

# Description de trois nouveaux *Ouratea* L. (Ochnaceae) du Paraguay, de Bolivie et d'Équateur. Considérations taxonomiques, nomenclaturales et biogéographiques sur les espèces affines d'*O. superba* Engl.

**Claude SASTRE**

Muséum national d'Histoire naturelle, Département Systématique et Évolution, case postale 39, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)  
sastre@mnhn.fr

**Bérangère OFFROY**

Muséum national d'Histoire naturelle, Direction des Collections, case postale 39, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)  
offroy@mnhn.fr

Sastre C. & Offroy B. 2009. — Description de trois nouveaux *Ouratea* L. (Ochnaceae) du Paraguay, de Bolivie et d'Équateur. Considérations taxonomiques, nomenclaturales et biogéographiques sur les espèces affines d'*O. superba* Engl. *Adansonia*, sér. 3, 31 (1): 89-101.

## RÉSUMÉ

Description de trois taxons nouveaux d'*Ouratea*: *O. paraguayensis* Hassl. ex Sastre & Offroy du Paraguay et de Bolivie qui se distingue d'*O. superba* Engl. du Bassin amazonien et des Guyanes par ses fleurs nettement plus petites et par les marges foliaires serretées et non serrulées; *O. paraguayensis* f. *boliviensis* Sastre & Offroy à inflorescences plus développées que la forme *paraguayensis* et à boutons floraux coniques et non obovoïdes, avec de nombreux intermédiaires entre les deux formes; *O. pastazana* Sastre & Offroy, endémique de la province de Pastaza en Équateur, à fleurs de la même taille que celles d'*O. paraguayensis*, mais à feuilles à marges foliaires serrulées comme celles d'*O. superba*. Des comparaisons sont aussi faites avec deux autres espèces vénézuéliennes vicariantes, aussi à petites fleurs: *O. marahuacensis* Maguire & Steyererm. (état d'Amazonas) et *O. apurensis* Sastre (état d'Apure). La distribution géographique péri-amazonienne de l'ensemble des espèces à petites fleurs suggère une aire ancienne d'une espèce-mère dont les populations ont été isolées lors des périodes sèches du Quaternaire; chaque population isolée ayant donné, par dérive génétique, des espèces endémovicariantes. Les deux formes d'*O. paraguayensis* suggèrent la présence d'un cline qui peut être responsable d'une différenciation spécifique sympatrique actuelle. *Ouratea superba* et plusieurs taxons synonymes sont lectotypifiés.

## MOTS CLÉS

Ochnaceae,  
*Ouratea*,  
Paraguay,  
Bolivie,  
Équateur,  
biogéographie,  
spéciation,  
paléoclimat,  
cline,  
nouvelles espèces.

## ABSTRACT

Description of three new *Ouratea* L. (Ochnaceae) from Paraguay, Bolivia and Ecuador. Taxonomic, nomenclatural and biogeographical discussions on the species close to *O. superba* Engl.

Description of three new taxa of *Ouratea*: *O. paraguayensis* Hassl. ex Sastre & Offroy from Paraguay and Bolivia, distinct of *O. superba* Engl. which occurs in Amazonian Basin and the Guyanas, by its smaller flowers and the leaf margins serrate, not serrulate; *O. paraguayensis* f. *boliviensis* Sastre & Offroy with inflorescences larger than in the forma *paraguayensis*, and with conical buds, not obovoid, with many specimens intermediate between both forms; *O. pastazana* Sastre & Offroy, endemic from Pastaza Province in Ecuador, with flowers of the same size as those of *O. paraguayensis*, but with the leaf margins serrulate as in *O. superba*. Comparisons are made with two other Venezuelan vicariant species also with small flowers, *O. marahuacensis* Maguire & Steyerf. (Amazonas state) and *O. apurensis* Sastre (Apure state). The peri-Amazonian distribution of the species with small flowers, suggests an old area of the ancestral species of which populations became isolated during dry Quaternary periods, each isolated population giving, by genetic drift, endemo-vicariant species. Both *O. paraguayensis* formas suggest the presence of a cline, perhaps responsible, actually, for a specific sympatric differentiation. *Ouratea superba* and some synonymous taxa are lectotyped.

## KEY WORDS

Ochnaceae,  
*Ouratea*,  
Paraguay,  
Bolivia,  
Ecuador,  
biogeography,  
speciation,  
paleoclimate,  
cline,  
new species.

## INTRODUCTION

Dans le cadre du projet «Flora de Bolivia», des spécimens d'*Ouratea* Aubl. (Ochnaceae) appartenant à la section *Ouratea* par leurs fleurs à cinq carpelles restant verticaux dans le fruit et à cinq sépales libres persistant après l'anthèse ont été examinés, ils montrent beaucoup de ressemblances avec des collections récoltées par Hassler lors de ses expéditions au Paraguay au début du xx<sup>e</sup> siècle. Parmi ces dernières, trois d'entre elles, les numéros 7601, 7273 et 11440, furent d'abord nommées *O. inundata* Spruce ex Engl. (Chodat & Hassler 1903) tombé depuis en synonymie avec *O. superba* Engl. (Sastre 1989, 2003) de la même section, puis *O. paraguayensis* Hassl. *nom. nud.* (Hassler 1917), simple citation sans aucune description.

Ces spécimens correspondent effectivement à une espèce originale dont il convient de valider le nom conformément au *Code international de nomenclature botanique*, en tenant compte de collections plus récentes réalisées tant au Paraguay qu'en Bolivie, avec

une forme qui sera décrite, et en Équateur avec une espèce nouvelle. Une comparaison sera faite avec deux espèces vénézuéliennes vicariantes: *O. marahuacensis* Maguire & Steyerf. (état d'Amazonas) et *O. apurensis* Sastre (état d'Apure).

