

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 23 (1992)

Artikel: La diversité : exemple des forêts denses humides amazoniennes
Autor: Loizeau, Pierre-André
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099143>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 17.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

La diversité. Exemple des forêts denses humides amazoniennes

PIERRE-ANDRÉ LOIZEAU

RÉSUMÉ

LOIZEAU, P.-A. (1992). La diversité. Exemple des forêts denses humides amazoniennes. *Saussurea* 23: 49-82. En français, résumés français et anglais.

L'auteur a dressé une liste bibliographique des théories émises sur la diversité et son origine, dans la plupart des cas sur la base d'études faites en Amazonie. L'article est augmenté de quelques considérations sur la notion d'espèce et d'une compilation des travaux relatifs à la richesse floristique des forêts amazoniennes. Ces travaux sont comparés entre eux.

ABSTRACT

LOIZEAU, P.-A. (1992). Diversity. Example of the amazonian rain forests. *Saussurea* 23: 49-82. In French, French and English abstracts.

After a brief introduction on the species concept and a compilation of some amazonian floristical studies, the author draws up a list of the theories on the origin of the diversity with the amazonian area as center of interest.

1. Introduction

L'Amazonie couvre une surface d'environ 5×10^6 km² (SIOLI, 1984) à 6×10^6 km² (PIRES, 1972). La forêt s'étend sur 400×10^6 ha (PRINGLE, 1969, cité par WHITMORE, 1985). La première impression qu'elle donne est une grande monotonie des paysages, où dominant les ciels de plomb et d'immenses étendues d'eau, qui enserrant une fine bande vert-foncé à l'horizon: la "forêt vierge". En approchant de cette forêt, on se rend compte que les dimensions du ciel et des fleuves nous ont trompé sur sa véritable importance: l'ensemble des arbres atteint 30 à 40 m, avec de nombreux émergents qui culminent à 50, voire 60 à 70 m de hauteur (DUCKE & BLACK, 1953). Elle n'est nullement monotone, mais au contraire très diverse. Ce géant est pourtant en sursis: il est probable qu'avant la fin du siècle, la plus grande partie de la forêt primaire de l'Est de l'Amazonie aura disparu, et que celle de la partie Ouest sera sérieusement affectée par l'Homme (JORDAN, 1987).

Cette forêt est avant tout, comme la plupart des forêts denses humides tropicales, d'une diversité en espèces qui étonne le monde scientifique. Cette diversité est source de

potentialités importantes qui disparaîtraient totalement en cas de déforestation. MYERS (1984, cité par JORDAN, 1987) a montré qu'on peut tirer des bénéfices économiques et scientifiques des ressources potentielles en nourriture et dérivés pharmaceutiques qui peuvent encore être extraits de la forêt amazonienne.

D'autre part, une déforestation aurait certainement pour conséquence une diminution du régime des pluies sur ce bassin. En effet, on estime que 50% des pluies proviennent de l'évaporation créée in situ (LETTAU & al., 1979; MARQUES & al., 1980; VILLA NOVA & al., 1976). Une simulation informatique de l'impact de la déforestation a montré une diminution importante du régime des pluies (LEAN & WARRILOW, 1989). Les conséquences climatiques d'une déforestation à grande échelle sont difficilement prévisibles, mais on peut imaginer qu'elles pourraient être importantes pour l'équilibre climatique du monde entier.

Nous avons cherché dans ce travail essentiellement bibliographique à faire un inventaire des théories cherchant à expliquer la grande diversité en espèces des zones tropicales par rapport aux zones tempérées. Nous nous sommes surtout attachés à mettre en évidence les théories basées sur des observations faites en Amazonie.

2. Systématique et diversité

2.1. Définition de la diversité

“Diversité” est pour nous totalement équivalent à “BioDiversité”, le préfixe “bio” n'étant là que pour préciser que nous parlons du vivant. La diversité, c'est le nombre d'espèces d'une famille rencontrées dans l'échantillonnage (BALSLEV & al., 1987) ou, selon RICHARDS (1969), le nombre d'espèces d'arbres d'une forêt par unité de surface dont le tronc atteint un diamètre minimal. Nous retiendrons la définition suivante: c'est le nombre de taxons sur une surface donnée. Le terme de taxon nous permet de mesurer n'importe quel rang hiérarchique, pourvu que les données comparées possèdent le même niveau. Il est évident que les surfaces comparées doivent être de même grandeur.

2.2. Notion d'espèce et spéciation

Aucun être vivant quelque peu évolué n'est exactement semblable à n'importe quel autre (à part des exceptions rarissimes qui ne peuvent que confirmer la règle, comme par exemple les vrais jumeaux). Buffon disait: “Il n'existe réellement dans la nature que des individus; les genres, les ordres et les classes n'existent que dans notre imagination” (cité par DEYSSON, 1979).

L'espèce du systématicien est une vision artificielle de la nature qui regroupe des individus uniques ayant en commun des caractères qui varient dans une amplitude donnée. Une des caractéristiques communes de fait est la possibilité pour ces individus de se féconder. A contrario, si cette condition n'est pas remplie, les individus font partie d'espèces différentes. Cette situation mise à part, tous les autres caractères sont estimés par le systématicien en fonction de son expérience. Or au niveau de connaissance auquel nous travaillons en Amazonie, il est bien difficile de dire si deux individus, généralement observés sous forme d'échantillons d'herbier, peuvent se féconder! Il ne reste donc que les caractères “variables” pour définir les espèces, caractéristiques éminemment subjectives relativement au nombre habituellement faible d'échantillons à partir desquels nous devons prendre nos décisions.

La diversité étant uniquement l'expression du nombre d'espèces en un lieu donné, nous constatons que cette mesure est liée à la subjectivité de celui qui définit les espèces.

Même s'il semble qu'effectivement il y ait plus d'espèces sous les tropiques qu'en zone tempérée, il faut toujours garder en mémoire le fait que les règles qui régissent la vie sous les tropiques sont beaucoup moins connues, voire inconnues. Les systématiciens ont peut-être multiplié les espèces là où il n'y avait que variabilité d'une population.

DAVIS & RICHARDS (1933, 1934) et RICHARDS (1945) semblent être les premiers à avoir mis en évidence qu'une grande quantité d'espèces proches vivent dans la même communauté en forêt dense humide ("tropical rain forest"). SUKACHEV (1958, cité par FEDOROV, 1966) suggère une absence d'isolement dans ce type de milieu, ceci en contradiction avec le principe de GAUSE (1934), qui dit substantiellement que la compétition entre deux espèces pour les mêmes ressources, et en même temps, aboutit à l'exclusion de l'une des deux (HUSTON, 1979). C'est le problème de l'isolement qui est évoqué: "Therefore it must be assumed that a great number of closely allied species can co-exist side by side in the tropical rain forest because there had been established some special kind of isolation, each species being confined to a corresponding niche, and most species from their very origin forming populations which were very small, but stable with respect to the numbers of constituent individuals" (FEDOROV, 1966). Pourtant, en regard du nombre d'espèces trouvées chez les *Dipterocarpaceae* (156 espèces dans 10 genres) par SYMINGTON (1941) dans la péninsule Malaise, FEDOROV ne peut admettre qu'on trouve un aussi grand nombre de niches écologiques et géographiques. Et d'invoquer au contraire: "the smoothness, uniformity and ubiquitous optimality of environment for the growth and development of trees in the tropical rain forest". La conclusion de FEDOROV tient plus du mythe de l'Eldorado que d'une réflexion scientifique cohérente avec la première partie de son analyse.

Le principe de GAUSE est admis par tous les scientifiques modernes qui traitent de la diversité. La disparition d'une espèce lorsque deux sont en compétition pour la même ressource a été obtenue en laboratoire (GAUSE, 1934), mais par contre il semble que l'exclusion complète ne se produise que rarement dans la nature (HUTCHINSON, 1961, cité par HUSTON, 1979).

Les théories de spéciation développées en zone tempérée ont, semble-t-il, quelque peine à s'appliquer aux conditions amazoniennes.

2.3. La diversité et l'Homme

La diversité en espèces est-elle une nécessité? Pourquoi vouloir absolument conserver la forêt primaire? Un article de TARDIEU (1990) donnait le compte rendu d'une entrevue qu'il avait eue avec P. H. Gouyon, directeur du laboratoire universitaire d'évolution et de systématique des végétaux de Paris-sud. A la question de savoir si la réduction de la biodiversité à cause de la déforestation tropicale était grave, P. H. Gouyon répondait: "Dire qu'il y a réduction de la biodiversité me paraît une évidence. Affirmer que cela soit mauvais en est une autre. En réalité, on ne sait pas dire si on manque d'espèces sur Terre et s'il convient de protéger celles qui existent ... Je ne possède pas d'échelle de valeur pour dire si c'est mieux quand c'est divers ou pas. Il est en revanche certain que l'homogénéité totale est dangereuse, car elle amoindrit les résistances vis-à-vis de n'importe quel fléau. Mais on ignore s'il existe un minimum critique de diversité génétique dans l'environnement. C'est certain qu'entre le zéro diversité et le un peu de diversité, il vaut mieux un peu de diversité. Mais au delà? Entre 20 et 1500 espèces dans un même écosystème, qui peut dire ce qui est meilleur pour leur survie?"

L'histoire de la terre est une augmentation globale de la diversité avec, comme visualisation graphique, des dichotomies successives des branches évolutives à travers les temps géologiques. L'observation des familles d'animaux marins vertébrés montre une constante évolution de -600 millions d'années à nos jours, passant de 0 à plus de 700 familles

(ERWIN & al., 1987). On observe un gradient semblable chez les angiospermes qui étaient 25.000 il y a 125 millions d'années, 100.000 au Crétacé supérieur et 200.000 aujourd'hui (KNOLL, 1984, cité par MYERS, 1990), 250.000 pour d'autres auteurs (CAMPBELL, 1989). Même si rien ne nous dit que la situation soit meilleure maintenant, le fait que toute l'histoire de la terre soit une augmentation globale de la diversité devrait nous donner l'humilité de penser que cette situation n'est pas si mauvaise.

Il est certain que l'activité humaine a pour conséquence une dégradation du milieu dans lequel elle intervient. 40% de la production biologique de la Terre est contrôlée par l'Homme, il déplace trois fois plus de terre et de rochers que ne le ferait l'érosion dans le même temps et il s'est établi sur pratiquement toute la surface du globe, créant des modifications qui se voient même de l'espace (RICKLEFS & al., 1990). Si cela devait conduire à une extinction massive et, par conséquent, à une réduction de la diversité, les données paléontologiques montrent que la survie d'un petit nombre d'espèces passe par des stratégies limitées. De ce fait, le retour à une diversité comparable pourrait prendre de quelques millions à une dizaine de millions d'années. MYERS (1990) prédit que près de la moitié des espèces d'angiospermes auront disparu d'ici 100 ans, à cause de l'influence d'une unique espèce "non-naturelle": *Homo sapiens*. Mais le plus terrible est que pour chaque espèce de plante disparue, on estime entre 20 et 60 le nombre d'espèces d'animaux liées à ces végétaux qui disparaîtront en même temps. D'autre part si la déforestation s'arrêtait en l'an 2000, on pourrait prévoir une perte de 15% des espèces des régions concernées. Mais si les forêts étaient réduites à des parcs naturels ou des réserves, on peut compter avec une disparition de 65-70% des espèces de plantes et d'animaux. Il faut donc agir.

3. La diversité dans les Néotropiques

La forêt tropicale est réputée très diverse. Le nombre d'espèces par unité de surface a toujours impressionné les différents auteurs qui l'ont étudiée. Dans tous les cas, ils pensent que la forêt dense humide ("tropical rain forest") représente le milieu dans lequel on trouve la plus grande diversité sur terre (ASHTON, 1969; BAKER, 1970; CAIN & CASTRO, 1959; DOBZHANSKY, 1950; DUCKE & BLACK, 1953; FEDOROV, 1966; FISCHER, 1960; GENTRY, 1988a, 1988b; PIANKA, 1966; RICHARDS, 1952).

3.1. Richesse par rapport à d'autres forêts tropicales

Jusqu'aux travaux de GENTRY (1988b) en Amazonie péruvienne, on pensait que les forêts tropicales du Sud-Est asiatique comportaient beaucoup plus d'espèces d'arbres à l'hectare que n'importe quelle autre région du monde (ASHTON, 1977; CAUFIELD, 1985 cité par GENTRY, 1988b; RICHARDS, 1952, 1969; WHITMORE, 1985). Or GENTRY montre que ce n'est pas le cas. Il a étudié des forêts dans le Haut Amazone, près de Iquitos au Pérou, dans lesquelles il a dénombré sur un hectare environ 300 espèces d'arbres dont le diamètre du tronc est > 10 cm DBH. La fréquence est aussi remarquable puisque 63% des espèces sont représentées par un seul individu, et seulement 15% par plus de deux.

Des parcelles semblables dans le Sud-Est asiatique avaient donné 120-200 espèces/ha, en Afrique et jusque-là en Amérique néotropicale 60-120 espèces/ha (WHITMORE, 1985: fig. 1.5). Ces observations mettent ces forêts en tête de la diversité spécifique des forêts tropicales, et probablement de tous les milieux terrestres. GENTRY était intrigué depuis plusieurs années par l'apparent décalage du monde végétal avec le monde animal, car les observations (citées dans GENTRY, 1988b) faites sur la diversité chez les oiseaux (AMADON, 1973; KARR, 1976; PEARSON, 1977; TERBORGH & al.,

1984), sur les reptiles et les amphibiens (INGER, 1980; SCOTT, 1976), sur les papillons (LAMAS, 1985) et sur les chauves-souris montraient une richesse en espèces semblable voire supérieure dans les néotropiques. Même des observations chez les plantes, à plus grande échelle que l'hectare, avaient permis de supposer qu'un plus grand nombre d'espèces se trouvaient en Amérique néotropicale qu'en Asie du Sud-Est ou en Afrique (GENTRY, 1982b; RAVEN, 1976).

Cette erreur d'appréciation est attribuée par GENTRY au fait que beaucoup de ces études furent menées, probablement faute de temps pour déterminer tout le matériel, avec l'aide de "materos". Ces ouvriers forestiers locaux ont généralement une bonne connaissance de la forêt, mais les noms vernaculaires qu'ils emploient s'appliquent souvent à plusieurs espèces, genres ou même familles et d'une manière encore plus sensible dans des genres difficiles comme *Inga* (*Leguminosae*), *Eschweilera* (*Lecythidaceae*), *Protium* (*Burseraceae*) ou *Iryanthera* (*Myristicaceae*), courants en Amazonie. De fait, en consultant la liste des noms vernaculaires répertoriés dans l'arboretum de Jenaro Herrera en Amazonie péruvienne (SPICHIGER & al., 1985), on constate que "Machimango blanco" correspond à trois espèces d'*Eschweilera*: *E. bracteosa*, *E. coriacea*, *E. chartaceifolia*. Chez les *Protium*, "Copal blanco" désigne 3 espèces: *P. carnosum*, *P. polybotryum* et *P. trifoliatum*, et "Copal colorado" en désigne 6: *P. llewelynii*, *P. nodulosum*, *P. paniculatum*, *P. pedicellatum*, *P. plagiocarpium* et *P. schomburghianum*. Chez les *Iryanthera*, "Cumala colorada" en désigne 4: *I. grandis*, *I. laevis*, *I. lancifolia* et *I. ulei*. Enfin chez les *Inga*, bien que 5 noms soient apparemment univoques, le sixième "Poroto Shimbillo" désigne 2 espèces: *I. brachyrhachis* et *I. cordatoalata*.

