

#### ACADEMIE DE MONTPELLIER Université des Sciences et Techniques du Languedoc MONTPELLIER II

#### THESE

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc pour obtenir le diplôme de

#### **Doctorat en Sciences**

Spécialité : Physiologie et Biologie des Organismes et Populations Formation Doctorale : Biologie Végétale Tropicale Option: Ecosystèmes Forestiers Tropicaux



# Essai d'Interprétation Dynamique des Végétations en Milieu Tropical Inondable

La Plaine Alluviale de Haute Amazonie



#### Sandrine LAMOTTE

Soutenue le 26 Octobre 1992 devant le Jury composé de

Francis HALLE Jean-Louis GUILLAUMET Michel GODRON Gabriel ROUGERIE Hilgard O'REILLY STERNBERG Professeur USTL Montpellier Directeur de Recherche ORSTOM Professeur USTL Montpellier Prof. Univ. PARIS VII-Jussieu Professeur Univ. Berkeley (USA) Examinateur

Président Rapporteur Examinateur Examinateur

Rapporteurs: Jean-Louis GUILLAUMET Michel LECOMPTE

Directeur de Recherche ORSTOM Prof. Univ. PARIS VII-Jussieu

	  -    - 
	; i.

Une petite fille, citadine, fuyait la guerre... Sur le bord d'un fossé, elle regardait de ses yeux neufs, l'herbe étoilée de pâquerettes, le scintillement des boutons d'or...

> L'argent s'était fait or et malgré les repas manqués, la petite fille a grandi Elle est devenue ma grand-mère

> > Je dédie ce travail à Gilberte Prudhomme

	·			
				£0
•				

# TABLE DES MATIERES

Avant-Propos	
Remerciements	15
Introduction	<b>2</b> 1
La plaine alluviale amazonienne : un milieu particulier ?	
Végétation et dynamique fluviale	25
Importance économique de la plaine alluviale en Amazonie péruvienne	26
Quel avenir, pour l'écosystème et les hommes ?	27
Les aspects abordés dans ce travail	29
Méthode	
Première partie	
GEOGRAPHIE ET GEORMORPHOLOGIE	ı I
I. Presentation du Milieu	
Qu'est-ce que l'Amazonie ?	35
Le bassin hydrographique	35
La forêt amazonienne	37
Le cadre géomorphologique et la végétation	
Les régions écologiques	
Eaux noiresEaux blanches	4 1 42
Eaux claires	42
L'occupation humaine dans l'ensemble du bassin	
Les activités agricoles	4 7 4 8
- Comerphologic of Camerane and Comercial France and Camerane	
II. Dynamique Fluviale et Geomorphologie	
Spécificité de la Haute Amazonie	51
Comment se forment les reliefs ?	55
Terminologie	59
Situation et caractéristiques hydrographiques	60
Régime des eaux et durée d'inondation	
Les reliefs jeunes	63

Les unités géomorphologiques anciennes65
III. LA ZONE D'ETUDE
Dynamique fluviale sur le site de l'étude
Deuxième partie
LES VEGETATIONS PIONNIERES
INTRODUCTION
I. Les Vegetations des Levees
La plage83
A. Les peuplements pionniers
1. Levées dominées par <i>Gynerium sagittatum</i> (Aubl.) Beauv. 84 LEVEE 1. 84 LEVEE 2. 89 DISCUSSION Le dépérissement des <i>Gynerium</i> 92 Le développement de <i>Cecropia membranacea</i> Trécul 92 Conclusion. 93
2. Levées dominées par Cecropia membranacea
DISCUSSION
l Le peuplement pionnier de Cecropia membranacea
1) Hauteur

4) Densité	131 132 133 135 137
II Les grandes lignes de l'évolution de la végétation pionnièr des parcelles planes d'âge croissant mais d'altitude varia levées 1 à 7A.	
1) Evolution de la stratification. 2) Floristique	143 144 146 147 148 148 149 149
Structure horizontale de la végétation      Rôle de la topographie	3.153
B. Les végétations arborescentes post-pionnières Levées 7B à 9	
LEVEE 7BFormation superficielle, végétation LEVEE 8Formation superficielle, végétation LEVEE 9Formation superficielle, végétation	164
DISCUSSION	
<ul> <li>I Les grandes lignes de la végétation arborescente post-pion levées 7B, 8 et 9</li> </ul>	nière:
1) Stratification	175 177 178

Conclusion
II Structure de populations : les ligneux post-pionniers
Erythrina glauca Willdbread182Flcus insipida Willd. ssp. insipida183Calycophyllum spruceanum Bentham185Maquira coriacea (Karsten) C.C. Berg187Guarea guidonia Sleumer188Sloanea sp.189Espèces diverses190Conclusion192
Les végétations des levées : CONCLUSION193
II. LES VEGETATIONS DES DEPRESSIONS
INTRODUCTION
DEPRESSION A196
Formation superficielle, végétation DEPRESSION B197
Formation superficielle, végétation DEPRESSION C201
Formation superficielle, végétation DEPRESSION D202
Formation superficielle, végétation DEPRESSION E203 Formation superficielle, végétation
DISCUSSION
Les végétations des dépressions : quelle succession ?215 Conclusion218
CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE221
Troisième partie ADAPTATIONS PARTICULIERES A LA DYNAMIQUE FLUVIALE: QUELQUES ESPECES PRISES EN EXEMPLE
INTRODUCTION225
I. LES GRAMINEES

# A. Graminées semi-aquatiques

Echinochloa polystachya (HBK) Hitchc. var. spectabilis  Utilisation, aire de répartition, mode de colonisation  Paspalum fasciculatum Willd. ex Flügge  Utilisation, aire de répartition, écologie	
Traits caractéristiques des graminées semi-aquatiques	230
B. Graminée terrestre	
Gynerium sagittatum (Aubl.) Beauv Utilisation, aire de répartition, mode de colonisation	231
Particularités de Gynerium sagittatum	235
CONCLUSION	235
II. LES LIGNEUX PIONNIERS	
Cecropia membranacea Trécul	245
influence rétroactive sur le taux de sédimentation, adaptation à l'inondation  Conclusion	
III. AUTRES LIGNEUX	
A. Arbres	
Ficus insipida Willd. ssp. insipida	251
Utilisation, aire de répartition, écologie  Calycophyllum spruceanum (Benth.)Schum	255
Utilisation, aire de répartition, écologie  Maquira coriacea (Karst.) C.C. Berg	258
Utilisation, aire de répartition, écologie  Pseudobombax munguba (Mart. & Zucc.) Dugand	262
Utilisation, aire de répartition, écologie Conclusion	266
B. Arbustes	
Maclura tinctoria (L.) D. Don ex. Steudel	267

spécifique  Annona hypoglauca Martius  Utilisation, aire de répartition, comportement spécifique  Nectandra inundabilis Rohwer  Utilisation, aire de répartition, comportement spécifique  Conclusion	.271
DISCUSSION	
<ol> <li>Le statut des espèces dans les successions</li> <li>Des végétations pionnières qui se perpétuent</li> <li>Dispersion des graines</li> <li>Forêt de la plaine alluviale, forêt d'interfluves</li> <li>Origine de la flore des végétations inondables</li> <li>Un cas particulier d'adaptation : les Moraceae</li> </ol>	.276 .278 .280 .281
CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE	.287
DISCUSSION GENERALE	
INTRODUCTION	.291
I. LA STRUCTURE DES VEGETATIONS INONDABLES	
1) Stratification 2) Surface terrière et densité 3) Diversité structurale et floristique 4) La várzea et l'igapó	.297 .299
II. PEUT-ON PARLER DE SUCCESSION?	
Les levées : une dynamique successionnelle      Les végétations des dépressions : zonation, mosaïque      La comparaison avec les mangroves est-elle justifiée ?	.318
III. DE LA SUCCESSION AU CLIMAX ?	
Les forêts inondables et la notion de climax  2) Forêt perturbée-forêt stable ?	

# **CONCLUSION ET PERSPECTIVES**

CONCLUSION GENERALE	327	
Les Tropiques représentent-elles la norme en Biogéographie?  2) Stabilité, ou instabilité?	328	
PERSPECTIVES		
1) A suivre 2) Perspectives appliquées		
BIBLIOGRAPHIE		
REFERENCES CITEES		
* * *		
Liste des Especes citeesListe des TableauxListe des Figures	393	
Index	399	
ANNEXES		
I. Analyses granulométriques	1	
II. Dissémination des plantes dans la plaine alluviale amazonienne		
III. Liste des plantes collectées et milieux de récolte	XI	

\* \* \*

## Avant-Propos

Dans l'euphorie des derniers moments d'un travail de longue haleine -le premier long travail scientifique que représente une thèse, la joie de parvenir près d'un but fixé depuis longtemps, et qui a semblé parfois si lointain, efface le souvenir des difficultés rencontrées, et c'est une chose très positive. Seul le résultat compte, si modeste soit-il, et les enseignements que l'on peut en tirer pour soi-même.

Mais au terme d'un travail qui se voudrait scientifique, combien de lacunes qui ne sont pas comblées, de voies non explorées, d'idées à peine ébauchées ? Quel vide creusé autour d'une si petite construction... Quel champ immense, autour d'un achèvement qui pourrait n'être qu'un début.

Ce travail est basé sur des observations, des interprétations, des conclusions. Sur quelle réalité est-il fondé ?

"On a trop souvent la prétention de dire que ce que l'on sait est la Réalité. Un scientifique aura tendance à affirmer que ce que ses instruments de perception peuvent approcher est le Réel. Je crois qu'aujourd'hui un vrai scientifique ne dirait plus cela. Il rappellerait que ce que ses instruments perçoivent n'est qu'une parcelle de la Réalité, quelquechose de proportionnel à la capacité de son instrument, mais que le Réel se situe toujours infiniment au-delà" (Leloup, 1991).

"La science est limitée aux moyens physiques de recherche et ce serait réduire à néant ses propres efforts que de prétendre que son objet n'est pas physique et par conséquent pas justiciable de ses méthodes. Il y a pourtant peu d'hommes de science qui soutiendraient que les restrictions nécessaires de leurs méthodes délimitent nécessairement toute la vérité..."(Simpson<sup>2</sup>).

"C'est parce que toute science a pour point de départ un postulat qu'elle est subjective. Même celle qui nous apparaît comme la plus objective, matérialiste, concrète, est en fait la projection d'une partie de l'homme : partie qui déborde sur le Tout, et ce débordement doit être assumé par tous les hommes conscients, y compris et surtout, par ceux qui sont responsables de ces recherches parcellaires vides de "Pourquoi?" (Pons, 1985<sup>3</sup>).

Douter, "inverser le sens commun" (Lupasco, cité par Kahn, 19834), est donc

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>LELOUP J.Y., 1991. Un et nu. Daniel Pons ou l'éveil de l'être. 'Question de' n° 86, Albin Michel : 55-73.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>SIMPSON G.G., 1951. L'évolution et sa signification. Ed. Payot.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup>PONS D., 1985. Aux sources de la présence. Sève Editions.

<sup>&</sup>lt;sup>4</sup>KAHN F., 1983. Architecture comparée et dynamique de la rhizosphère en forêt tropicale humide. Thèse d'Etat, Univ. Montpellier II, 1983.

une source constante de réflexion, qui ne peut que permettre d'avancer vers de nouvelles voies encore insoupçonnées. Elle ne doit cependant pas être confondue avec une contradiction-conflit permanente avec tout ce qui EST. Car alors c'est le bon sens qui serait compromis. La perte du bon sens, c'est le combat stérile de l'homme contre la Nature, c'est la porte fermée à l'harmonie de l'être dans sa relation au monde, c'est la destruction et l'autodestruction, la fuite en avant, le suicide, individuel ou collectif.

L'homme qui se veut scientifique ne doit pas surestimer son rôle. Plus il cherche à se donner de l'importance, plus il se prive d'en acquérir. La science est le seul moyen que nous ayions d'essayer de percevoir une réalité qui nous est par essence inaccessible dans sa globalité.

"Le domaine des faits scientifiquement analysés s'est prodigieusement étendu et la connaissance théorique s'est approfondie au-delà du prévisible. Mais la capacité humaine de compréhension est et reste liée à des limites étroites. Il s'avère donc inéluctable que l'activité d'un seul chercheur se réduise à un secteur de plus en plus restreint par rapport à l'ensemble des connaissances. En conséquence, toute spécialisation interdirait une simple intelligence générale de l'ensemble de la Science, indispensable cependant à la vigueur de l'esprit de recherche, et, en conséquence, elle éloignerait inexorablement des autres développements de l'évolution. (...) Tout chercheur sérieux éprouve un jour cette évidence douloureuse de la limitation. Malgré lui, il voit le cercle de son savoir se rétrécir de plus en plus." (Einstein<sup>1</sup>).

Comment, dans ce contexte paradoxal où la compréhension de notre environnement nous commande d'unir les disciplines tout en saisissant l'infirmité de l'homme face à ce projet d'envergure, prétendre travailler aux frontières de la botanique et de la géomorphologie, de la géographie et de l'écologie ?

Je n'ai pu que tenter d'intégrer de petites bribes de connaissance, rechercher leur articulation dans un contexte précis, avec l'espoir de parvenir à des conclusions simples, si tant est que cela est possible. Car "le simple n'est pas le facile" (Mouttapa, 1990<sup>2</sup>).

"Le simple comprend le complexe et sait qu'il est inutile, voire impossible, de l'expliciter de façon exhaustive, sous peine de confusion" (Pons, 1985).

Il ne me reste que l'espoir d'avoir un tant soit peu échappé à cette confusion, l'espoir que cette bribe de travail, peut-être utilisable, puisse aussi être utile.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>EINSTEIN A., 1934. Comment je vois le monde. Ed. Flammarion (rééd. 1979).

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>MOUTTAPA J., 1990. Colloque "Présence de Daniel Pons", Univ. Paris-Sorbonne, 24 nov. 1990, Sève Editions.

#### Remerciements

Je tiens à remercier en premier lieu Francis HALLE. Je considère comme une chance exceptionnelle d'avoir pu travailler dans son Laboratoire, et je lui suis reconnaissante d'avoir bien voulu m'y accueillir, et accepter la direction de mon travail. Ses suggestions, toujours si délicatement formulées, ont constitué une source de réflexion et d'enseignements stimulante. Je le remercie également d'avoir bien voulu présider le Jury de soutenance.

Les discussions, malheureusement trop peu nombreuses, avec Jean-Louis GUILLAUMET, ont été fructueuses et enrichissantes. Je le remercie d'avoir accepté de faire partie du Jury, et d'assurer le rôle de Rapporteur.

Michel LECOMPTE a dirigé mes travaux pendant deux années consécutives à l'Université Paris VII. La confiance qu'il a bien voulu m'accorder et la sûreté de ses conseils ont alors constitué un encouragement sans faille qui fut également un atout précieux pendant le travail de thèse. Je le remercie pour ses conseils pendant le travail de rédaction, ainsi que d'avoir accepté d'être Rapporteur.

Michel GODRON m'a fait l'honneur de s'intéresser à mon travail. Je le remercie pour ses conseils et sa présence dans le jury.

Je suis également reconnaissante à Gabriel ROUGERIE d'avoir accepté d'être présent, et je le remercie pour ses suggestions au cours du travail de rédaction. Je n'ai pas oublié ses "petits miracles", petites plantes du désert nées de gouttes de rosée, qui ont contribué à me faire mieux percevoir la beauté des mystères qui nous environnent. Même si les plantes amazoniennes, elles, ne sont pas nées que de quelques gouttes de rosée, mais de grosses gouttes de pluie...

La présence de Hilgard O'Reilly STERNBERG est également un honneur, et j'espère être digne du voyage qu'elle a nécessité. Son ample vision des problèmes spécifiques à l'Amazonie et au développement des régions tropicales en général, a notamment permis un élargissement des références à des travaux parfois peu connus dans le monde scientifique.

A tous, j'adresse l'expression de mes remerciements, et de ma gratitude.

\* \* 1

L'ORSTOM a mis à ma disposition une partie des moyens matériels nécessaires au travail de terrain, et assuré mon accueil au Pérou. Ceci fut rendu possible grâce à Yves GILLON et je luis en suis très reconnaissante. Je tiens également à remercier Henri POUPON, responsable de la mission ORSTOM à Lima pendant mon séjour au Pérou, et Jean-François DUMONT pour son soutien logistique dans le travail géomorphologique. Francis KAHN fut à l'initiative des contacts entre l'ORSTOM ET l'IIAP (Instituto de Investigaciones

de la Amazonía Peruana), grâce auxquels mon séjour au Pérou put être organisé, ce dont je le remercie. Le traitement des échantillons de sols a été fait au Laboratoire d'Analyse de l'ORSTOM à Bondy, et je remercie Mireille DELAUNE qui a effectué les analyses. Je remercie enfin Jean-Marie FRITSCH, pour ses critiques et suggestions au cours de l'interprétation géomorphologique des données.

Jaime MORO et Roger BEUZEVILLE ont successivement assuré la présidence de l'IIAP pendant mon séjour au Pérou, et je les remercie pour l'accueil qu'ils m'ont réservé, ainsi que pour le soutien logistique et matériel de l'IIAP pendant le travail de terrain. Je tiens à exprimer ma gratitude à l'égard de José LOPEZ PARODI, Directeur du Centre de Recherches de l'IIAP à Jenaro Herrera, pour son accueil chaleureux, ainsi que pour son continuel soutien logistique, scientifique et amical.