## SYSTÉMATIQUE

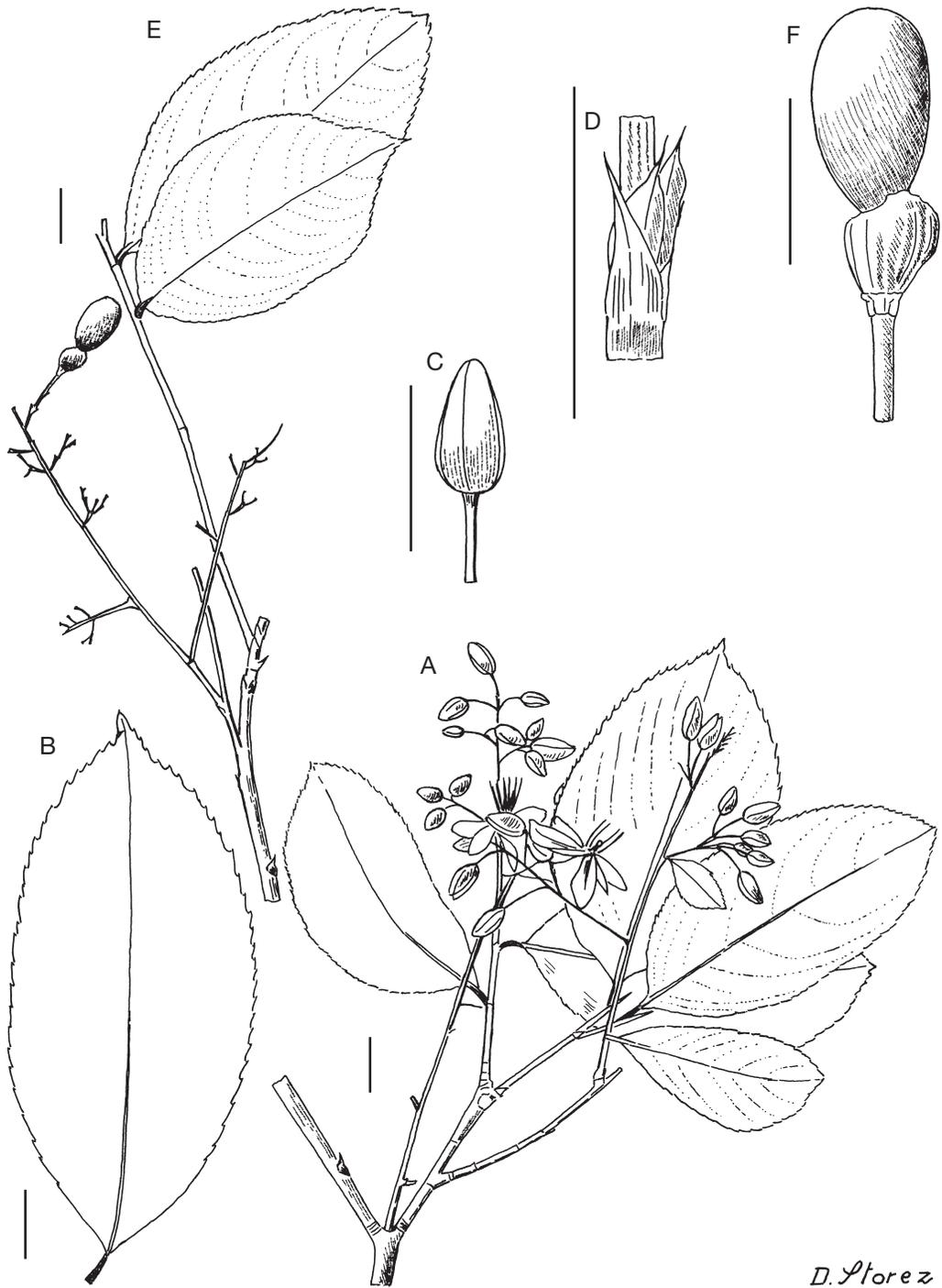
*Ouratea paraguayensis*f. *paraguayensis*

Hassl. ex Sastre & Offroy, sp. nov.

(Fig. 1)

*Ouratea paraguayensis* Hassl., *nom. nud.*, Addenda ad *Plantas Hasslerianas* 12 (1917), «*paraguariensis*».

*Ab O. superba* (Fig. 2) *foliorum laminis margine serrata vs serrulata; floribus, sepalis*, 7,5-8 × c. 2 mm (vs (10-)12-15 × 3-4 mm), *petalis* 9-10 × 3-4 mm (vs 12-16 × (6-)9-10 mm), *staminis* 8-9 mm longis (vs 10-11 mm), *stylo* 6-7 mm longo (vs 9-10 mm), *differt. Ab O. marahuacensis foliorum laminis margine serrata dentibus inaequalibus (vs serrulata dentibus aequalibus vicinis); floribus, sepalis*, 7,5-8 mm



D. Storz

FIG. 1. — *Ouratea paraguayensis* Hassl. ex Sastre & Offroy f. *paraguayensis*: A, rameau florifère; B, feuille, face supérieure; C, bouton; D, ensemble de bractées, départ d'inflorescence; E, rameau fructifère; F, fruit. Échelles: 1 cm.



FIG. 2. — *Ouratea superba* Engl.: A, rameau florifère; B, bouton; C, bractée foliaire; D, jeune infrutescence; E, jeune fruit. Échelles: 1 cm.

*longis* (vs 6-7,5 mm), *petalis* 9 mm *longis* (vs 6-7,5 mm), *differt*. Ab O. apurensis, *foliorum laminis ovatis vel ellipticis margine serrata* (vs *crenulata*), *nervis lateralibus tantum principalibus prominulis* (vs *omnibus*), *differt*.

**TYPUS.** — Paraguay. Pr. Concepción, in arenosis insulae chaco-y, IX.1901, *E. Hassler* 7601 (holo-, P! [P00614974]; iso-, BM!, G!, GH!, P! [2 parts, P00614973, P00614975]).

**PARATYPES** (forma typica). — Paraguay. Pr. Concepción, in Paso Laguna, in inundatis, IX.1901, *E. Hassler* 7273 (G!). — Sierra de Amambay, XII.1912, *E. Hassler* 11440 (G!, GH!). — Dep. San Pedro, Distr. Lima, Estancia « Carumbé », Río Aguaray-guazú, woodland on the bank, 7.X.1967, *T. M. Pedersen* 8522 (P! [2 parts, P00614976, P00614977]).

**Bolivie.** Santa Cruz, Velasco, campamento El Refugio, yendo hacia la serranía de Caparuch Puesto Pasto, 14°44'S, 61°00'W, alt. 150 m, Pampa sartenajal, anegada temporalmente, 19.V.1994, *R. Guillén y Choré* 1373 (MO!, P!). — *Ibid.*, 7.VII.1994, *R. Guillén y S. Coria* 2089 (MO!, P!). — *Ibid.*, pampa de Las Islas, anegada temporalmente por las aguas del Río Paraguará, 21.V.1994, *R. Guillén y Choré* 1459 (MO!, P!). — *Ibid.*, margen N de Laguna Guarasung'we, 13°35'S, 61°31'W, alt. 210 m, bosque bajo en plataforma emergida, 13.VIII.1995, *S. Halloy et al.* 4404 (NY, P!). — La Paz, Inquisivi Province, Trail from Lake Chaka at the mouth of the Río Aguilani, 16°38'S, 67°20'W, alt. 1800-1850 m, 19.XI.1991, *Marko Lewis* 40406 (MO!, P!).