Un autre facteur d'erreur se trouve dans le choix des forêts de comparaison en Amérique. Selon GENTRY, WHITMORE (1985) a établi ses comparaisons avec l'Asie et l'Afrique sur la base de forêts connues pour être de relativement faible densité en espèces (igapó, caatinga sur sable blanc ou Campinarana (ANDERSON & BENSON, 1980; BLACK & al., 1950), ou de forêts d'Amérique centrale (HARTSHORN, 1983).

La seule étude connue (par lui) d'une forêt complètement inventoriée se trouve près de Manaus (PRANCE & al., 1976), où on a dénombré autant d'espèces que pour une forêt asiatique comparable, bien que les arbres retenus avaient un diamètre ≥ 15 cm DBH, et malgré le fait que cette forêt se trouvait dans un site à saison sèche marquée et relativement peu de précipitations annuelles (< 2000 mm). Ce facteur pluviométrique est corrélé, par GENTRY (1982b), avec une richesse en espèces relativement faible. GENTRY sous-entend que cette forêt se trouve en milieu relativement défavorable en Amazonie, et que par conséquent une forêt plus favorisée devrait contenir plus d'espèces qu'en Asie du Sud-Est, ce qu'il a démontré (voir plus haut).

Cette prodigieuse richesse est confirmée par les résultats d'observations (citées par GENTRY, 1988b) faites dans le Haut Amazone (Amazonie péruvienne) sur les oiseaux (TERBORGH & al., 1984). Ces auteurs ont dressé la liste la plus importante au monde dans le Parc du Manu. Le site de Tambota (Madre de Dios) a même plus d'espèces (DONAHUE & al., 1988). La plus grande diversité des reptiles se trouve dans la région d'Iquitos, au Pérou (DIXON & SOINI, 1975, 1976). La faune amphibienne la plus diverse a été observée à Santa Cecilia, en Equateur (DUELLMAN, 1978).

Sur un plan plus systématique, les mêmes observations avaient été faites à propos de certaines familles qui trouvent dans l'Ouest amazonien leur plus grande diversité: *Musaceae*, *Zingiberaceae*, *Marantaceae*, *Myristicaceae*, *Meliaceae*, *Strychnos* (*Loganiaceae*), ... (DUCKE & BLACK, 1953).

3.2. Les études en forêt amazonienne

Les premières mesures de la diversité ont été menées sans un consensus sur la méthode, ce qui rend les résultats difficilement comparables: la surface étudiée varie considérablement, de 0,1 ha (GENTRY, 1982b) à 3,5 ha pour les "terra firme" (PIRES & al., 1953), jusqu'à 10 ha pour les zones inondables (WORBES, 1983).

Six études obtiennent une asymptote relativement à la courbe espèce-surface (BOOM, 1986, 1987; CAIN & al., 1956; CAMPBELL & al., 1986; DANTAS & al., 1980, cité par CAMPBELL & al., 1986; KEEL & PRANCE, 1979; SCHULZ, 1960), celle-ci apparaissant pour des diamètres de tronc ≥ 10 cm DBH dès une surface étudiée d'environ 2 ha (70 espèces) en Igapó (KEEL & PRANCE, 1979), 1 ha (94 espèces) en "terra firme" bolivienne (BOOM, 1986, 1987), 3 ha (265 espèces) en "terra firme" brésilienne (CAMPBELL & al., 1986) et un peu plus de 3 ha (environ 160 espèces) en forêt dense humide au Suriname (SCHULZ, 1960). Mais CAMPBELL (comm. pers.) pense que généralement cette valeur pourrait être augmentée à 5 ha.

Deux études utilisent des modèles statistiques pour extrapoler le résultat de l'étude d'une petite surface à une aire exprimant la richesse en espèces par hectare (BLACK & al., 1950; GENTRY, 1982b). Selon CAMPBELL (comm. pers.), cette manière de faire est source d'importantes erreurs.

Tous les arbres ne sont pas pris en considération, le diamètre minimal du tronc à la hauteur de la poitrine (DBH = 135 cm au dessus du sol) pour qu'on tienne compte de l'arbre varie de 2,54 cm (GENTRY, 1982b) à 30 cm et plus (HEINDSIJK & de BASTOS, 1965). Cette mesure est importante, car le total des individus contrôlés peut varier ainsi fortement, influençant de même la richesse en espèces. Les surfaces étudiées près du Río Xingu, état de Pará, au Brésil, autant en forêt de "terra firme" que de "várzea", ont 55-60 % des arbres qui ont un diamètre compris entre 10 et 20 cm DBH (CAMPBELL & al., 1986). Les mêmes mesures en "terra firme" en Bolivie donnent 69,6% des arbres au tronc compris entre 10 et 19 cm DBH, et 22% entre 20-29 cm DBH (BOOM, 1986, 1987). Ainsi la valeur standard qui est apparue depuis quelques années s'est fixée à 10 cm DBH (BALSLEV & al., 1987; BLACK & al., 1950; BOOM, 1986, 1987; CAIN & al., 1956; CAMPBELL & al., 1986; GENTRY, 1988b; HARTSHORN, 1980; MORI & al., 1983; MORI & BOOM, 1987; PIRES & al., 1953; PIRES, 1966; SPICHIGER & al., 1989, 1990).

La forme de la surface étudiée pose aussi un problème. Même si la surface reste constante, plus elle s'allonge, plus le risque est grand qu'on passe d'une unité de végétation à l'autre. Pour des études d'un hectare en "terra firme", les formes suivantes peuvent être observées: 100 × 100 m (BLACK & al., 1950; GENTRY, 1985), 10 × 1000 m (BOOM, 1986, 1987; GENTRY, 1986b; PIRES, 1966), 40 surfaces de 10 × 25 m (DANTAS & MULLER, 1979), 11 surfaces de 10 × 100 m (= 1,1 ha, RODRIGUES, 1963), forme irrégulière (BOOM, 1986, 1987; PRANCE & al., 1976). D'autres ont utilisé la méthode du "point-centered quarter" de COTTAM & CURTIS (1956) qui consiste à marquer sur une ligne tous les 20 m et à observer et déterminer à chaque point 4 arbres de plus de 10 cm DBH. La longueur de la ligne est calculée de manière à collecter autant d'arbres que le nombre évalué pour un hectare dans le type de végétation considéré (BALSLEV & al., 1987; MORI & al., 1983; MORI & BOOM, 1987). Cette méthode permet de prospecter une surface réelle plus grande, avec pour conséquence une surestimation des valeurs de diversité, selon MORI & BOOM (1987).

Enfin un problème fondamental est posé par la détermination des espèces. Selon une statistique faite par PRANCE & CAMPBELL (1988), les missions de récoltes du New York Botanical Garden en forêt inconnue amazonienne contenaient 1% d'échantillons représentant une nouvelle espèce pour la science. Ceci mis à part, la recherche de l'information pour la détermination prend un temps considérable. Seules environ 5% des plantes

néotropicales ont été traitées dans “Flora Neotropica”, la seule flore avancée qui tente d’étudier l’ensemble du bassin amazonien. Pour le reste, le scientifique doit se contenter de plus ou moins vieilles flores géographiquement limitées, ou aller à la recherche d’articles dispersés dans la littérature, décrivant chacun un petit nombre d’espèces. Parfois même, les scientifiques se contentent de “morpho-espèces” ou “morpho-catégories” (CAMPBELL, comm. pers.; CAMPBELL & al., 1986; MORI & al., 1983), ce qui augmente le risque d’erreur sur la perception de la variabilité de l’espèce, avec pour conséquence généralement la multiplication de leur nombre.

Les forêts de “terra firme”, c’est-à-dire les forêts denses humides, du “lowland”, non inondables, sont celles qui semblent être les plus riches (avec environ 100-300 espèces par ha). Ce seront celles qui seront les plus étudiées (par exemple BALSLEV & al., 1987; BLACK & al., 1950; BOOM, 1986, 1987; CAIN & al., 1956; CAMPBELL & al., 1986; DANTAS & MULLER, 1979; GENTRY, 1985, 1986b; HARTSHORN, 1980; LECHTHALER, 1956; MORI & al., 1983; MORI & BOOM, 1987; PIRES & al., 1953; PIRES, 1966; PRANCE & al., 1976; RODRIGUES, 1963).

Les zones inondables (incluant várzea et iguapó) ont moins d’espèces par unité de surface que les forêts de “terra firme” (DUCKE & BLACK, 1953; JUNK, 1989). Comme pour les “terra firme”, leur diversité est difficile à évaluer, à cause de notre méconnaissance des espèces et de la variété des types d’études (de 0,2 à 10 ha, RANKIN DE MERONA & DE MERONA, 1988; REVILLA, 1988; WORBES, 1983). La richesse en espèces se situe entre 40-150 espèces d’arbres par hectare (BALSLEV & al., 1987; BLACK & al., 1950; CAMPBELL & al., 1986; KEEL & PRANCE, 1979; PIRES & KOURY, 1958; REVILLA, 1988), ce qui est remarquable, mais reste inférieur à l’évaluation faite pour les forêts de “terra firme”.

DAVIS & RICHARDS (1933, 1934) semblent être les premiers à avoir quantifié la diversité d’une forêt tropicale, en Guyane britannique. Ils mettent en évidence des séries de végétation, qui paraissent être liées à différents types de sols. Ils comptent 60-95 espèces d’arbres au tronc ≥ 10 cm DBH par 1,5 hectare. BEARD (1946) trouve à Trinidad entre 28 et 104 espèces, et le même auteur (1949) fait un travail comparable dans les Antilles, mais ces résultats sont présentés dans une forme qui rend difficile une étude statistique (BLACK & al., 1950). VELOSO (1945, cité par BLACK & al., 1950) donne différentes estimations de la densité de différentes espèces à Teresópolis, dans l’état de Rio de Janeiro. L’article de BLACK & al. (1950) présente les résultats de mesures de diversité et de densité des espèces d’arbres d’une forêt sur “terra firme” à Tefé, Amazonas, la même à Belém, Pará, Brésil. Ils comptent 59-94 espèces d’arbres au tronc ≥ 10 cm DBH par hectare. En “terra firme”, la fréquence d’une espèce la plus élevée est de 11,6% (*Eschweilera* sp. (*Lecythidaceae*)).

PIRES & al. (1953) reproduisent une étude semblable en “terra firme”, à Castanhal dans l’état de Pará au Brésil. Leur étude a porté sur 3,5 ha, et ils ont trouvé 179 espèces d’arbres au tronc ≥ 10 cm DBH au total. Les espèces dominantes sont réparties d’une manière uniforme sur tout le territoire étudié. Leur lieu d’étude se trouve à 120 km de l’ha étudié par BLACK & al. (1950) à Belém, dans une forêt apparemment de même type. Pourtant, 33 des 87 espèces de la forêt de comparaison de BLACK & al. ne se trouvent pas chez eux et 125 des 179 qu’ils ont répertoriées à Castanhal ne se trouvent pas dans la forêt de Belém. A ce propos, CAMPBELL & al. (1986) trouvent des résultats tout aussi étonnants: ils ont étudié 3 surfaces d’un hectare chacune de “terra firme” près du Rio Xingu, état de Pará, au Brésil. Seules 15 % des espèces sont présentes dans les 3 surfaces. Et seulement 5 % des espèces se trouvaient dans les surfaces 1 et 3, séparées de 500 m.

PRANCE & al. (1976) dénombrent 179 espèces d’arbres de diamètre ≥ 15 cm DBH dans une forêt de “terra firme” à 30 km de Manaus. L’espèce la plus fréquente est *Eschweilera odora* (*Lecythidaceae*) avec 7,43% des individus. La deuxième la plus fréquente,

Scleronema micranthum (*Bombacaceae*), ne représente plus que 2,57% des individus. Comme on le voit, on trouve beaucoup d'espèces rares!

Des résultats comparables sont obtenus par MORI & al. (1983) dans une forêt dense humide de l'état de Bahia. 178 espèces sont déterminées parmi 600 arbres étudiés. L'étude a porté sur une surface indéterminée (à cause de la méthode employée: "point-centered quarter"), mais inférieure à un hectare, car la densité en individus est estimée à environ 891 arbres/ha. La courbe aire-espèces est loin d'atteindre une asymptote. Les familles les plus représentées sont *Myrtaceae*, *Sapotaceae*, *Leguminosae* (*Caesalpinoideae*), *Lauraceae*, *Chrysobalanaceae*, *Euphorbiaceae*, *Bombacaceae*, *Lecythidaceae*, *Melastomataceae* et *Moraceae*. 41 % des espèces ne sont représentées que par un seul individu. L'espèce la plus fréquente est une *Myrtaceae* indéterminée avec 4,7 % des arbres.

BOOM (1986, 1987) est le premier à faire l'inventaire d'une forêt d'un ha de "terra firme" en Bolivie. Il y trouve 649 arbres au tronc de plus de 10 cm DBH, se répartissant en 94 espèces. Il constate que, bien qu'on ne trouve jamais d'espèce dominante en forêt dense humide tropicale, un petit groupe d'espèces se retrouve dans chaque relevé de ce type de forêt, en l'occurrence *Myristicaceae*: *Iryanthera juruensis*, *I. tessmannii*; *Moraceae*: *Pseudolmedia laevis*, *P. macrophylla*, *Cecropia sciadophylla*; *Palmae*: *Euterpe precatoria*, *Socratea exorrhiza*; *Vochysiaceae*: *Vochysia vismiifolia* et *Leguminosae*: *Sclerolobium chrysophyllum* et *Diploptropis purpurea*. D'après lui, les *Leguminosae* feront toujours partie des 5 premières familles de n'importe quel inventaire en Amazonie, ce que confirme GENTRY (1990, conférence au 5^{ème} Congrès Latino-Américain de Botanique, Cuba). Il constate en outre une relative abondance de *Melastomataceae*, généralement indicatrices de successions secondaires dans la forêt dense humide. Il conclut que cette forêt apparemment primaire serait plutôt en voie de régénération d'une perturbation antérieure, anthropique ou naturelle.

GENTRY (1988b) décrit une forêt en Amazonie péruvienne (voir plus haut) comportant 300 espèces par hectare. Il faut toutefois noter qu'il a inclus les lianes dans son calcul.

KAHN & al. (1988) étudient trois forêts de "terra firme" (une à l'est, une au centre et une à l'ouest de l'Amazonie) sur le plan de leur composition en espèces de palmier. Ils constatent que la plus riche se trouve à l'ouest, tant sur le plan spécifique que générique, avec 29 espèces réparties dans 16 genres sur 0,71 ha, contre 26 espèces dans 9 genres sur 0,72 ha au centre et 12 espèces dans 8 genres sur 3,84 ha à l'est de l'Amazonie. La plupart de ces espèces appartiennent au sous-bois et ne mesurent pas plus de 10 m de hauteur.

3.3. Richesse floristique

Les familles tropicales exclusives ou riches en espèces sont: *Marattiaceae*, *Cyathea-ceae*, *Piperaceae*, *Annonaceae*, *Flacourtiaceae*, *Bignoniaceae*, *Theaceae*, *Dipterocarpaceae*, *Melastomataceae*, *Sapindaceae*, *Sapotaceae*, *Acanthaceae*, *Zingiberaceae*, *Malpighiaceae*, *Myrtaceae*, *Gesneriaceae*, *Orchidaceae*, *Bromeliaceae*, *Araceae*, *Palmae*, etc. Les familles d'origine holarctique (arctotertiaires) sont relativement absentes sous les tropiques: *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Salicaceae*, *Ranunculaceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Apiaceae*. Seules les *Leguminosae*, *Compositae* et *Gramineae* sont très bien représentées dans les zones tempérées et tropicales (HAYEK, 1926, cité par CAIN & CASTRO, 1959).