\* \* \*

Le travail de terrain en compagnie de Jean-François DUMONT et sa passion pour son travail géologique, furent étroitement liés à une volonté partagée de rapprochement des disciplines. J'étais souvent perdue dans la chronologie de ses hypothèses datatoires, et les *Cecropia*, *latiloba* ou pas, ne lui évoquent peut-être pas de souvenirs ineffables. C'est cependant ce rapprochement interdisciplinaire qui a alimenté une bonne partie de ce travail.

Les contacts si enrichissants avec Guy COUTURIER et Cornelis C. BERG, avec qui la collecte sur le terrain fut une véritable joie, leur générosité, seront inoubliables.

A tous trois, j'adresse toute ma reconnaissance, pour avoir bien voulu me faire bénéficier d'un peu de leur vaste expérience, tout en faisant semblant d'oublier que la mienne était si petite...

\* \* \*

Je remercie Emma CERRATE, Directrice du Muséum d'Histoire Naturelle de l'Université San Marcos de Lima, et Franklin AYALA, Directeur de l'Herbarium Amazonense d'Iquitos, pour m'avoir autorisé l'accès à leurs collections de plantes. Je remercie les botanistes qui ont contribué à l'identification des plantes récoltées : C.C. BERG, Directeur de l'Arboretum de Store Milde (Norvège), A. GENTRY, R. GEREAU, D. NEILL, H. VAN DER WERFF, J. ZARUCCHI du Jardin botanique de St-Louis (Missouri), O. TOVAR, du Muséum d'Histoire Naturelle Javier Prado de Lima, K. MEJÍA, de l'IIAP.

Merci, du fond du coeur, à tous ceux dont la confiance m'a soutenue. C'est un ingrédient de base, nécessaire et indispensable pour parvenir au but... puis aux suivants. Merci à tous ceux qui, de près ou de loin, récemment ou il y a plus longtemps, m'ont permis, d'une façon ou d'une autre, d'en arriver à vivre cette expérience tropicale et studieuse, et d'aboutir à son terme.

Je remercie ma famille pour son soutien.

Merci, du fond du coeur, à Chakib MALEK, et à travers lui à Jeannette, Daniel, et toute leur famille si chaleureuse.

Je rends un hommage particulier à José BACELAR, à sa guitare vibrant de vie...

Merci à Marco BELY, Anne et Louis CARAMEL, Christine DUPUIS, Ouardia IDER, Florence LIZY, Francine MANSIET, Bernard MARCHAND, Philippe REKACEWICZ, Guy STOLL. Luc VEILLON et de nombreux autres.

J'ai une pensée toute particulière pour notre petite Elisha, dont l'arrivée fut un véritable rayon de soleil, ainsi que pour son Papa, qui a dû accepter la difficulté qu'il y avait à rendre compatible le rôle de maman avec celui de thésiste. Cette difficulté incontournable et ses conséquences ont dû être assumés, et je mentirais en prétendant que ce fut toujours facile.

Ma reconnaissance va vers tous ceux qui m'ont accompagnée dans mon travail, de terrain, d'herbier, de rédaction.... Saliha et Jean-François DUMONT m'ont chaleureusement accueillie à Lima, Saliha m'a aidée à la réalisation d'une partie des croquis. Je remercie Wil de JONG, pour son amitié et son soutien, Jaime Alonso LLOSA, pour son amitié si dévouée et un travail de terrain inoubliables, Christine PADOCH, qui a bien voulu me faire participer à l'une de ses missions, Viriato VASQUEZ, pour sa noblesse d'homme de la Terre et son dévouement généreux.

Je remercie chaleureusement toute l'équipe du Laboratoire de Botanique de Montpellier, et particulièrement Elio SANOJA, Jeannine BLANC, Guy CABALLÉ, Olivia DELANOË, Philippe HECKETSWEILER...

Merci aux chercheurs, techniciens et ouvriers de l'IIAP: Luis CAMPOS, Luis FREITAS, Herminio INGA, Manuel ISUIZA, Kember MEJIA, Luis MORI, Roger PÊZO, Margarita ALVARADO, Delio ANGULO, Roberto CANAYO, Edwin GATICA, Humberto PACAYA, Marcio TORRES, et tous ceux que je ne peux citer...

Je tiens aussi, et ce n'est qu'équité, à souligner la profonde connaissance du milieu qu'ont les habitants de la région de Jenaro Herrera et la plupart des ouvriers de l'IIAP. Malgré toutes les années de terrain que nous pourrions accumuler, il nous serait bien difficile de parvenir à une telle finesse dans la perception des phénomènes. Ce savoir fut une source d'apprentissage et le dévouement qui l'accompagnait une aide précieuse dans mon travail.

P.
!
r

**INTRODUCTION** 

Li

#### INTRODUCTION

Les écosystèmes inondés naturels, périodiquement submergés ou saturés d'eau, situés à la frontière entre les écosystèmes aquatiques et les écosystèmes terrestres, ont, particulièrement depuis une vingtaine d'années, retenu l'attention des scientifiques en raison de leur spécificité, de leur richesse biologique, et de la rareté des informations s'y rapportant, notamment dans les régions tropicales (GOPAL et. al. 1980, DECAMPS & NAIMAN 1989).

La physiologie et la morphologie des plantes de végétations inondées sont restées peu étudiées. Par exemple, les travaux sur la réaction des plantes ligneuses à l'inondation sont rares, et à notre connaissance plus anciennes en zones tempérées (HOSNER 1959, DICKSON et. al. 1965, HOOK & BROWN 1973) que tropicales (JUNK 1989, WORBES 1985, 1989), comparés aux nombreuses études portant sur les réactions des plantes à la sécheresse (voir les synthèses de SLAVIK 1963 et PALEG et al. 1981).

L'émission de racines adventives qui se produit sur certains ligneux inondés par l'eau douce (CORNER 1978, LEONARD 1947, LOUIS 1947, GUILLAUMET 1967, HOOK & BROWN op. cit.) reste peu décrite.

L'imbrication étroite qui existe entre la biologie des nombreuses espèces de poissons et le régime des eaux des grands cours tropicaux, bien connue des populations indigènes comme le soulignait VERISSIMO (1895) dès la fin du siècle dernier, semble n'avoir suscité de nouvel intérêt dans le monde scientifique que récemment (DAVIES & WALKER 1986).

La présence de plantes semi-aquatiques et terrestres dans les successions de végétation des plaines alluviales, oriente la réflexion vers la limite qui sépare les plantes aquatiques et terrestres, et, partant, les milieux : cette limite est indiscernable chez les plantes (SCULTHORPE 1967). Elle semble de même impossible à établir pour les milieux inondés, comme les travaux de JUNK en sont l'illustration pour l'Amazonie. Portant tout d'abord sur les écosystèmes aquatiques (1970, 1973, 1980, 1983, 1984a et b), ils s'orientent progressivement vers l'observation des écosystèmes où la phase émergée est de plus en plus longue : en 1986, après avoir résumé les diverses adaptations des plantes aquatiques et semi-aquatiques, depuis les espèces flottantes, jusqu'aux espèces enracinées, supportant ou non la submersion, en passant par les espèces enracinées aux basses eaux et temporairement flottantes en

temps de crue..., il inclut les végétations pionnières ligneuses dans une typologie des milieux inondés amazoniens, et aborde le thème des successions de végétations, faisant le lien entre les premiers stades où s'épanouissent les graminées semi-aquatiques, et la forêt. Ce lien était aussi souligné par TURNER (1980) à propos des communautés animales des écosystèmes inondés en général : "Animal consumption, production, and biomass in wetlands are intermediate between terrestrial and aquatic systems" (p. 405).

"La notion classique d'écosystème s'applique mal aux systèmes fluviaux, étirés dans l'espace et le long desquels les rapports les plus variés se font et se défont entre des milieux aquatiques et terrestres plus ou moins interconnectés" (DECAMPS & NAIMAN, 1989). L'écosystème fluvial est naturellement étiré en longueur : "les ruisseaux et les rivières constituent des écosystèmes longitudinalement solidaires dans lesquels, par suite de l'écoulement des eaux, la dynamique des systèmes situés en aval dépend des processus physico-chimiques et biologiques qui se déroulent en amont" (op. cit.). Mais la "solidarité" prévaut de même depuis la berge vers l'intérieur de la plaine inondable (JUNK 1989, CARLIN & PETTS 1992), la limite entre milieu aquatique et terrestre étant d'autant moins perceptible que la plaine alluviale est large, comme c'est le cas pour l'Amazone et ses grands affluents.

La végétation est constituée d'organismes vivants : son observation directe, basée sur une connaissance relative de la vie de ces organismes, individuellement et dans le cadre de la communauté à laquelle ils appartiennent, permet de faire des déductions sur le passé et de les projeter dans l'avenir à partir des observations du présent, afin de reconstituer une dynamique hypothétique.

Cependant, dans un contexte fluvial où la dynamique est particulièrement active, et le milieu changeant, cette dynamique, d'hypothétique, peut devenir improbable ou impossible à évaluer, du fait d'un ralentissement extrême du rythme d'évolution des végétations, perturbé par la géomorphologie et soumis à l'influence marquée des facteurs externes.

## La plaine alluviale amazonienne : un milieu particulier ?

Les écosystèmes inondés de la plaine alluviale amazonienne ont été étudiés depuis la cinquième décennie de ce siècle par des chercheurs de nombreuses

disciplines, particulièrement au Brésil\*: limnologie (FITTKAU, ILLIES, JUNK, MARLIER, SIOLI), climatologie, hydrologie, cycle de l'eau (FRANKEN, LEOPOLDO, MARQUES, SALATI), sédimentologie (IRION, KROOK, OLTMAN), géomorphologie (AB'SABER, ANDRADE, STERNBERG, TRICART), biochimie des eaux (FISHER, FURCH, KLINGE, MELACK), zoologie: mammifères aquatiques (BEST, LAYNE, PILLERI), terrestres (CORDEIRO, GONZALEZ-JIMENEZ), ichtyologie (BAYLEY, GERY, LOWE-MCCONNELL, MYERS).... La géographie (RIZZINI, STERNBERG, THERY), la géologie (BAKER, DUMONT, KLAMMER, PUITZER, RÜEGG), l'écologie (TERBORGH), la botanique (AUBREVILLE, FOSTER, GENTRY, PIRES, PRANCE), l'anthropologie (DENEVAN, HECHT, MEGGERS)..., ont naturellement trouvé dans la plaine alluviale des voies de recherches situées dans le prolongement des travaux menés sur les interfluves.

En remontant jusqu'au siècle dernier, il faudrait citer BATES, BOUILLENNE, CREVAUX, HUMBOLDT, MARCOY, SPRUCE, ULE, WALLACE, et d'autres, pour leurs travaux ou leurs récits de voyages sur l'Amazone et ses grands affluents...

La plaine alluviale amazonienne a fait l'objet de peu de travaux d'orientation écologique ou pluridisciplinaires après ceux de HUBER (1903, 1906, 1910), ainsi que l'a souligné JUNK (1980, 1983).

L'étude de l'écologie des milieux inondés amazoniens s'est intensifiée depuis le début des années soixante-dix par une série de travaux qui ont abouti à une réflexion d'ensemble menée essentiellement par JUNK (voir ci-dessus) et SIOLI (1984). L'étude de la faune du sol (ADIS, IRMLER), des cernes de croissance des arbres (WORBES), des plantes aquatiques et semi-aquatiques (HOWARDS-WILLIAMS, JUNK), des relations entre la faune et la forêt (GOULDING, GOTTSBERGER, KRAMER), la dissémination des espèces végétales (KUBITZKI, SMYTHE), sans oublier les études intégrant plus particulièrement l'homme dans son milieu (SMITH 1981, DENEVAN 1984...), ont peu à peu contribué à l'élaboration d'une conception intégrée de la plaine alluviale amazonienne.

L'eau, la terre, la végétation, la faune et l'homme, y vivent étroitement associés. Les nombreux poissons, principale source de protéines pour les populations humaines, ont une alimentation fondée sur la production de phytoplancton, mais aussi sur la disponibilité en partie saisonnière de pollen, graines et fruits. La floraison et la fructification de nombreuses plantes sont liées à la périodicité des crues, contrairement aux espèces ligneuses des milieux tropicaux non inondables sud-américains et africains, dont la floraison et la fructification sont synchronisées avec

<sup>\*</sup> Nous citons ici les auteurs les plus fréquemment rencontrés dans la littérature à laquelle nous avons pu accéder, cette liste n'est naturellement pas exhaustive.

la saison "sèche" (JANZEN 1967, BAKER 1973). Les associations et successions de végétations sont intimement liées aux mouvements des rivières. Un lien étroit existe entre la dissémination des plantes et le milieu aquatique. Ce lien fut observé en Amazonie par HUBER (1910), et précisé par DUCKE (1948), son étude a été récemment relancée, à travers celle de l'écologie des poissons, par GOTTSBERGER (1978) et GOULDING (1980, 1983, 1985).

JUNK (1980) mentionnait "a falta notável de trabalhos que tratem da interrelação entre o meio ambiente aquático e terrestre, especialmente em relação ás mudanças entre a fase aquática e a fase terrestre<sup>1</sup>", qu'il attribuait notamment à la difficulté d'appliquer les termes, les concepts et les méthodes classiquement utilisés en limnologie à l'écosystème amazonien : "As pronunciadas oscilações periódicas do nivel de água, em combinação com mudanças entre a fase aquática e a fase terrestre em grande escala, provocam condições, que não correspondem nem a lagos e rios nem a pântanos e águas temporárias<sup>2</sup>"(op. cit.). Il soulignait "a grande complexidade das condições ecológicas nas áreas inundaveis, e uma certa interferencia entre limnología e ecología terrestre, provocando un descuido por parte de ambas as ciências3" (op. cit.). Il mettait alors en évidence la spécificité des écosystèmes inondés amazoniens, due à l'étendue des espaces géographiques qu'ils concernent, et proposait de considérer ces zones inondables comme un écosystème spécifique, ni terrestre ni aquatique, et de l'étudier en tant que tel (voir aussi HOWARDS-WILLIAMS 1977). En réponse à l'élaboration du concept de continuum fluvial appliqué aux cours d'eau des climats tempérés (VANNOTE et al. 1980) et d'une réflexion sur les écosystèmes liés aux cours d'eaux en milieu tempéré et arctique (HYNES 1975, MINSHALL et al. 1985, NAIMAN et al. 1987), il proposait en 1989, conjointement avec BAYLEY et SPARKS "the flood pulse concept in river-floodplain systems", basé sur la conception d'un écosystème de transition entre le milieu aquatique et le milieu terrestre : the "aquatic/terrestrial transition zone". Dans cet écosystème où la pulsation régulière de la masse d'eau en circulation dans les artères du réseau hydrographique serait "the major force controlling biota in river floodplains", "lateral exchange between floodplain and river

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>le manque notoire de travaux sur les interrelations entre les milieux aquatique et terrestre, particulièrement en relation avec les changements entre les phases aquatique et terrestre.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>Les oscillations prononcées et périodiques du niveau de l'eau, combinées avec les changements entre les phases aquatique et terrestre à grande échelle, créent des conditions qui ne correspondent ni à celles des lacs, ni des rivières, ni des marécages, ni des zones inondées temporairement.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup>la grande complexité des conditions écologiques des zones inondables, et une certaine interférence entre la limnologie et l'écologie terrestre, provoquant un manque d'intérêt de la part des deux domaines de recherche concernés.

channel, and nutrient recycling within the floodplain have more direct impact on biota than the nutrient spiralling discussed in the river continuum concept" (p. 112).

Les phénomènes méritent peut-être d'être appréhendés différemment selon les latitudes où on les observe. L'extension de la plaine alluviale amazonienne atteint des dimensions considérables, et le rapport de la largeur de l'Amazone sur la largeur de son lit majeur, comparé à celui des rivières sous les hautes latitudes, est un élément déterminant. "It may be more a problem of perceptual scale than of actual differences in ultimate controlling factors" (NAIMAN et al. 1987, p. 1155). Il ne s'agit plus d'un milieu affecté par un gradient linéaire de l'amont vers l'aval, mais d'un milieu affecté par un gradient aréolaire, de la rive vers l'intérieur de la plaine alluviale, où les limites entre le terrestre et l'aquatique, et, au sein de ce dernier, entre le lentique et le lotique, sont floues...

STERNBERG avait pressenti l'importance du rythme et des dimensions dans l'écologie de la plaine alluviale amazonienne : "It is a mighty heartbeat, and a steady one : the inundation that covers much of the floodplain, is remarkable, not only for its magnitude, but also for its regularity" (1975, p. 20).

## Végétation et dynamique fluviale

VANNOTE et al. (1980) montraient la nécessité de relier l'étude des écosystèmes d'eaux courantes aux processus d'hydrologie et de géomorphologie fluviale, tandis que HUBER (1910) soulignait déjà "a relação intima que ha entre as questões hydrographicas e o problema da vida e da morte das mattas de várzea<sup>4</sup>" en Amazonie.

Dans la description des conditions d'existence, de la dynamique et de la structure des végétations inondées, il était indispensable d'englober la dynamique fluviale. Cette dernière joue un rôle important pendant l'installation des plantes pionnières, mécanique et de transport des graines notamment, et le développement des végétations exerce une rétroaction sur les processus de sédimentation. Par ailleurs, la vie des végétaux est largement conditionnée par la durée des inondations, au sein de processus qui façonnent le support édaphique.

