.

A la diversité des formes et des couleurs, ne faut-il pas ajouter celle des comportements ? L'incubation buccale des mâles d'Ariidae, l'extraordinaire fécondation de l'*Hoplosternum*, les usages des organes électriques des Gymnotes suffiraient à nous combler, mais que dire des dizaines d'espèces dont nous ne savons rien ?

Le copieux hors-d'oeuvre dont nous disposons aujourd'hui nous met en appétit. En attendant les résultats d'une poursuite de l'effort, remercions les auteurs, l'illustrateur et aussi l'éditeur de nous permettre cette rencontre avec les poissons de Guyane.

Jacques LECOMTE

## Remerciements

Les auteurs ont une reconnaissance toute particulière à l'égard de Paul Planquette et de Ricardo Rojas-Beltran, fondateurs du Laboratoire d'Hydrobiologie de l'INRA à Kourou, qui ont su les convaincre de tout l'intérêt que revêtait l'étude des multitudes de modèles biologiques que représentent les poissons guyanais.

Ils ont en outre une gratitude toute particulière à l'égard de Ricardo Rojas-Beltran, Pierre Luquet et Catherine Séguinard qui les ont accueillis avec la plus grande convivialité et se sont ingéniés à aplanir la multitude de difficultés que soulève dans ces contrées toute expédition ou séjour, fugitif ou de longue durée. A diverses étapes de son élaboration, ce document a été soumis à la critique de lecteurs, spécialistes ou naïfs, qui n'ont pas ménagé leur temps et leur peine afin de tenter de l'améliorer. Nous sommes très reconnaissant à François Bourlière, André Brosset, Pierre Charles-Dominique, Jacques Géry, Isaïc Isbrücker, Sven Kullander, Jacques Lecomte, René Lésel, Maurice Loir, Pierre Luquet, Pierre Meunier, François Rodolphe, Daniel Ruault, Loïc Trébaol, d'avoir accepté cette tâche obscure et ingrate.

Cet ouvrage n'aurait pas pu voir le jour sans la bienveillance de certaines personnes, notamment B. Chevassus, Directeur Général de l'INRA jusqu'en Juin 1996, B. Jalabert, Chef du Département d'Hydrobiologie et de la Faune sauvage (INRA), Mmes J. Hommel et D. Bollot, du service des éditions INRA, et P. Keith, du ministère de l'Environnement. Chacun est en effet intervenu à diverses étapes importantes de la réalisation de cet ouvrage, et notamment à l'étape cruciale du financement.

Enfin, nous avons très souvent mis à contribution la sagacité de nombreux collègues taxonomistes pour déterminer ou confirmer les déterminations de nos spécimens. Nous remercions chaleureusement Gloria Arratia (Université du Kansas, Lawrence, U.S.A.) spécialiste des Trichomycteridae, Jacques Géry (Sarlat, France) spécialiste des Characiformes, Jean Huber (Paris, France) spécialiste des Cyprinodontidae du Nouveau Monde, Sven O. Kullander (Muséum de Stockholm, Suède) spécialiste des Cichlidae, Isaïc Isbrücker (Muséum

*Poissons de l'Approuague*

de Zoologie, Amsterdam, Pays-Bas) spécialiste des Callichthyidae et des Loricariidae, Gerlof F. Mees (Muséum de Leiden, Pays Bas) spécialiste des Pimelodidae et des Auchenipteridae, Sonia Muller (Muséum de Genève, Suisse) spécialiste des Loricariidae, H. Nijssen (Muséum de Zoologie, Amsterdam, Pays-Bas) spécialiste des Callichthyidae et des Loricariidae, Lucia Rapp Py-Daniel (INPA, Manaus, Brésil) spécialiste des Loricariinae, Claude Weber (Muséum de Genève, Suisse) spécialiste des Hypostominae pour avoir toujours répondu à nos suppliques de caractère souvent urgent.