#### DESCRIPTION

Arbuste, 6-10 m de hauteur, rameaux glabres. Feuilles à pétiole long de 2-5 mm, stipules rares, coriaces, triangulaires et acuminées, longues de 4-5 mm; limbe glauque, chartacé, ovale à elliptique, 4,5-12 × 2,5-5,5 cm, apex obtus à aigu, acuminé, marge dentée, à dents inégales plus marquées vers le sommet, base obtuse à atténuée, nervure principale peu saillante, nervures secondaires inégales, les plus grosses, bien visibles, camptodromes, arquées rejoignant tangentiellement la marge, les plus fines, peu visibles, peu arquées, subparallèles, ne rejoignant jamais la nervure marginale, nervures tertiaires rarement visibles, droites, subparallèles et perpendiculaires à la nervure médiane. Inflorescences axillaires ou situées au sommet de courts rameaux, panicules de 4-9 cm de longueur chez la forme typique, parfois présence de bractées foliaires à la base des 2 ou 3 ramifications les plus grandes, ovales, 2 × 1 cm, à marges dentées. Fleurs à pédoncule de 5-8 mm jusqu'à 11 mm à l'anthèse; sépales,

5, libres persistant après l'anthèse, coriaces, ovés, 7,5-8 × c. 2 mm, sommet aigu à mucroné; pétales, 5, libres, membraneux, 9 × 3 mm, sommet obtus; étamines, 10, libres, 9-10 × c. 1 mm; carpelles, 5, soudés à la base, 1 mm de hauteur, style, 5-7 mm de longueur. Fruits du type « glandularium » selon la classification de Spjut (1994), sépales caduques, torus conique, 5 × 5 mm, carpides, 1-2, fusiformes, 10-11 × 5-6 mm.

#### *Ouratea paraguayensis*

Hassl. ex Sastre & Offroy

f. *boliviensis* Sastre & Offroy, f. nov.

(Fig. 3)

*Ad forma typica, foliis base truncatis vel obtusis, inflorescentibus majoribus, 8-21 cm longis, alabastris conicis, differt.*

**TYPUS.** — Bolivie. Department of Pando, Province of Manupiri, Conquista, 11°18'S, 67°10'W, c. 230 m, varzea forest, 19.IX.1981, *J. C. Solomon* 6322 (holo-, P! [P00614978]; iso-, MO!).

**AUTRE MATÉRIEL EXAMINÉ.** — *Ouratea paraguayensis* intermédiaires entre les deux formes: **Bolivie.** Departamento Beni, provincia Yacuma, Estación Biológica del Beni, 50 km E de Borja, Isla de Creto, 22.IX.1986, inflorescence de 10-15 cm de longueur, boutons coniques, *S. Beck* 12803 (LPB, P.). — Santa Cruz, Nuflo de Chavez Province, Perseverancia, on the banks of the Río Negro, 14°45'S, 62°45'W, alt. 250 m, 9.IX.1990, inflorescences de 10-16 cm de longueur, *Marko Lewis* 37574 (LPB, MO, P.). — *Ibid.*, vicinity of Río Negro, 12.IX.1990, inflorescences 3-10 cm de longueur, *Marko Lewis* 37638 (LPB, MO, P.). — Santa Cruz, Velasco, campamento El Refugio, 14°46'S, 61°02'W, 4.VII.1994, inflorescences de 14-15 cm de longueur, *R. Guillén y S. Coria* 2051 (LPB, MO, P.). — *Ibid.*, 27.V.1994, inflorescence longues de 8-18 cm, feuilles à base obtuse, *R. Guillén y S. Coria* 1560A (LPB, MO, P.).

*Ouratea superba* (parmi une centaine de spécimens observés): **Équateur.** Sucumbios, Lago Agrio Canton, Reserva Cuyabeno, Río Cuyabeno, 2-3 km arriba de Laguna Grande, 76°14'W, 00°00'S, alt. 230 m, area inundada estacionalmente, 16.XI.1991, *W. Palacios et al.* 9012 (MO, P, QCNE).

**Colombie.** Com. Putumayo, Río Putumayo, Puerto Ospina, alt. 230 m, XI.1940 *Cuatrecasas* 10770 (COL). — Amazonas, Río Carapana, cerca del Encanto, alt. 150 m, 22-28.V.1942, *Schultes* 3841 (NY, W). — *Ibid.*, Río Caquetá, trib. Quinche, *Wijninga & T. Matapi* 554 (U).

TABLEAU 1. — Tableau comparatif des principaux caractères distinctifs des espèces d'*Ouratea* du Paraguay, de Bolivie et d'Équateur. Abréviations : E, étamines; L, longueur; P, pétales; S, sépales.

| Taxon   | Limbe  | Longueur de l'inflorescence | Taille des pièces florales   | Boutons                     |
|---|--|-----------------------------|--|-----------------------------|
| <i>Ouratea superba</i>  | chartacé, marges serrulées, base obtuse à atténuée, nervures II les plus grosses saillantes                  | 5-10 cm de longueur         | S: 10-15 × 3-4 mm<br>P: 12-16 × 6-10 mm<br>E: L = 10-11 mm<br>style: L = 9-10 mm | coniques<br>parfois courbés |
| <i>Ouratea paraguayensis</i><br>f. <i>paraguayensis</i> typique | chartacé, marges serretées à dents inégales, base atténuée, nervures II les plus grosses saillantes          | 4-9 cm de longueur          | S: 7,5-8 × c. 2 mm<br>P: 9 × 3 mm<br>E: L = 8-9 mm<br>style: L = 6-7 mm          | obovoïdes                   |
| <i>Ouratea paraguayensis</i><br>f. <i>boliviensis</i> typique   | chartacé, marges serretées à dents inégales, base tronquée à obtuse, nervures II les plus grosses saillantes | 8-21 cm de longueur         | S: 8 × 2 mm<br>P: 7-8 × c. 2 mm<br>E: L = 8-9 mm<br>style: L = 7 mm              | coniques                    |
| <i>Ouratea pastazana</i>  | membraneux, marges serrulées, base atténuée, nervures II les plus grosses saillantes                         | 4-20 cm de longueur         | S: 7,5-8 × c. 2 mm<br>P: 9 × 3 mm<br>E: L = 7,5-8 mm<br>style: L = 6-7 mm        | obovoïdes                   |
| <i>Ouratea marahuacensis</i>                                    | coriace, marge serrulée à dents égales et serrées, nervures II les plus grosses saillantes                   | 7-8 cm de longueur          | S: 6-6,5 × 2,5 mm<br>P: 6-6,5 × 3 mm<br>E: L = 5 mm<br>style: L = 5 mm           | obovoïdes                   |
| <i>Ouratea apurensis</i>  | chartacé, marges crénelées, nervures II toutes saillantes  | 8-13 cm de longueur         | S: 8 × 2-3 mm<br>P: 10 × 5 mm<br>E: L = 7,5 mm<br>style: L = 7,5 mm              | obovoïdes                   |

**Pérou.** Loreto, Maynas, Dep. Iquitos, Río Nanay, along bank, 3.XII.1976, Davidson 5239 (US). — *Ibid.*, S. McDaniel & M. Rimachi Y 20794 (US). — *Ibid.*, Quebrada Tanishiyacu, 5.XI.1976, A. Gentry et al. 20328 (MO, P). — Madre de Dios, Laguna Cocacocha, 39 km SW Puerto Maldonado, 12°50'S, 69°20'W, 4.X.1985 (NY). — *Ibid.*, 26.X.1984, H. J. Young & D. A. Stratton 58 (MO, P).