"Les relations plantes-sols s'établissent dans les deux sens : l'action du substratum qui, par ses caractères, contribue à la sélection du matériel végétal qui le colonise trouve sa réciproque dans les actions de ce même matériel sur les caractères

<sup>&</sup>lt;sup>4</sup>l'étroite relation qui existe entre les problèmes hydrographiques et celui de la vie et de la mort des forêts de *várzea* [plaine alluviale].

physico-chimiques du sol" (LEMEE 1959). Dans le cas présent, il convient d'ajouter à l'action du substratum la durée des inondations, et au rôle du matériel végétal une action mécanique favorisant la rétention et l'accumulation des sédiments.

Les espèces et les communautés de plantes répondent diversement aux contraintes imposées par les inondations annuelles, à travers leur distribution et leur morphologie, de façon d'autant plus prononcée que l'inondation est longue. Ce phénomène est bien connu des agriculteurs, concentrés, comme la majeure partie de la population, dans la plaine alluviale.

# Importance économique de la plaine alluviale en Amazonie péruvienne

Fertilité et accessibilité sont les chevilles de l'exploitation des terres de la plaine alluviale, depuis l'extension des pratiques agricoles en Amazonie (cf. Première partie, chapître II) : ce sont les zones les plus productives du point de vue agricole. Les sols des interfluves amazoniens sont pauvres, leur préservation n'est possible qu'en cas de culture itinérante et de pression démographique réduite, comme dans l'ensemble des forêts tropicales humides.

La plaine alluviale fournit la majeure partie des produits de consommation locale, dont l'exploitation s'est élargie depuis une vingtaine d'années dans un but commercial, accroissant la recherche des terres, et favorisé par les politiques agricoles gouvernementales menées dans la région (prêts bancaires à "crédit zéro" par exemple). Les zones les plus proches des agglomérations sont très disputées et font l'objet d'une forte concurrence pour leur exploitation, rendue d'autant plus complexe qu'une partie d'entre elles apparaît et disparaît au gré de la vie des rivières (cf. Première partie, chapître III).

Le problème du calendrier agricole et du rythme des inondations a été partiellement résolu par la recherche et l'importation de variétés de riz, d'abord en Selva Alta (contreforts andins), puis en Selva Baja (plaine amazonienne), adaptées à la courte période de décrue. L'érosion des terres défrichées, les pesticides utilisés pour la culture du riz irrigué, épuisent rapidement les sols en Selva Alta, tandis que les engrais et l'irrigation ne sont pas nécessaires dans la plaine alluviale.

Par ailleurs, le poisson y est la principale source en protéines avant les produits de la chasse. Les animaux se raréfient d'ailleurs par suite d'une exploitation trop intense, là aussi dans un but commercial, qui n'est pas seulement alimentaire : peaux, animaux de laboratoires, plumes, graisse etc..., ce dernier point valant aussi bien pour les animaux de "terre ferme".

Les ressources sont aussi minérales : des gisements de pétrole existent dans la plaine alluviale amazonienne, notamment au Pérou. La question qui se pose n'est pas originale : étant donnée la situation économique du pays, faut-il privilégier la préservation du milieu naturel, ou une entrée potentielle de devises dans le pays ?

#### Quel avenir pour le milieu, et les hommes ?

La plaine alluviale amazonienne est en pleine mutation depuis la deuxième moitié du 19e siècle : le "boom" du caoutchouc a rétabli un peuplement humain dans un milieu antérieurement déserté par les Indiens suite aux sauvageries européennes de la Conquête (AUROI 1988). La population d'aujourd'hui est descendante d'immigrants d'autres régions, aussi bien au Pérou qu'au Brésil, ou immigrante ellemême (cf. Première partie, chapître I).

La plaine, nouvellement ré-investie par l'homme, est de plus en plus soumise à la pression de la démographie et des activités agricoles, d'élevage, transport et commerce.

Les forêts n'ayant pas subi l'influence de l'homme deviennent rares à l'échelle mondiale, y compris les forêts équatoriales que l'on croyait pourtant "vierges" (RICHARDS 1955, LESCURE 1985). Ceci est *a fortiori* vrai dans un milieu où l'homme trouve des conditions privilégiées pour sa subsistance. De plus en plus destructifs, par irrespect des rythmes biologiques, et souvent soumis à l'effet "boule de neige" (érosion et épuisement des sols par exemple), les déséquilibres provoqués par l'homme sont dangereux car souvent irréversibles.

La dégradation des sols par les pratiques agricoles est un problème qui ne se pose pas dans les plaines alluviales amazoniennes, grâce à la fertilisation annuelle des sols par l'apport de nutriments en suspension dans l'eau, ainsi que par la forte productivité primaire des eaux stagnantes (FISHER T.R. in press, FITTKAU *et al.* 1975, HOWARD-WILLIAMS & JUNK 1976, 1977, RAI & HILL 1984) et les échanges constants qui ont lieu entre ces dernières et les eaux courantes (IRMLER 1979, NORTCLIFF & THORNES 1988).

Mais une ponction excessive s'exerce sur les ressources naturelles depuis que l'économie de subsistance tend à prendre une orientation commerciale; elle concerne particulièrement la faune et le bois et peut conduire à la disparition d'espèces. Elle reste pour l'instant locale au Pérou, mais tend à s'amplifier et "faire tache d'huile" autour des centres urbains : Ceiba pentandra ("huimba") est devenue rare entre lquitos et Requena, petite ville située à plus de 200 km en amont de la capitale

régionale, et le "paiche" (*Arapaima gigas*), poisson remarquable pouvant atteindre 3m de longueur, voire plus (GERY 1984), est introuvable près des villes. Ces inconvénients pourraient être paliés par la culture ou l'élevage. Des tentative sont entreprises dans ce sens, au niveau des communautés villageoises (culture de *Cedrelinga catanaeformis* -"tornillo" au village de Yanallpa, entre Jenaro Herrera et Requena), ainsi que des recherches en agroforesterie et en pisciculture (CIJH, IIAP).

Les chasseurs des villages riverains doivent cependant aller chercher de plus en plus loin des rivières des animaux de plus en plus rares (félins, cervidés, agoutis et rongeurs divers, etc...).

L'un des déséquilibres écologiques provoqués par l'homme dans la plaine alluviale amazonienne du Pérou s'exercerait depuis l'amont des rivières par une déforestation irraisonnée des versant andins (GENTRY & LOPEZ-PARODI 1980, SIOLI 1984), susceptible d'augmenter le volume de la charge sédimentaire, et d'affecter la dynamique fluviale des cours d'eaux turbides par une amplification de la courbe des crues. Ceci ne manquerait pas d'affecter l'ensemble de l'écosystème car en écologie fluviale, ce sont les interactions entre le fleuve et l'ensemble de sa plaine inondable qui sont à considérer (DECAMPS et NAIMAN 1989).

La déforestation du piémont andin atteignait au début des années quatre-vingt 6% de la superficie de l'Amazonie péruvienne, et devrait en représenter plus de 15 % en l'an 2000 (CHIRIF 1983). Ses conséquences sur le régime des eaux dans la plaine amazonienne ne sont pas encore démontrées (NORDIN & MEADE 1982, STERNBERG 1987). Cependant, même si elles ne se manifestent pas encore de façon flagrante, le risque de leur apparition ou de leur aggravation est patent, avec un effet d'inertie dû aux grandes dimensions du bassin-versant (STERNBERG 1992), et avec un cortège de conséquences écologiques, économiques et sociales aisément prévisibles (DOUROJEANNI 1975, CHIRIF 1983, SIOLI 1983). Les déboisements catastrophiques des bassinsversants du Gange-Brahmapoutre et du Huang-Ho par exemple (RAMADE 1987) ont placé ces fleuves jusqu'aux premier et deuxième rangs mondiaux du point de vue de leur charge sédimentaire, avant l'Amazone, encore protégée de l'érosion (SIOLI 1984). L'impossibilité de comparer les observations actuelles à des travaux anciens rend les estimations d'autant plus difficiles que des changements dans la hauteur et la durée des inondations à l'échelle régionale peuvent aussi être imputés à l'ajustement des rivières à des influences néotectoniques (OUCHI S. 1985, STERNBERG 1955, 1987, RÄSÄNEN et al 1987, DUMONT et al. 1988, ALMEIDA 1989, DUMONT 1989) ou à la compaction des dépôts sédimentaires post-glaciaires (STERNBERG 1960, IRION et al. 1983), ce qui souligne bien la nécessité d'unir les efforts des différentes disciplines dans la compréhension des phénomènes.

Les études sur les écosystèmes forestiers sous climat tropical humide en général doivent absolument être approfondies et multipliées (GOMEZ-POMPA et al. 1972, BUDOWSKI 1976). Il en va de même des écosystèmes des plaines alluviales amazoniennes, si l'on veut y éviter les erreurs écologiques commises sur le cours de nombreux fleuves un peu partout dans le monde : Sénégal, Zambie, Niger, Huang-Ho, Ganges, Brahmapoutre, Nil, etc...pour les plus grands. Les pays concernés sont aussi la Tanzanie, le Soudan, le Kenya, le Maroc et l'Algérie, sans parler des pays industrialisés: Etats-Unis, France, Allemagne...(SUNDBORG 1983, SIOLI 1984a, DRIVJER & MARCHAND 1986, WALTER 1974...). La liste est longue et les conséquences souvent désastreuses, écologiques, et économiques. Il y a presque 10 ans, SUNDBORG tirait déjà la sonnette d'alarme en ces termes (1983) : "De nombreuses régions d'Afrique, du Moyen-Orient, d'Asie du Sud-Est et d'Amérique du Sud se trouvent à l'heure actuelle dans une situation extrêmement grave. Des zones initialement fertiles se dégradent rapidement. Dans les pays en développement, il n'a jamais été aussi urgent de planifier de manière intégrée l'aménagement des bassins fluviaux". Qu'a pu devenir la situation de ces régions, déjà extrêmement grave il y a une décennie ? Et aussi, combien d'autres ont suivi ?...

Il faut chercher à cerner les conséquences de l'action particulière de l'homme sur le milieu, comprendre le fonctionnement des écosystèmes indépendamment de cette action, ce qui passe par une connaissance des milieux hors d'une perturbation trop intense (plus ou moins irréversible, ou récente), pour en mieux estimer les effets dans un but de préservation des ressources naturelles. Bien que ceci soit, même en Amazonie, déjà une gageure, nous avons cherché volontairement à travailler dans des zones relativement abritées de l'influence de l'homme. Il est impossible d'affirmer que les parcelles que nous avons choisies n'ont jamais été été cultivées dans un passé plus ou moins lointain. Elles ont par ailleurs probablement été exploitées pour le bois.

## Les aspects abordés dans ce travail

Nous avons tenté, autour d'un objectif précis -comprendre l'influence des crues sur la dynamique de la végétation-, et au regard de l'imbrication des dynamiques fluviale et végétale, d'élargir notre champ de vision aux aspects géologique, géomorphologique, et géographique.

C'est pourquoi la <u>première partie</u>, souvent brève et restreinte à l'essentiel dans un travail limité à l'étude de la végétation, est ici plus développée que de coutume dans sa description du milieu. Elle accorde notamment une place importante à la description du contexte fluvial et géomorphologique.

La <u>deuxième partie</u> est consacrée à la description des végétations pionnières, en fonction des conditions d'inondation et de la géomorphologie. Elle cherche à mettre en lumière les interférences majeures qui s'exercent entre le déroulement des successions supposées et les contraintes hydriques.

La description d'espèces remarquables des végétations inondées (<u>troisième</u> <u>partie</u>), caractéristiques par leur abondance, ou l'étendue de leur aire de répartition en Amazonie, permettra de préciser l'influence de l'inondation sur les plantes, de mettre en relief les caractères adaptatifs particuliers de certains végétaux à ce milieu instable, et le rôle rétroactif que leur développement peut induire vis-à-vis de la géomorphologie.

La <u>discussion générale</u> propose une réflexion sur la particularité des végétations inondables du point de vue de leur structure. La stabilité du milieu fait également l'objet de cette partie du texte, ainsi que ses conséquences sur l'évolution des végétations à des échelles de temps diverses. Peut-on parler de succession, de végétation en équilibre ? Comment se caractérise la végétation de la plaine alluviale amazonienne par rapport aux végétations d'interfluves ? Ces deux volets de la discussion aboutissent à quelques conclusions sur la différenciation des milieux amazoniens, ainsi que sur la notion de climax. La spécificité écologique des milieux tropicaux humides par rapport aux plus hautes latitudes est enfin considérée.

Quelques perspectives d'approfondissement des recherches, ou d'applications possibles, sont évoquées en fin de travail.

#### Méthode

Les végétations pionnières ont été observées sur l'île Galán, située en amont de Jenaro Herrera dont la rive nord, convexe, gagne sur le fleuve à chaque crue, tandis que la forêt portée par sa rive sud, concave et fortement érodée, s'écroule par pans entiers dans la rivière, entraînée avec les "terras caídas" (terres tombées) (STERNBERG 1957).

Une alternance de levées et de dépressions a été décrite le long d'un axe de 1000 m de longueur, perpendiculaire aux reliefs. L'âge de la dernière levée (levée 9) peut être estimé, d'après le témoignage d'un agriculteur, à une quarantaine d'années. Il s'agit d'un cultivateur, qui suit dans ses activités le déplacement de la plage au nord de l'île, sur laquelle il sème chaque année du haricot sec et du riz. Il a commencé à exercer cette activité à l'âge de 20 ou 22 ans, et la levée en question, aisément repérable par sa topographie et la proximité d'un petit lac, se serait trouvée alors au bord du chenal. Cet agriculteur avait 58 ans en 1988.

La topographie est décrite au moyen de données d'altitude calculées à partir du niveau maximum atteint par la crue exceptionnelle de 1986. Le niveau maximum atteint dans le courant du mois d'avril est coté 10 m. Le profil topographique est réalisé avec un clinomètre et une perche graduée sur 5 m.

Le dessin des <u>formations superficielles</u> est schématisé sur le profil topographique, à partir de sondages à la tarrière profonds de 1,2 m, et espacés de 0,5 à 10 m. Les échantillons d'une partie des sédiments ont été récoltés et leur granulométrie analysée au Laboratoire d'Etude des Sols de l'ORSTOM à Bondy. Tous les horizons décrits et dessinés n'ont pu être analysés. Les résultats des analyses effectuées ont permis de vérifier la cohérence de la description des textures effectuée sur le terrain.

La <u>durée d'inondation</u> est calculée à partir des mesures quotidiennes de hauteur d'eau effectuées par le Centro de Investigación Jenaro Herrera (CIJH) de l'Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana (IIAP) pour les crues 1984-85, 85-86 et 86-87 (projet *Ecología de Peces de Consumo*).

La <u>végétation</u> est étudiée tout d'abord en termes de densité et de surface terrière mesurées sur des parcelles d'une superficie de 500 à 1250 m2 installées sur les levées et dans les dépressions rencontrées le long du profil topographique et géomorphologique. Soulignons qu'il ne s'agit pas de l'observation d'un continuum (GOUNOT 1969), mais seulement de parcelles situées le long d'un axe.

L'ensemble des ligneux de diamètre (mesuré à 1,3 m du sol) égal ou supérieur à 2 cm (la mesure de la circonférence est faite immédiatement au-dessus des racines-échasses ou des contreforts éventuels) ont été mesurés. Les histogrammes de fréquence des diamètres par classes ont ensuite été construits. Ils sont divisés en classes de 5 et 10 cm. Pour la commodité de l'écriture, la légende en a été simplifiée : les classes 2-5 cm, 5-10 cm, 10-15 cm correspondent en fait aux classes : 2-4,9 cm, 5-9,9 cm, 10-14,9 cm, etc...).

Les données sont ramenées à 500 m2 pour la densité, à l'hectare pour la surface terrière.

La structure de la végétation est également décrite au moyen de la notion d'ensembles structuraux, qui, "contrairement aux strates classiques, découpées intuitivement dans la population arborescente entière, [excluent] les arbres d'avenir et ceux du passé" (OLDEMAN 1974, p. 117). Nous ferons référence à ces notions d'ensembles d'avenir, du présent, et du passé, qui donnent d'emblée à une vision synthétique et claire de la dynamique forestière. LESCURE (1985) a montré que ces notions, élaborées à partir d'une étude de la forêt guyanaise, peuvent également s'appliquer, sous réserve d'une interprétation adéquate, à la description des successions de végétations. Nous renvoyons le lecteur à OLDEMAN (1974) qui a proposé ces concepts, repris dans de nombreux travaux ultérieurs.

La liste des espèces identifiées et de leur lieu de collecte est donnée en annexe. Une série complète d'échantillons a été déposée au Museo de Historia Natural Javier Prado (Lima), les autres ont été déposés à Iquitos (Herbarium Amazonense), Jenaro Herrera (Herbarium Herrerense), Jardin Botanique de St-Louis du Missouri, Milde Arboretum (Store Milde), Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, Institut de Botanique de Montpellier, Conservatoire et Jardin Botanique de Genève.