# Sommaire

<b>INTRODUCTION</b>	<b>9</b>
<b>HISTOIRE ET FONCTIONNEMENT DU PEUPEMENT ICHTYOLOGIQUE DE LA GUYANE FRANÇAISE</b>	<b>13</b>
GEOMORPHOLOGIE ET CLIMATOLOGIE	13
ELEMENTS DE BIOGEOGRAPHIE	15
La théorie des refuges	15
La théorie des refuges et la biogéographie des poissons guyanais	16
Les modalités de colonisation à partir des refuges	19
LES PAYSAGES DES FLEUVES GUYANAIS	20
L'estuaire	20
Le cours inférieur des fleuves	21
Le cours supérieur du fleuve	21
ELEMENTS DE BIOGEOGRAPHIE ACTUELLE	24
INFLUENCE DES CYCLES SAISONNIERS SUR LA BIOLOGIE DES ESPECES	28
Influence de la désoxygénation des zones inondées temporairement	28
Evolution saisonnière du régime alimentaire et de l'intensité de la prise de nourriture	28
Evolutions saisonnières des réserves de graisse	30
Evolutions saisonnières du taux de croissance	31
Cycles de reproduction	34
CONCLUSIONS	34
<b>DETERMINATION ET DESCRIPTION DES ESPECES</b>	<b>41</b>
GENERALITES	41
PRESENTATION DE LA RIVIERE APPROUAGUE	43
Clé des familles de poissons de l'Approuague	45
CLASSE DES CHONDRICHTHYIENS	49
Ordre des Rajiformes	49
Famille des Potamotrygonidae	49
CLASSE DES OSTEICHTHYIENS	50
Sous-classe des Dipneustes	50
Ordre des Lepidosireniformes	51
Famille des Lepidosirenidae	51
Sous-classe des Téléostéens	52
Ordre des Elopiformes	53
Famille des Megalopidae	53
Ordre des Clupeiformes	54
Famille des Clupeidae	54
Famille des Engraulidae	54
Ordre des Characiformes	55
Famille des Hemiodontidae	56
Famille des Crenuchidae	57
Familles des Curimatidae et Chilodidae	58
Famille des Anostomidae	62
Famille des Erythrinidae	66
Famille des Lebiasinidae	70
Famille des Gasteropelecidae	72
Famille des Characidiidae	73

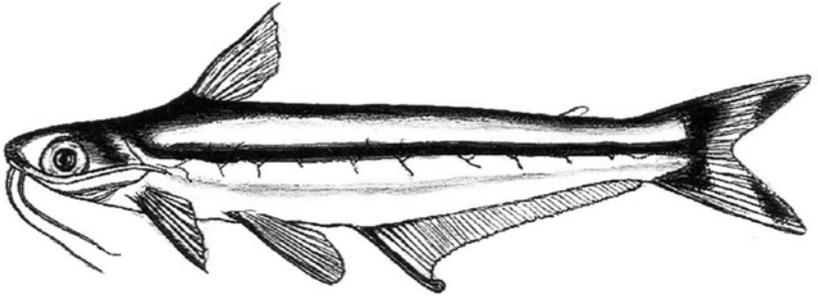
Famille des Characidae	75
Famille des Serrasalminidae	99
Ordre des Siluriformes	105
Famille des Ariidae	105
Famille des Doradidae	107
Famille des Auchenipteridae	108
Famille des Pimelodidae	113
Famille des Ageneiosidae	123
Famille des Helogenidae	125
Famille des Aspredinidae	126
Famille des Trichomycteridae	127
Famille des Callichthyidae	128
Famille des Loricariidae	138
Ordre des Gymnotiformes	145
Famille des Rhamphichthyidae ( <i>sensu</i> Greenwood <i>et al.</i> , 1966)	145
Famille des Apterodontidae	151
Famille des Gymnotidae	153
Famille des Electrophoridae	155
Ordre des Cyprinodontiformes	157
Famille des Cyprinodontidae	157
Ordre des Atheriniformes	164
Famille des Belontiidae	164
Ordre des Symbanchiformes	164
Famille des Symbanchidae	164
Ordre des Perciformes	165
Famille des Centropomidae	165
Famille des Sciaenidae	166
Famille des Polycentridae	169
Famille des Cichlidae	169
Famille des Mugilidae	181
<b>MODALITES DE CONSERVATION DE SPECIMENS</b>	<b>183</b>
<b>GLOSSAIRE</b>	<b>187</b>
<b>INDEX</b>	<b>193</b>
NOMS CREOLES DES POISSONS	193
NOMS LATINS DE POISSONS DECRITS	194
NOMS LATINS D'ESPECES CITEES ET NON DECRITES	197
<b>BIBLIOGRAPHIE</b>	<b>201</b>