Selon la littérature, les familles les plus courantes dans l'hyléa amazonienne sont les *Leguminosae*, *Moraceae*, *Lecythidaceae*, *Sapotaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Humiriaceae*, *Meliaceae*, *Elaeocarpaceae*, *Combretaceae*, *Apocynaceae* et *Vochysiaceae*. Auxquelles on peut ajouter quelques caractéristiques: *Tiliaceae*, *Icacinaceae*, *Annonaceae*, *Burseraceae*, *Dichapetalaceae*, *Lauraceae*, *Olcaceae* (DUCKE & BLACK, 1953). On peut encore

ajouter à cette liste les *Palmae* et les *Myristicaceae* pour l'Ouest amazonien (BOOM, 1986, 1987; KAHN & al., 1988).

Afin d'avoir une idée moins intuitive de la représentation des familles en Amazonie, on trouvera dans les tableaux ci-dessous (inspirés de CAMPBELL & al., 1986, actualisés et complétés) un travail comparatif sur une dizaine de relevés en forêt amazonienne.

Pour chaque relevé, la densité relative des 10 premières familles a été prise en compte. Ces valeurs ont été cumulées afin d'avoir une idée de la présence de chaque famille (les sous-familles de *Leguminosae* ont été réunies, ainsi que *Cecropiaceae* et *Moraceae*). Les familles qui étaient présentes dans le relevé mais qui ne faisaient pas partie du groupe des 10 premières n'ont pas été additionnées. Cette manière de faire nous permet de mettre en évidence les familles présentes le plus souvent dans ce groupe de tête. Deux articles (BOOM, 1986; CAIN & al., 1956) n'ont pas pu être utilisés car ils ne mentionnaient que la valeur d'importance des familles (FIV).

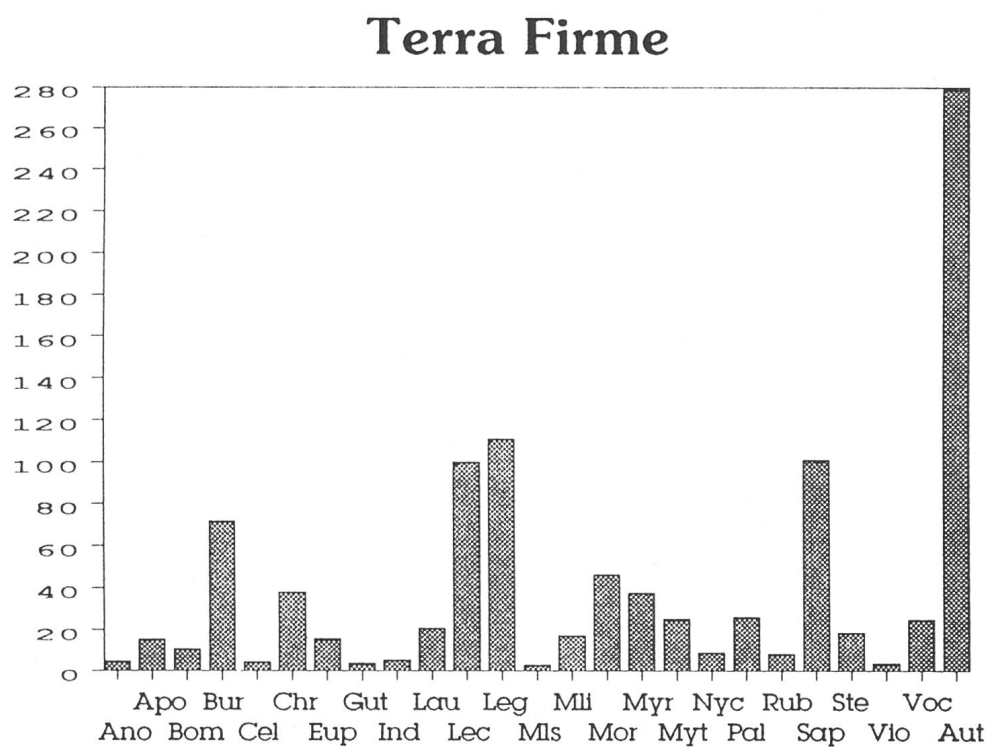
Comme on le voit très nettement, les familles les plus importantes sont les *Leguminosae*, *Lecythidaceae*, *Burseraceae*, *Sapotaceae*, *Chrysobalanaceae* et *Moraceae*. *Leguminosae* et *Lecythidaceae* apparaissent parmi les dix premières familles dans tous les relevés, *Sapotaceae* dans 8 sur 10 et *Burseraceae* dans 7 sur 10 ainsi que les *Chrysobalanaceae*. Les *Moraceae* sont présentes dans 9 relevés sur 10. Les *Myristicaceae* viennent ensuite, surtout grâce au relevé effectué dans l'ouest amazonien (Bt50: Tefé au Brésil), ce qui pourrait confirmer l'observation de BOOM (1986, 1987) selon laquelle les forêts de l'ouest amazonien sont plus riches en *Myristicaceae* que l'est.

En zone inondable, la richesse en espèces est un peu différente: on a une forte domination des *Palmae*, suivie de près par les *Leguminosae*. Mais ces observations sont difficilement comparables, car les lieux d'études appartiennent à des types de végétation différents: Bi50 est en zone inondable non définie, Bi87 est en "igapó" (eaux claires ou noires) et Ci86 est en "várzea" (eaux blanches). On voit finalement relativement peu de relations entre ces différents relevés: seules 3 familles se retrouvent dans les trois: *Leguminosae*, *Meliaceae* et *Moraceae*. Ceci tendrait à prouver que cette séparation des types de végétation (várzea, igapó) est correcte, chacun étant caractérisé par des familles différentes.

La dispersion des espèces est une caractéristique importante en forêt tropicale. Les individus d'une même espèce sont rarement proches les uns des autres (BAKER, 1970). CAMPBELL & al. (1986) montrent par exemple que seulement 5% des espèces de deux surfaces d'un ha chacune, éloignées de 500 m, se retrouvent dans les deux zones étudiées, ceci dans des forêts apparemment semblables. Les études de GENTRY (1988b) ont montré que seulement 15% des arbres de la surface étudiée en Amazonie péruvienne étaient présents à plus de 2 individus. Ce type d'observation se confirme dans nos tableaux: la part des familles restantes ("Autres"), généralement présentes à moins de quelques % de densité relative chacune, est beaucoup plus importante que la famille la plus représentée.

Le rapport du nombre d'individus par le nombre d'espèces varie de 2 à 9,6 pour les forêts non-inondables, avec une moyenne de 5. Le nombre d'individus par espèce est faible. Les histogrammes présentés sont donc plutôt le reflet des capacités de certaines familles à avoir développé une spéciation importante relativement au milieu dans lequel elles se trouvent.

Fig. 1. — Cumul de la densité relative des dix familles les plus importantes de chaque relevé. Explication dans le texte.



Zones inondables

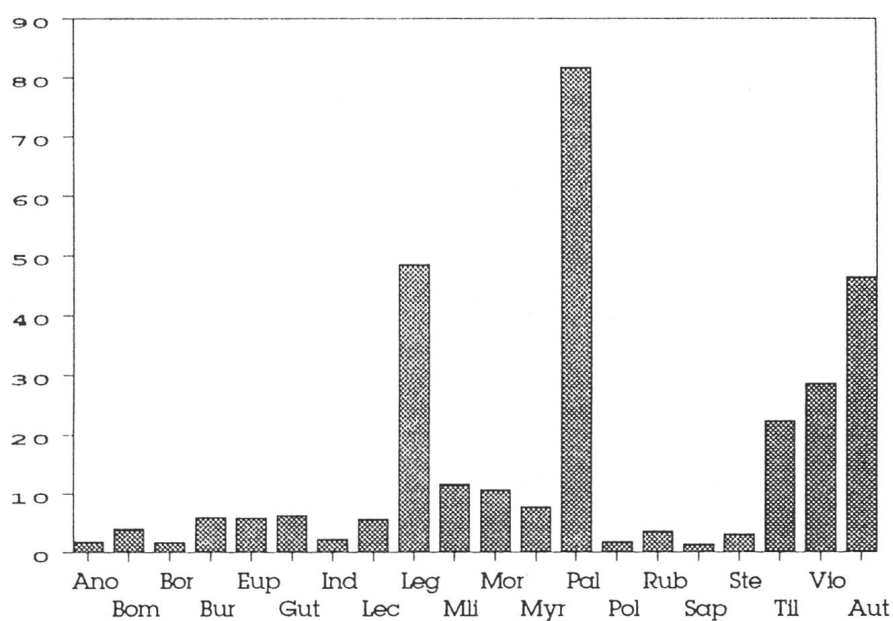


Fig. 2. — Cumul de la densité relative des dix familles les plus importantes de chaque relevé. Explication dans le texte.

Tableau 1. — Tableau des publications utilisées et localisation des études (d'après CAMPBELL & al., 1986, actualisé et complété).

Source	Code	Lieu	Type vég.
Balslev & al. 1987	BA87	Añangu, Equateur	terra firme
Black & al. 1950	Ba50	Belém, Brésil	terra firme
	Bt50	Tefé, Brésil	terra firme
	----	Alto Ivon, Bolivie	terra firme
Boom 1986	----	Belém, Brésil	terra firme
Cain & al. 1956	CM86	Río Xingu, Brésil	terra firme
Campbell & al. 1986	MO83	Una, Bahia, Brésil	forêt-dense
Mori & al. 1983	MO87	Saül, Guyane	forêt-dense
Mori & Boom 1987	PI53	Castanhal, Brésil	terra firme
Pires & al. 1953	Pr76	Manaus, Brésil	terra firme
Prance & al. 1976	R563	Amapá, Brésil	terra firme
Rodrigues 1963	R163	Amapá, Brésil	terra firme
Rodrigues 1963			
Balslev & al. 1987	Bi87	Añangu, Equateur	zone inond.
Black & al. 1950	Bi50	Belém, Brésil	igapó
Campbell & al. 1986	Ci86	Río Xingu, Brésil	várzea

Source	Hectare	Forme (m.)	DBH	Arbr.	Fam	Ge.	Esp.
Balslev & al. 1987	1	point-centered	10	728	53		228
Black & al. 1950	1	100x100	10	423	31	65	87
	1		20	230	25	42	79
	1	10x1000	10	649	28	61	94
Cain & al. 1956	2	20.10x100	10	897	39	100	153
Campbell & al. 1986	3	10x3000	10	1420	39	127	265
Mori & al. 1983	0,67	point-centered	10	600	42	93	178
Mori & Boom 1987	1,29	point-centered	10	800	41		295
Pires & al. 1953	3,5	irrégul.	10	1482	48	130	179
Prance & al. 1976	1	irrégul.	15	350	43	115	179
Rodrigues 1963	1,1	11.10x100	15	347	84	63	36
Rodrigues 1963	1,5	15.10x100	15	461	37	70	96
Balslev & al. 1987	1	point-centered	10	417	44		149
Black & al. 1950	1	100x100	10	564	28	51	60
Campbell & al. 1986	0,5	10x500	10	220	17	29	40

Tableau 2. — Caractéristiques des études utilisées.

Tableau 3. — Tableau pour les relevés de "terra firme".

	BA87	Ba50	Bt50	CM86	MO83	MO87	PI53	PR76	R563	R163	Cumul
Annona..								4,61			4,61
Apocyn..			2,17				2,23		6,05	4,99	15,44
Bomba..				4,01	3,5				2,86		10,37
Bursera..	20,33		3,91			17,63	11,34	7,7	5,19	5,64	71,74
Celast..		4,02									4,02
Chryso..			15,22	4,51	4	3,5	3,37	4,5	2,88		37,98
Euphor..	4,48		5,65		3,5	2,13					15,76
Guttife..		3,54									3,54
Indet..			5,22								5,22
Laura..	2,86				7,83			2,86		7,16	20,71
Lecyth..	5,72	18,2	7,83	5,28	2,83	8,13	18,42	22	4,03	7,59	100,03
Legum..	9,33	8,04	3,91	26,41	8,67	12,26	11,74	11,14	7,78	11,72	111
Melast..					2,83						2,83
Meliac..	4,23			6,55		3,38	2,97				17,13
Morace..	8,96	4,02	9,13	3,38	3,67	3,5	2,63	8	3,17		46,46
Myrist..	4,6	4,73	23,48								37,37
Myrtac..					21,33						3,9
Nyctag..				5,7				3,14			8,84
Palmae..	16,67			9,65							26,32
Rubiace..	3,36					4,88					8,24
Sapota..		7,09		2,61	14,33	8,88	15,59	8	27,09	17,35	100,94
Stercu..		2,6		5,7			3,04		3,75	3,69	18,78
Violac..							3,51				3,51
Vochy..		6,62	6,09					2,86	9,51		25,08
Autres..	39,79	20,81	17,39	26,2	27,51	35,71	25,16	26,93	25,94	33,4	278,85

	Bi50	Ci86	Bi87	Cumul
Annonaceae.....	1,81			1,81
Bombaceae.....	2,3		1,67	3,97
Boraginaceae.....	1,6			1,6
Burseraceae.....	5,85			5,85
Euphorbiaceae.....	3,64		2,14	5,78
Guttiferae.....	6,21			6,21
Indéterminé.....			2,14	2,14
Lecythidaceae.....	2	3,63		5,63
Leguminosae.....	11,7	27,71	9,05	48,46
Meliaceae.....	5,14	1,82	4,52	11,48
Moraceae.....	2,13	1,36	7,14	10,63
Myristicaceae.....			7,62	7,62
Palmae.....	51,77		30	81,77
Polygonaceae.....		1,82		1,82
Rubiaceae.....			3,57	3,57
Sapotaceae.....		1,36		1,36
Sterculiaceae.....	3,01			3,01
Tiliaceae.....	22,27			22,27
Violaceae.....		28,63		28,63
Autres.....	8,29	5,95	23,1	37,34

Tableau 4. — Tableau pour les relevés des zones inondables.

4. Les Théories (corrélations diverses)

Le lien entre les modes de spéciation et la diversité n'a pas encore été clairement établi. C'est pourtant en cherchant à expliquer la spéciation allopatrique que, par exemple, la théorie des refuges est née. Les modèles de diversité des pays tempérés s'appuient la plupart du temps sur la spéciation allopatrique (JEANMONOD, 1984, comm. pers.). Comment alors expliquer une aussi grande diversité en Amazonie et sous les tropiques en général, alors que le paysage est d'apparence si homogène? Personne n'a à ce jour trouvé d'explication totalement satisfaisante. On trouvera ci-après une série d'idées, généralement liées à des facteurs du milieu, que j'ai classées en abiotiques et biotiques.

4.1. Facteurs abiotiques

4.1.1. Climat

4.1.1.1. Stabilité

La stabilité du climat est perçue de deux manières: temps géologique et extrêmes climatiques.

Du point de vue temps géologique, l'idée principale est que le climat est resté plus ou moins stable au moins durant tout le Quaternaire (FISCHER, 1960; RICHARDS, 1952; SANDERS, 1968; STEBBINS, 1974; WHITTAKER, 1977). Cette grande stabilité relativement aux facteurs abiotiques (lumière, température, pluviométrie, etc.) durant des périodes géologiques aurait donné plus de temps à la spéciation pour qu'elle se produise (FISCHER, 1960; SANDERS, 1968). La stabilité climatique permettrait une adaptation plus fine et multiplierait les barrières biotiques par rapport aux barrières abiotiques (WHITTAKER, 1977).