# PREMIERE PARTIE GEOGRAPHIE ET GEOMORPHOLOGIE

C

# I.- PRESENTATION DU MILIEU

### Qu'est-ce que l'Amazonie ?

"Le mythe des Amazones, commun à l'Ancien et au Nouveau Monde, a emprunté en Amérique du Sud sa substance à une vision plus ou moins fantaisiste de l'empire des Incas. Le royaume des femmes sans hommes a été confondu avec le Pérou ou placé dans son voisinage. Le moine dominicain Gaspar de CARVAJAL, qui participa à la première descente de l'Amazone en compagnie d'ORELLANA (1541) et en fut aussi le chroniqueur, prétend avoir été éborgné en combattant ces redoutables guerrières. Cette escarmouche, dont le souvenir a été immortalisé par le nom du grand fleuve américain s'est produite peu avant qu'Orellana en ait atteint l'embouchure..." (METRAUX 1983). On parlait encore de la "rivière des Amazones" au 18e siècle (LA CONDAMINE 1775, cité par SIOLI 1984).

L'"Amazonie" est devenue la région limitrophe de ce fleuve, dont l'unité dépend de caractéristiques physiques liées au climat et à l'hydrographie, et des caractéristiques culturelles qui en découlent pour les hommes.

## Le bassin hydrographique

L'ensemble du bassin est délimité par la chaîne andine à l'Ouest, où prennent naissance les grands affluents amazoniens d'eaux turbides : Japura, Iça, Napo, Marañon, Ucayali, Yavari, Jurua, Purus, Madeira (*Fig. 1*). Les affluents qui prennent naissance dans les Andes s'écoulent vers le Nord et le Nord-Est sur le territoire péruvien, tandis que le cours principal de l'Amazone (formé par la jonction du Marañon et de l'Ucayali) s'incurve vers l'Est au niveau d'Iquitos. La plaine alluviale est incluse dans un ensemble de terrains fini-tertiaires et quaternaires, qui se rétrécit progressivement entre les deux boucliers métamorphiques guyanais - au Nord, et brésilien -au Sud, localement recouverts de terrains crétacés (SIOLI 1968, KLAMMER 1984), puis s'élargit en un vaste delta cernant la grande île de Marajo.

Les deux unités physiographiques majeures du bassin amazonien sont donc :

- l'ensemble des interfluves constitués de matériaux tertiaires et pléistocènes

(terra firme brésilienne, altura péruvienne), localement inondables par les pluies,

 et la plaine alluviale (en Portugais várzea; bajo péruvien), constituée d'alluvions récentes qui ont remblayé les vallées du cours principal et des grands affluents avec des sédiments issus de l'érosion des roches andines. L'Ucayali au Pérou est un de ces affluents.

A plus grande échelle, de nombreux petits cours d'eau dissèquent les interfluves, ayant eux aussi leur *várzea*, et bordés par des *igapós* (végétations inondées).

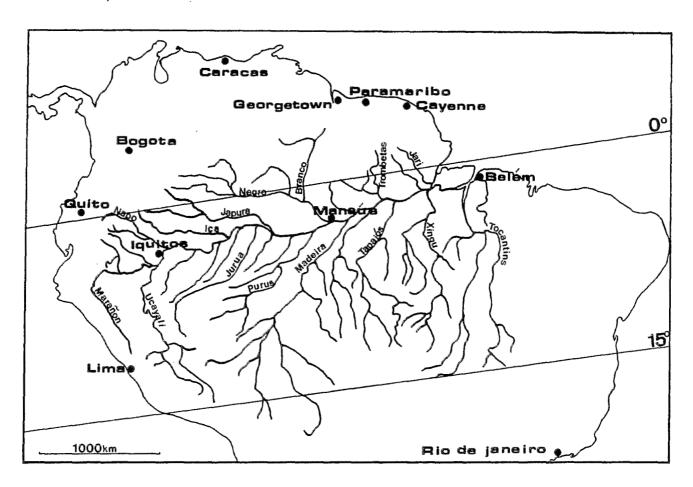


Figure 1. Le réseau hydrographique amazonien

Le bassin hydrographique du fleuve Amazone s'étend sur 5,9 millions (STERNBERG 1975) à 7 millions de km2 (JUNK 1982, 1979, SIOLI 1984), ce qui le place au premier rang mondial avant celui du fleuve Zaïre (Congo) (3,7 à 4 millions de km2 selon les auteurs). Le débit moyen de l'Amazone à son embouchure est de 160000 m3/s., soit quatre fois le débit moyen du Congo, et dix fois celui du Mississippi, ce qui représente 15% de l'eau douce arrivant dans l'Atlantique (STERNBERG op. cit.).

L'Amazone prend naissance pour les Péruviens à la confluence entre les rivières Marañon et Ucayali, à 100 km environ en amont de la ville d'Iquitos. Pour les Brésiliens, cette partie du fleuve a pour nom Solimões, jusqu'à la confluence avec le río Negro.

La longueur du fleuve Amazone est diversement définie selon les auteurs, puisqu'aucune source ne porte son nom. Selon que le fleuve prend sa source à l'amont du Marañon (à plus fort débit à son embouchure) ou de l'Ucayali (remontant le long de l'axe le plus long), les valeurs changent. SIOLI (1984b), l'estime à 6577 km le long de l'axe qui remonte l'Ucayali puis l'Urubamba jusqu'à 14° de latitude Sud et 4000 m d'altitude, ce qui place l'Amazone au 2e rang mondial après le Nil (6700 km environ, pour un bassin-versant de 3 millions de km2).

La plaine alluviale s'étend sur 60 000 km2 (SIOLI 1984a) à 64 000 km2 (CAMARGO 1958, cité par STERNBERG 1975) au Brésil où elle représente 1 à 2 % de la surface des terres amazoniennes (*op. cit.*). Elle totaliserait environ 141 000 km2 dans l'ensemble du bassin (DENEVAN 1984).

Dans la région d'Iquitos, 42 % des terres sont inondées chaque année par les crues des rivières Ucayali et Marañon (ONERN 1975), ce qui souligne l'intérêt de cette région pour l'étude des végétations inondées, et s'explique par les caractéristiques géologiques de la région (DUMONT & GARCIA 1991) (Chapître II).

La superficie couverte par les eaux fluviales varie du simple au quadruple entre les basses eaux et la moyenne des hautes eaux, et peut être multipliée par sept dans le cas de crues exceptionnelles (d'après LOPEZ-PARODI 1987).

#### La forêt amazonienne

Les auteurs s'accordent sur une extension de 5 à 5,8 millions de km2 de la "forêt amazonienne" (SIOLI 1984c, JUNK 1982, LEOPOLDO et al. 1987). Ces chiffres concernent la forêt incluse dans le bassin hydrographique. Ils excluent la Guyane et le Surinam bien que le climat qui règne dans ces régions soit également de type tropical humide, mais avec une saison sèche marquée de trois à quatre mois. Ils excluent également l'amont andin du bassin-versant, de climat montagnard.

Environ 64 % (3,6 à 3,8 millions de km2) de la forêt équatoriale ainsi définie est comprise à l'intérieur des frontières brésiliennes, couvrant 42 à 45 % de la surface du pays (APESTEGUY *et al.* 1979, DOUROJEANNI 1982, LEOPOLDO *et al.*1987). AUBREVILLE, en 1961, avançait un chiffre de 49%.

Environ 700 000 km² de la superficie du Pérou appartiennent à l'Amazonie (*Fig. 2*), soit 12 à 14% de l'ensemble de la forêt et 54 % de la superficie totale du pays (d'après les données de l'UNESCO-FAO 1980).

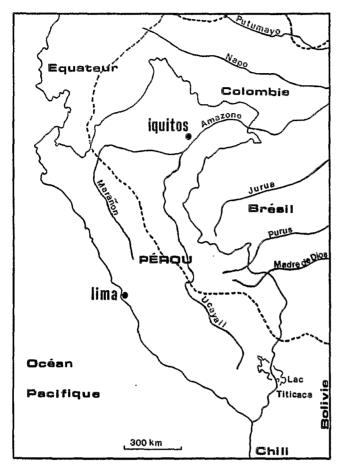


Figure 2, Limites de la forêt tropicale humide de plaine au Pérou (Selva Baja) et principaux affluents de l'Amazone. entre 20 et 22°C (JUNK 1983).

Les 22 % restants de la forêt amazonienne sont répartis entre la Bolivie (11%), la Colombie (8%), l'Equateur (2%) et le Vénézuela (1%) (d'après APESTEGUY et al., op. cit.).

#### Le climat

Le climat est du type tropical humide dans la classification de KÖPPEN. Un minimum de 1800 mm de précipitations sont réparties sur toute l'année, sauf pendant quelques semaines de la saison "sèche", et la température moyenne minimale varie

Le climat varie d'une région à l'autre. La moyenne annuelle des précipitations diminue de la côte Nord-Est du bassin vers l'Amazonie Centrale et augmente à nouveau vers l'Ouest du bassin (SALATI 1985), avec une moyenne de 2889 mm dans la région d'Iquitos. Le total annuel des précipitations oscille entre les extrêmes de1835 et 4092 mm, et la température moyenne annuelle est de 26 °C (MARENGO 1983).

Les précipitations sont pratiquement toujours supérieures à l'évaporation et l'humidité relative de l'air hors forêt est élevée : 73% (janvier) à 93% (mars) sont les moyennes mensuelles à Iquitos (JUNK 1983).

## Le cadre géomorphologique et la végétation

La plaine alluviale de la rivière Ucayali est délimitée par des failles quaternaires situées aux limites de la plaine inondable (quaternaire récent) et des interfluves (tertiaire et quaternaire ancien), et qui séparent nettement les deux milieux (DUMONT et al. 1990, DUMONT 1991). Ces mouvements tectoniques contrôlent le cours actuel de l'Ucayali et provoquent des irrégularités dans le tracé des méandres (DUMONT et al. 1988. Voir aussi TRICART 1977 pour le Brésil), particulièrement visibles au niveau et en aval de Jenaro Herrera (Fig. 3).

La confluence de l'Ucavali et du Marañon est délimitée par deux blocs soulevés disposés au Nord-Ouest (Nauta) et au Sud-Est (Jenaro Herrera). Elle est incluse dans la dépression subsidente Ucamara, qui s'étend jusqu'au pied des Andes (DUMONT et al. 1988, DUMONT 1991) et submergée par les eaux de pluie dont l'écoulement est empêché lorsque l'Ucavali et le Marañon sont en crue. On y trouve des végétations inondées jusqu'à 8 mois par an par des eaux noires et souvent largement dominées par une espèce (par exemple, Mauritia flexuosa.

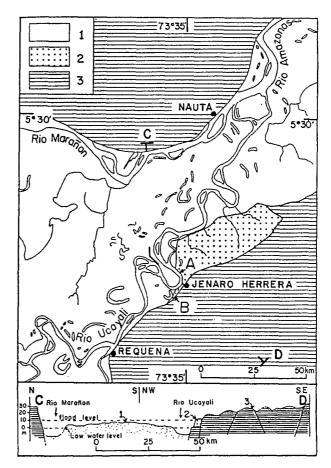


Figure 3. Schéma structural de la zone subsidente Marañon-Ucayali. 1. Zone inondable. 2. Terrasses quaternaires (A: 13850+480/-460 ans B.P. B. 32750+3520/-2440 ans B.P.). 3. Terrains tertiaires soulevés (Sce: Dumont et al. 1990).

'aguaje', constitue les *aguajales*, *Ficus trigona* L.f., 'ojé', les *ojeales*, etc...). Les végétations proches des chenaux principaux des deux rivières sont alternativement inondées par des eaux noires et des eaux blanches en accord avec le mouvement des masses d'eau (*Photo. 1*).

Les limites entre plaine alluviale et interfluves ne sont pas aussi nettes dans tout le bassin amazonien. Les relevés botaniques sur les rives du Río Purus, du Juruá et du Javary par exemple (HUBER 1910), ainsi que celles du Madre de Dios (FOSTER et

al. 1986) montrent une interpénétration des flores de la plaine alluviale et des interfluves, que l'on peut attribuer à un changement progressif des conditions édaphiques lors du passage des sols alluviaux à des sols évolués. DUCKE (1948), DUCKE & BLACK (1953), AUBREVILLE (1965) séparent nettement les deux flores, sauf dans le cas exceptionnel de sols localement riches en "terre ferme" : "trees widespread and frequent in the "várzea" of "white" rivers but unknown on the ordinary "terra firme" (with poor soil) appear on "terra firme" in places where the soil is fertile" (DUCKE & BLACK op. cit.). Deux de ces espèces : Ceiba pentandra Gaertn. ('huimba'), et Calycophyllum spruceanum Benth. ('capirona'), sont caractéristiques de la forêt de la plaine alluviale de l'Ucayali, et on les observe occasionnellement sur les bords de petits cours d'eau, ou dans des bas-fonds d'interfluves. On peut y ajouter l'exemple de Mauritia flexuosa L.f. ('aguaje'), qui forme des peuplements denses et étendus dans les zones marécageuses de la plaine alluviale éloignées des eaux blanches, ainsi que dans les bas-fonds, ou sur les bordures de petits cours d'eau d'interfluves. La localisation de ces espèces est principalement due à la présence de sols mal drainés.

## Les régions écologiques

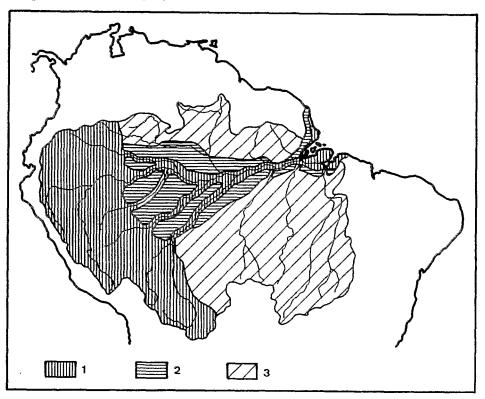


Figure 4. Les régions écologiques du Bassin Amazonien. 1. Régions drainées par des cours d'eaux turbides (blanches). 2. Amazonie Centrale, drainée par des cours d'eau noires. 3. Régions pé-riphériques Nord et Sud, drainées par des cours d'eaux claires (d'ap. Fittkau et al. 1975).

Une division générale du bassin amazonien en trois régions écologiques a été établie à partir de l'étude des conditions lithographiques et hydrologiques (Fig. 4).

Ces régions reflètent le degré de pauvreté minérale des eaux et se traduisent par la couleur de ces dernières. SIOLI (1950, 1965) a repris la classification des eaux selon ce caractère, déjà mentionnée par WALLACE (1853) et reflétée par la toponymie locale, et a établi la signification physico-chimique de cette coloration. WALLACE distingue en Amazonie les rivières d'eaux blanches, d'eaux bleues (correspondant aux eaux dites claires actuellement), et d'eaux noires. Les eaux noires avaient été décrites par LOCHEAD (1798), comme provenant de sables très blancs, dont elles sortent brunes, "very much like the water which runs from peat-mosses, and they are certainly tinged by the same cause" (cité par STERNBERG 1975).

Les eaux noires et les eaux claires ont une répartition géographique plus morcelée que les eaux blanches, car elles sont liées à des conditions écologiques locales par rapport à l'ensemble du bassin. Les eaux blanches, par contre, concernent tous les cours d'eau dévalant le versant andin oriental, et donnent naissance à l'Amazone. Les premières concernent de grandes superficies de l'Amazonie brésilienne, tandis que les eaux turbides constituent la grande majorité du volume d'eau circulant en Haute Amazonie, située au pied des Andes.

#### Eaux noires

Dans tous les cas, il s'agit d'eaux exemptes de particules solides en suspension, transparentes, teintées en brun par la présence de matières humiques dissoutes, d'un pH bas pouvant descendre jusqu'à 4.

L'origine des eaux noires a d'abord été attribuée à la présence de podzols. KLINGE (1967) relève que la coloration des eaux du río Negro est due à leur percolation à travers les horizons humiques superficiels de ces sols. Pour SIOLI (1975) elles proviennent de sables blancs lessivés purs -formations probablement issues de podzols (VEILLON & SORIA 1988, VEILLON 1990)- sur lesquels se développe une végétation relativement basse et ouverte et à tendance xérophytique (campina brésilienne, chamisal péruvien). Pour FITTKAU et al. (1975), ce sont les cours d'eau d'Amazonie centrale (Fig. 4), qui drainent un substrat formé de dépôts tertiaires et pléistocènes remaniés d'origine fluviale et lacustre sur lequel se développent des sols très pauvres en substances nutritives. Enfin, JUNK & FURCH (1985) leur donnent une double origine: a) podzols; b) zones marécageuses où la matière organique provenant de la forêt inondée est accumulée et lessivée par l'eau.

D'après nos observations, il s'agit , dans la région d'Iquitos :

- d'eaux de pluie localement teintées par de la matière organique non

décomposée et abondante, accumulée notamment sous les "aguajales", denses peuplement du palmier *Mauritia flexuosa* L.f., dans la zone d'inondation située entre les rivières Marañon et Ucayali (dépression Ucamara) ou dans les bas-fonds d'interfluves (terrains non-inondables par les éaux courantes);

- d'eaux percolant à travers des sols podzoliques situés sur les interfluves et rejoignant l'Ucayali et le Marañon par de petits cours d'eau (*igarapés* brésiliens, *quebradas* péruviennes).