# Introduction

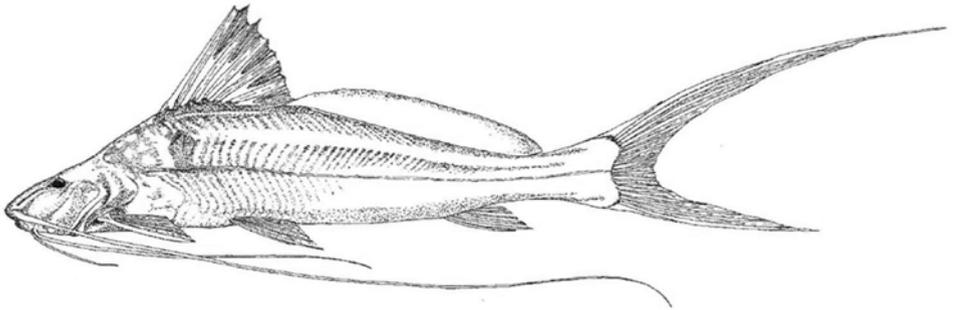
Puisant une partie de ses sources chez quelques rares prédécesseurs tels Vaillant (1899, 1900), Pellegrin (1908), Eigenmann (1912, 1917) ou Norman (1926, 1929), Puyo publie, en 1949, ses nombreuses observations personnelles sous la forme du premier ouvrage de synthèse traitant des poissons de Guyane française. Il ne recense à cette époque que 76 espèces\* d'eau douce. Ce document voit le jour plus d'un siècle après celui de Schomburgk (1841) qui recensait au Guyana (ancienne Guyane britannique) 84 espèces de poissons d'eau douce. Ce décalage temporel est à mettre en rapport avec la mauvaise renommée (terre maudite, terre d'expiation...) dont a souffert et souffre encore, quoique dans une moindre mesure, la Guyane française.

Depuis la publication de l'ouvrage de Puyo, diverses études, généralement limitées à un taxon\* particulier, ont complété cet inventaire et l'ichthyofaune\* guyanaise compte actuellement plus de 350 espèces dulcaquicoles\* (Le Bail *et al.*, 1984<sub>a</sub>; Rojas-Beltran, 1984<sub>a</sub>). Ce nombre peut paraître réduit comparé aux 2 500 espèces connues de l'ensemble amazonien (Boujard & Rojas-Beltran, 1988<sub>a</sub>), estimation au demeurant fort imprécise, certainement minorée et réalisée en grande partie d'après les travaux de Géry (1964<sub>a,b</sub>), Fink & Fink (1979) et Lauzanne et Loubens (1985). Cette impression est à relativiser. En effet, la superficie de la Guyane française avec ses 91 000 km<sup>2</sup>, ne représente que 1/72<sup>ème</sup> de la surface du bassin versant de l'Amazone (6,5 millions de km<sup>2</sup>) et, à titre de comparaison, l'ichthyofaune dulcaquicole de la France (551 500 km<sup>2</sup>) ne compterait que 80 espèces, dont 9 inféodées au milieu marin et 23 introduites (Allardi & Keith, 1991). Cette comparaison peut être poursuivie à l'échelle des fleuves (Tabl. 1) et conduit à une conclusion similaire. Le territoire guyanais héberge donc un peuplement de poissons extraordinairement riche et apparemment peu perturbé à l'heure actuelle par l'introduction d'espèces exogènes (Planquette & Rojas-Beltran, 1981).

\*Les termes marqués d'un astérisque sont définis dans le glossaire.