D'autres pensent que cette stabilité a non seulement permis à la spéciation de se produire, mais a surtout évité un taux élevé d'extinction des espèces (CAIN & CASTRO, 1959; SIMPSON, 1969). Cette idée d'un taux d'extinction peu élevé est à la base de la théorie de l'équilibre dans une île de MacARTHUR & WILSON (1967, cité par WRIGHT, 1983). Ces auteurs décrivent la régulation de la diversité en espèces comme une dynamique qui oppose immigration et extinction.

Si une nouvelle espèce s'établit dans une communauté, elle peut soit trouver une nouvelle niche, soit se mettre à la place d'une ou plusieurs autres qui vont disparaître. On met alors en évidence la notion de saturation du milieu, qui ne serait capable de supporter qu'un nombre fini d'espèces différentes. Mais le grand contraste dans la diversité qu'on observe sur les différents continents pour des milieux semblables suggère que la saturation n'est pas encore atteinte dans aucun de ces milieux (SIMPSON, 1969, cité par WHITTAKER, 1972).

Ce point de vue met en cause la notion de climax. S'il n'y a pas saturation, le climax n'est pas atteint. Pour RICHARDS (1952), le concept de climax climatique, né de l'étude de la végétation Nord-Américaine et Eurasiatique, devrait pouvoir s'adapter aux régions tropicales, mais l'état des connaissances [1952] ne permet pas encore d'émettre de théorie. Cette observation est à mon avis toujours valable.

Pour STEBBINS (1974), cette diversité serait apparue au Tertiaire sans qu'on puisse vraiment en expliquer l'origine et se serait maintenue jusqu'à nos jours. Cette notion de stabilité se retrouve chez plusieurs auteurs qui la considèrent relativement aux grands bouleversements climatiques que les régions Eurasiatique et Nord-Américaine ont connus. Les régions tropicales ne seraient pas plus riches, mais au contraire les régions tempérées s'appauvriraient.

FISCHER (1960) attribue la plus grande diversité des milieux tropicaux à leur stabilité, par opposition aux régions tempérées perturbées par les glaciations, d'où un gradient latitudinal.

BAKER (1970) constate que suite aux événements des dernières glaciations qui ont fortement raboté l'Europe et l'Amérique du Nord, 20.000 ans ne lui paraissent pas suffisants pour permettre aux plantes soit d'effectuer une spéciation, soit d'immigrer et d'occuper les niches laissées libres.

WHITMORE (1985) observe que les forêts tempérées qui ont été épargnées par les glaciations sont plus riches (en Chine et dans le nord de l'Amérique du Nord, par rapport à l'Europe). Ce phénomène est complété par une faible extinction, due à des conditions de vie qui ne sont pas limitées par le froid ou une saison sèche.

Pour PIANKA (1966), les glaciations n'ont pas eu une importance aussi grande sur la disparition des espèces. Partant de l'hypothèse que les zones tempérées sont aussi vieilles que les zones tropicales, donc que la spéciation aurait dû produire autant d'espèces et que les glaciations n'ont certainement pas tout détruit, mais que les espèces présentes se sont cantonnées dans des zones de refuge latérales, avec possibilité par la suite de s'étendre à nouveau, il suggère qu'on devrait trouver sensiblement plus d'espèces que ce qu'on trouve effectivement. Il en conclut qu'un autre facteur devrait être invoqué.

DOBZHANSKY (1950) pense que les glaciations en se retirant ont laissé de grandes surfaces à coloniser. Ce serait les espèces opportunistes qui auraient alors été favorisées. "Such changes have the effect of conferring on the organism a temporary adaptive advantage at the price of loss or limitation of evolutionary plasticity for further change".

GENTRY (1982a) remarque que si la diversité est grande en forêt dense humide parce que ce type de forêt est vieux, cela impliquerait que les forêts sèches, bien que jouissant d'un climat tropical, mais possédant une diversité plus faible, soient plus récentes. Cette affirmation lui paraît absurde. Il donne en contre-exemple la forêt de Chocó, forêt dense humide, en Colombie, qui est très riche mais qui a poussé sur un substrat géologique récent.

L'idée que la diversité soit issue d'un environnement permissif qui aurait laissé toutes les espèces subsister, est contredite par le fait que le temps nécessaire pour que la spéciation ait lieu n'est pas nécessairement aussi long qu'on l'imagine (GENTRY, 1982a, 1989a). Les observations de GENTRY sur les orchidées des Andes péruviennes, pour lesquelles il estime qu'une spéciation peut avoir lieu en 15 ans (GENTRY, 1989a), ainsi que ses observations sur le peuplement du sous-bois des forêts denses humides où il constate qu'il n'implique qu'un petit nombre de genres (GENTRY, 1982b), lui semblent prouver que la spéciation a eu lieu beaucoup plus récemment, faisant appel à une spéciation dite "explosive" et des pollinisateurs très développés (chauves-souris (*Piper (Piperaceae)*), passereaux (*Miconia (Melastomataceae)*, *Psychotria (Rubiaceae)*), abeilles "euglossines" (*Orchidaceae*, *Bignoniaceae*)).

Selon le deuxième point de vue, un climat stable dépourvu de conditions climatiques extrêmes pendant des temps géologiques aurait permis une spéciation plus fine (BAKER, 1970; CONNELL, 1987; GENTRY, 1982b; JANZEN, 1970; SANDERS, 1968; TERBORGH, 1985). Le type de climat des zones tropicales serait favorable à la croissance des plantes et à la reproduction en toute saison, induisant un haut rapport de spéciation (CAIN & CASTRO, 1959; RICHARDS, 1952).

GENTRY (1982b) constate que les régions qui ont une saison très peu marquée sont les plus riches. Cette stabilité permet à des espèces sympatriques d'occuper des niches semblables mais séparées par le temps, c'est-à-dire que ces espèces sont asynchrones quant aux époques de floraison, fructification, etc. ou ont des types de pollinisateurs très spécifiques.

BAKER (1970) fait remarquer que la stabilité ne suffit pas à définir une grande diversité. La côte ouest de l'Irlande ("blanket bog areas of western Ireland"), bien que très stable climatiquement (froid et humide), est pauvre floristiquement. Le froid est donc dans ce cas un facteur limitant plus important que l'avantage d'une stabilité.

Mais il semble que la diversité soit plutôt liée à la qualité du stress. Pour SANDERS (1968), des facteurs de stress abiotiques limitent la diversité en obligeant les espèces à maintenir un pool génétique permettant un grand polymorphisme, au détriment d'une adaptation plus fine dans un environnement plus uniforme, alors que des facteurs biotiques augmentent cette diversité. Dans son étude comparative de la faune benthique de plusieurs régions du monde, SANDERS montre que, d'une part, à conditions climatiques égales, les lacs qui n'ont pas subi les glaciations ont une plus grande diversité (on trouve 10 fois plus d'espèces de "grammarid amphipods" dans le lac Baïkal, vieux d'au moins un million d'années par rapport aux lacs Nord-américains pour lesquels les milieux se sont libérés il y a 10.000 ans). Mais, d'autre part, il observe des régions tropicales avec une moins grande diversité que d'autres en zone tempérée. Il attribue cet apparent paradoxe justement à l'absence d'extrêmes climatiques: l'oxygénation de l'eau en profondeur se fait grâce à des différences de température importantes entre l'hiver et l'été. Un climat océanique, à hiver doux, sera moins favorable à ce renouvellement en oxygène qu'un climat continental, à hiver rude. Cette absence d'oxygène, facteur abiotique, limite fortement la diversité en espèces.

CONNELL & ORIAS (1964) remarquent aussi que, même dans des conditions stables, des facteurs abiotiques (lumière, eau, température, etc.) peuvent limiter la productivité, induisant selon leur théorie une limitation de la diversité (voir plus bas chap. 4.2.7. Productivité).

Pour DOBZHANSKY (1950), il existe aussi sous les tropiques des variations saisonnières de la plupart des facteurs abiotiques, mais ils s'inscrivent dans une faible amplitude. Le seul qui lui paraisse important, c'est l'eau. De fait, il suffit de voir la différence de diversité entre les zones inondées bien plus pauvres que les "terra firme" (par exemple BLACK & al., 1950; CAMPBELL & al., 1986). Une suite de 15 jours sans pluies à Jenaro Herrera (Amazonie péruvienne) est suffisante pour provoquer la chute des feuilles de certains arbres cultivés comme *Cedrelinga catanaeformis* (*Leguminosae*) (A. CLAUSSE, comm. pers.).

4.1.1.2. Instabilité

A l'opposé, certains chercheurs se sont dit que les glaciations avaient certainement dû avoir une influence sur le régime hydrique et la température au niveau mondial et que le climat n'avait probablement pas été aussi stable sous les tropiques. D'où la théorie des refuges.

La théorie des refuges postule que la forêt s'est alternativement rétrécie dans des zones isolées durant plusieurs périodes géologiques, puis étendue dans tout le bassin amazonien, principalement au Quaternaire pendant les glaciations. Le climat tour à tour sec et froid des périodes glaciaires, ou humide et chaud des périodes interglaciaires a obligé la forêt à se réfugier en période glaciaire dans des zones aux conditions édaphiques et climatiques favorables, ou en période interglaciaire lui a permis de s'étendre sur la majorité du bassin.

Cet isolement dans des refuges aurait permis l'apparition de nouvelles espèces par dérive génétique par rapport à la population-mère. Le mouvement de va-et-vient aurait favorisé la multiplication de nouvelles espèces. Les refuges auraient donc représenté des zones de relative continuité pendant des périodes de stress climatique. Ceci permet

d'expliquer pourquoi des "espèces-sœurs" du même genre vivent côte à côte, apparemment dans le même habitat, en Amazonie (WITHMORE & PRANCE, 1987).

Les refuges sont caractérisés par un fort taux d'endémisme. Or il nous semble que les connaissances que nous avons de la répartition des espèces en Amazonie sont beaucoup trop partielles pour que l'on puisse s'appuyer sur ce critère pour définir ces zones. La répartition des espèces d'*Hirtella* (*Chrysobalanaceae*) montre que pratiquement toutes les zones interfluviales n'ont pas été prospectées. Par contre, la région autour de Manaus est surcollectée, donc surestimée (WHITMORE & PRANCE, 1987).

Bien qu'il ait été un des premiers à définir des refuges en fonction d'un endémisme, GENTRY (1989a) pense que ces zones sont plutôt l'expression de l'écologie actuelle, c'est-à-dire définies par des variations édaphiques.

4.1.2. Sols

Les types de sols amazoniens sont relativement peu connus. Le projet RADAMBRA-SIL en a décrit 22 différents pour le Brésil (PRANCE & LOVEJOY, 1985), mais leur relation avec le type de végétation qui leur est associé est très peu connu. Il est certain toutefois que les sols ne se répartissent pas uniformément, mais forment des mosaïques de petites unités (WHITMORE & PRANCE, 1987).

Les principaux types de sols (FAO, 1971) présents en Amazonie sont les suivants:

- Acrisols: sols ferrugineux acides lessivés.
- Lithosols: sols peu évolués sur roche dure.
- Arenosols: sols à texture sableuse.
- Gleysols: sols hydromorphes.
- Ferralsols: sols ferralitiques.

Ces types de sols ne décrivent qu'une situation à très grande échelle. De manière générale, on peut dire que les sols sont pauvres en éléments nutritifs comme le calcium ou le potassium. Ce bas potentiel est dû aux effets des hautes températures, des fortes pluies qui ont délavé ces sols pendant des millions d'années et de l'histoire géologique du bassin. La conséquence de ces phénomènes est que les sites où ces éléments pourraient être retenus sont occupés par de fortes concentrations en aluminium et en hydrogène. L'aluminium est en grande proportion dans les éléments du sol et l'hydrogène vient des acides organiques se trouvant dans le sol (JORDAN, 1985).

Malgré cela, la forêt peut rester en place car elle a adopté des stratégies qui suppléent à ces carences. Une de celles-ci est la position des racines, concentrées à la surface du sol et non en profondeur comme c'est le cas dans les pays tempérés. Les matières nutritives décomposées sont immédiatement recyclées dans le couvert végétal. Des calculs ont montré que l'efficacité de ce système est comparable à celui employé dans des terres plus riches (JORDAN, 1982). On n'a pas plus de pertes de ces matières nutritives que dans des sols plus riches, par contre, celles-là se trouvent à la surface et dans le couvert végétal plutôt qu'en réserve dans le sol.

Un autre système pour suppléer à ces carences est l'association des racines d'un grand nombre d'arbres avec des mycorhizes qui favorisent la dégradation et l'absorption de matières nutritives (CONNELL & LOWMAN, 1989).

La relation substrat-diversité semble généralement faire corrélérer une faible diversité à un sol peu fertile et une grande diversité à des sols riches (ASHTON, 1977; GENTRY, 1982a; JANZEN, 1974). Un auteur toutefois pense que la haute diversité de la forêt ne

peut pas être corrélée à une grande diversité des sols (HUSTON, 1979). Ceci pourrait être le cas lorsque de fortes pluies lessivent le sol (GENTRY, 1982a).

Pour RICHARDS (1969), les forêts sur sol marécageux sont toujours plus pauvres en espèces que celles de “terra firme” et celles sur sol podzolique (sable blanc) sont plus pauvres que celles sur latosol de la même région. Les forêts sur des sites défavorables sont toujours plus pauvres que celles sur des sols favorables. A ceci est souvent lié aussi le fait qu’un petit nombre d’espèces domine ces sites défavorables (RICHARDS, 1969). HART & al. (1989) constatent toutefois qu’une seule espèce peut former des surfaces dominantes sur plusieurs types de sol. En cela ils ne préjugent pas de la valeur nutritive de ces sols.

GENTRY (1989a) fait corrélérer très précisément la variété des sols à la diversité. Il observe que 1/3 des espèces néotropicales de *Bignoniaceae* se spécialisent en fonction du substrat (spéciation parapatrique). Près d’Iquitos, en Amazonie péruvienne, 4 espèces du complexe *Passiflora vitifolia* apparaissent dans la région, chacune s’en tenant à un type de substrat particulier: sol alluvial, forêt inondée périodiquement, forêt de terre ferme sur sol latéritique et forêt sur sol de sable blanc. A partir de là, la possibilité de confondre un endémisme édaphique avec un endémisme historique est grande, si on n’a pas indiqué ce type d’information sur les étiquettes d’herbier, ce qui est le cas dans le 90% des échantillons.

4.1.3. Précipitations

GENTRY (1982b), s’appuyant sur l’étude d’une série de relevés d’environ 1000 m² de différents auteurs, émet l’hypothèse que la diversité peut être corrélée aux précipitations. Plus la pluviométrie est élevée, plus la diversité est grande. Cette règle est valable pour toutes les strates de végétation (“synusia”), mais chacune d’elles réagit différemment aux modifications de précipitations. Les épiphytes réagissent très rapidement, les grands arbres plus lentement, les autres arbres et les lianes d’une façon intermédiaire.

La densité (au niveau du nombre d’individus par unité de surface) des forêts tropicales est plus grande que celle des zones tempérées, mais les différents types de forêts tropicales (sèche, moyenne et humide) montrent une remarquable similitude à ce niveau. Par rapport aux forêts tempérées, les différences de densité se situent au niveau des lianes et des petits arbres (≤ 10 cm DBH).

Au niveau des tropiques, on observe une tendance à une densité croissante du nombre d’espèces par unité de surface allant des forêts sèches aux forêts pluvieuses (GENTRY, 1982b).