#### Eaux blanches

Ce sont des eaux turbides, chargées en sédiments principalement issus de l'érosion des roches andines (FITTKAU et al. 1975, JUNK & FURCH 1980, PUITZER 1984), secondairement remaniés par les processus de la dynamique fluviale. L'Ucayali, le Marañon, l'Amazone sont des rivières d'eaux blanches, et d'une façon générale tous les cours d'eau péruviens et brésiliens originaires du versant oriental des Andes (p. 35). "The white water of the Amazon is an expression of the strong erosion in its zone of origin; the várzea is due to the sedimentation capacity of that white water with its sediment load. The fertility of the várzea soil indicates the recent weathering and erosion processes that effectively attack the different rocks in the headwater areas..." (SIOLI 1975).

Cette fertilité est favorisée par un pH relativement élevé oscillant entre 6,2 et 7,2 (SIOLI 1950, 1965, 1984). La turbidité varie selon la saison ou le déplacement de la nappe d'eau : elle diminue pendant que l'eau pénètre dans la plaine alluviale, en raison du dépôt des sédiments. L'eau devient alors transparente, "claire" (JUNK & FURCH 1985).

La dynamique des eaux blanches est à l'origine de la formation de levées et dépressions décrites par ailleurs dans les vallées du Sénégal et de la Gambie (MICHEL 1953, MICHEL & SALL 1984), mentionnées pour de nombreuses rivières de Nouvelle Guinée et la rivière Pahang à Malaya, (WHITMORE 1975), la vallée du Mississippi (DEVALL 1990), et qui se forment dans l'ensemble des plaines alluviales des rivières sinueuses chargées en sédiments fins (*várzeas* brésiliennes) (voir aussi TRICART 1977).

#### Eaux claires

Les eaux claires présentent en Amazonie, plus que les eaux noires et blanches, une grande hétérogénéité géochimique (SIOLI 1965). Leur pH varie de 4,5 à 7 selon leur origine, principalement les boucliers guyanais et centre-brésilien pour les grands cours d'eaux claires. Le taux d'ions inorganiques dépend de la lithologie du

substrat. Elles ont en commun leur absence de couleur car elles ne contiennent pas de matières humiques susceptibles de les teinter, leur transparence est faible en raison de la présence d'une infime charge sédimentaire. Il s'agit en fait de toutes les eaux que l'on ne peut décrire comme étant noires ou blanches.

JUNK & FURCH (1985) signalent d'ailleurs la présence de gradients entre les trois types d'eaux courantes. "In very general terms, the classification nevertheless is very useful as a first approach for the description and the understanding of the geochemical conditions in Amazonia" (op. cit.).

Les réserves qu'il faut apporter à cette classification sont illustrées par l'observation de l'évolution des paramètres physico-chimiques de l'amont vers l'aval de l'Amazone mise en évidence par DUSTAN (1987) à partir d'Iquitos jusqu'à l'océan. La température, l'acidité, la pénétration de la lumière et la teneur en phytoplancton augmentent, tandis que les nutriments (phosphates, nitrites-nitrates notamment) et la turbidité diminuent. Presque tous les affluents et les lacs de la plaine alluviale ont des teneurs en nutriments inférieures à celle de l'Amazone. En aval d'Iquitos, les conditions écologiques changent à chaque confluent, sans que le schéma d'ensemble seit perturbé, l'impact de chacun de ces affluents étant rapidement absorbé par le drain principal. Les eaux de l'Amazone sont plus riches en nutriments, mais le phytoplancton est moins abondant, la lumière étant moins favorable que dans les eaux des affluents -notamment les eaux noires- ainsi que dans les eaux de l'Atlantique, ce qui dans les deux cas constitue un facteur limitant la production du phytoplancton. Le mélange des eaux annule localement les effets de ces facteurs limitants, provoquant aux confluences et à l'embouchure une augmentation de la production de phytoplancton, et la présence consécutive de nombreux poissons. L'existence d'agglomérations importantes à la confluence des affluents d'eaux noires avec l'Amazone ou ses affluents d'eaux turbides pourrait correspondre à ces conditions particulières (DUSTAN op. cit.), puisque c'est à ces endroits que la pêche est ordinairement la plus fructueuse (R. PEZO, comm. pers.). Citons Manaus à la confluence Amazonas/Río Negro, Iquitos à la confluence Amazone/Nanay et Itaya, Requena à la confluence Ucayali/Tapiche par exemple. Mais l'implantation de ces villes est de toutes façons motivée par l'intérêt de se trouver à la confluence de plusieurs voies de communication, et à la jonction de plusieurs influences écologiques.

Il est intéressant de noter que si les eaux noires du Río Negro, "the largest and best-known tropical blackwater river" (JANZEN 1974), ont de tous temps frappé l'imagination notamment par la fameuse rencontre de ses eaux avec les eaux blanches

du Solimões-Amazonas à Manaus (déjà mentionnée dans le compte-rendu de l'expédition de ORELLANA en 1541), elles ne sont pas une caractéristique de l'Amazonie: "The Amazon region is famous for tropical black waters, which, however, also occur in other tropical areas, such as the Central Congo basin and South-East Asia (Bornéo)" (SIOLI 1975). "In the Congo basin, the rivers can be similarly classified according to their waters. The southern tributaries are mostly black water, and during part or the year the main Congo river is a deep-tinted brown approaching black water. The Ubangi River is the only major white water tributary (...). The Congo never becomes sufficiently laden with silt to be considered a white water river" (ROBERTS 1973). La situation peut d'ailleurs se détériorer par suite de l'érosion des sols qui suit immédiatement le déboisement, et les eaux blanches devenir plus fréquentes et abondantes qu'elles ne l'étaient à l'origine... Le Zaïre (Congo) par exemple pourrait à présent être plus particulièrement considéré comme une rivière d'eaux blanches (F. HALLE, comm. pers.).

JANZEN (op. cit.) cite de nombreuses références faisant état de la présence d'eaux noires en régions tropicales. Hormis le Río Negro, de petits cours d'eaux noires existent dans le Sud de l'Amazonie. D'autres sites peuvent être mentionnés : Nigéria, Sarawak, péninsule malaise, Insulinde, Guyane, Surinam, Guatemala, Belize... : "Blackwater rivers usually flow from podzolized white quartz sand soils or peat swamps".

LAUMONIER (1991) évoque les eaux noires riches en composés phénoliques issues des tourbes à Sumatra (p. 132). BAILEY (1986) pour le Zaïre parle d'eaux brunes au sujet des rivières traversant la savane et d'eaux noires pour les rivières traversant la forêt humide.

On peut rappeler qu'il existe par ailleurs une Volta Noire et une Volta Blanche (ainsi qu'une Volta Rouge...), le Nil est "Bleu" ou "Blanc", les plus grand fleuves de Chine sont Jaune (Huang Ho) et Bleu (Yang Tse Kiang), sans oublier le Río Branco, qui se jette dans le Río Negro....

Il apparaît que les rivières ou les fleuves ont été fréquemment reconnus selon leur couleur, particulièrement sous climat tropical. La présence de reliefs montagneux élevés soumis à l'érosion dans l'amont des bassins-versants (Andes, Himalaya par exemple), le climat agressif à précipitations concentrées dans le temps associées à de fortes températures favorisant la météorisation des roches, la décomposition rapide de la matière organique, sont des éléments favorisant le transport de matières solides ou dissoutes par les cours d'eau. Des climats tempérés ou froids n'entraînent pas des rythmes d'érosion et de décomposition naturels si rapides, et ne provoquent pas la formation de fleuves aussi imposants qu'aux basses latitudes,

en raison des moindres précipitations.

STERNBERG (1975) relève pour l'Amazonie que la caractéristique optique des cours d'eau a été largement utilisée dans les appellations indiennes, qui s'entendaient probablement dans un sens plus vaste que la simple signification de couleur.

#### L'occupation humaine dans l'ensemble du bassin

L'homme est partout...ou presque, présent sur le continent sud américain depuis au moins 32000 ans (SAINT-BLANQUAT 1985, PROUS 1986, GUIDON & DELIBRIAS 1986).

Bien avant l'arrivée des Européens au 16e siècle, la plaine alluviale du bassin amazonien était occupée par des peuples agriculteurs sédentaires dont l'axe principal d'expansion pourrait avoir été orienté de l'amont vers l'aval du bassin. Les hypothétiques origines andines de plusieurs peuples amazoniens de la plaine alluviale sont argumentées par MEGGERS (1987). De nombreux noms vernaculaires de plantes (WILLIAMS 1936, SOUKUP 1987) et noms de lieux du Pérou amazonien sont quechuas et pourraient corroborer cette hypothèse ("Ayahuma" -Couroupita sp.- est composé de "aya" (mort) et "huma" (tête), par allusion au gros fruit de cette espèce, appelée "cannon ball tree" par les anglophones ; "Cocha Supay", nom donné au lac situé sur l'emplacement d'un ancien méandre de l'Ucayali près de Jenaro Herrera, signifie "lac du diable"; les pluies fines sont désignées du nom de "huarmi lluvias", mélange de Quechua (huarmi, femme) et d'Espagnol (lluvia, pluie), etc...).

Cependant, il faut se garder de voir dans la présence du Quechua en Amazonie une origine exclusivement andine de populations ayant migré vers la plaine avant, ou à l'arrivée des Européens. METRAUX (1983) souligne que "si paradoxale que puisse paraître cette constatation, le quechua est probablement plus répandu aujourd'hui qu'il ne l'était au temps des Incas", car "c'est grâce à l'Eglise catholique que le Quechua, que les Incas imposaient à leurs sujets, a fini par triompher des langues rivales et est devenu la *lengua franca* des Terres Hautes, de l'Equateur au nord de l'Argentine. Il est même parlé par des peuplades n'ayant jamais été assujetties aux Incas"...

Par ailleurs, des études anthropologiques démontrent l'existence passée de migrations de la plaine vers les Andes (LATHRAP & DOUGLAS 1973), et la diversité des langues de l'altiplano s'expliquerait mieux par la remontée de populations venant de la plaine, que par des migrations contraires (STERNBERG, comm. pers.). L'origine du peuplement humain en Amazonie reste donc mal connue.

Avant les intrusions de la Conquête, la densité aurait été, selon les auteurs, de 5,2 à 14,6 habitants au km2, supérieure à la densité sur les interfluves : 1,8 à 2,1 habitants au km2 (PORRO 1981 & DENEVAN 1976, cités par BAHRI *et al.* 1991). Le nombre d'habitants de la plaine amazonienne aurait été alors d'environ six millions (DOBYNS 1966, in STERNBERG 1968), et de 6 800 000 d'après DENEVAN (1976).

"...A várzea era compacta, acessível e vulnerável. Resultou, portanto, que o padraő cultural indígena foi completamente destruído nos 150 anos que se seguiram à sua descoberta, deixando apenas narracões fragmentadas e impregnadas da parcialidade dos observadores que forneceram os detalhes do caráter anterior dessas culturas<sup>1</sup>" (MEGGERS 1987).

L'occupation décroît jusqu'à la fin du 18e siècle, et l'exploitation agricole de la plaine alluviale ne cesse de diminuer en raison de la concentration du peuplement imposée aux Indiens par les Européens sur la *terra firme* (BAHRI *et al. op. cit.*). La plaine alluviale est désertée au profit d'agglomérations limitées aux interfluves, et l'agriculture n'y est plus pratiquée jusqu'en 1850 environ.

Avec l'exploitation de l'arbre à caoutchouc (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.) à partir du milieu du 19e s. et l'ouverture du commerce avec l'Europe, de nouvelles populations s'installent, originaires notamment du Nordeste au Brésil, ou de l'amont des vallées amazoniennes du Pérou (HIRAOKA 1986, PADOCH & JONG 1987).

Cette répartition des populations se perpétue jusqu'à nos jours, les Indiens réfugiés à l'intérieur de la forêt, plus ou moins éloignés des voies fluviales d'accès, et les villages essaimés le long des grands axes étant constitués de descendants d'Indiens ayant renoncé par force à leurs mode de vie et culture d'origine, et de descendants d'immigrants. Ce sont les *ribereños* (riverains), *mestizos* (métis), *campesinos* (paysans) de l'Amazonie péruvienne. Les traces de l'influence des communications commerciales avec les pays européens -autres que l'Espagne, qui joue évidemment un rôle prépondérant dans l'histoire du Pérou- se manifestent à Iquitos à travers la fréquence des noms patronymiques d'origine française, italienne, allemande ou anglaise, ainsi que par des vestiges d'importations aujourd'hui insolites : une locomotive construite en Seine et Oise au début du siècle trône sur la place du 28 juillet, et l'une des maisons alignées sur la place d'Armes est toute métallique et fut conçue par Gustave Eiffel (et d'ailleurs pratiquement inutilisable à cause de la chaleur).... Depuis, les relations commerciales avec l'Europe, se sont étendues à d'autres régions du monde, mais dans un contexte différent : elles se faisaient

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>La plaine alluviale était peu étendue, accessible, et vulnérable. Le modèle culturel indigène fut complètement détruit durant les 150 ans qui suivirent sa découverte, tout juste évoqué par les quelques récits fragmentés et imprégnés de partialité des observateurs qui fournirent les détails des caractéristiques anciennes de ces cultures.

exclusivement par bateau, et directement vers l'Europe jusqu'au développement des communications par voie aérienne, et passent désormais en partie par Lima, capitale du pays située sur la côte pacifique, de l'autre côté des Andes. Ces échanges permettent d'ailleurs la circulation de denrées et de produits divers entre la côte et l'Amazonie.

#### Les activités agricoles

L'agriculture est largement pratiquée dans la plaine alluviale par les populations indiennes et métisses (HIRAOKA 1985, 1989), tandis que les systèmes agroforestiers sont bien développés sur les interfluves (DENEVAN et al. 1986, HIRAOKA 1986, PADOCH & JONG 1987). Il faut souligner que cette répartition préférentielle des activités agricoles tend à s'harmoniser avec les exigences écologiques, particulièrement celles des sols d'interfluves dont la fragilité est largement démontrée (SCOTT 1981, SOMBROEK 1984), et que la localisation des cultures dans la plaine alluviale est intimement liée à la géomorphologie (p. 48).

Une opposition entre les interfluves et la plaine alluviale pour l'occupation des milieux, caractérisait la plaine amazonienne avant l'arrivée des Européens. La plaine alluviale était occupée par des populations sédentaires, et les interfluves par de petits groupes pratiquant une agriculture itinérante (LATHRAP 1966, cité par STERNBERG 1968). La situation semble à présent différente : par exemple "the integrated use of floodplain and upland environments by means of distinctive agricultural systems enables the *riberenős* to satisfy their subsistence and cash needs" (HIRAOKA 1986). Ce thème est discuté par BAHRI (1992).

L'évolution actuelle s'oriente vers un déséquilibre : la pression démographique est croissante et la mise en oeuvre de projets de "développement" agricole alimentés par l'illusion encore vivace de la fertilité des sols non alluviaux ne tiennent pas assez compte de cette contrainte majeure qu'est leur fragilité. Cependant, la recherche de débouchés commerciaux à l'échelle régionale (Iquitos, Requena...), reste limitée par le manque de moyens de transport performants (PADOCH & JONG 1987), et une agriculture commerciale de grande ampleur n'est pas envisageable pour diverses raisons ayant trait à la pauvreté des sols non inondés, au droit de propriété, à la taille des parcelles et à leur existence éphémère dans les zones inondables, etc... (voir DENEVAN 1984).

La chasse et la pêche pourvoyaient aux besoins alimentaires en protéines des populations indigènes et l'élevage n'existait pas en Amazonie. Les animaux de bassecour (porcs, dindons, poules) ont été introduits, et ceux-ci font maintenant partie intégrante de la vie des riverains.

L'ampleur prise au Brésil par le défrichement de terres d'interfluves à des fins d'élevage extensif de bétail depuis le début des années 70, reste particulière à ce pays, et fortement liée au contexte politique (HECHT 1984, 1989). Ce type d'élevage n'a plus rien à voir avec celui qui était pratiqué par les riverains sur de petites exploitations dans la *várzea* brésilienne (STERNBERG 1956).

Avec le développement des activités commerciales et de transport, l'élevage s'est développé dans la plaine alluviale de l'Ucayali, mais reste principalement un moyen d'épargner. "La explotación ganadera, siempre ha sido y está considerada como una actividad secundaria por parte del productor "(CORDELOR 1987). Il s'agit le plus souvent d'un commerçant, qui acquiert dans un premier temps une parcelle de terre qu'il met en culture (banane, manioc) après brûlis. Au bout d'un an ou deux, le sol n'est plus cultivable (PADOCH & JONG 1987). Trois solutions sont alors envisageables: transformer progressivement la culture en agroforêt, laisser le sol en jachère, ou vouer la parcelle au pâturage. Lorsque cette troisième possibilité est choisie, ce qui n'a pas été détruit par le feu est défriché et du pâturage est semé (Paspalum conjugatum Swartz., "Torouco"). Les animaux (vaches, zébus, buffles d'eau), achetés au fur et à mesure des possibilités offertes par le commerce, sont élevés dans l'attente d'un besoin occasionnel d'argent (évènement familial, maladie, nécessité de voyager...) pour la satisfaction duquel on en vendra un, ou plusieurs. Le sol et les graminées ne résistent pas longtemps au piétinement, il faut alors transplanter le troupeau sur une autre parcelle, dont le sol sera à son tour extrêmement perturbé par ces différents traitements.