**Brésil.** Amazonas, Río Negro, prope Barcellos, XII.1851, Spruce 1936, type d'*Ouratea inundata* Spruce ex Engl. (lecto-, désigné ici, P [P00542386]; isolecto-, BM, G, K, P [P00542385], W). — *Ibid.*, Río Uaupès, prope Panuré, IX.1852, Spruce 2456, type d'*Ouratea inundata* Spruce ex Engl. var. *erythrocalyx* Spruce ex Engl. (lecto-, désigné ici, P [P00542387]; isolecto-, BM, G, K, P [P00542388], W). — Flum. Amazonas, in sylvis primaris, Ega, IX-XI.1831, Poeppig 2562, type d'*Ouratea odora* Poeppig ex Engl. (lecto-, désigné ici, W). — Tefé, Río Solimoés, 11.X.1982, I. L. Amaral et al. 21 (INPA, P). — Rondônia, Boa Vista, Río Uraricoeira, Ilha de Maracá, 16.V.1987, J. Lima & B. Nelson 756 (INPA, K, P).

**Venezuela.** Bords de l'Orénoque, M. Chaffanjon s.n., type de *Cercouratea laxa* Tiegh. (holo-, P [P00542383]; iso-, P [P00542384]). — Terr. Amazonas, Río Ventuari,

10.I.1951, B. Maguire et al. 30824, type d'*Ouratea inconformis* Maguire & Steyerl. (holo-, NY; iso-, MO, P [P00542382], VEN). — Río Orinoco, above mouth Río Atabapo, 1.VI.1959, J. J. Wurdack & L. S. Adderley 42719, type d'*Ouratea wurdackiana* Maguire & Steyerl. (holo-, NY; iso-, P [P00542381], VEN).

**Guyana.** Schomburgk 360, type d'*Ouratea superba* Engler (lecto-, désigné ici, P [P00542379]; isolecto-, BM, G, K, P [P00542380], W).

*Ouratea marahuacensis*: **Venezuela.** Terr. Federal Amazonas, Cerro Marahuaca, riverine forest upstream from «sima camp», along tributary of Caño Negro, 3°43'N, 65°31'W, alt. 1140-1150 m, 1.III.1985, J. Steyerl & B. Holst 130907, type (holo-, MO; iso-, NY, VEN).

*Ouratea apurensis*: **Venezuela.** Estado Apure, Reserva Forestal San Camilo, selva siempreverde a lo largo de la Quebrada de la Cristalina hasta la vega del Cerro La Nulita, alt. 250-280 m, 2.IV.1968, J. Steyerl et al. 101762, type (holo-, P [P00542327]; iso-, NY, VEN). — *Ibid.*, Distrito Pedro Camejo, 4 km NE of El Betun along the bank of the Río Capanaro, 67°49'W, 6°58'N, alt. 55 m, 10-11.V.1977, G. Davidse & A. C. González 13118 (MO, VEN).



*D. Storz*

FIG. 3. — *Ouratea paraguayensis* Hassl. ex Sastre & Offroy f. *boliviensis* Sastre & Offroy : **A**, rameau florifère ; **B**, feuille, face inférieure ; **C**, bouton. Échelles : A, C, 1 cm ; B, 2 mm.

## REMARQUES

*Ouratea paraguayensis* (Fig. 1) diffère d'*O. superba* (Fig. 2) par ses marges foliaires serrétées et non finement dentées, ses fleurs plus petites avec ses sépales de 7,5-8 × c. 2 mm (vs (10-)12-15 × 3-4 mm), ses pétales de 9 × 3 mm (vs 12-16 × (6-)9-10 mm), ses étamines de 8-9 mm de longueur (vs 10-11 mm) et son style de 6-7 mm de longueur (vs 9-10 mm). Il diffère d'*O. marahuacensis* par ses marges foliaires serrétées à dents inégales, et non à petites dents égales et serrées, par ses fleurs légèrement plus grandes avec des sépales de 7,5-8 mm de longueur (vs 6-7,5 mm) et ses pétales de 9 mm de longueur (vs 6-7,5 mm). Il diffère d'*O. apurensis*, par ses feuilles ovales et non elliptiques, par la marge serrétée et non crénelée et ses nervures latérales où seules les principales sont saillantes, alors qu'elles sont toutes nettement en relief chez *O. apurensis* (Tableau 1).

*Ouratea paraguayensis* f. *boliviensis* se différencie de la forme typique par ses feuilles à base tronquée à obtuse, par ses boutons floraux coniques et non ovoïdes et par ses inflorescences nettement plus amples où les éléments de renfort au sens de Troll (1950), Maresquelle (1964) et Weberling (1965) sont plus développés. Chez de nombreuses espèces d'*Ouratea*, les inflorescences sont situées au-dessus d'une zone végétative feuillée. Chez *O. paraguayensis*, des éléments feuillés situés sous l'inflorescence terminale portent aussi des inflorescences. Certaines plantes particulièrement vigoureuses peuvent développer ce type d'inflorescences surnuméraires (coflorescence de Troll, « *Bereicherungstraube* »), par rapport à ce qui est considéré comme minimal; ce phénomène est particulièrement bien développé chez la forme *boliviensis*. D'autres spécimens ont aussi de grandes inflorescences mais seul le spécimen type possède les trois caractères de la diagnose, grandes inflorescences, feuilles avec une base tronquée à obtuse et des boutons floraux coniques. En conséquence, ils peuvent être considérés comme intermédiaires entre les deux formes.