Pour appuyer sa théorie, GENTRY compare forêt dense sèche et forêt dense humide sous les tropiques. Il déduit des précipitations quelques aspects de la dynamique de la communauté: les espèces à dispersion anémochore des graines vont en diminuant avec l’augmentation des précipitations, avec inversement une augmentation de la dispersion zoochore. Les stratégies de pollinisation semblent aussi liées aux précipitations: en forêt sèche, 2/3 des arbres sont pollinisés par des abeilles grandes ou moyennes, alors que la proportion est inversée en forêt humide où 2/3 des arbres sont pollinisés par des pollinisateurs opportunistes.

La représentation de familles telles que *Leguminosae* ou *Bignoniaceae* est bonne autant dans les forêts sèches que dans les forêts denses humides. C’est surtout au niveau des pollinisateurs (vent et animaux) que les différences vont se marquer.

Sur le plan floristique, l’augmentation de la diversité au niveau des lianes est surtout relative à l’augmentation du nombre d’espèces dans un petit nombre de genres. Par contre la plus grande densité des forêts humides est principalement due à l’apport de nouvelles familles plutôt qu’à l’augmentation des genres et des espèces déjà présents dans les forêts sèches. Ces nouvelles familles ont généralement des fleurs plus petites et la dispersion

des graines est assurée par des animaux, telles que *Chrysobalanaceae*, *Humiriaceae*, *Lauraceae*, *Menispermaceae*, *Moraceae*, *Palmae* et *Sapotaceae*.

Parallèlement, on a une augmentation de la stratification avec l'apparition d'un petit nombre de genres en sous-bois (*Piper* (*Piperaceae*), *Solanum* (*Solanaceae*), *Clidemia*, *Conostegia*, *Miconia* (*Melastomataceae*), *Psychotria*, *Palicourea* (*Rubiaceae*)).

4.1.4. Gradient latitudinal

Ce gradient est connu depuis plus d'un siècle (WALLACE, 1878, cité par TURNER & al., 1987). Il a été expliqué par 4 classes d'hypothèses (PIANKA, 1966): historique — les hautes latitudes sont hors d'équilibre à cause des glaciations (WALLACE, 1878); structural — l'environnement tropical contient plus de niches (MacARTHUR & MacARTHUR, 1961); dynamique — les niveaux de prédation et de compétition sont structurés de telle façon qu'ils permettent à plus d'espèces de coexister (JANZEN, 1970) ou à cause d'un plus haut taux de spéciation (STEHLI & al., 1969); énergétique — une plus grande stabilité dans la productivité biologique dans les tropiques permet une plus grande spécialisation des espèces dans des niches écologiques (CONNELL & ORIAS, 1964; TURNER & al., 1987).

Pour FISCHER (1960), il est clair qu'on peut faire une corrélation entre latitude et diversité dont la cause peut être attribuée au type de climat associé et à sa stabilité: "Biotas in the warm, humid tropics are likely to evolve and diversify more rapidly than those in the higher latitudes, mainly because of a more constant (favorable) normal environment, and relative freedom from climatic disasters" et "Biotic diversity is a product of evolution, and is therefore dependent upon the length of time through which a given biota has developed in an uninterrupted fashion. The low-level tropics represent that part of the globe which has been least affected by climatic fluctuations" (FISCHER, 1960).

PIANKA (1966) remarque que ce gradient peut s'appliquer à beaucoup d'animaux et de plantes, seuls quelques groupes comme la faune marine et quelques invertébrés d'eau douce et phytoplanctons semblent ne pas suivre ce modèle.

Sur un plan plus local, DUCKE & BLACK (1953) constatent qu'en Amazonie la longitude semble avoir plus d'importance que la latitude. Ils observent plus de différences floristiques entre Bélem et Santarém qu'entre Bélem et Cayenne. Ce type de gradient est confirmé par KAHN & al. (1988) à propos des *Palmae*. Il est expliqué par GENTRY (1982b) par la présence d'un gradient pluviométrique qui serait directement lié à la diversité: plus il pleut, plus la forêt est riche et diverse (voir chap. précédent).

4.1.5. Radiations solaires

4.1.5.1. Incidence du soleil

L'incidence du soleil pourrait donner une plus grande stabilité dans la productivité biologique.

WRIGHT (1983) reprend l'idée de MacARTHUR & WILSON (1967) sur la relation entre la surface et le nombre d'espèces. Il remplace la notion de surface par une notion d'énergie disponible. Il précise bien que l'énergie n'influence pas directement les ressources disponibles par unité de surface, mais il établit une corrélation entre cette énergie et la variété des ressources disponibles. Cette plus grande variété conduirait à un taux d'extinction des espèces immigrantes moins grand.

4.1.5.2. Energie solaire

Une plus grande quantité d'énergie solaire pourrait amener à une plus grande production de biomasse et subvenir à une plus grande quantité d'individus à l'équilibre écologique (WRIGHT, 1983).

TURNER & al. (1987) partent de cette idée pour étudier en Grande Bretagne la répartition et la diversité des lépidoptères. Cette étude montre que la diversité de ces espèces est directement corrélée avec la température estivale et le soleil. Cette énergie diminue avec l'augmentation de la latitude, par conséquent leur diversité aussi. Ils ont assorti leur étude d'un test qui montre que le climat modifie la diversité des lépidoptères d'une manière indépendante de la latitude. Cette théorie permet d'expliquer que le nombre total d'espèces est limité par les possibilités énergétiques.

4.1.5.3. Ultra-violets

La quantité plus grande d'UV arrivant au sol pourrait induire un plus grand taux de mutation (GENTRY, 1989a). Mais cet auteur pense que ce type de mutation a un effet négligeable sur l'évolution.

4.1.6. Complexité structurale

La plus grande complexité structurale de la forêt tropicale a facilité la différenciation dans de nombreuses niches (GENTRY, 1989a; MacARTHUR & MacARTHUR, 1961; MacARTHUR & al., 1966; TERBORGH, 1985). La multiplicité de micro-habitats semble être un facteur important pour la séparation entre niches écologiques. En ce qui concerne les épiphytes, WENT (1940, cité par BAKER, 1970) a montré que la texture des troncs, le modèle architectural et la production de matières nutritives du tronc avait une influence déterminante sur la composition floristique des épiphytes.

Une sélection intensive pour des adaptations spécifiques et étroites pourrait devenir une image générale pour la spéciation des forêts tropicales (GENTRY, 1989a). Par exemple chez les *Bignoniaceae*, la compétition pour les pollinisateurs est le stimulus évolutif qui fixe des espèces dans des niches écologiques très précises.

MacARTHUR et d'autres collaborateurs (MacARTHUR & MacARTHUR, 1961; MacARTHUR, 1965; MacARTHUR & al., 1966; MacARTHUR & WILSON, 1967) ont montré qu'on pouvait prévoir la diversité en espèces d'oiseaux en observant la diversité des hauteurs de feuillage d'une forêt. Comme explication, ils ont suggéré une saturation des niches et un équilibre des communautés. L'apparente constance de la diversité fait penser que dans une communauté donnée, on atteint la saturation en niches différentes au moyen de différents pollinisateurs. Pour GENTRY, le potentiel de division d'un écosystème semble être d'une vingtaine de niches de pollinisation, chiffre relativement constant non seulement chez les *Bignoniaceae* (GENTRY, 1988a, 1990), mais aussi chez les *Miconia* (*Melastomataceae*) (HILTY, 1981; SNOW, 1965), chez les *Psychotria* (*Rubiaceae*), chez les *Piper* (*Piperaceae*). Tous ces genres montrent une remarquable constance dans le chiffre de 20 espèces sympatriques. Une autre caractéristique est qu'il s'agit surtout d'arbustes ...

Pourtant ce qui semble être vrai pour les oiseaux ne s'appliquerait pas aux plantes. GRUBB & al. (1963) constatent en Equateur que l'organisation de la forêt en strates est plutôt liée aux forêts ayant une faible diversité, les forêts riches ayant plutôt une strate unique de régénération basse sous la canopée.

Le maximum de diversité chez les épiphytes est difficile à imaginer car le nombre de niches est considérable si l'on prend comme facteur, par exemple, la lumière (de la

pénombre à la pleine lumière en fonction de la hauteur sur les arbres). Les épiphytes sont classés selon leur hauteur: à Río Palenque, on trouve 17 espèces de sous-bois (< 2 m), 120 entre 2 et 20 m, 111 dans la canopée (C. DODSON, comm. pers., cité par GENTRY, 1982b). Les épiphytes représentent la grande masse des espèces d'un site donné en forêt dense humide (GENTRY, 1982b). Une étude sur des forêts en Equateur a montré que le pourcentage d'épiphytes variait d'environ 30 à 60% du total du nombre d'espèces (GRUBB & al., 1963). Une autre étude à Bahia (Brésil) montre que 80% des arbres étudiés portent des épiphytes (MORI & al., 1983).

D'après PIANKA (1966), cette hétérogénéité des micro-habitats ne peut expliquer qu'une diversité locale, mais il ne voit pas de raison pour que ce type de complexité soit différent en zone tempérée. Cette explication selon lui ne suffit pas pour justifier un gradient latitudinal de plus en plus complexe en allant des pôles à l'équateur.

4.2. Facteurs biotiques

4.2.1. Dispersion et dérive génétique

Pour FEDOROV (1966), la dispersion des individus d'une espèce pourrait en soi isoler des populations: "Thus the main principles underlying the numbers of species and the abundance of individuals within species in a tropical rain forest are clear: the number of species per unit area is extremely large, but all the species are represented by sparse populations and the population density of most species is, as a rule, extremely low". Cette dispersion est confirmée par tous les auteurs qui ont étudié des surfaces de forêt tropicale (par exemple BLACK & al., 1950; BOOM, 1986, 1987; CAIN & al., 1956; CAMPBELL & al., 1986; DANTAS & MULLER, 1979; GENTRY, 1985, 1986a et b; HARTSHORN, 1980a; LECHTHALER, 1956; MORI & al., 1983; MORI & BOOM, 1987; PIRES & al., 1953; PIRES, 1966; PRANCE & al., 1976; RODRIGUES, 1963). GENTRY (1988b) trouve, par exemple, dans une forêt près d'Iquitos (Amazonie péruvienne) que 63% des espèces d'arbres au tronc ≥ 10 cm DBH sont représentées par un seul individu, 15% par plus de deux (et donc probablement 22% par deux individus). Mais FEDOROV combine cet effet de dispersion avec l'absence de saison ayant pour conséquence une irrégularité des rythmes de floraison et de fructification: "What might be the result of such a combination of circumstances as the small size and isolation of populations, the extremely low population density and the difficulty of cross-pollination? Apparently these conditions are favorable for the development of automatic genetic processes such as genetic drift" (FEDOROV, 1966). Il appuie son argumentation sur un article de CAIN & al. (1956) montrant que le type de feuille qui prévaut en Amazonie est une feuille mésophylle (selon la terminologie de RAUNKIAER, 1934) de 15×8 cm (observation confirmée par les travaux de BALSLEV & al., 1987; GENTRY, 1969; GRUBB & al., 1963; MORI & al., 1983; MORI & BOOM, 1987; SCHULZ, 1960). Ce serait ce type de feuille qui serait le mieux adapté aux conditions de vie en forêt amazonienne. Pourtant on peut aussi y trouver des feuilles du type microphylle au type macro- et mégaphylle. Ce serait pour lui une condition suffisante pour dire que des espèces proches diffèrent à partir de caractères qui se sont développés selon une dérive génétique.

Une étude menée sur deux genres de forêt tropicale asiatique (*Shorea leprosula* (Dipterocarpaceae), espèce émergente, et *Xerospermum intermedium* (Sapindaceae), espèce du sous-bois) a montré par électrophorèse de différents enzymes d'extraits aqueux des feuilles que la fécondation croisée avait bien lieu entre les individus de la même espèce, même dans les conditions de faible densité de peuplement. Par contre, ils ont observé un polymorphisme important, d'autant plus important que les groupes d'arbres étaient éloignés les uns des autres (jusqu'à 700 m pour *Shorea leprosula*). Ils concluent que la fécondation

croisée pourrait être combinée avec une hétérogénéité réduite dans la fréquence des gènes, mise en relation avec une faible dispersion du pollen et des graines. Ces conditions pourraient contribuer à un isolement physique entre populations conduisant à une spéciation éventuelle (GAN & al., 1977). Ceci montre que même pour une espèce à fécondation croisée et graines bien dispersées, la dérive génétique est restreinte à une population peu étendue (WHITMORE, 1985).

Nos propres observations dans l'arboretum de Jenaro Herrera en Amazonie péruvienne ont permis à plusieurs reprises de déterminer des espèces qui n'étaient connues que dans les Guyanes ou dans la partie vénézuélienne de l'Amazonie par exemple. Le nombre de kilomètres qui séparent ces sites de Jenaro Herrera est appréciable. Ce fait irait à l'encontre de la théorie proposée. Nous avons toutefois conscience que cela pourrait aussi démontrer qu'on ne connaît pas les forêts qui séparent ces sites.

4.2.2. Prédation

PAINE (1966) discute la possibilité que les prédateurs influencent la diversité biotique en empêchant des espèces proies de former des populations aux dimensions tellement grandes qu'elle monopoliseraient les ressources.

Dans les forêts tropicales à haute diversité, il y a certaines évidences d'une prévalence d'un grand nombre d'espèces rares par rapport à des espèces communes (CONNELL & al., 1984). Ces auteurs ont tenté de mettre en évidence un effet compensatoire qui met en cause les prédateurs des espèces communes plus efficaces que pour les espèces rares. Dans ce cas, les maladies ou les habitudes alimentaires des prédateurs sont spécifiques.

JANZEN (1970) observe qu'un nombre plus important de graines sont détruites si celles-ci sont proches des parents. L'effet de dispersion est donc évident car les graines les plus éloignées auront plus de chances de germer.

Dans les forêts monodominantes, la disparition des fruits par prédation peut être diminuée par une saturation synchronisée de leur production. Les prédateurs ne peuvent pas tous les éliminer et ceux qui restent suffisent à maintenir la dominance de l'espèce (HART, 1990).

Une étude menée en Arizona sur *Ipomopsis arizonica* (*Polemoniaceae*) a montré que l'effet compensatoire du broutage de 95% des feuilles de cette espèce conduisait à une variété de réponses de la plante. Ces réponses sont directement liées au milieu environnant: la probabilité d'avoir une réponse compensatoire (allant de la diminution du nombre de fruits et de graines à une augmentation de celui-ci) diminue si la compétition avec d'autres espèces augmente, ou si les ressources en matières nutritives diminuent, ou si la période de broutage est tardive (MASCHINSKI & WHITHAM, 1989).

HUBBELL (1979) a montré que les individus d'une même espèce avaient tendance à être groupés en forêt sèche. De fait GENTRY (1982b) constate qu'en se déplaçant selon un gradient forêt dense sèche-forêt dense humide, le nombre d'espèces augmente sans que le nombre d'individus soit modifié, ce qui confirmerait cette hypothèse.

4.2.3. Autorégulation et maladies

Des mortalités différentielles des graines et des plantons ont été mises en évidence, comme par exemple relativement à la proximité des parents (AUGSPURGER, 1984; CLARK & CLARK, 1984; CONNELL & al., 1984; TUKEY, 1968, cité par BAKER, 1970). Le fait d'interdire la régénération de la même espèce à proximité de la plante mère devrait augmenter la diversité. Un autre avantage d'une grande dispersion est la probabilité plus grande de trouver une trouée dans la canopée ("gap"). Les causes de mortalité pathogène sont fortement réduites si on s'éloigne des parents ou si le planton se trouve

dans la lumière d'un "gap". Par contre, la densité du peuplement ne semble pas toujours avoir une influence sur la virulence des causes pathogènes de mortalité. En fait, tous les cas de figures sont présents. Mais la mortalité des plantons due à des causes pathogènes est toujours fortement diminuée lorsque ces plantons sont au soleil (AUGSPURGER, 1984).