Des alternatives sont envisagées à travers le développement d'élevage intensif de buffles d'eau basé sur la production de fourrage cultivé (*Axonopus scoparius*, *Brachiaria decumbens*), avec pour objectif de fournir aux populations une ressource rare en Amazonie, et pourtant si utile pour l'équilibre alimentaire, notamment des enfants : le lait (PEZO-PEREZ 1989).

## Géomorphologie et utilisation du sol dans la plaine alluviale

La zonation agricole de la plaine alluviale, sa correspondance étroite avec les caractéristiques géomorphologiques des sites ont été soulignées notamment par STERNBERG (1975), DENEVAN (1984) et HIRAOKA (1986).

Les modalités de dépôts et remaniements de sédiments donnent naissance à une mosaïque de micro-reliefs, principalement des levées constituées d'un bourrelet bordé par une dépression, plus ou moins atteints par les crues annuelles, et diversement caractérisés (Chapître II). Selon l'altitude, la position par rapport aux courants, la texture des sédiments de surface, une sélection est faite dans le choix des sites adéquats pour les différentes cultures.

Les levées les plus hautes sont inondées occasionnellement, et préférentiellement choisies au Pérou pour la culture du manioc (*Manihot esculenta* Crantz) et de la banane (*Musa paradisiaca* L.) Les plages sableuses sont utilisées pour la culture de la pastèque (*Citrullus vulgaris* Schrad.) et du haricot (*Vigna spp.*). Sur les reliefs bas non sableux se cultivent notamment la tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) et la cacahuète (*Arachis hypogea* L.) (voir aussi HIRAOKA 1989).

Les dépressions sont souvent mal drainées et marécageuses, impropres à la culture. Les plus élevées peuvent cependant être utilisées pour le riz et le maïs. Leur étendue varie en fonction des conditions locales de courants et de sédimentation, de quelques mètres de large à plusieurs centaines de mètres. Dans certaines conditions s'y développent des végétations basses et d'apparence chaotique constituées d'arbustes torturés et de lianes.

Les bordures limoneuses des chenaux découvertes aux basses eaux et de pente faiblement inclinée (rives légèrement convexes ou droites), sont utilisées pour la culture du riz (*Oryza sativa* L.) au-dessous du niveau minimal de colonisation par une végétation naturelle de graminées semi-aquatiques (Deuxième et Troisième parties) (*Photo.* 3 & 4).

•		
·		

# II. DYNAMIQUE FLUVIALE ET GEOMORPHOLOGIE

Dans la plaine alluviale des rivières d'eaux turbides à forte sinuosité, les formations superficielles sont diversement caractérisées selon les conditions qui ont prévalu au moment de leur formation, et celles qui les ont fait évoluer ensuite.

Connaître cette dynamique, au moins dans ses grandes lignes, est nécessaire pour percevoir l'évolution rapide du paysage qui caractérise les grandes vallées alluviales de haute Amazonie. Ceci permettra de situer le contexte géomorphologique particulièrement important pour l'étude des végétations qui s'installent sur les reliefs récents, comme nous le verrons. Les reliefs anciens, éloignés de l'agitation géomorphologique actuelle, portent une couverture végétale forestière au-dessous d'un certain seuil d'inondation, et arbustive, voire herbacée dans les zones basses (JUNK 1986).

## Spécificité de la Haute Amazonie

Les rivières sub-andines (principalement Ucayali, Marañon et Napo, confluant vers Iquitos) apportent à l'Amazone la majeure partie de sa charge sédimentaire (IRION 1984 b), et leur plaine alluviale, comme celle de l'Amazone (la *várzea* des Brésiliens) s'est construite par l'accumulation de sédiments post-glaciaires issus de la météorisation des roches andines (PUITZER 1984, IRION *op. cit.*, 1989, KROOK 1990). La charge sédimentaire s'amenuise vers l'aval du réseau hydrographique le long de l'axe principal : 350 mg/l à l'embouchure de l'Ucayali, 80 mg/l dans l'estuaire (GIBBS 1967, cité par IRION *op. cit.*).

La plaine alluviale est relativement stable en Amazonie centrale et en basse Amazonie : l'apport de sédiments est compensé par l'érosion (SIOLI 1975, STERNBERG 1960). Cet équilibre n'est pas atteint en amont de la confluence Marañon-Ucayali, où la sédimentation l'emporte (LATHRAP 1968). Ces deux parties de l'axe Ucayali-Amazone sont caractérisées par deux dynamiques fluviales différentes : en amont de la confluence, un système de méandres, et en aval, la présence de chenaux multiples contournant de grandes îles de forme lenticulaire. A ceci s'ajoute un volume d'eau

croissant vers l'aval. L'évolution géomorphologique est diverse selon les régions : plutôt rapide et de faible amplitude en amont, ample et plus lente en aval.

Les méandres de l'Ucayali tendent à recouper rapidement leurs propres rives du fait de leur migration latérale et vers l'aval, et la durée moyenne d'existence d'un méandre avant son recoupement est estimée à 500 ans par LATHRAP (1968) dans la région de Pucallpa, sur la base des vestiges archéologiques retrouvés. Les microreliefs de la plaine alluviale se répartissent en une mosaïque complexe d'unités relativement éphémères, par rapport aux grandes îles d'Amazonie centrale. STERNBERG (1956) a relevé des traces de peuplements humains d'environ 2000 ans sur l'Ile de Careiro près de Manaus.

Par ailleurs, les micro-reliefs observés dans la vallée de l'Ucayali sont caractéristiques des rivières à méandres, aussi bien en région tempérée et froide (voir par exemple HICKIN 1974, NANSON 1980 a & b, KALLIOLA & PUHAKKA 1988) que tropicale : création de levées alluviales par l'accumulation des dépôts (restingas amazoniennes), formation de zones basses plus ou moins étendues en arrière des levées (campos brésiliens, barriales péruviens, backswamps des anglophones), recoupements de méandres avec formation de lacs dans les bras morts (cochas péruviennes, oxbow-lakes en Anglais), migration latérale et vers l'aval des méandres actifs....(Fig. 5 & 14) Mais ces phénomènes se déroulent à des vitesses plus grandes en amont qu'en aval du bassin hydrographique amazonien, et dans les deux cas supérieures à ce qui se produit sous les hautes latitudes.

Sur une topo-séquence de 1000 m de longueur que nous avons observée (Chapître 3) se succèdent 9 levées, soit une distance moyenne de 111 m entre deux crêtes. Le relief ondule avec une amplitude de 5 m entre le point le plus haut et le point le plus bas de la topographie. Et enfin, la 9e levée ayant approximativement 40 ans, la périodicité moyenne de formation des levées peut être estimée à 4,5 années sur ce site.

Les chiffres correspondants donnés par NANSON (1980 a) pour la rivière Beatton, qui prend naissance dans les Montagnes Rocheuses au Nord du Canada et serpente dans la plaine orientale qui les borde, sont de 12 m de distance entre deux levées, une hauteur moyenne de 0,6 m, et une périodicité, déterminée à l'aide de la dendrochronologie, de 27 ans (technique qu'il serait peut-être possible d'utiliser de cette façon dans la plaine alluviale amazonienne, les cernes de croissance y témoignant non pas directement de la succession des saisons, mais de celle des inondations -voir les travaux de WORBES, 1985, 1989).

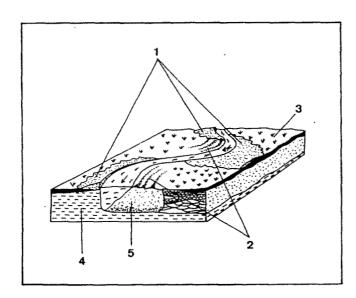
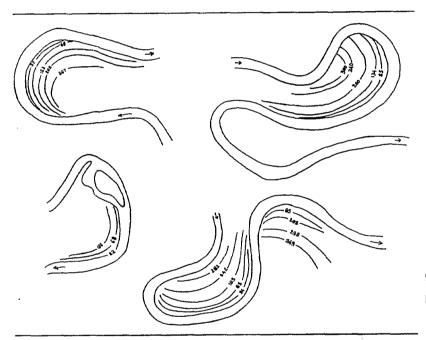


Figure 5. Schéma de la plaine alluviale d'une rivière à méandres. 1. Levées (levees, restingas altas); 2. Levées/dépressions (ridges/swales, restingas bajas/bajeales); 3. plaine alluviale; 4. Dépôts anciens; 5. Dépôts récents.

Ces chiffres correspondent à des climats contrastés (boréal/équatorial), et pourraient montrer une disparité importante dans la vitesse d'évolution géomorphologique des plaines alluviales du globe selon les latitudes. Soulignons que la rivière Beatton s'étend sur 500 km, et l'Ucayali sur une distance 6 fois supérieure, et qu'il conviendrait dе

comparer deux bassins-versants de dimensions égales, et deux rivières naissant à la même latitude. Mais la comparaison est-elle possible ? Le Saint-Laurent, plus long fleuve d'Amérique du Nord, est seulement un peu plus long que l'Ucayali... Les dimensions des grands fleuves tropicaux et de leurs bassins-versants sont dues au volume des précipitations annuelles qui tombent sur ces régions et au rôle particulièrement efficace que semblent jouer les végétations tropicales dans la rétention de l'eau grâce notamment à une densité racinaire élevée (KLINGE, cité par SIOLI 1975). Il se pourrait bien que les phénomènes ne soient comparables que dans certaines limites. SIOLI (op. cit.) a bien souligné comme les rivières sont "l'expression de leur environnement ", et sont, avant tout, le produit de la gestion naturelle des eaux dans l'ensemble des bassins-versants, résultant à la fois du climat, qui conditionne les principaux caractères géographiques et géomorphologiques, mais aussi de la végétation sur l'ensemble du bassin, et de son rôle primordial sur la régularition des flux. Plus le bassin-versant de la rivière est étendu et le climat agressif pour les sols, plus le débit et la charge sédimentaire sont importants et la dynamique fluviale active, et plus les reliefs auxquels la dynamique fluviale donne naissance sont amples. Sous climat boréal, les microenvironnements des levées et des dépressions sont suffisamment différents pour donner lieu au développement en bandes distinctes de communautés de plantes facilement repérables sur photographie aérienne (HICKIN 1974), mais la construction des levées est plus lente, les dépôts

sont moins volumineux, et effectués au sein d'une dynamique fluviale moins active (courants plus faibles, moindre charge sédimentaire). Les reliefs sont moins marqués, moins étendus (Fig. 6), et plus rapidement masqués par un développement de la végétation moins différencié. Les dépressions sont identifiées par leur drainage déficient caractéristique, mais les levées ne sont plus mentionnées en tant que telles, et seulement qualifiées de "zones bien drainées" ("well-drained floodplain areas", KALLIOLA & PUHAKKA 1988). Il reste néanmoins constant que les variations à grande échelle de la végétation sont fondamentalement contrôlées par un complexe de gradients associés au temps et à l'élévation, et que la distribution spécifique est largement contrôlée par l'inondation (KALLIOLA & PUHAKKA op. cit., citent plusieurs références à ce sujet). SIOLI insiste beaucoup sur le rôle protecteur des écosystèmes joué par la végétation.



Nous tenterons pour notre part de décrire dans quelle mesure, et de manière quelle les végétations 's e différencient entre les levées et les dépressions. dans la colonisation des rives de la plaine alluviale amazonienne située au coeur du plus grand bassin-versant du monde.

Figure 6. Schéma des successions de levées sur la rivière

Beatton (Colombie Britannique) (Sce : HICKIN & NANSON 1975). haute Amazonie semble avant tout s'exprimer à travers sa dynamique fluviale, particulièrement active. L'érosion des berges entre Jenaro Herrera et Requena peut atteindre 40 m en une année (Photo. 3 & 4), ce qui est considérable par rapport à la largeur du lit mineur (1 à 2 km). L'épaisseur du dépôt annuel à certains endroits peut dépasser 2 m, etc... On a le sentiment d'assister à la vision accélérée de mouvements moins directement perceptibles ailleurs.

La mobilité géomorphologique exceptionnelle dans l'amont du bassin-versant amazonien était déjà soulignée par HUBER (1909), puis plus récemment par STERNBERG (1960) et LATHRAP (1968).

D'autre part, la spécificité de la Haute Amazonie s'exprime à travers une pulsation des eaux qui est unique et relativement concentrée dans le temps, liée au climat qui affecte la région andine à l'ouest, contrairement au régime tamponné par l'arrivée des affluents Nord et Sud du cours principal de l'Amazone (STERNBERG 1957), phénomène également décrit pour le Niger (WELCOMME 1986). Par ailleurs, le lit majeur de l'Ucayali est en de nombreux endroits limité par la présence de failles (Chapître 1), et l'écoulement des eaux se trouve donc limité dans le temps et dans l'espace. La dynamique géomorphologique est particulièrement intense, animée par des phénomènes d'érosion et de sédimentation importants car non seulement la charge sédimentaire est importante par unité de volume d'eau, mais elle l'est également en valeur absolue par rapport au cours central et inférieur de l'Amazone, charriée par des cours d'eau de moindre débit, en un temps relativement court, et déposée dans un espace limité.

#### Comment se forment les reliefs ?

LEOPOLD et LANGBEIN (1966) ont constaté expérimentalement que dans certaines limites de valeur de pente, et sur un support parfaitement lisse, la sinuosité d'un cours d'eau se dessine systématiquement. STERNBERG (1957) fait état d'expériences réalisées par la Waterways Experiment Station (Vicksburg, Mississippi), qui montrent qu'un cours d'eau initialement rectiligne, sur faible pente, et parcourant un terrain constitué de matériel incohérent, devient sinueux. Ce deuxième groupe d'expériences présente également l'intérêt de montrer que l'impulsion rythmique du flux entraîne dans des conditions par ailleurs identiques une sinuosité plus marquée, la division du cours d'eau en chenaux, et la formation d'îles lenticulaires. Le tracé d'un écoulement sinueux est donc fonction du volume d'eau circulant, de la nature du substrat, de la pente dévalée, mais aussi de la rythmicité de l'écoulement. On peut en déduire que la variabilité de l'intensité des crues joue également un rôle dans le cheminement des masses d'eau.

La force et la direction des courants, les forces de frottement qui s'exercent sur les parois et dans le fond, la cohésion des sédiments, l'instabilité géologique, interviennent dans les processus d'érosion et de dépôt le long des rives, et dans la migration latérale (force centrifuge) et vers l'aval (pesanteur) des méandres.

Le rythme de migration des méandres est notamment fonction du rayon de courbure du méandre rapporté à la largeur du chenal (HICKIN, 1974). Interviennent

également le débit, l'inclinaison de la surface de l'eau, la nature des matériaux constitutifs des berges, la végétation, la hauteur de la rive concave (HICKIN & NANSON 1975). Enfin, l'évolution d'un méandre est influencée par celle des méandres situés en amont et immédiatement en aval.

L'érosion des berges se produit essentiellement dans la courbure des rives concaves, frappées de plein fouet par les plus forts courants (*Fig.* 7). Le sapement par la base est le processus d'érosion le plus important.

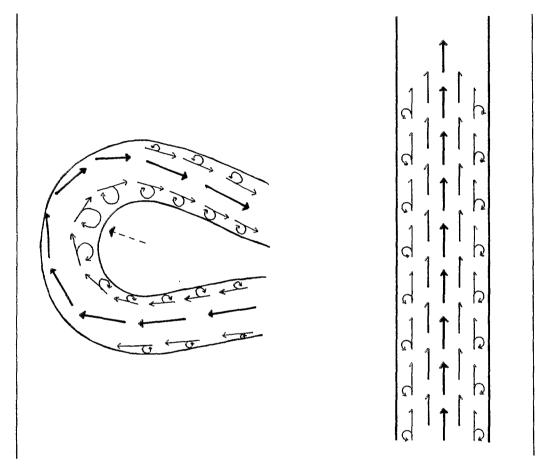


Figure 7. Schéma de la circulation des courants et contre-courants de surface, dans un méandre et sur une portion droite de cours d'eau. La flèche en pointillé indique le sens de la migration du méandre. Cette orientation est légèrement décalée vers l'aval par rapport à l'axe du méandre, en raison de la combinaison des forces migratoires latérales et vers l'aval. L'épaisseur des flèches est proportionnelle à la force des courants.

En ce qui concerne les dépôts, on distingue en théorie deux types d'accumulation:

- l'extension des terres émergées se produit par l'allongement des méandres consécutif aux dépôts successifs de sédiments véhiculés par les eaux du chenal ("lateral accretion") tandis que les rives concaves reculent sous l'effet de l'érosion (Fig. 14).

- l'accumulation verticale ("vertical accretion"), qui hausse le niveau de la surface du sol (WALKER & CANT 1979) est le résultat du transport par-delà les bordures du chenal principal, puis du dépôt, des sédiments en suspension dans l'eau.

L'accroissement latéral est principalement dû au dépôt de sédiments grossiers, tandis que l'élévation du niveau de la surface dans la plaine est essentiellement assurée par le dépôt des particules fines. Cependant, la distinction granulométrique ne suffit pas, car des dépôts très fins peuvent également avoir lieu en bordure du chenal principal (c'est là par exemple qu'est cultivé le riz sur les bords de l'Ucayali). Il s'agit de deux modes de dépôt différents, et c'est alors l'étude de la stratigraphie qui permet en dernier lieu de les différencier quand ces dépôts sont anciens (NANSON 1980 b).