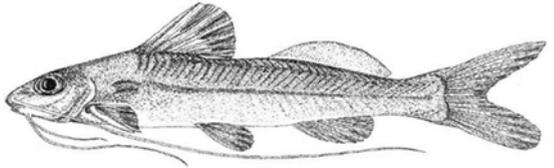


■ *Auchenipterus nuchalis*

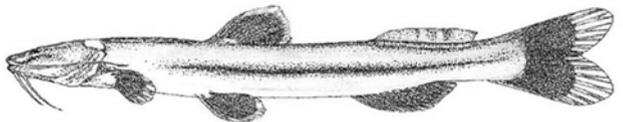


■ *Pimelodus "eigenmanni"*

■ *Pimelodella megalops*



■ *Heptapterus longior*



Une clé de détermination des poissons de Guyane en 4 tomes a été élaborée (Le Bail *et al.*, 1984<sub>a</sub>; Rojas-Beltran, 1984<sub>a</sub>) par le Laboratoire d'Hydrobiologie de l'INRA\* implanté à Kourou. Ce travail, édité en peu d'exemplaires, était destiné aux spécialistes. Il a été patiemment complété au fil des ans, et une partie de ces résultats a permis de réaliser le premier tome d'un « Atlas des poissons de Guyane » (Planquette *et al.*, 1996). Par ailleurs, nos connaissances, outre celles relevant de la systématique, se sont fortement enrichies dans des domaines comme l'Ecologie, la Physiologie ou l'Ethologie. Il nous est apparu qu'il était temps d'en tenter une synthèse sous la forme d'une faune. Nous sommes cependant conscients du caractère ambitieux de l'entreprise et, surtout, du fait que l'enrichissement des connaissances que nous évoquons est très relatif. En effet, si celles portant sur la biologie de certaines espèces de poissons guyanais ont progressé, elles n'atteignent cependant pas le niveau de précision de celles réunies sur les espèces européennes ou nord-américaines. En outre, cette progression touche, pour l'essentiel, des espèces de grande taille présentant un intérêt économique potentiel et néglige les espèces de petite taille. Enfin, la richesse spécifique\* du peuplement guyanais constitue en soi un handicap car nombre de ces espèces n'ont fait l'objet d'aucune étude particulière et leur histoire naturelle demeure très obscure.

L'application de la théorie des refuges à l'ichthyofaune guyanaise sera évoquée dans la première partie de cet ouvrage. Elle conduit à scinder cette faune en deux peuplements

**Tableau 1** : Comparaison de la diversité spécifique de divers bassins hydrographiques européens et guyanais.

Fleuves	Longueur (km)	Surface du bassin (km <sup>2</sup> )	Débit moyen (m <sup>3</sup> /s)	Nombre d'espèces
Seine	776	78 000	500	43 <sup>(1)</sup>
Rhône	812	95 000	2 200	56 <sup>(1)</sup> -72 <sup>(2)</sup>
Loire	1102	117 500	343	47 <sup>(1)(6)</sup>
Rhin	1320	220 000	2 250	54 <sup>(3)</sup>
Danube	2857	817 000	6 000	>100 <sup>(4)</sup>
Sinnamary	262	6 565	230*	141 <sup>(7)</sup>
Approuague	270	10250	230**	139 <sup>(5)</sup>

(1) : Allardi & Keith, 1991; (2) : Pattée, 1989; (3) : Lelek, 1989; (4) : Bacablasa - Dabrovici, 1989; (5) : Boujard *et al.*, 1990<sub>b,c</sub>; (6) : Arrignon, 1989.\* à Saut Tigre, \*\*à Saut Pierrette (Hoepffner & Rodier, 1976); (7) : Lauzanne *et al.*, 1993.

appartenant à deux régions biogéographiques distinctes dont la frontière serait assurée par le fleuve Kourou. Cet ouvrage est consacré au peuplement de l'un des fleuves de l'est du pays.