Dans la théorie des "mécanismes compensatoires", CONNELL & al. (1984) partent de l'hypothèse que, dans un site donné, les espèces rares sont favorisées par rapport aux espèces communes. Il s'établit ainsi une sorte d'équilibre, les espèces rares ayant tendance à augmenter en nombre, les communes à diminuer. Pendant 20 ans d'observation dans des forêts denses humides sempervirentes tropicales et subtropicales du Queensland en Australie, ils étudient les mécanismes qui pourraient confirmer cette hypothèse. Ils n'arrivent pas à mettre clairement en évidence de tels mécanismes, mais ils constatent tout de même que les espèces communes du sous-bois et de la "sub-canopée" ont moins de plantons que les rares, effet qui pourrait être lié soit à des "interférences", soit à l'attaque par des ennemis naturels.

4.2.4. "Gaps"

La chute des arbres semble aussi jouer un rôle dans le maintien de la diversité de la forêt tropicale. Ces "gaps", ces trouées, produisent une grande possibilité de régénération ou de développement: non seulement au niveau de la lumière, mais aussi au niveau des disponibilités en matières nutritives car la végétation qui tombe sur le sol représente un apport important (DENSLOW, 1987).

Les études pionnières sur les "gaps" sont celles de HARTSHORN (1978), OLDEMAN (1978) et WHITMORE (1978). Un turn-over de 118 ± 27 ans d'un "gap" à l'autre pour la même surface a été calculé dans une forêt du Costa Rica (HARTSHORN, 1978). Entre 0.7 et 1.2% de la forêt serait trouée ainsi chaque année. Ce dernier auteur estime que 50% des espèces de forêt ont besoin de ces trous pour se régénérer car elles sont intolérantes à l'ombre; 63% des espèces de la canopée passent obligatoirement par ce stade pour pouvoir se développer. Les premières à apparaître après la formation d'un "gap" sont les plantes pionnières pour 84%, ce qui montre que ces plantes déterminent la composition floristique après la chute de l'arbre et pas avant.

L'étude s'est faite en observant successivement 3 zones au sol après la chute du ou des arbres: la zone de sol où se trouvent les racines, celle où se trouve le tronc et celle de la couronne. On observe un maximum de régénération dans la zone des racines, ce qui tend à démontrer que le substrat minéral favorise le développement des graines. La composition en espèce de chaque zone se différencie considérablement. Deux "zones-racine" de "gaps" d'âges différents sont plus proches floristiquement que les différentes zones d'un même "gap" entre elles.

En pratiquant des coupes claires dans les forêts de Palcazu au Pérou (de 0,15 et 0,5 ha), HARTSHORN (1989) montre que les régénérations contiennent beaucoup plus de plantes rares que d'espèces communes. Par contre, moins d'une dizaine d'espèces (sur environ 250) recouvrent 50% de la surface, particulièrement *Cecropia sciadophylla* (*Moraceae*). La plus grande partie des espèces se trouvent dans les 10 m proches de la forêt. 13% des espèces ne se reproduisent que par pousses végétatives, mais 50% selon les deux modes. Il semble que l'on puisse établir une classification des régénérations selon la dureté des bois: les bois-durs lourds ("heavy hardwoods") sont tolérants à l'ombre et se reproduisent plus volontiers par pousses végétatives; les bois-durs moyens ("medium hardwoods") tendent à être intolérants à l'ombre et se régénèrent principalement par graines; les plantes pionnières héliophiles se reproduisent uniquement par graines. Les coupes claires (sur de

petites surfaces) semblent effectivement simuler des “gaps” et pourraient être un excellent moyen pour régénérer des espèces rares et maintenir la diversité (HARTSHORN, 1989).

La grande diversité pourrait aussi être la conséquence d’un mélange de stades de succession: la persistance d’éléments à maturité de stades précédents. Le degré de perturbation de la forêt plutôt que des variations édaphiques pourraient être à l’origine de la diversité. Un plus grand nombre d’espèces se trouve dans des forêts où les perturbations sont intermédiaires, un bas niveau de diversité se trouverait plutôt dans les stades pionniers et dans les communautés climaciques (“intermediate disturbance hypothesis” de CONNELL, 1978). Ces mélanges pourraient-ils être continuellement réactualisés par les “gaps”?

Dans le même ordre d’idée que les “gaps”, l’érosion par les rivières aurait aussi bien pu façonner complètement le paysage amazonien dans des périodes égales à celles de la vie d’un arbre (SALO & al., 1986; COLINVAUX, 1987). Cette mosaïque de milieux en continuels bouleversement est tout à fait propice à la spéciation.

4.2.5. Dynamique et successions

La diversité augmente avec les successions (DAVIS & RICHARDS, 1934; REINERS & al., 1971; RICHARDS, 1952). Dans les forêts tempérées, une fois le climax atteint, la diversité diminue car la fermeture de la canopée et la dominance de certaines espèces font disparaître les espèces des strates inférieures.

AUCLAIR & GOFF (1971) ont étudié différentes successions dans la région des grands lacs nord-américains, allant des communautés pionnières aux climaciques. Ils ont mis en évidence que les communautés climaciques étaient intermédiaires aux successions pionnières et secondaires relativement à la variété et l’équitabilité (voir Glossaire) des espèces d’arbres. Ils l’expliquent en donnant comme raison la rigueur et la pauvreté des sites pionniers et la compétition exclusive des formations climaciques: “The mechanisms related to diversity changes along secondary succession and within terminal forests are well defined. Structural complexity and species variety of a community increase through time. Underlying these changes are a number of processes, including the continued invasion of species, amelioration of the site, and an increase in niche diversity with greater structural complexity of the forest. The decrease in diversity from late successional to equilibrium forests is associated with inherent physiological and reproductive attributes of terminal species. Disturbance in climax equilibrium forests maintains diversity”. Et plus loin: “Competitive exclusion of species in low-stress environments (i.e., on intermediate parts of the gradient) reduces diversity across time. These trends may differ from communities other than the temperate forests. In high-stress environments, such as the desert ... and boreal spruce-fir forest ..., the climax dominant may enter as pioneers” (AUCLAIR & GOFF, 1971). Et citant RICHARDS (1952): “Tree diversity is much greater in the tropical rain forest climax than in young successional forests”.

Ceci pose le problème de la notion de climax. Pourquoi les observations faites en zone tempérée ne pourraient-elles pas s’appliquer aussi en forêt tropicale? Cette idée est soutenue par les tenants de la théorie des “gaps” (HARTSHORN, 1978) ainsi que par GRANT (1963): la forêt dense humide n’arriverait jamais à l’état climacique.

4.2.6. Reproduction et coévolution

Pour REGAL (1977), il s’est produit une révolution écologique entre –113 et –85 millions d’années, au moment où les angiospermes ont développé une unique adaptation reproductive par rapport aux gymnospermes. Une interaction entre les systèmes de dispersion du pollen et des graines, et les animaux a permis aux angiospermes de supplanter

les gymnospermes. Cette collaboration a permis au Crétacé à des petites populations ou à des populations très espacées de se développer. Par exemple, l'apparition des oiseaux a introduit deux nouveaux facteurs: la dispersion des graines à longue distance (quelques km ou quelques milliers de km en migration) et un nouveau modèle pour la dispersion locale (grâce au développement de la mémoire). Les espèces ont pu ainsi tester un grand nombre de nouveaux milieux (REGAL, 1977). Une espèce pionnière dans un nouveau milieu laisse ses prédateurs dans le milieu d'origine (JANZEN, 1970). Les oiseaux ont un autre avantage: ils transportent les graines dans des milieux similaires. Pour REGAL (1977), cette révolution écologique a eu comme conséquences: 1) l'accélération de la formation des espèces, 2) de larges modifications écologiques et 3) une augmentation de la capacité des écosystèmes à absorber ces plantes maintenues par les animaux de telle façon que la répartition des gymnospermes fut diluée et leur liaison par la pollinisation par le vent devint carrément impossible.

Certains écologistes pensent que des individus très espacés sont obligatoirement autogames (BAWA, 1974). Ceci ne semble pas être le cas, ainsi JANZEN (cité par BAKER, 1970: 103) sépare les abeilles en deux groupes: celles qu'il appelle "opportunistes" et qui pollinisent les espèces qui fleurissent toutes en même temps en produisant une masse de fleurs et celles qui pollinisent les espèces ne produisant que quelques fleurs sur une longue période de floraison ("trapline"), restant fidèles à ces espèces et pouvant parcourir ainsi jusqu'à 23 km avant de revenir à l'arbre de départ. Les opportunistes favoriseront la pollinisation croisée de différentes fleurs sur la même plante alors que les "trapliners" favoriseront une fécondation croisée aux conséquences génétiquement plus importantes entre des plants différents, mêmes si les individus sont éloignés.

Des barrières mécaniques importantes sont mises en place afin d'obtenir une pollinisation spécifique. A l'ouest de Mexico, durant la saison sèche, peu d'espèces ligneuses sont en fleurs: *Ceiba acuminata* (*Bombacaceae*) est normalement pollinisé par des chauves-souris (*Leptonycteris nivalis*) la nuit et par des colibris (*Amazilia rutila*) tôt le matin. Mais la journée, les fleurs sont aussi visitées par toutes sortes d'insectes qui cherchent du nectar ou du pollen. Pourtant aucun de ces insectes n'entre en contact avec les stigmates des fleurs (BAKER, 1970). D'après cet auteur, cette manière de faire permettrait à ces insectes de survivre pendant cette période difficile de l'année.

Un exemple de coévolution remarquable est donné par le classique *Ficus* (*Moraceae*), dont le fruit, un sycone, est visité exclusivement par des petites mouches de la famille des *Agaonidae*.

La cauliflorie est un avantage en forêt tropicale où les branches supérieures peuvent rester avec des feuilles, pendant que les fleurs peuvent être pollinisées librement (BAKER, 1970).

Dans bien des cas, le système de reproduction a montré qu'il était plutôt versatile. Une espèce à reproduction croisée pouvait se féconder elle-même chez quelques individus si la densité de la population était basse, ou les pollinisateurs absents, ou en cas de défaut de la fécondation croisée (WHITMORE, 1985). En fait, l'autogamie peut être favorable dans certains cas particuliers: les plantes pionnières par exemple. Il s'agit probablement d'une adaptation à des niches temporaires où des cycles de vie courts et une reproduction rapide sont un avantage compétitif certain. Dans d'autres cas, une fécondation croisée restrictive peut permettre de préserver une adaptation à des conditions locales particulières contre le flux de gènes (REGAL, 1977).

Pour GENTRY (1982a), la constance du nombre d'espèces sympatriques qui ont des pollinisateurs différents suggère que les pollinisateurs et les moyens de dispersion des graines jouent un rôle très important dans la diversité. La diversité serait issue d'une compétition pour les niches spécialisées.

En comparant forêt dense humide et forêt dense sèche, il observe, dans la première, une augmentation de la stratification avec l'apparition d'un petit nombre de genres en sous-bois (*Piper* (*Piperaceae*); *Solanum* (*Solanaceae*); *Clidemia*, *Conostegia*, *Miconia* (*Melastomataceae*); *Psychotria*, *Palicourea* (*Rubiaceae*)). Pour lui, les pollinisateurs impliqués (oiseaux et chauves-souris) et le petit nombre de genres sont des indicateurs d'une spéciation explosive du sous-bois ("explosive adaptive radiation"). Ces faits suggèrent que l'adaptation à ces niches s'est faite relativement récemment. Le monde paléotropical n'aurait pas eu la chance d'avoir les bons pollinisateurs, ceux-ci étant apparu après la séparation de l'Amérique du Sud d'avec l'Afrique. Ceci expliquerait la moins grande diversité de l'Afrique par rapport à l'Asie et à l'Amérique. Cette remarque impliquerait la révision des idées de REGAL (1977) citées plus haut sur la coévolution des angiospermes et de leurs pollinisateurs, en donnant des temps de spéciation beaucoup plus courts.

4.2.7. Productivité

MacARTHUR (cité par PIANKA, 1966) a suggéré que comme la période d'activité des plantes et des animaux était plus longue dans la zone tropicale que dans des zones à climat plus saisonnier, cela pouvait permettre une partition plus variée des périodes de la vie des espèces. BAKER (1963, 1973) cite le cas de *Ceiba pentandra* (*Bombacaceae*) pour lequel la production de fleurs se fait en séquence tout au long de l'année, fidélisant ainsi son pollinisateur, une chauve-souris.

CONNELL & ORIAS (1964) ont suggéré que dans un climat chaud et humide stable, seule une petite partie de l'énergie accumulée par les organismes servait aux mécanismes de régulation, laissant ainsi une grande part pour la croissance et la production de descendance. Le résultat serait de plus grandes populations donc une plus grande probabilité de variations génétiques. Cette hypothèse est à l'opposé des propositions de FEDOROV (1966) pour lequel c'est au contraire les petites populations isolées qui ont subi une dérive génétique, conduisant à une grande diversité d'espèces.

4.2.8. Compétition

La sélection naturelle serait contrôlée dans les zones tempérées principalement par les exigences de l'environnement physique, alors que la compétition devient un important facteur biotique en zone tropicale. A cause de cela, il y aurait une plus grande spécialisation dans les types de nourriture et les types de niches sous les tropiques, ce qui permettrait à un plus grand nombre d'espèces de cohabiter (DOBZHANSKY, 1950). Cet auteur met en avant l'absence ou presque de sélection naturelle sur le plan de facteurs de mortalité catastrophique non-discriminante (indépendants de la densité) comme la sécheresse ou le froid. Alors que ces événements ont plutôt tendance à augmenter la fécondité et/ou à accélérer le développement et la reproduction, leur absence favoriserait la sélection compétitive entre espèces (PIANKA, 1966).

4.3. Notion d'hyperespace

WHITTAKER (1977) tente d'intégrer mathématiquement les notions de niche. Il définit tout d'abord la communauté comme un système de différentes interactions de populations d'espèces différenciées en niches. Les espèces se placent le long de gradients. L'évolution tend à augmenter le nombre d'espèces le long de ce gradient.

Aux niveaux supérieurs, plus le nombre d'espèces est grand, plus le nombre de prédateurs différents peut être grand. Mais l'influence des prédateurs peut aussi agir en augmentant la diversité du niveau inférieur: a) la pression des prédateurs empêche la

dominance de n'importe quelle espèce du niveau inférieur; b) ces prédateurs supérieurs (ou une combinaison de plusieurs d'entre eux) peuvent être à la base de l'augmentation du nombre de niches du niveau inférieur.

La notion d'hyperespace s'applique à une abstraction de l'environnement d'une communauté donnée. La position d'une espèce se fait par rapport à des axes, définissant des gradients de facteurs biotiques et abiotiques, dans un environnement multidimensionnel (par exemple hauteur par rapport au sol, profondeur du sol, temps de jours, temps saisonnier, proportions des différentes sources nutritives, intensités de différentes défenses chimiques, etc.). La position d'une espèce donnée dans cet hyperespace est relative à la présence d'autres espèces dans ce même hyperespace, de telle manière que les espèces interagissent continuellement. Mais chaque espèce occupe une place dans l'espace différente d'une autre espèce, bien que les volumes occupés puissent partiellement se recouvrir. Ces volumes ne sont pas figés dans le temps, mais peuvent évoluer par division vers une plus grande diversité. Si on augmente le nombre d'axes, on augmente exponentiellement le nombre de niches.