*Ouratea pastazana* Sastre & Offroy, sp. nov.  
(Fig. 4)

*Ab Ouratea paraguayensi foliorum laminis membranaceis vel chartaceis, margine serrulata (vs serrata). Ab O. superba*

*floribus, sepalis, 7,5-8 × c. 2 mm (vs (10-)12-15 × 3-4 mm), petalis 9 × 3 mm (vs 12-16 × (6-)9-10 mm), staminis 7,5-8 mm longis (vs 10-11 mm), stylo 6-7 mm longo (vs 9-10 mm), differt. Ab O. marahuacensi foliorum laminis membranaceis vel coriaceis margine dentibus non vicinis; inflorescentiis laxis, floribus, sepalis, 7,5-8 mm longis (vs 6-7,5 mm), petalis 9 mm longis (vs 6-7,5 mm), differt. Ab O. apurensis, foliorum laminis ovatis vel ellipticis margine serratula (vs crenulata), nerviis lateralibus tantum principalibus prominulis (vs omnibus), differt.*

TYPUS. — Équateur. Prov. Pastaza, Ceilàn, Pica from Ceilàn to Río Conocaco on the N side of the Río Curaray, 75°40'W, 1°36'S, alt. 200 m, flooded forest, 6.VI.1980, *J. Brandbyge & E. Asanza C. 31644* (holo-, AAU!).

PARATYPES. — Équateur. Prov. Pastaza, Lorocachi, a 2 horas en deslizador aguas arriba, 75°59'W, 1°36'S, alt. 200 m, margin of the river, 31.V.1980, *J. Jamarillo, F. Coello & A. Freire 31588* (AAU!). — *Ibid.*, about 5 km upriver Río Curaray, 30.V.1980, *J. Brandbyge & E. Asanza C. 31262* (AAU!).

## DESCRIPTION

Arbre à arbuste, 3-5(-35) m de hauteur, à rameaux glabres. Feuilles à pétiole long de 3-7 mm; limbe membraneux, ovale, 10-20 × 2,5-6,5 cm, apex obtus à aigu, acuminé, marge denticulée, base atténuée, nervure principale peu saillante, nervures secondaires inégales, les plus grosses, camptodromes, arquées, rejoignant tangentiellement la marge, les plus fines, peu visibles, peu arquées, subparallèles, ne rejoignant jamais la nervure marginale, nervures tertiaires très peu visibles, droites, subparallèles et perpendiculaires avec la nervure médiane. Inflorescences axillaires ou situées au sommet de courts rameaux, panicules de 4-20 cm de longueur. Fleurs à pédoncule de 5-8 mm jusqu'à 13 mm à l'anthèse; sépales, 5, libres persistant après l'anthèse, coriaces, ovés, 7-8 × c. 2 mm, sommet aigu à mucroné; pétales, 5, libres, membraneux, c. 10 × 4 mm, sommet obtus; étamines, 10, libres, 9-10 × c. 1 mm; carpelles, 5, soudés à la base, 1 mm de hauteur, style, 5-7 mm de longueur. Fruits du type « glandularium », sépales caduques parfois persistants, torus conique, 6-8 × 5 mm, parfois arqué, carpide 1, fusiforme à sphérique, 5-8 × 5 mm.

## REMARQUES

*Ouratea pastazana* diffère d'*O. paraguayensis* par ses feuilles membraneuses à marges serrulées et

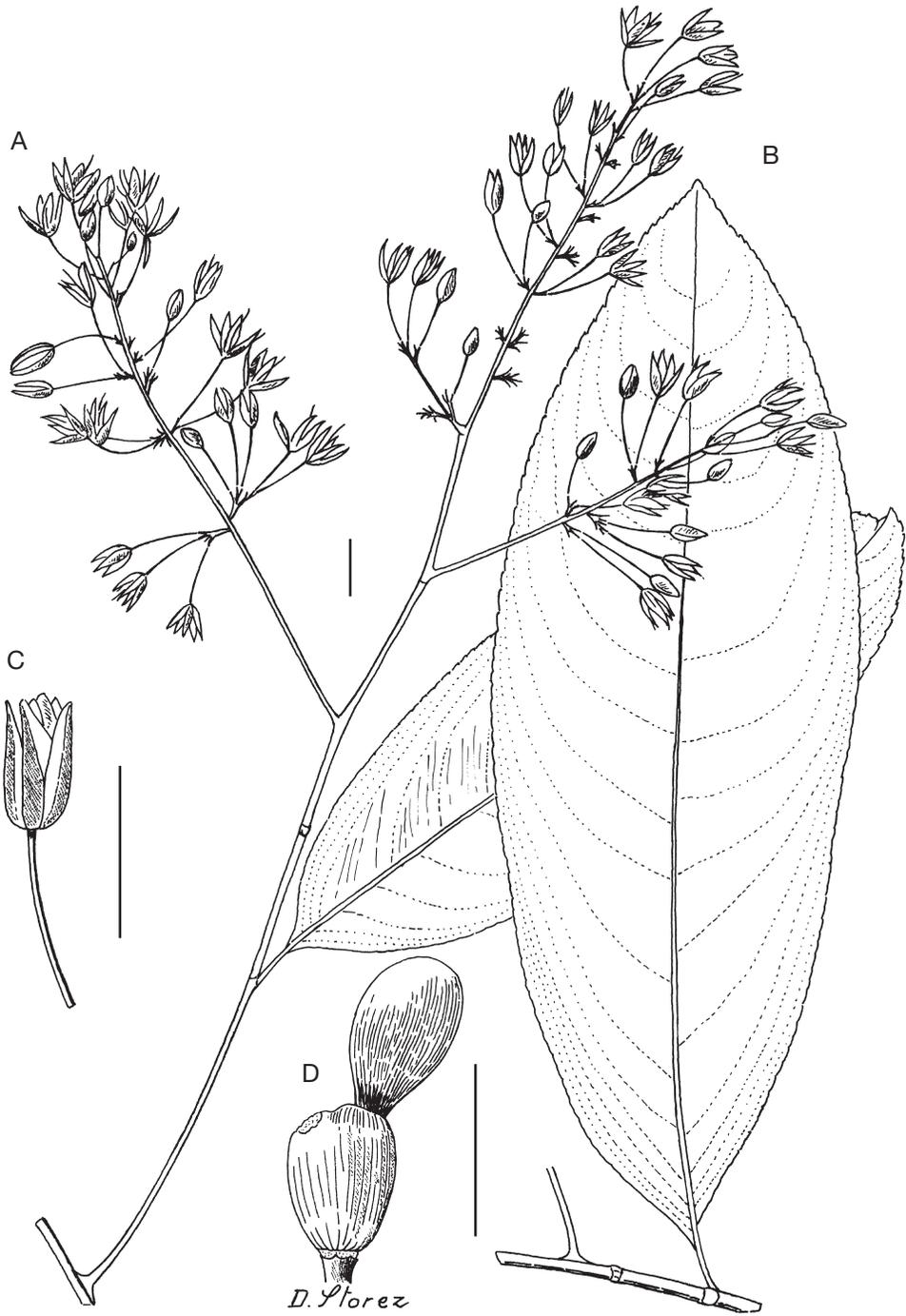


FIG. 4. — *Ouratea pastazana* Sastre & Offroy: A, rameau florifère; B, feuille, face supérieure; C, bouton; D, fruit. Échelles: 1 cm.