La granulométrie des dépôts est en général de plus en plus fine :

- au fur et à mesure que l'on s'éloigne des chenaux principaux, lieux de passage des courants. Loin de ces derniers, la pénétration de la nappe d'eau se fait lentement et sans turbulence, et elle ne dépose que des particules fines, tandis que les sables ont été déposés à la rencontre des premiers obstacles -topographiques et végétaux-ralentissant la circulation de l'eau.
  - au fur et à mesure que la surface s'élève avec les apports successifs.

Lorsque l'accumulation latérale et/ou verticale de sédiments émerge aux basses eaux, on parle de plage (playa), qu'elle soit sableuse ou limoneuse. Lorsque le niveau est suffisant pour qu'une végétation pérenne s'installe, on parle de levée (MICHEL 1963, TRICART 1977), de restinga, suivant le terme brésilien adopté au Pérou (désignant à l'origine les cordons sableux littoraux formés par les courants marins), ou de scroll-bars, ridges en Anglais.

Si la morphologie de ces reliefs fut souvent décrite, leur mode de formation est resté mal connu. Le dépôt est plus important en bordure des chenaux, du fait du ralentissement brutal du courant lorsque, lors de la montée des eaux, la nappe d'eau pénètre à l'intérieur des terres, donc dans la végétation. D'où la forme dissymétrique caractéristique des levées, avec une pente raide du côté orienté vers le chenal, douce dans la direction opposée.

L'émergence d'une levée serait due à un dépôt abondant de sédiments en suspension en un lieu où le flux serait séparé en deux par un obstacle : plage, banc de sable, haut fond (NANSON 1980 b).

Mais qu'est-ce qui provoque la formation d'une levée ?

Les forces de frottement qui s'exercent sur les parois des chenaux ralentissent la circulation de l'eau à proximité de ces parois. Il en résulte la formation de tourbillons dans le sens des aiguilles du montre le long de la rive droite, dans le sens inverse du côté opposé, et donc de contre-courants juste en bordure des terres (Fig. 7). Ces remous contribuent à l'érosion des rives concaves. Les riverains connaissent bien leur existence, et circulent toujours à cet endroit précis pour remonter les rivières en pirogue, ce qui ne pourrait se faire en circulant dans la partie centrale. L'origine de la formation des levées réside probablement dans l'existence de ces contre-courants. Le ralentissement puis l'inversion du courant sur les bordures des rives convexes, en provoquant le dépôt des particules grossières, initie le rehaussement du fond le long d'une ligne parallèle à la rive, et à une distance de celleci qui doit être proportionnelle au rythme d'évolution du méandre : plus le rayon de courbure est petit, plus la distance de formation d'une nouvelle levée est grande, plus le méandre se creuse, et moins le relief qui en résulte est marqué.

Lors du déplacement latéral d'un méandre, et au fur et à mesure que la sinuosité s'accentue, les levées se succèdent dans le sens de la migration du méandre. La rive convexe avance, tandis que la rive concave opposée recule. L'âge des levées augmente donc avec la distance aux chenaux.

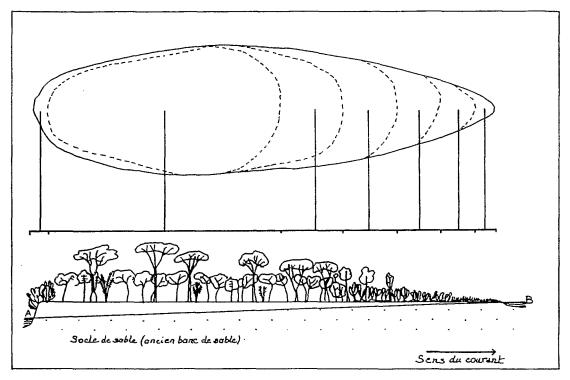


Figure 8. Schéma de succession des végétations sur les îles du fleuve Congo (Zaïre) (D'ap. Louis 1947).

Entre les levées, les dépressions sont abritées des courants sauf dans le cas de fortes crues, ou s'il s'agit de chenaux secondaires qui peuvent continuer de recevoir des dépôts sableux. La partie amont des dépressions peu profondes est progressivement colmatée. Elles se transforment alors en véritables cuvettes de décantation : "Swales are filled with fine-grained muddy sediments, or marshes may develop in them" (REINECK & SINGH 1980). L'eau qui envahit ces dépressions pénètre par l'aval.

Contrairement à l'anglais qui distingue les scroll-bars des levees<sup>1</sup>, le terme français de levée désigne aussi l'accumulation verticale de sédiments qui s'opère sur le haut des rives concaves, donnant naissance à des reliefs dissymétriques de part et d'autre d'une arête sommitale. Nous avons vu que le flux des courants violents est orienté vers ces rives. Lorsque la nappe d'eau déborde le niveau de la rive, les sédiments les plus grossiers sont déposés près du chenal, et la granulométrie ainsi que le taux de sédimentation décroissent au fur et à mesure que l'on s'en éloigne. "The maximum height of natural levees indicates the water level reached during the highest floods" (REINECK & SINGH, op. cit.). Ces reliefs portent une forêt naturelle grignotée par l'érosion, qui réagit à l'évolution des conditions d'inondation, et à l'arrivée de nouveaux dépôts que certaines espèces ne supportent pas (HUBER 1906, riverains, comm. pers.).

Dans le cas d'une île, la rive située en amont, exposée aux courants, est plus haute que la partie aval et plus ancienne, décalage chronologique qui se reflète dans la végétation. Ceci fut observé en Amazonie centrale (IRION et al. 1983), et dans la plaine alluviale du fleuve Congo, dans la région de Yangambi (LOUIS 1947)(Fig.8, Photo. 10).

## Terminologie

L'Espagnol employé en Amazonie péruvienne ne différencie de prime abord pas plus que le Français les deux types de levées, appelées restingas. Elles sont néanmoins distinguées par le qualificatif de hautes -restingas altas, ou basses -restingas bajas. Mais ceci ne recouvre pas exactement la différenciation anglaise. Le nom de scroll-bars ("barres-rouleaux", littéralement), et celui de ridges (arête, crête), généralement employé en synonymie (voir la discussion de ces termes par NANSON 1980), ne font pas référence à l'altitude, mais à la morphologie. Les levées-levees

<sup>1</sup> terme français à l'origine

sont plus anciennes, plus étendues, et portent une végétation forestière plus développée, que les levées-scroll bars, ces dernières étant situées dans les zones de sédimentation plus récentes.

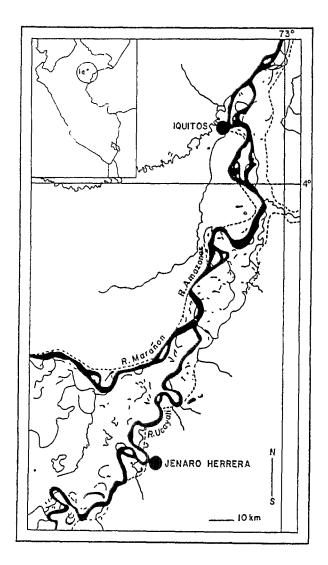


Figure 9. Carte de situation régionale. La confluence Ucayali-Marañon, et les limites de leur zone inondable.

Les dépressions formées en arrière des levées-scroll bars (swales en Anglais) sont appelées bajeales en Espagnol (de "bajo", bas), tandis que les dépressions situées en arrière des levées-levees sont appelées barriales (de "barro", boue). Les apports peuvent être fins, relativement grossiers, dans les bajeales en cas de crues exceptionnelles : c'est la topographie qui prédomine tant qu'élément descriptif; les ondulations topographiques sont moindres dans les barriales: c'est la texture des sédiments de surface qui l'emporte dans la dénomination. L'Anglais attribue le nom de swales aux bajeales, et le terme backswamps correspond plutôt aux barriales.

## Situation et caractéristiques hydrographiques

Iquitos se trouve à environ 100 km en aval de la confluence Marañon-Ucayali. Jenaro Herrera, au centre de la zone d'étude, est situé en amont de cette confluence, à 4°55 de lat. S. et 73°40 de long. O., sur une ancienne terrasse quaternaire de la rive droite de l'Ucayali (*Fig.* 9).

Le cours de l'Ucayali se caractérise au sein de la dépression Ucamara par une sinuosité de 1,94, proche de la valeur 2 caractéristique d'une rivière à méandres (DUMONT 1991). La largeur de la frange d'activité de la rivière est de 30 km en moyenne (LATHRAP 1968, DUMONT op. cit.) et la migration des rives peut atteindre 40 m en une seule année (DUMONT op. cit.). La progression de l'île Galán vers le nord, en amont de Jenaro Herrera, a été de 25 m par an en moyenne depuis 40 ans. Les méandres sont notamment le résultat d'une pente particulièrement faible (Jenaro Herrera est à 180 m d'altitude et à 3800 km de l'atlantique, soit une pente moyenne de 4,7 cm/km, ou 0,005%), associée à la faible cohérence des sédiments récents et actuels sans cesse remaniés (voir plus haut).

#### Régime des eaux et durée d'inondation

Le régime des eaux de l'Ucayali est soumis à l'influence du climat d'un bassinversant situé entre 4°5 (confluence Marañon-Ucayali) et 14°8 de latitude sud (sources de l'Apurimac) au sein duquel, si la quantité de précipitations annuelles est évidemment variable d'un lieu à l'autre, les maximas enregistrés le sont sensiblement aux mêmes époques d'une part pour les stations situées à et au-dessus de 800 m, à une latitude supérieure à 11° (Janvier-Février-Mars : 560 à 1900 mm de précipitations annuelles moyennes), d'autre part pour les stations situées en-dessous

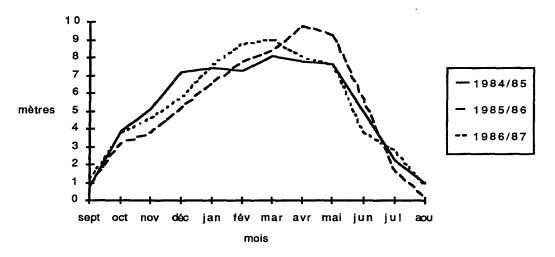


Figure 11. Courbe des crues sur trois années consécutives à Jenaro Herrera.

de 800 m, à une latitude plus septentrionale (Octobre-Novembre-Décembre, et

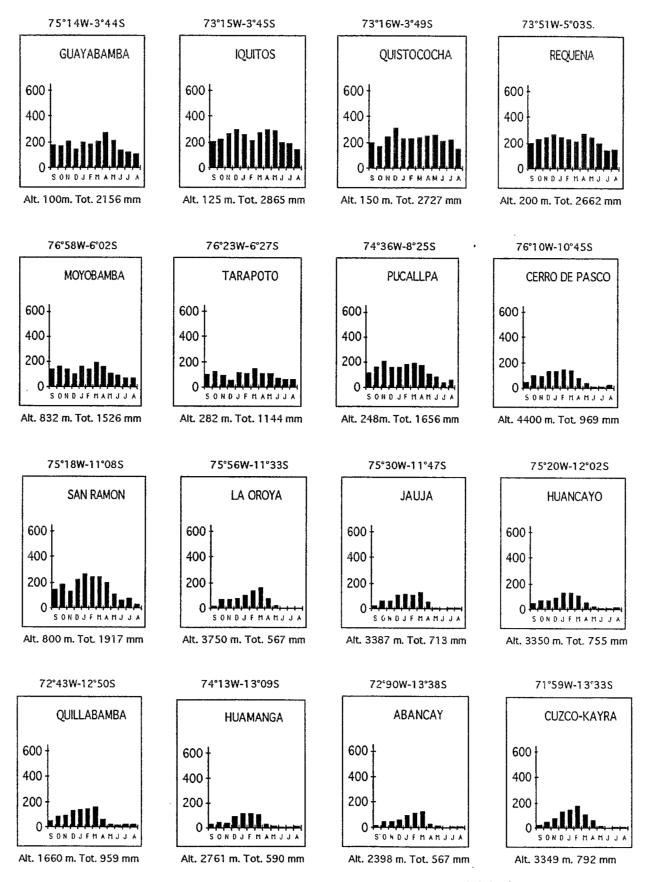


Figure 10. Répartition géographique et annuelle des précipitations dans le bassin-versant de l'Ucayali (d'après F.A.O. 1975).

Mars-Avril-Mai: 1650 à 2660 mm de précipitations par an en moyenne). La crue de l'Ucayali, qui atteint son maximum en mars-avril, est principalement alimentée par les précipitations régionales des zones proches de l'Equateur situées à basse altitude, autour de Guayabamba, Iquitos, Quistococha, Requena, Moyobamba, Tarapoto, Pucallpa... (Fig. 10).

Le niveau mensuel des eaux pendant trois années successives, calculé à partir des données relevées quotidiennement par le CIJH à Jenaro Herrera, se matérialise par une courbe dont le maximum oscille entre mars et avril, et qui est au plus bas en août-septembre (Fig. 11).

L'ampleur des crues (différence entre la moyenne mensuelle la plus haute, et la moyenne mensuelle la plus basse) a été de 7 m pour la crue 1984-85, de 9,60 m en 1985-86 et de 8,20 m pour 1986-87.

Pour comparaison, l'ampleur des crues à Manaus a été de 9,5 m en moyenne entre 1903 et 1952 (OLTMAN et al., 1964, cités par LEOPOLDO et al., 1987). Le faible contraste dans l'ampleur des crues malgré un débit supérieur devant Manaus, est dû au régime particulier de l'Amazone brésilien, de direction Ouest-est, tamponné par le décalage entre les saisons des pluies alimentant ses affluents Nord et Sud (Chapître I), ainsi qu'à l'extension importante du lit majeur du fleuve en Amazonie centrale (STERNBERG, comm. pers.).

La basse vallée de l'Ucayali se scinde en deux milieux qui se distinguent par la qualité physico-chimique des eaux qui les inondent (Fig. 12) : un milieu à dynamique fluviale active, envahi par les eaux limoneuses de la crue, et qui longe le chenal principal de l'Ucayali ; et un milieu géormorphologiquement stable, hors de l'aire d'inondation par les eaux blanches, où les précipitations locales s'accumulent en temps de crue, et se chargent en acides issus de la décomposition des débris végétaux, constituant les eaux noires (LAMOTTE 1991).

## Les reliefs jeunes

Les reliefs jeunes correspondent aux termes de levées et dépressions, scrollbars et swales, 'restingas bajas' et 'bajeales' tels qu'ils sont définis plus haut. Nous avons observé en détail une toposéquence dans ces reliefs colonisés par une végétation pionnière herbacée puis ligneuse (Deuxième partie).

Les dépôts superficiels (jusqu'à 1,2 m de profondeur) observés dans la région de Jenaro Herrera sont fins, constitués d'argiles, limons et sables, avec une faible proportion de sables grossiers (Annexe 1). Nous n'avons trouvé de graviers que sur le fond du fleuve, et jamais de cailloux dans les sédiments récents.

Sur les reliefs alternativement submergés et émergés, les dépôts sableux s'effectuent lorsque l'eau commence à baisser, au moment du ralentissement des courants (REINECK & SINGH 1980). Ils sont ensuite recouverts par les limons et les argiles déposés par la nappe d'eau dont l'épaisseur diminue, les eaux prisonnières des reliefs étant progressivement éliminées par drainage interne, ou par évaporation.

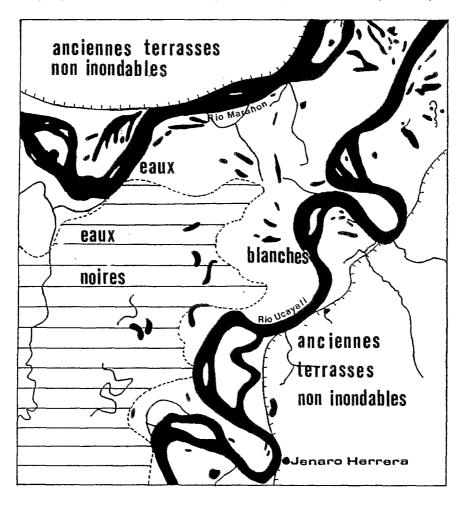


Figure 12. La plaine alluviale dans la région de Jenaro Herrera : limites d'inondation par les eaux noires et blanches.

Nous désignerons par "séquence de sédimentation" l'ensemble constitué par une couche de sédiments sableux, coiffée par des sédiments fins, limono-argileux le plus souvent, argilo-limoneux dans les dépressions les plus basses.

Une séquence de sédimentation ne correspond pas toujours à une crue unique :

le dépôt peut être fin plusieurs années de suite, si les crues ne sont pas assez hautes pour apporter du sable. La litière, produite *in situ* ou apportée par les courants, peut être enfouie sous de nouveaux apports. Les traces en restent visibles plus ou moins longtemps selon l'efficacité du drainage interne, l'aération des sédiments, et donc la vitesse de décomposition de la matière organique, dont les traces peuvent subsister au moins jusqu'à 1,20 m de profondeur dans certains endroits.

L'accumulation de sédiments dans les zones basses se poursuit pendant que le niveau des reliefs élevés tend à se stabiliser. Il résulte de la dynamique de formation, et des dépôts ultérieurs différenciés entre les levées et les dépressions, l'existence de deux environnements édaphiques distincts, caractérisés notamment dans les dépressions par une texture plus fine en surface et un contraste plus marqué entre les horizons. Les sédiments fins qui tapissent le fond des dépressions peuvent néanmoins être recouverts si une forte crue dépose une nouvelle séquence sédimentaire. La surface du sol s'élève lentement, et les différences d'altitude entre levées et dépressions s'atténuent au cours du temps (voir aussi STERNBERG 1960).