Un hypervolume ne peut être décrit qu'a posteriori, pas a priori, car les dimensions ne se sont mises en place qu'avec une distribution au hasard le long des gradients des facteurs biotiques (CONNELL & ORIAS, 1964).

5. Conclusion

La diversité sous les tropiques est indéniable. Les causes qui régissent cette diversité sont encore inconnues. D'accord avec BAKER (1970), nous pensons qu'il faudra trouver une solution synthétique au problème de la diversité: "Consequently, I believe that when we are reviewing the various theories which have been put forward to explain the varying degrees of organism diversity in different communities and regions, we should not feel that we have to arbitrate between the theories and, least of all, should we feel that we have to pick out just one that is the truth. Each theory that has been put forward may be true and operative for a particular group of plants or animals in certain circumstances, and there is no reason why several of the proposed explanations should not be valid, even for the same groups of organisms in the same places at the same times".

PIANKA (1966) parle aussi du problème de la corrélation qui est la technique de base utilisée pour expliquer des problèmes tel que la diversité: "... and it is well to keep in mind that correlation does not necessarily mean causation. This is especially true in the study of latitudinal gradients in species diversity, where many different factors vary along the gradient in a fashion similar to the taxon studied, and spurious correlations may be frequent".

Il nous semble toutefois que d'une façon générale une limitation des facteurs abiotiques a un effet réducteur de la diversité alors que la pression d'un facteur biotique l'augmente. Mais la quantité de facteurs intervenant au même moment nous empêche d'avoir une vision claire. Chaque théorie est probablement vraie pour le domaine considéré, mais le résultat attendu dans un cas particulier est constamment influencé par l'ensemble des autres facteurs, ce qui rend l'interprétation très difficile. En cela la théorie de l'hyperespace est séduisante.

A notre avis, un grand pas sera fait lorsqu'on aura compris quel est l'état climax de la forêt tropicale. La forêt est-elle en perpétuelle régénération (théorie des "gaps") ou est-elle stable et à son état climacique depuis des millénaires?

Il est certain que le climat plus constant et situé probablement dans un optimum pour le développement des végétaux a permis une plus grande variété d'adaptations, comme par exemple la période de floraison distribuée sur toute l'année. Ceci entraînant

cela, un plus grand nombre de pollinisateurs spécialisés autorisent une spéciation plus fine. Ces aspects favorisant le développement de la vie (température, absence d'extrêmes, ensoleillement, eau) permettent à tous les types d'êtres vivants de se développer. Cette multiplicité d'interactions nouvelles entre ces êtres vivants va permettre aussi un affinement de la spéciation.

Les quelques études moins théoriques et plus pragmatiques nous donnent une image d'une forêt de "terra firme" typique: on y trouve 400-600 arbres/ha, représentant 100-300 espèces/ha, dont 40-60 % ne sont présentes qu'à un seul individu. La moitié des troncs a un diamètre généralement inférieur à 20 cm DBH. La monodominance est rare ou alors liée généralement à des facteurs anthropiques ou naturels catastrophiques. Les familles les mieux représentées, surtout en nombre d'espèces, sont les *Leguminosae*, *Lecythidaceae*, *Burseraceae*, *Sapotaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Moraceae* et *Palmae*.

Les zones inondables sont moins riches en espèces, tout comme toutes les zones qui impliquent un facteur limitant édaphique.

De ces études, on peut tirer quelques enseignements quant aux méthodes: les surfaces étudiées sont généralement trop petites. La courbe espèce/surface semble atteindre une asymptote entre 3 et 5 ha. Le standard de la valeur minimale du diamètre du tronc pour que l'arbre soit retenu est fixée à 10 cm DBH. La pédologie et la géologie sont généralement inconnues.

L'étude de la diversité a amené certains à proposer des zones de protection, des réserves naturelles (PRANCE, 1982; PRANCE & LOVEJOY, 1985; TURNER & al., 1987; WHITMORE & PRANCE, 1987). Dans ces théories, l'explication proposée de l'origine de la diversité permet de définir de telles zones considérées comme génératrices de diversité. L'idée serait bonne si elle était vraie mais d'autres ont une explication différente pour ce phénomène (ASHTON, 1969, 1977; FEDOROV, 1966; FISCHER, 1960; GENTRY, 1988, 1989, 1990; HARTSHORN, 1978; HUSTON, 1979; JANZEN, 1970; PIANKA, 1966). Cette manière de faire est dangereuse car nous craignons que l'esprit simpliste et réducteur de certains dirigeants pourrait se contenter d'une telle explication pour se donner bonne conscience et faire disparaître une grande partie de la forêt tropicale, étant sûrs de conserver sa diversité ou tout au moins un tel potentiel dans de petits musées, appelés réserves naturelles, et généralement caractérisées par un fort taux d'endémisme. Nous pensons qu'on ne peut pas réduire une flore à ses endémiques.

RAVEN (1976) a montré que de petites réserves en pays tropicaux verraient l'extinction des espèces qu'elles contiennent. Pour lui, les mécanismes qui régissent la diversité ne sont pas les mêmes qu'en pays tempérés. Ces populations ont besoin d'une fécondation croisée entre individus largement dispersés. Seules des réserves de dimensions considérables pourraient être prises en considération.

La diversité des plantes influence la diversité des autres organismes qui influencent la stabilité de l'écosystème mondial. Partant de ce point de vue, la protection des plantes revient à protéger le genre humain. On ne saura pas si une plante était nécessaire avant que tout le système ne s'effondre. La protection des espèces dans leur milieu naturel ou semi-naturel se fera à moindre frais qu'une tentative de rétablissement ultérieure, avec des chances bien supérieures de réussite.

6. Petit glossaire

Aire basale (dominance): aire de la section du tronc mesurée à hauteur de poitrine (135 cm du sol) (BALSLEV & al., 1987).

DBH: mesure du diamètre d'un tronc pris à la hauteur de la poitrine (à 135 cm du sol).

Densité: nombre d'individus d'une espèce par unité de surface (CAIN & CASTRO, 1959: 135).

Densité relative: nombre d'individus d'un taxon divisé par le total des individus de l'échantillonnage $\times 100$ (BALSLEV & al., 1987).

Diversité: le nombre d'espèces d'une famille rencontrées dans l'échantillonnage (BALSLEV & al., 1987) ou: nombre d'espèces d'arbres d'une forêt par unité de surface dont le tronc atteint un diamètre minimal (RICHARDS, 1969).

Diversité relative: nombre d'espèces d'une famille divisé par le nombre total d'espèces $\times 100$ (BALSLEV & al., 1987).

Dominance: voir aire basale.

Dominance relative: aire basale d'un taxon divisé par le total de l'aire basale de l'échantillonnage $\times 100$ (BALSLEV & al., 1987).

Équitabilité ("equitability"): régularité ("evenness") de la distribution des individus parmi les espèces (REINERS & al., 1971).

Forêt à maturité: canopée multistrate, grande, riche en espèces ligneuses, grands arbres très souvent munis d'impressionnants contreforts, épiphytes abondants, nombreuses plantes grimpantes et lianes ligneuses (HARTSHORN, 1980).

Fréquence: définit la régularité avec laquelle on trouve une espèce. Pour une espèce: le rapport du nombre de fois que celle-là se trouve dans une unité de surface sur le nombre de fois que cette espèce aurait pu s'y trouver (CAIN & CASTRO, 1959). Pour BALSLEV & al. (1987), ayant utilisé la méthode du "point-centered quarter" (voir chap. 3.2.), ils définissent la fréquence comme le nombre de fois qu'une espèce se trouve dans 5 points consécutifs. La fréquence relative devient alors cette valeur divisée par la somme de toutes les fréquences $\times 100$.

Index de la Valeur d'Importance (IVI = Importance Value Index): pour une espèce est la somme des densité relative, dominance relative et fréquence relative (CURTIS & MACKINTOSH, 1951). Le même calcul est effectué au niveau de la famille et donne l'index de valeur d'importance de la famille (FIV = Family Importance Value) (MORI & al., 1983).

Niche: "Operationally, it seems most appropriate to define an ecological niche or ecological space as that space which no two species can continue to occupy for an indefinitely long period of time" (LEVIN, 1970).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AMADON, D. (1973). Birds of the Congo and Amazon forests: a comparaison. In: MEGGERS, B. J., E. S. AYENSU & W. D. DUCKWORTH (ed.), *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*: 267-277. Smithsonian Inst. Press, Washington.
- ANDERSON, A. B. & W. W. BENSON (1980). On the number of tree species in Amazonian forests. *Biotropica* 12: 235-237.
- ASHTON, P. S. (1969). Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* 1: 155-196.
- ASHTON, P. S. (1977). A contribution of rain forest research to evolutionary theory. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64: 694-705.
- AUCLAIR, A. N. & F. G. GOFF (1971). Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area. *Amer. Nat.* 105: 499-528.
- AUGSPURGER, C. K. (1984). Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.

- BAKER, H. G. (1963). Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science* 139: 877-883.
- BAKER, H. G. (1970). Evolution in the tropics. *Biotropica* 2: 101-111.
- BAKER, H. G. (1973). Evolutionary relationships between flowering plants and animals in American and African tropical forests. In: MEGGERS, B. J., E. S. AYENSU & W. D. DUCKWORTH (ed.), *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*: 145-159. Smithsonian Inst. Press, Washington.
- BALSLEV, H., J. LUTEYN, B. ØLLGAARD & L. B. HOLM-NIELSEN (1987). Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Bot.* 92: 37-57.
- BAWA, K. S. (1974). Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85-92.
- BEARD, J. S. (1946). The natural vegetation of Trinidad. *Oxford Forestry Memoirs* 20: 1-155.
- BLACK, G. A., T. DOBZHANSKY & C. PAVAN (1950). Some attempts to estimate species diversity and population density of trees in Amazonian forests. *Bot. Gaz.* 111: 413-425.
- BOOM, B. M. (1986). A forest inventory in Amazonian Bolivia. *Biotropica* 18: 287-294.
- BOOM, B. M. (1987). Un inventaris selvatico en la zona amazonica de Bolivia. *Ecologia en Bolivia* 10: 1-14.
- CAIN, S. A. & G. M. DE OLIVEIRA CASTRO (1959). *Manual of vegetation analysis*. Harper, New York.
- CAIN, S. A., G. M. DE OLIVEIRA CASTRO, J. MURCA PIRES & N. T. DA SILVA (1956). Application of some phytosociological techniques to Brazilian rain forest. *Amer. J. Bot.* 43: 911-941.
- CAMPBELL, D. G. (1989). The importance of floristic inventory in the Tropics. In: CAMPBELL, D. G. & H. D. HAMMOND (ed.), *Floristic inventory of tropical countries*: 5-30. The New York Botanical Garden, New York.
- CAMPBELL, D. G., D. C. DALY, G. T. PRANCE & U. N. MACIEL (1986). Quantitative ecological inventory of Terra Firme and Várzea tropical forest on the rio Xingu, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38: 369-393.
- CAUFIELD, C. (1985). *In the rain forest*. Knopf, New York.
- CLARK, D. A. & D. B. CLARK (1984). Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *Amer. Naturalist* 124: 769-788.
- COLINVAUX, P. (1987). Amazon diversity in light of the paleoecological record. *Quat. Sci. Rev.* 6: 93-114.
- CONNELL, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- CONNELL, J. H. (1987). Maintenance of species diversity in biotic communities. In: KAWANO, S., J. CONNELL & T. HIDAKA (ed.), *Evolution and coadaptation in biotic communities*: 201-218. Univ. Tokyo Press, Tokyo.
- CONNELL, J. H. & E. ORIAS (1964). The ecological regulation of species diversity. *Amer. Naturalist* 98: 399-414.
- CONNELL, J. H. & M. D. LOWMAN (1989). Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *Amer. Naturalist* 134: 88-119.
- CONNELL, J. H., J. G. TRACEY & L. J. WEBB (1984). Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecol. Monogr.* 54: 141-164.
- COTTAM, G. & J. T. CURTIS (1956). The use of distance measurements in phytosociological sampling. *Ecology* 37: 451-460.
- CURTIS, J. T. & R. P. MACINTOSH (1951). An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496.
- DANTAS, M. & N. R. M. MULLER (1979). Estudos fito-ecológicos do tropico úmido brasileiro 1- aspectos fitosociológicos da mata sobre terra roxa na região de Altamira. *An. Soc. Bot. Brasil* 30: 205-218.
- DANTAS, M., I. M. A. RODRIGUES & N. R. M. MULLER (1980). Estudos fito-ecológicos do tropico úmido brasileiro: aspectos fitosociológicos de mata sobre latissol amarelo em Capitão Po. *Bol. Pesq.* 9. EMBRAPA, Belém.
- DAVIS, T. A. W. & P. W. RICHARDS (1933). The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part I. *J. Ecol.* 21: 350-384.
- DAVIS, T. A. W. & P. W. RICHARDS (1934). The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part II. *J. Ecol.* 22: 106-155.
- DENSLOW, J. S. (1987). Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 431-451.
- DEYSSON, G. (1979). *Organisation et classification des plantes vasculaires. II Systématique*. SEDES, Paris.
- DIXON, J. R. & P. SOINI (1975). *Contr. Biol. Geol. Milw. Public Mus.* 4: 1-58.

- DIXON, J. R. & P. SOINI (1976). *Contr. Biol. Geol. Milw. Public Mus.* 12: 1-91.
- DOBZHANSKY, T. (1950). Evolution in the tropics. *Amer. Scient.* 38: 209-221.
- DONAHUE, P., T. PARKER, B. SORRIE & D. SCOTT (1988). *Birds of the Tambopata Nature Reserve Madre de Dios, Peru.*
- DUCKE, A. & G. A. BLACK (1953). Phytogeographical notes on the Brazilian Amazon. *Ann. Acad. Brasil. Sci.* 25: 1-46.
- DUELLMAN, W. E. (1978). *Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* 65: 1-352.
- ERWIN, D. H., J. W. VALENTINE & J. J. SEPKOSKI JR. (1987). A comparative study of diversification events: the early Paleozoic versus the Mesozoic. *Evolution* 41: 1177-1186.
- FAO-UNESCO (1971). *Soil Map of the World, IV South America.* UNESCO, Paris.
- FEDOROV, A. A. (1966). The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *J. Ecol.* 54: 1-11.
- FISCHER, A. G. (1960). Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution* 14: 64-81.
- GAN, Y. Y., F. W. ROBERTSON, P. S. ASHTON, E. SOEPADMO & D. W. LEE (1977). Genetic variation in wild populations of rain-forest trees. *Nature* 269(5626): 323-325.
- GAUSE, G. F. (1934). *The struggle for existence* (Reprint 1964). Hafner, New York.
- GENTRY, A. H. (1969). A comparison of some leaf characteristics of tropical dry and tropical wet forest in Costa Rica. *Turrialba* 19: 419-428.
- GENTRY, A. H. (1982a). Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 557-593.
- GENTRY, A. H. (1982b). Patterns of neotropical plant species diversity. In: HECHT, M. K., B. WALLACE & G. T. PRANCE (ed.), *Evolutionary biology* 15: 1-84. Plenum Press, New York.
- GENTRY, A. H. (1985). Some preliminary results of botanical studies in Manu Park. In: TOVAR, A. & M. RIOS (ed.), *Estudios biológicos en el Parque de Manu.* Ministerio de Agricultura, Lima.
- GENTRY, A. H. (1986a). Endemism in tropical vs. temperate plant communities. In: SOULE, M. (ed.), *Conservation biology*: 153-181. Sinauer Press, Sunderland.
- GENTRY, A. H. (1986b). An overview of neotropical phytogeographic patterns with emphasis on Amazonia. *An. 10 Simpósio do Tropicó Umido, Belém* 2: 19-35.
- GENTRY, A. H. (1988a). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1-34.
- GENTRY, A. H. (1988b). Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proc. Natl. Acad. USA* 85: 156-159.
- GENTRY, A. H. (1989a). Speciation in tropical forests. In: HOLM-NIELSEN, L. B., I. C. NIELSEN & H. BALSLEV (ed.), *Tropical forests. Botanical dynamics, speciation and diversity*: 113-134. Academic Press, London.
- GENTRY, A. H. (1989b). Tropical forests. In: KEAST, A. (ed.), *Biogeography and ecology of forest bird communities.* Oxford Univ. Press, Oxford.
- GENTRY, A. H. (1989c). Floristic similarities and differences between southern Central America and upper and central Amazonia. In: GENTRY, A. H. (ed.), *Four neotropical forests*: 141-157. Yale Univ. Press, New Haven.
- GENTRY, A. H. (1990). Evolutionary patterns in neotropical Bignoniaceae. *Mem. New York Bot. Gard.* 55: 118-129.
- GRANT, V. (1963). *The origin of adaptations.* Columbia Univ. Press, New York.
- GRUBB, P. J., J. R. LLOYD, T. D. PENNINGTON & T. C. WHITMORE (1963). A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy and floristics. *J. Ecol.* 51: 567-601.
- HART, T. B. (1990). Monospecific dominance in tropical rain forests. *Tree* 5: 6-11.
- HART, T. B., J. A. HART & P. G. MURPHY (1989). Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *Amer. Naturalist* 133: 613-633.
- HARTSHORN, G. S. (1978). Tree falls and tropical forest dynamics. In: TOMLINSON, P. B. & M. H. ZIMMERMANN (ed.), *Tropical trees as living systems*: 617-638. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- HARTSHORN, G. S. (1980a). Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12(suppl.): 23-30.