non serretées, d'*O. superba* essentiellement par ses fleurs plus petites avec ses sépales de 7,5-8 × c. 2 mm (*vs* (10-)12-15 × 3-4 mm), ses pétales de 9 × 3 mm (*vs* 12-16 × (6-)9-10 mm), ses étamines de 7,5-8 mm de longueur (*vs* 10-11 mm) et son style de 6-7 mm de longueur (*vs* 9-10 mm). Il diffère aussi d'*O. marahuacensis* par ses feuilles membraneuses à marges foliaires à petites dents non serrées, par ses fleurs légèrement plus grandes avec des sépales de 7,5-8 mm de longueur (*vs* 6-7,5 mm) et ses pétales de 9 mm de longueur (*vs* 6-7,5 mm). Il diffère d'*O. apurensis*, par ses feuilles ovales et non elliptiques à marges serrulées et non crénelées et ses nervures latérales où seules les principales sont saillantes, alors qu'elles sont toutes nettement saillantes chez *O. apurensis* (Tableau 1).

## CONSIDÉRATIONS BIOGÉOGRAPHIQUES

Contrairement à de nombreuses espèces d'*Ouratea*, *O. superba* décrite du Guyana (Engler 1876), possède une aire assez vaste incluant d'une part, le Suriname, la Guyane vénézuélienne et le cours supérieur de l'Orénoque, et d'autre part, le cours de l'Amazone (sous tous ses noms) avec des affluents majeurs, le Río Negro jusqu'au canal Casiquiare faisant la jonction avec l'Orénoque, le Río Putumayo de la Colombie jusqu'en Équateur et le Río Caquetá dans sa partie colombienne. Sur une aire aussi vaste, elle a été baptisée et décrite de nombreuses fois d'où la relative importance de sa synonymie. Il semble logique que cette espèce fondamentalement ripicole, y compris en bordure de lagunes puisse avoir une aire aussi importante, les graines étant facilement transportées par les eaux.

Par contre, les quatre espèces affines à petites fleurs, également ripicoles, possèdent des aires nettement plus restreintes qui se situent en périphérie de celle d'*O. superba*. (Fig. 5). Ainsi *O. marahuacensis* n'a été récoltée qu'au Venezuela dans l'état d'Amazonas, au Cerro Marahuaca, à 1150 m d'altitude (Maguire & Steyermark 1989). *Ouratea apurensis*, aussi du Venezuela (état d'Apure), dans les « llanos » vénézuéliens situés près de la frontière avec la Colombie, n'est connue que de la « Reserva Forestal

San Camilo », à 250-280 m d'altitude (Sastre 1995). *Ouratea pastazana* n'est connue que de l'Équateur, de la province de Pastaza, aussi à basse altitude (200 m). Enfin *O. paraguayensis* possède une aire située d'une part, au Paraguay, le long du cours du Río Paraguay et de quelques affluents venant des montagnes qui marquent la frontière avec le Brésil, et d'autre part en Bolivie, le long d'affluents qui vont vers l'Amazone.

Ces quatre espèces se distinguent nettement d'*O. superba* par la taille des fleurs. Par contre, les caractères pour bien les différencier entre elles sont plus subtils (Tableau 1). Ces espèces sont globalement situées dans une aire péri-amazonienne proche de celle du type I décrit par de Granville (1992). Ces remarques pourraient suggérer une origine commune suivie d'une fragmentation d'aires.

Aujourd'hui, après les recherches de Turner (1965) sur les papillons amazoniens, de Haffer (1967) sur les oiseaux, de Vanzolini & Williams (1970) sur les reptiles et de Prance (1973) sur diverses familles botaniques, on admet la possibilité de changements climatiques en Amérique intertropicale, avec alternances de périodes sèches et de périodes humides. Ceci était en contradiction avec les concepts de Darlington (1957) qui pensait qu'un climat stable avait régné durant le Pléistocène sur les tropiques américains, contrairement à ce qui avait été suggéré pour l'Afrique depuis Christ (1892). Ce dernier a été relayé dans cette pensée par divers auteurs dont Chevalier (1928), Aubréville (1938, 1962), Schnell (1976, 1987). En Amérique tropicale, les observations ont surtout concerné les milieux forestiers. En 1976, Sastre a émis l'hypothèse que des lieux non forestiers comme les inselbergs de Guyane, seraient des refuges de végétation xérophile, suivant en cela les observations d'Aubréville (1962) en Afrique. Cette idée a été élargie à la faune par Brown & Benson (1977) et Lourenço (1987).

Durant le Pléistocène, il s'est donc établi des îles écologiques (et même des archipels, Sastre 2001a) qui ont varié selon les changements climatiques : îlots forestiers en périodes sèches, îlots savanicoles en périodes humides (Sastre 1994a).

Les fleuves (par l'apport des affluents) et les sommets montagneux (grâce à la nébulosité) auraient