Dans la partie Orientale de la Guyane, l'ichthyofaune de l'Arataye, principal affluent de l'Approuague, a été étudiée à une échelle particulièrement fine dans le cadre d'un programme d'étude portant sur le fonctionnement de l'écosystème forestier guyanais non anthropisé\* (ECOTROP), programme engageant les énergies de plusieurs organismes de recherche (CNRS\*-ORSTOM\*-MNHN\*). C'est ce peuplement qui nous servira de référence pour nombre de résultats d'ordre biologique. En outre, l'essentiel des dessins de l'ouvrage a été réalisé d'après des spécimens provenant de ce fleuve.

La première partie de cet ouvrage tente une synthèse des connaissances et des théories actuelles qui visent à expliquer, d'une part la richesse spécifique et la répartition géographique actuelle des espèces guyanaises, d'autre part le rôle joué par la géomorphologie, le paysage et le régime des eaux sur certains éléments de la biologie des espèces. Elle est assortie de références bibliographiques qui permettront au lecteur qui le désire, d'approcher plus en détails des points l'intéressant particulièrement. Cette bibliographie n'est cependant pas exhaustive et certains spécialistes pourraient, à juste titre, en être surpris. C'est le cas en particulier de la bibliographie relative à la systématique. En effet, ce domaine de recherche fait actuellement, en Amérique du sud, l'objet de nombreux travaux de révisions et de synthèses comme en témoignent, à titre d'exemple, les publications de Reis (1989), de Vari (1989), de Géry *et al.* (1991), de Huber (1991) ou encore de Pinna & Vari (1995). Il en est de même pour certains domaines précis de la biologie de divers taxons (Loir *et al.*, 1989<sub>a,b</sub>, Moreau *et al.*, 1991,1992, *inter alia*). Nous avons pris le parti, dans un but de simplification, de limiter le nombre de ces références et de ne retenir, à de rares exceptions près, que celles traitant essentiellement de la biologie des poissons guyanais et de leurs relations avec leur environnement, en d'autres termes, leur écologie.

La seconde partie présente les familles de poissons d'eau douce rencontrées dans l'Approuague et l'illustration portera, pour l'essentiel, sur la centaine d'espèces connues de l'Arataye.

Cet ouvrage, signé de quatre auteurs, est le reflet du travail de toute une équipe et d'un réseau de chercheurs qui sont à l'origine des idées et perceptions générales exposées ici. Il n'a aucune prétention exhaustive et révélera souvent l'étendue de notre ignorance dans bien des

*Poissons de l'Approuague*

domaines de la biologie des poissons guyanais. Notre ambition est pour l'essentiel de permettre au plus grand nombre d'accéder à une connaissance qui reste trop souvent confinée à la sphère des spécialistes et de susciter un intérêt pour l'ichtyologie tropicale.