- HARTSHORN, G. S. (1980b). *Forest vegetation (of Manu Park, Peru)*. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica.
- HARTSHORN, G. S. (1983). Plants. In: JANZEN, D. H. (ed.), *Costa Rican natural history*: 118-157. Univ. Chicago Press, Chicago.
- HARTSHORN, G. S. (1989). Gap-phase dynamics and tropical tree species richness. In: HOLM-NIELSEN, L. B., I. C. NIELSEN & H. BALSLEV (ed.), *Tropical forests*: 65-73. Academic Press, London.
- HAYEK, A. (1926). *Allgemeine Pflanzengeographie*. Borntraeger, Berlin.
- HEINSDJIK, D. & M. A. DE BASTOS (1965). *Forest inventories in the Amazon*. F.A.O., Rome.
- HILTY, S. L. (1981). Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12: 292-306.
- HUBBELL, S. P. (1979). Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- HUSTON, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *Amer. Naturalist* 113: 81-101.
- HUTCHINSON, G. E. (1961). The paradox of the plankton. *Amer. Naturalist* 95: 137-145.
- INGER, R. F. (1980). Densities of floor-dwelling frogs and lizards in lowland forests of South-east Asia and Central America. *Amer. Naturalist* 115: 761-770.
- JANZEN, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Naturalist* 104: 501-528.
- JANZEN, D. H. (1974). Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6: 69-103.
- JEANMONOD, D. (1984). La spéciation: aspects divers et modèles récents. *Candollea* 39: 151-194.
- JORDAN, C. F. (1982). Nutrient cycling index of an Amazonian rain forest. *Acta Oecologia, Oecologia Generalis* 3: 393-400.
- JORDAN, C. F. (1985). Soils of Amazon rainforest. In: PRANCE, G. T. & T. E. LOVEJOY (ed.), *Amazonia*: 83-94. Pergamon Press, Oxford.
- JORDAN, C. F. (ed.) (1987). Amazonian rain forests. Ecosystem Disturbance and Recovery. *Ecol. Stud.* 60.
- JUNK, W. J. (1989). Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. In: HOLM-NIELSEN, L. B., I. C. NIELSEN & H. BALSLEV (ed.), *Tropical forests*: 47-64. Academic Press, London.
- KAHN, F., K. MEJIA & A. DE CASTRO (1988). Species richness and density of Palms in terra firme forests of Amazonia. *Biotropica* 20: 266-269.
- KARR, J. R. (1976). Within and between — Habitat avian diversity in African and Neotropical lowland habitats. *Ecol. Monogr.* 46: 457-481.
- KEEL, S. H. & G. T. PRANCE (1979). Studies of the vegetation of a white-sand black-water igapó (Rio Negro, Brazil). *Acta Amazonica* 9: 645-655.
- KNOLL, A. H. (1984). Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants. In: NITECKI, M. H. (ed.), *Extinctions*: 21-61. Univ. Chicago Press, Chicago.
- LAMAS, G. (1985). *Rev. Peruv. Entomol.* 27: 59-73.
- LEAN, J. & D. A. WARRILOW (1989). Simulation of the regional climatic impact of Amazon deforestation. *Nature* 342: 411-413.
- LECHTHALER, R. (1956). Inventário das árvores de um hectare de terra firme na zona Reserva Florestal Ducke, Município Manaus. *Inst. Brasil. Bibliogr. Document.* 3. Rio de Janeiro.
- LETTAU, H., K. LETTAU & L. C. B. MOLION (1979). Amazonia's hydrologic cycle and the role of atmosphere recycling in assessing deforestation effects. *Monthly Weather Review* 107: 227-238.
- LEVIN, S. A. (1970). Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *Amer. Naturalist* 104: 413-423.
- MacARTHUR, R. H. (1965). Patterns of species diversity. *Biol. Rev.* 40: 510-533.
- MacARTHUR, R. H. & R. LEVINS (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Amer. Naturalist* 101: 377-385.
- MacARTHUR, R. H. & J. W. MacARTHUR (1961). On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- MacARTHUR, R. H., H. RECHER & M. L. CODY (1966). On the relation between habitat selection and species diversity. *Amer. Naturalist* 100: 319-322.

- MacARTHUR, R. H. & E. O. WILSON (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MARQUES, J. M., E. SALATI & J. M. SANTOS (1980). Calculo de evapotranspiração real na bacia Amazônica através do metodo aerológico. *Acta Amazonica* 10: 357-361.
- MASCHINSKI, J. & T. G. WHITHAM (1989). The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *Amer. Naturalist* 134: 1-19.
- MORI, S. A. & B. M. BOOM (1987). The forest. *Mem. New York Bot. Gard.* 44: 9-29.
- MORI, S. A., B. M. BOOM, M. DE CARVALHO & T. S. DOS SANTOS (1983). Southern Bahian moist forests. *Bot. Rev.* 49: 155-232.
- MYERS, N. (1984). *The primary source: tropical forests and our future*. Norton, New York.
- MYERS, N. (1990). Mass extinctions: what can the past tell us about the present and the future ?. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology (Global and Planetary Change Section)* 82: 175-185.
- OLDEMAN, R. A. A. (1978). Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. In: TOMLINSON, P. B. & M. H. ZIMMERMAN (ed.), *Tropical trees as living systems*: 535-560. Cambridge Univ. Press, London, New York.
- PAINE, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *Amer. Naturalist* 100: 65-75.
- PEARSON, D. L. (1977). *Condor* 79: 232-244.
- PIANKA, E. R. (1966). Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *Amer. Naturalist* 100: 33-46.
- PIRES, J. M. (1966). The estuaries of the Amazon and Oyapoque rivers. *Proc. of the Decca Symposium. UNESCO*: 211-218.
- PIRES, J. M. (1972). Tipos de vegetações da Amazônia. *Publ. Avulsas Mus. Goeldi* 20: 179-202.
- PIRES, J. M. & H. M. KOURY (1958). Estudo de um trecho de mata de várzea próximo de Belém. *Boletim Técnico I.A.N.* 36: 3-44.
- PIRES, J. M., T. DOBZHANSKY & G. A. BLACK (1953). An estimate of the number of species of trees in an Amazonian forest community. *Bot. Gaz.* 114: 467-477.
- PRANCE, G. T. (1982). *Biological diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- PRANCE, G. T. & D. G. CAMPBELL (1988). The present state of tropical floristics. *Taxon* 37: 519-548.
- PRANCE, G. T. & T. E. LOVEJOY (ed.) (1985). *Amazonia*. Pergamon Press, Oxford.
- PRANCE, G. T., W. A. RODRIGUES & M. F. DA SILVA (1976). Inventário florestal de um hectare de mata de terra firme km 30 da Estrada Manaus-Itacoatiara. *Acta Amazonica* 6: 9-35.
- PRINGLE, S. L. (1969). World supply and demand of hardwoods. *Proceedings Conference on tropical hardwoods, State University College of Forestry, Syracuse University*. Chap. 1.
- RANKIN DE MERONA, J. & B. DE MERONA (1988). Les relations poissons-forêt. In: ANON., *Conditions écologiques et économiques de la production d'une île de várzea: 1, île du Careiro*: 202-228. ORSTOM, INPA, CEE.
- RAUNKIAER, C. (1934). *The life forms of plants and statistical geography*. Clarendon Press, Oxford.
- RAVEN, P. H. (1976). Ethics and attitudes. In: SIMMONS, J. B., R. I. BEYER, P. E. BRANDHAM, G. L. LUCAS & V. T. H. PARRY (ed.), *Conservation of the threatened plants*: 155-179. Plenum, New York.
- REGAL, P. J. (1977). Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science* 196: 622-629.
- REINERS, W. A., I. A. WORLEY & D. B. LAWRENCE (1971). Plant diversity in a chronosequence at Glacier Bay, Alaska. *Ecology* 52: 55-69.
- REVILLA, J. D. (1988). *Aspectos florísticos e ecológicos da floresta inundável (Várzea) do Rio Solimões, Amazonas, Brasil*. Ph.D. thesis INPA/FUA, Manaus.
- RICHARDS, P. W. (1945). The floristic composition of primary tropical rain forest. *Biol. Rev.* 20: 1-13.
- RICHARDS, P. W. (1952). *The tropical rain forest*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- RICHARDS, P. W. (1969). Speciation in the tropical rain forest and the concept of the niche. *Biol. J. Linn. Soc.* 1: 149-153.
- RICKLEFS, R. E., BUFFETAUT, HALLAM, HSU, JABLONSKI, KAUFFMAN, LEGENDRE & al. (1990). Biotic systems and diversity. Report of Working Group 4, Interlaken Workshop for Past Global Changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology (Global and Palanetary Change Section)* 82: 159-168.

- RODRIGUES, W. A. (1963). Estudo de 2,6 hectares de mata de terra firme da Serra do Navio, Território do Amapá. *Bol. Mus. Paraense Hist. Nat. Nov. Sér. Bot.* 19.
- SALO, J., R. KALLIOLA, I. HAKKINEN, Y. MAKINEN, P. NIEMELA, P. PUHAKKA & P. COLEY (1986). River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* 322: 254-258.
- SANDERS, H. L. (1968). Marine benthic diversity: a comparative study. *Amer. Naturalist* 102: 243-282.
- SCHULZ, J. P. (1960). Ecological studies on rain forest in northern Suriname. *Meded. Bot. Mus. Herb. Rijks Univ. Utrecht* 163: 1-267.
- SCOTT JR., N. J. (1976). The abundance and diversity of the herpetofaunas of tropical forest litter. *Biotropica* 8: 41-58.
- SIMPSON, G. G. (1969). The first three billion years of community evolution. *Brookhaven Symp. Biol.* 22: 162-177.
- SIOLI, H. (1984). The Amazon and its main affluents: hydrography, morphology of river courses, and river types. In: SIOLI, H. (ed.), *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river*: 127-165. Dr. W. Junk, Dordrecht.
- SNOW, D. W. (1965). A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15: 274-281.
- SPICHIGER, R., F. ENCARNACIÓN & M. CHOTA (1985). Catálogo de los nombres vernáculos de los árboles del Arboletum Jenaro Herrera y alrededores (provincia de Requena, departamento de Loreto, Perú). Contribución al estudio de la flora y de la vegetación de la Amazonia peruana. IX. *Candollea* 40: 595-629.
- SPICHIGER, R., J. MEROZ, P.-A. LOIZEAU & L. STUTZ DE ORTEGA (1989). Contribución a la Flora de la Amazonia Peruana. Los Árboles del Arboletum Jenaro Herrera. Vol. 1. Moraceae a Leguminosae. *Boissiera* 43: 1-359.
- SPICHIGER, R., J. MÉROZ, P.-A. LOIZEAU & L. STUTZ DE ORTEGA (1990). Contribución a la Flora de la Amazonia Peruana. Los Árboles del Arboletum Jenaro Herrera. Vol. 2. Linaceae a Palmae. *Boissiera* 44: 1-565.
- STEBBINS, G. L. (1974). *Flowering plants. Evolution above the species level*. The Belknap Press, Harvard Univ. Press, Cambridge.
- STEHLI, F. G., R. G. DOUGLAS & N. D. NEWELL (1969). Generation and maintenance of gradients in taxonomic diversity. *Science* 164: 947-977.
- SUKACHEV, V. N. (1958). On the tropical forests of China. *Vest. Akad. Nauk SSSR* 5: 106-113.
- SYMINGTON, C. F. (1941). Foresters' manual of Dipterocarps. *Malay. Forest Rec.* 16.
- TARDIEU, V. (1990). Moins d'espèces, est-ce un vrai danger? (Entretien avec P. H. Gouyon). *Quotidien Libération*, Paris, 12 février.
- TERBORGH, J. (1985). The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. *Amer. Midl. Naturalist* 126: 760-776.
- TERBORGH, J. W., J. W. FITZPATRICK & L. EMMONS (1984). *Fieldiana Zool.* 21: 1-29.
- TUKEY, H. B. (1968). *Paper presented to USIBP Conference on Plant-Plant Chemical Interactions*. Santa Barbara, California.
- TURNER, J. R., C. M. GATEHOUSE & C. A. COREY (1987). Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos* 48: 195-205.
- VELOSO, H. P. (1945). As comunidades e as estações botánicas de Teresópolis, Estado do Rio de Janeiro. *Bol. Mus. Nac. Rio de Janeiro* 3: 1-95.
- VILLA NOVA, N. A., E. SALATI & E. MATSUI (1976). Estimativa de evapotranspiração na bacia Amazônica. *Acta Amazonica* 6(2): 215-228.
- WALLACE, A. R. (1878). *Tropical nature, and other essays*. Macmillan, London.
- WENT, F. W. (1940). Soziologie der Epiphyten eines tropischen Urwaldes. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 50: 1-98.
- WHITMORE, T. C. (1978). Gaps in the forest canopy. In: TOMLINSON, P. B. & M. H. ZIMMERMAN (ed.), *Tropical trees as living systems*: 639-655. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- WHITMORE, T. C. (1985). *Tropical rain forests on the Far East* ed. 2. Clarendon Press, Oxford.
- WHITMORE, T. C. & G. T. PRANCE (Ed.) (1987). *Biogeography and Quaternary history in tropical Amazonia*. Clarendon Press, Oxford.

- WHITTAKER, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- WHITTAKER, R. H. (1977). Evolution of species diversity in land communities. *Evol. Biol.* 10: 1-87.
- WORBES, M. (1983). Vegetationskundliche Untersuchungen zweier Überschwemmungswälder in Zentralamazonien — Vorläufige Ergebnisse. *Amazoniana* 8: 47-65.
- WRIGHT, D. H. (1983). Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41: 496-506.