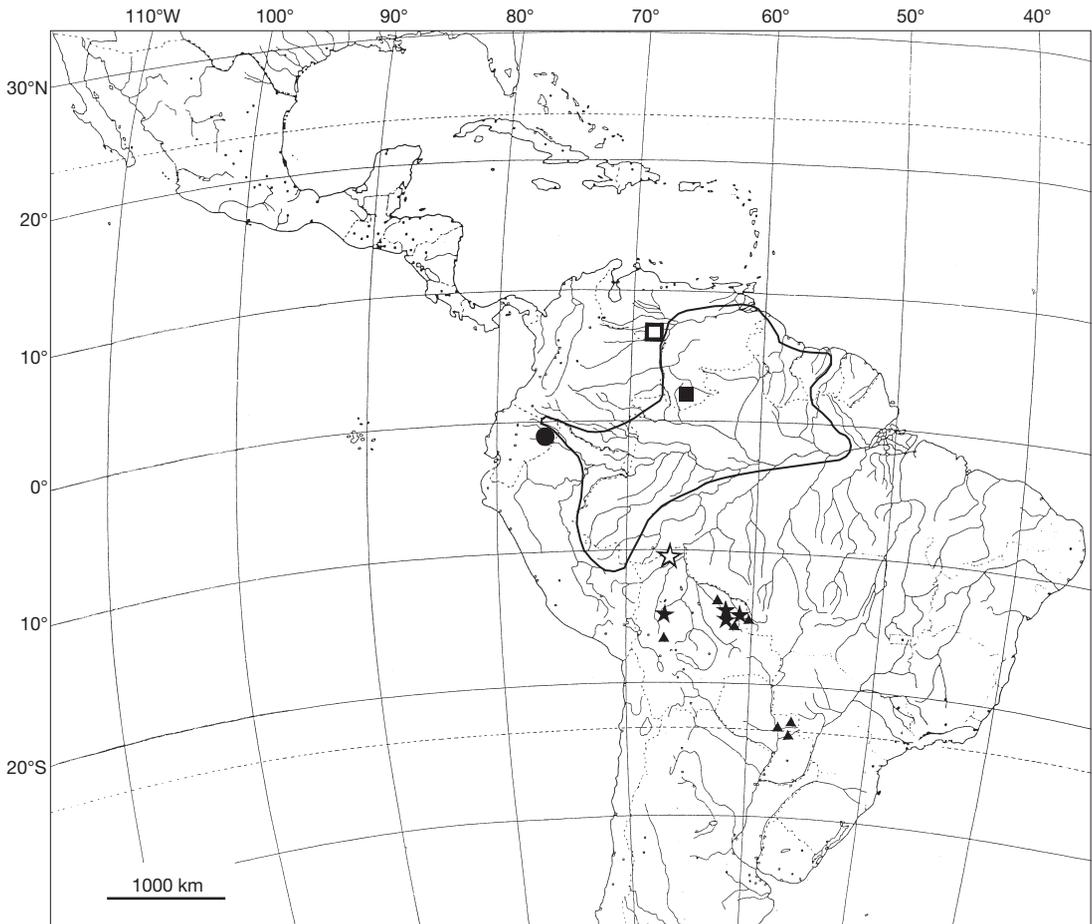


FIG. 5. — Distribution géographique d'*Ouratea paraguayensis* f. *paraguayensis* (▲), d'*O. paraguayensis* f. *boliviensis* (☆), des spécimens intermédiaires entre les deux formes (★), d'*O. pastazana* (●), d'*O. apurensis* (□), d'*O. marahuacensis* (■) et d'*O. superba* (zone entourée).

toujours gardé une certaine humidité et auraient donc été des refuges de flores forestières et ripicoles. Ceci pourrait expliquer le maintien d'*O. superba* sur une aire aussi vaste. Par contre, les espèces à petites fleurs, en zone péri-amazonienne ont dû se trouver isolées. D'après Hernandez-Camacho (1992) et Tricart (1993), il semblerait que les « llanos » colombiens et vénézuéliens aient connu des périodes de désertification durant le Quaternaire, y compris il y a 18 000 ans lors du dernier âge glaciaire. Des pôles humides ont pu se maintenir dans les hauteurs du Venezuela dans l'état d'Amazonas comme au Cerro Marahuaca, et dans les marécages

situés le long de certains affluents de l'Orénoque, expliquant ainsi la différenciation d'*O. marahuacensis* et d'*O. apurensis*, devenues espèces endémoviciariantes au sens de Gausson & Leredde (1949), ceci s'ajoutant à d'autres cas de vicariance chez les Ochnacées guyanaises (Sastre 1992, 2001b). L'Orénoque qui matérialise la frontière entre la Colombie et le Venezuela, partage deux territoires dont la géomorphologie est différente de part et d'autre. Du côté vénézuélien, dans l'arrière-pays montagneux, des sommets culminent à plus de 2600 m avec le Cerro Duida. Par contre, du côté colombien, s'étend la vaste plaine des « llanos ».

De ce fait, l'Orénoque constitue une vraie frontière phytogéographique (Sastre 1994b).

*Ouratea pastazana* situé dans le piémont andin équatorien dans un refuge forestier reconnu par Prance (1982) a pu profiter de conditions climatiques similaires le long de rivières s'écoulant vers l'Amazonie.

L'aire d'*O. paraguayensis*, non loin de refuges définis par Haffer (1967) puis par Prance (1982), suggère une autre hypothèse. Le passage progressif en Bolivie de la forme «*paraguayensis*» à la forme *boliviensis* est typique d'un cline tel que défini par Huxley (1938), zoologiste. Ce concept, réactualisé par Salomon (2001, 2002), est maintenant admis par divers botanistes dont Raven *et al.* (2000).

## CONCLUSIONS

Il ressort des discussions précédentes qu'*Ouratea superba* et les espèces affines se regroupent en deux lots :

– *O. superba*, remarquable avec les fleurs les plus grandes de cet ensemble d'espèces (Tableau 1), possède une aire amazonienne et guyanaise, dans des régions où les fleuves n'ont pas dû subir d'assèchement généralisé, permettant le maintien de cette espèce lors des phases climatiques sèches du Quaternaire ;

– les quatre autres espèces, à fleurs plus petites (*O. paraguayensis*, *O. pastazana*, *O. apurensis* et *O. marahuacensis*), se situent en périphérie Ouest et Nord du Bassin amazonien, dans des régions qui ont pu subir de dures périodes sèches durant le Pléistocène. Ceci aurait entraîné la fragmentation de l'aire de l'ancêtre hypothétique commun de ces quatre espèces. Il ressort, une fois de plus, le rôle important des refuges du Quaternaire dans les processus de spéciation en Amérique tropicale. Une approche biogéographique aide à définir des taxons affins et à préciser leur rang taxonomique.

Pour interpréter les phénomènes de la spéciation, l'histoire géologique et climatique ne suffit pas, il faut aussi tenir compte de la tendance de certaines lignées à s'installer dans divers milieux. Ceci est rendu possible grâce à des dérives génétiques sympatriques qui permettent à des génomes neufs,

bien adaptés, d'être sélectionnés pour coloniser des milieux différents de ceux de la souche-mère. Une graduation des caractères se fait jour au sein d'une population, et il est possible d'observer dans une aire continue des variations progressives clinales comme cela s'observe chez *O. paraguayensis*.

## Remerciements

Nous tenons à remercier MM. Jean-Jacques de Granville (IRD, Cayenne) pour ses suggestions qui ont amélioré le texte et Dominique Storez pour la réalisation des illustrations.