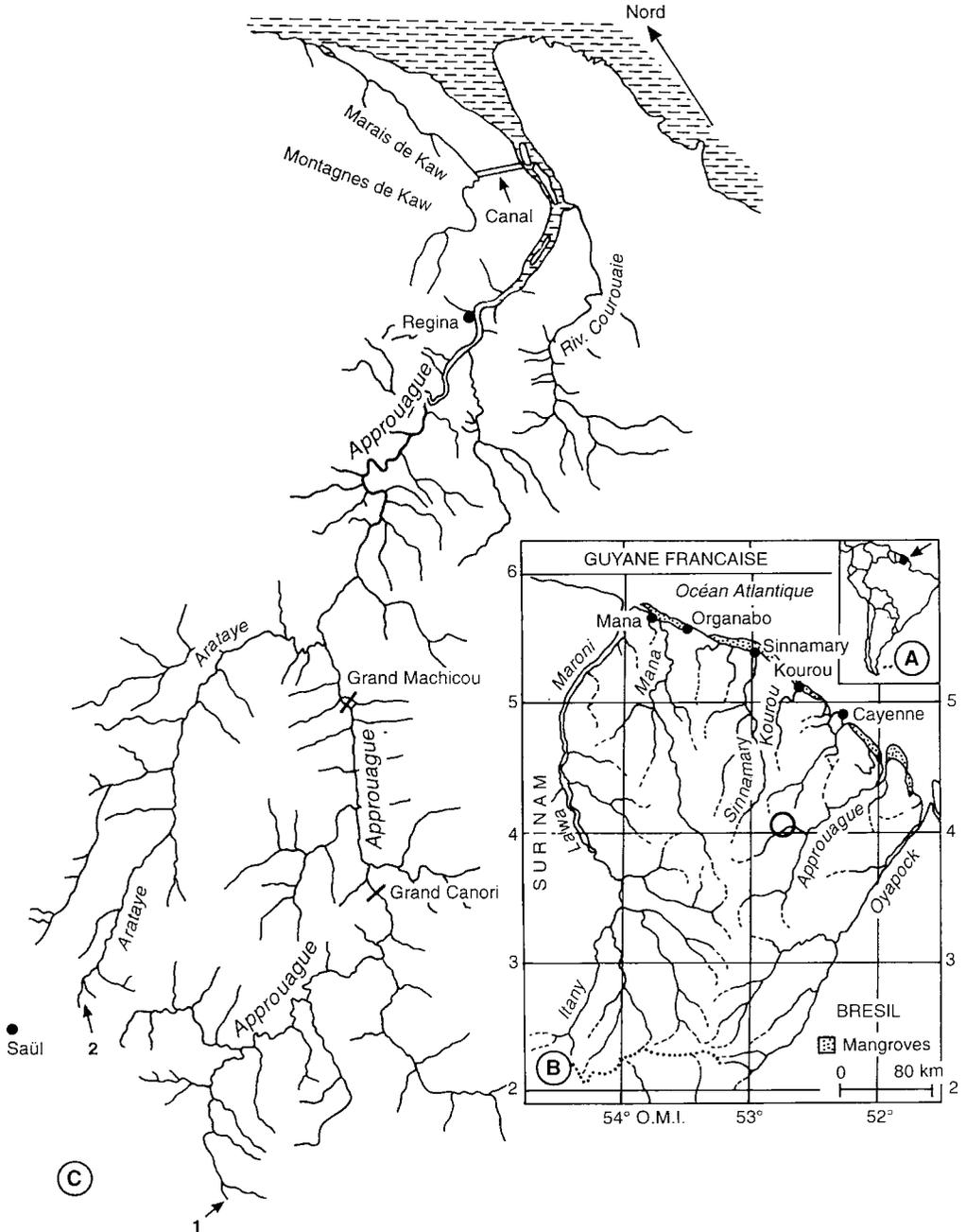
Une planche de synthèse permet de visualiser ce que recouvrent les principaux termes de description employés dans les clefs. Une notice descriptive indique au lecteur la démarche à suivre pour conserver les spécimens qu'il n'aurait pu identifier et les adresses des organismes susceptibles de réaliser cette identification.

Enfin, trois index, récapitulant les noms latins et créoles des poissons, facilitent la consultation de cette faune.

# Histoire et fonctionnement du peuplement ichtyologique de la Guyane française

## Géomorphologie et climatologie

La Guyane française est insérée sur le flanc nord-est du bouclier guyanais (Fig. 1). Cette vieille entité géologique, stabilisée il y a quelque 400 millions d'années, s'est trouvée séparée de l'Afrique il y a 110 millions d'années par l'ouverture de l'océan Atlantique. Communautés animales et végétales ont alors évolué séparément de part et d'autre de cet Océan et les poissons n'ont pas échappé à ce processus (Géry, 1969, *inter alia*). Cette entité a largement été érodée depuis et elle est constituée de roches granitiques partout affleurantes (Boyé *et al.*, 1979). Ce bouclier, ouvert à l'est sur l'Atlantique, est inséré entre deux très vastes bassins hydrographiques, celui de l'Amazone au sud et à l'ouest, celui de l'Orénoque au nord. Son altitude s'élève progressivement de l'ouest vers l'est pour culminer à 3 000 m à la limite du Vénézuéla, du Guyana et du Brésil. Vers le sud, les monts Tumuc-Humac, peu élevés, constituent la ligne de partage des eaux avec le bassin de l'Amazone qui occupe un vaste fossé d'effondrement dont l'histoire géologique est récente comparée à celle du bouclier guyanais. Ces caractéristiques géomorphologiques ne sont pas sans conséquences sur la morphologie des fleuves guyanais. Le relief général en forme de quartiers d'orange leur impose de cheminer selon des parcours relativement rectilignes, parallèles et courts. Ils diffèrent en cela des grands fleuves d'Amérique du sud, comme l'Amazone et l'Orénoque, dont le vaste chevelu des puissants tributaires converge vers les cours principaux qui débouchent sur la mer par de vastes estuaires. Par ailleurs, des anastomoses\* existent toujours au niveau des têtes de bassin de certains de ces grands fleuves (Orénoque - Rio Negro ou encore Rupununi - Rio Branco...) et ces communications autorisent le passage d'espèces d'un bassin à l'autre alors que les réseaux hydrographiques des fleuves guyanais semblent actuellement isolés les uns des autres, pour le moins au niveau de leur tête de bassin. Ces différences de morphologie, nous le verrons par la suite, ne seraient pas sans conséquences sur la biogéographie et la diversité spécifique de ces systèmes.



**Figure 1 :** Situation géographique de la Guyane en Amérique du sud (A), répartition de ses grands fleuves (B) et localisation du site de l'Arataye (cercle sur B) sur le réseau hydrographique de l'Approuague (C). Les flèches 1 et 2 (C) indiquent les sources respectives de l'Approuague et de l'Arataye.

Ce réseau hydrographique dense est alimenté par les abondantes précipitations qui caractérisent le climat des zones équatoriales du globe. La hauteur d'eau annuelle approche 4000 mm au voisinage de la côte et diminue progressivement vers le sud avec l'élévation du relief, pour atteindre 2000 mm dans la région des monts Tumuc-Humac (Boyé *et al.*, 1979). L'apparente monotonie des précipitations est rythmée par les déplacements nord-sud de la Zone Intertropicale de Convergence (ZIC) qui module l'influence des alizés du nord-est. Il en résulte l'alternance de quatre saisons de durées inégales et irrégulières d'une année sur l'autre. A la grande saison sèche, qui dure de fin juillet à décembre, succède la petite saison des pluies, interrompue, en général au mois de mars, par le "petit été de mars", ou petite saison sèche, puis, s'installe au mois d'avril, la grande saison des pluies qui s'achève au mois de juillet.

## Eléments de biogéographie

### La théorie des refuges

L'extraordinaire richesse spécifique observée dans la région néotropicale, tant dans le monde végétal qu'animal, intrigue depuis longtemps les biologistes. L'explication apportée à ce fait a longtemps reposé sur l'idée que les milieux forestiers tropicaux auraient joui d'une grande stabilité temporelle, tout du moins au cours du Quaternaire. Cette longue période de stabilité aurait, en accord avec la théorie gradualiste prééminente à cette époque, autorisé la radiation de nombreux taxons. Or, cette supposition est maintenant largement battue en brèche et c'est au contraire l'instabilité temporelle de l'écosystème amazonien qui est le moteur des hypothèses actuellement évoquées pour expliquer cette richesse spécifique (Haffer, 1982).

C'est ainsi que la théorie des refuges, entrevue par Gentili dès 1949, repose sur le fait, mis en évidence par les paléontologistes et tout particulièrement les palynologistes\*, que les alternances glaciaires et interglaciaires du Quaternaire, beaucoup plus fréquentes que l'on ne le supposait initialement (Hamilton, 1988), ont largement affecté les régions tropicales (Absy *et al.*, 1991). Ce nouveau panorama a induit l'élaboration d'un scénario, fondamentalement différent du précédent. Il intègre la notion, suggérée par Wagner dès 1889 et développée par Mayr (1963), que l'isolement serait l'un des principaux moteurs de l'évolution. Ses diverses séquences pourraient schématiquement s'énoncer ainsi : durant les périodes froides, la forêt laisse place à une végétation ouverte de type savane herbacée. Seuls quelques îlots forestiers