## RÉFÉRENCES

- AUBRÉVILLE A. 1938. — La forêt coloniale. *Annales de l'Académie des Sciences coloniales* 9: 1-201.
- AUBRÉVILLE A. 1962. — Savanisation tropicale et glaciation quaternaire. *Adansonia* 2: 16-84.
- BROWN R. S. & BENSON W. W. 1977. — Evolution in modern Amazonian non-forest islands *Heliconius humathena*. *Biotropica* 9 (2): 95-117.
- CHEVALIER A. 1928. — La végétation montagnarde de l'ouest africain et sa genèse. *Compte-Rendu sommaire des Séances de la Société de Biogéographie* 34: 3-5.
- CHODAT R. & HASSLER E. 1903. — Plantae Hasslerianae, *Bulletin de l'Herbier Boissier*, 2<sup>e</sup> sér., 4: 61-92.
- CHRIST H. 1892. — La flore dite « ancienne africaine ». *Archives des Sciences physiques et naturelles de Genève* 3<sup>e</sup> période, 28 : 1-48.
- DARLINGTON P. J. 1957. — *Zoogeography, the Geographical Distribution of Animals*. Wiley, New York, 675 p.
- ENGLER A. 1876. — Ochnaceae, in MARTIUS K. F. P., *Flora Brasiliensis* 12 (2). Monachii: 296-366.
- GAUSSEN H. & LEREDDE C. 1949. — Les endémiques pyrénéo-cantabriques dans la région centrale des Pyrénées. *Bulletin de la Société botanique de France* num. spéc. 76<sup>e</sup> session extraordinaire 1948: 57-83.
- GRANVILLE J.-J. DE 1992. — Un cas de distribution particulier, les espèces forestières péri-amazoniennes. *Compte-Rendu des séances de la Société de Biogéographie* 68: 1-33.
- HAFER J. 1967. — Speciation in Columbian forest birds west of the Andes. *American Museum Novitates* 2294: 1-57.
- HAFER J. 1969. — Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- HASSLER E. 1917. — *Addenda ad Plantas Hasslerianas*. Impr. A. Kündig, Genève, 20 p.
- HERNANDEZ-CAMACHO J. I. 1992. — Presentación. in BARBOSA CASTILLIO C. E. (ed.), *Contribucion al*

- conocimiento de la florula del Parque nacional natural el tuparro. Inderena, Bogotá: 9-11.
- HUXLEY J. S. 1938. — Clines: an auxiliary taxonomic principle. *Nature* 42: 219.
- LOURENÇO W. R. 1987. — Les modèles évolutifs des scorpions néotropicaux et la théorie des refuges forestiers du Pléistocène. *Compte-Rendu des Séances de la Société de Biogéographie* 63 (3): 75-88.
- MAGUIRE B. & STEYERMARK J. 1989. — *Ouratea* (Ochnaceae) in Guayana and adjacent Amazonian hylea. Botany of Guayana Highland. XIII. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 51: 56-102.
- MARESQUELLE H. J. 1964. — Fleurs de renfort et inflorescences de renfort. *Bulletin de la Société botanique de France, Mémoires colloque de morphologie*: 93-95.
- 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.
- PRANCE G. T. 1982. — Forest refuge: evidence from woody angiosperms, in PRANCE G. T. (ed.), *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York: 137-158.
- RAVEN P. H., EVERT R. F. & EICHORN S. E. 2000. — *Biologie végétale*. De Boeck Université, Paris, 944 p.
- SALOMON M. 2001. — Evolutionary biogeography and speciation: essay on a synthesis. *Journal of Biogeography* 28: 13-27.
- SALOMON M. 2002. — A revised cline theory that can be used for quantified evolutionary interpretations without parapatric speciation. *Journal of Biogeography* 29: 509-517.
- SASTRE C. 1976. — Quelques aspects de la phytogéographie des milieux ouverts guyanais, in DESCIMON H. (ed.), *Biogéographie et évolution en Amérique tropicale. Publication du Laboratoire de Zoologie de l'École Normale Supérieure* 9: 67-74.
- SASTRE C. 1989. — Las especies de *Ouratea* (Ochnaceae) de J. Chaffanjon. *Ernstia* 56: 23-24.
- SASTRE C. 1992. — Vicariance et distribution géographique de quelques Ochnacées des Guyanes. *Compte-Rendu des Séances de la Société de Biogéographie* 68: 35-45.
- SASTRE C. 1994a. — Paléoclimats, spéciation et taxonomie. Quelques exemples chez les Ochnacées néotropicales. *Mémoires de la Société de Biogéographie*, sér. 3, 4: 3-10.
- SASTRE C. 1994b. — Le moyen Rio Orinoco, frontière phytogéographique? *Biogeographica* 70 (2): 93-94.
- SASTRE C. 1995. — Novelties in the neotropical genus *Ouratea* Aublet (Ochnaceae). *Novon* 5: 193-200.
- SASTRE C. 2001a. — Îles géographiques antillaises, îles écologiques guyanaises: endémisme et spéciation, in HONDT J.-L. D' & LORENZ J. (eds), *L'exploration naturaliste des Antilles et de la Guyane*. C.T.H.S., Paris: 195-210.
- SASTRE C. 2001b. — New *Ouratea* species (Ochnaceae) from Venezuela and adjacent countries. *Novon* 11: 105-118.
- SASTRE C. 2003. — Ochnaceae, in STEYERMARK J. A., BERRY P. E., YATSKIEVYCH K. & HOLST B. K. (eds), *Flora of the Venezuelan Guayana*. Missouri Botanical Garden, Saint Louis: 124-161.
- SCHNELL R. 1976. — *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux 3; la flore et la végétation de l'Afrique tropicale*. Vol. 1. Gauthier, Paris, 459 p.
- SCHNELL R. 1987. — *La flore et la végétation de l'Amérique tropicale*. Vol. 1. Masson, Paris, 412 p.
- SPJUT R. W. 1994. — A systematic treatment of fruit types. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 70: 1-182.
- TRICART J. 1993. — Paléoclimat et paléomilieux écologiques de part et d'autre de l'Atlantique équatorial (Afrique occidentale, Nord-Est de l'Amérique du Sud). *Biogeographica* 69 (2): 51-72.
- TROLL W. 1950. — Ueber den Infloreszenzbegriff und seine Anwendungen auf die blühende Region krautiger Pflanzen. *Akademie der Wissenschaften und der Literatur. Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse* 15: 377-415.
- TURNER J. R. G. 1965. — Evolution of complex polymorphism and mimicry in distasteful S. American butterflies. *Proceeding of the 12th International Congress of Entomology London 1964*: 267.
- VANZOLINI P. E. & WIKKIAMS E. E. 1970. — South American Anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia* 19: 1-298.
- WEBERLING F. 1965. — Topology of inflorescences. *Journal of the Linnean Society of London* 59: 215-222.

Soumis le 2 juin 2008;  
accepté le 19 décembre 2008.