L'élimination des eaux après la crue dans les zones basses dépend plus de l'évaporation que d'un drainage interne rendu pratiquement inexistant par la proximité de la nappe phréatique et d'un drainage externe rendu limité voire nul par la topographie. Tous les profils observés dans les dépressions présentent des traces d'hydromorphie, accentuées dans celles où la nappe phréatique affleure.

L'épaisseur des séquences de sédimentation que nous avons observées varie de 50 cm à 2 m environ. Sur les levées les plus hautes, bien drainées, une migration verticale des éléments fins à travers les couches sableuses atténue peu à peu les contrastes entre la texture des différents horizons (B. VOLKOFF, comm. pers., STERNBERG 1960).

Au fur et à mesure que la géomorphologie évolue, avec élévation générale du niveau de la surface, la sédimentation diminue, en volume et en texture, et en fréquence.

Les séquences sédimentaires relativement fines, en épaisseur et en texture, observées sur les rives de l'Ucayali, sont comparables à celles observées par COLEMAN (1969) sur les rives du Brahmapoutre et par MCKEE (1966) dans la plaine alluviale de l'Indus (exemples cités par REINECK & SINGH op. cit.), tandis que le contraste entre les sols des levées et des dépressions était relevé par WHITMORE (1975) sur les rives du fleuve Pahang à Malaya. Ces sols y sont principalement limoneux sur les levées, et limono-argileux dans les dépressions.

## Les unités géomorphologiques anciennes

Dans les zones anciennes élevées, l'ondulation topographique est fortement estompée, les sédiments sont homogènes et principalement limoneux. La végétation naturelle est forestière.

Les zones basses sont tapissées d'argile, et constituent des marécages, où la végétation est arbustive.

## III. LA ZONE D'ETUDE

Le profil topographique et géomorphologique relevé sur l'île Galán montre une succession de levées et de dépressions, dont l'observation et l'interprétation dynamique permettront une meilleure compréhension du développement des végétations. Les observations granulométriques détaillées ne sont pas ici prises en compte. Elles le seront au moment des descriptions de végétation (Deuxième partie).

## Dynamique fluviale sur le site de l'étude

Lîle Galán se situe dans la courbe d'un méandre à faible rayon de courbure, entre deux bras du chenal principal qui se sont formés suite à deux recoupements du méandre. Le chenal a (Fig. 13) est actuellement presque comblé, et on n'y circule en bateau que lors des crues exceptionnellement fortes. C'est l'ancien chenal principal. Le chenal b s'est formé par recoupement du méandre A, et le chenal C, qui est encore actuellement le plus profond et par où circulent les bateaux de transport aux basses eaux par recoupement du méandre b.

La force érosive des courants s'est déplacée vers le nord-est au niveau de l'île Galán (IG), direction dans laquelle s'effectue à présent le creusement de la courbe, et la sédimentation (▷⇒ 1). Nous avons établi notre étude au niveau de la flèche 1.

La courbe du méandre B s'approfondit vers le sud ( $\Longrightarrow$  2), car les courants buttent sur les terrains argileux anciens qui constituent la rive où est situé le village de Jenaro Herrera, tandis qu'une plage se forme sur la rive opposée (d). Le méandre C évolue peu par rapport au méandre A, dont la mobilité est provoquée par l'effet de butoir exercé par la terrasse de sédiments quaternaires anciens (Fig. 3) sur les courants.

## Topographie et durée d'inondation

L'altitude des parcelles installées sur les reliefs mis en évidence par le profil topographique de la zone de sédimentation au Nord de l'île Galán (*Fig.* 14) est donnée sur le tableau ci-dessous (*Tabl.* 1) avec la distance des parcelles à la rive, et la durée

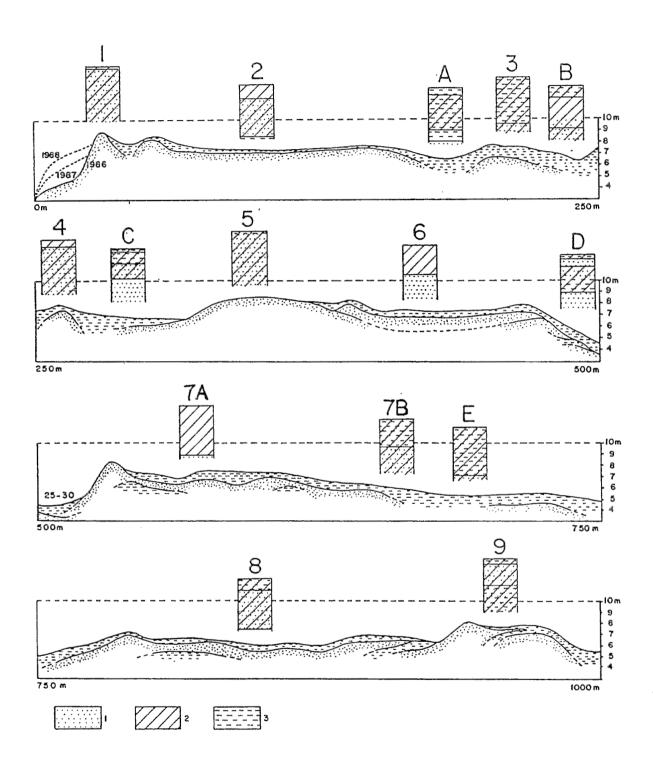


Figure 13. Profil topographique et géomorphologique de la zone d'étude. 1. Sable. 2. Limon. 3. Argile.

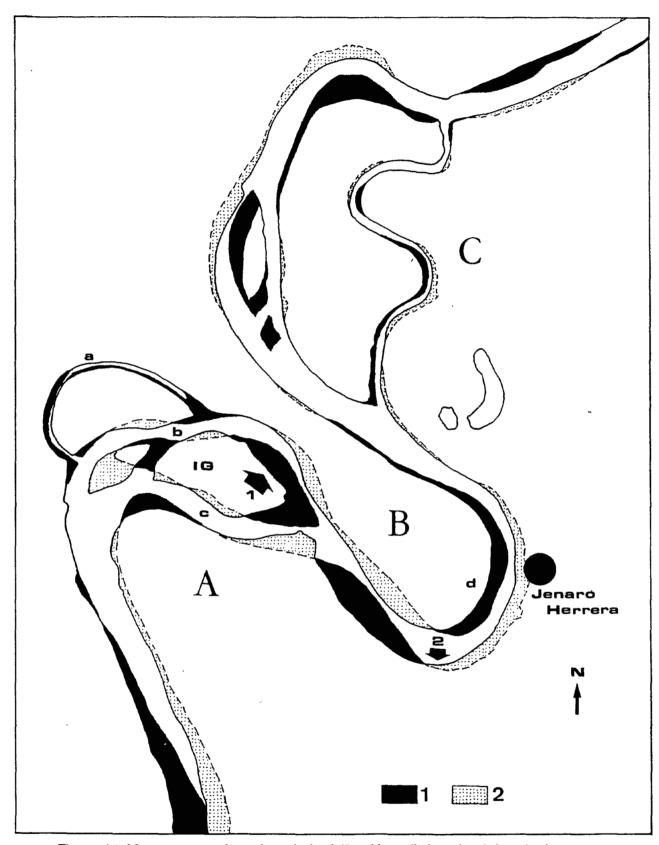


Figure 14. Mouvements migratoires de la rivière Ucayali dans la région de Jenaro Herrera entre 1976 et 1983 (à partir des images Landsat). Echelle : 1/100000e.

1. Aterrissement. 2. Erosion. IG : Ile Galán (voir texte).

d'inondation correspondante (*Fig.* 15) pour les années 1984 à 1987. Les levées 1 et 2, 5 et 6, 8 et 9, sont séparées par des dépressions trop peu marquées pour qu'il y ait lieu de les étudier en tant que telles. La levée 7, topographiquement continue, a été scindée en 7A et 7B en raison d'une couverture végétale distincte qui s'est avérée correspondre à une évolution dans l'espace des caractères édaphiques.

Unités topographiques	Altitude par rapport au niveau maxi. enregistré (coté 10 m)	Durée d'inondation mini. et maxi. entre 1984 et 1987	Distance à la rive
Levée 1	8,80 m	0-45 j.	30 m
Levée 2	7,80 m	0-90 j.	80 m
Dépression A	6,40 m	90-160 j.	180 m
Levée 3	7,80 m	0-90 j.	210 m
Dépression B	6,50 m	90-160 j.	240 m
Levée 4	8 m	_0-90 j.	260 m
Dépression C	6,80 m	105-165 j.	300 m
Levée 5	8,80 m	0-45 j.	350 m
Levée 6	7,50 m	0-90 j.	420 m
Dépression D	4,50 m	180-215 j.	500 m
Levée 7A	7 m	0-90 j.	580 m
Levée 7B	6,50 m	<u>100-</u> 165 j.	630 m
Dépression E	5,50 m	150-185 j.	720 m
Levée 8	6,50 m	100-165 j.	850 m
Levée 9	7,80 m	0-90 j.	960 m

Tableau 1. Caractéristiques d'altitude, durée d'inondation et distance à la rive des unités géomorphologiques du transect relevé sur l'île Galán.

La durée d'inondation est occasionnelle sur toutes les levées à l'exception des levées situées en bordure de la dépression E (7B et 8), qui sont inondées de trois à cinq mois et demi chaque année. En cas de forte crue (1985-86), l'inondation peut atteindre un mois et demi sur les levées les plus hautes (1 et 5), et trois mois sur les levées d'altitude intermédiaire (2, 3, 4, 6, 7A, 9).

L'altitude des dépressions récentes (A, B, C) est équivalente à celle des levées les plus basses (7B et 8), et la durée d'inondation est donc identique. La dépression D, non colonisée par une végétation pérenne, est inondée de six à plus de sept mois par an, et la dépression E, la plus ancienne, est inondée pendant cinq à six mois.

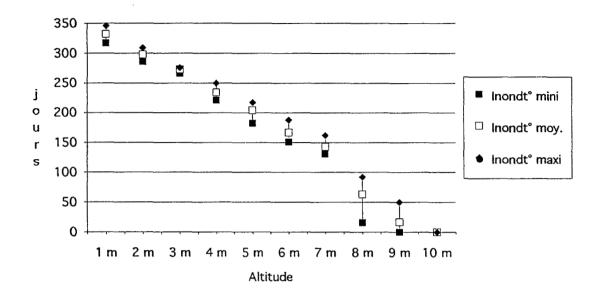


Figure 15. Durée d'inondation et altitude : sept. 84 à août 87 (trois crues annuelles successives). Le niveau coté 10 m correspond au niveau maximum atteint par les eaux pendant cette période, en avril 861.

### Interprétation dynamique

Il existe un contraste entre la partie la plus ancienne du transect -entre 500 et 1000 m de distance à la rive, et la partie la plus récente -0 à 500 m (Fig. 16).

1. Les altitudes sont différentes de part et d'autre de la dépression D : les levées d'une part, les dépressions d'autre part, sont situées environ un mètre plus haut pour les formations récentes, à gauche de la dépression D sur la figure, que pour les formations anciennes. STERNBERG (1960) évoquait le réajustement des particules de sédiments, et l'expulsion d'eau emprisonnée dans les sédiments anciens, pour expliquer l'altitude relativement basse des unités géomorphologiques anciennes. L'activité tectonique et sismique favorise par ailleurs le tassement des sédiments, impossible à évaluer par manque de données (STERNBERG, op. cit.).

Lors de la migration latérale d'un méandre, nous pensons que la hauteur de la nappe d'eau et la dynamique au moment du dépôt interviennent également.

Les zones anciennes, situées par rapport au chenal en arrière de celles qui les dominent tographiquement, ont été mises en place dans un méandre relativement moins

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>calculé à partir des données collectées dans le cadre du projet "Ecología de Peces de Consumo", CIJH, IIAP, Jenaro Herrera).

profond que lors des dépôts de bordure plus récents. Or, quand la courbe du méandre est profonde, la nappe d'eau "butte" contre le fond de la rive concave. Il y a donc en permanence un accroissement relatif du volume d'eau à cet endroit, avec élévation du niveau de la surface de la nappe. D'autre part, les eaux subissent un changement de trajectoire brutal qui favorise un dépôt volumineux de particules grossières.

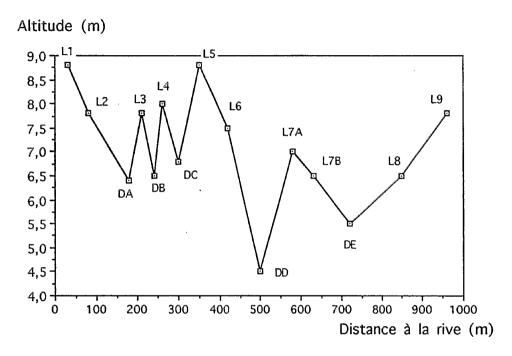


Figure 16. Altitude des parcelles et distance à la rive.

2. La distance entre le fond des dépressions et le haut des levées adjacentes est longue pour les reliefs anciens, et courte en ce qui concerne les reliefs récents.

La formation de la dépression D correspond à un changement dans la dynamique de dépôt des sédiments. Antérieurement à la formation de cette dépression, l'avancée de la rive était relativement lente. L'étendue des levées 7 et 8 révèle la formation de deux grandes plages en avant d'une haute levée constituée dans un contexte dynamique plus actif (levée 9), séparées par une dépression qui s'est peu à peu colmatée (dépression E). Puis le chenal principal s'est maintenu longtemps à l'emplacement de la dépression D, qui est donc restée relativement profonde. Avant que l'extension vers le nord ne se poursuive, les dépôts se sont accumulés en bordure du chenal, qui constitue à présent ce que nous avons appelé la levée 7A (*Fig.* 17).

Il existe une similitude géodynamique dans les conditions qui ont prévalu à la formation des levées 7B et 8, tandis que la poursuite du dépôt en 7A, correspondant à des conditions distinctes, annonçait un changement de dynamique fluviale.

Celui-ci s'est traduit par la constitution de nouveaux reliefs d'étendue

relativement faible, révélant une mise en place de levées et de dépressions plus rapide qu'antérieurement : formation d'une nouvelle plage, bordée par un large bourrelet constituant la levée 5. Celle-ci s'est stabilisée, tandis que la dépression légère située en arrière continuait de recevoir des sédiments apportés par les eaux empruntant la dépression D, qui dès lors a joué le rôle de chenal secondaire : la levée 6 achevait de se former.

La rive a poursuivi son extension rapide par la formation de levées étroites et peu marquées topographiquement (levées 4 et 3). Une nouvelle plage s'est formée (levée 2), bordée par un bourrelet étroit. Une dernière et étroite levée s'est mise en place (levée 1). L'extension s'est fortement ralentie entre 1986 et 1988, et s'est seulement traduite par l'arrondissement de la pente de la levée 1 orientée vers le chenal, tandis qu'une nouvelle plage a commencé à se constituer en contrebas (*Fig.* 17, *Photo.* 10).

#### Conclusion

L'extension des rives convexes est donc marquée par la succession de cycles plus ou moins réguliers dans leur durée et l'ampleur des reliefs auxquels ils donnent naissance, et qui comprennent deux étapes : la formation d'une plage, ou plateforme sableuse, tout d'abord dépourvue de végétation pérenne, qui s'élève lentement. Après que son élévation la mette relativement à l'abri des crues, ce qui permet la colonisation par une végétation pérenne, la bordure de cette plage peut continuer de recevoir des sédiments et un bourrelet se forme, constituant rétroactivement un obstacle aux courants.

Le freinage ou l'arrêt de l'extension de la rive pendant une longue période correspond à l'annonce d'un changement de dynamique fluviale, qui se traduit par la formation d'une nouvelle plage en avant de la rive déjà constituée, et la formation d'une dépression entre les deux.

Ce changement de dynamique se produit en réponse à une rupture dans l'équilibre des forces d'écoulement qui provoque une déviation du trajet des plus forts courants, donc une modification de la répartition et de la nature des dépôts.

Nous verrons comment la discontinuité dans le rythme d'avancée du méandre au niveau de la dépression D s'est traduit dans l'architecture et la composition spécifique de la végétation de part et d'autre de cette dépression (Deuxième partie).

Les végétations que nous allons étudier dans les chapîtres suivants sont la résultante de deux dynamiques.

- a) L'évolution géomorphologique. Le dépôt régulier de sédiments fins, postérieurement à la constitution des reliefs, contribue à modifier progressivement les caractères édaphiques et la qualité du drainage interne. Il se prolonge dans les dépressions, qui restent accessibles aux dépôts apportés par les crues jusqu'à ce qu'elles soient suffisamment éloignées des axes de passage d'eaux turbides, pour ne plus recevoir que des dépôts infimes. Par contre, il ne concerne pratiquement que les levées récentes, tandis que les levées anciennes, par leur élévation progressive et de moins en moins perceptible, sont la plupart du temps à l'abri de l'inondation.
- b) La végétation elle-même exerce une influence sur les conditions du milieu. Les végétations pionnières sont confrontées à des conditions d'instabilité édaphique particulières qu'elles contribuent à atténuer, tandis que l'influence des végétations post-pionnières et âgées s'exerce principalement sur le microclimat du sous-bois (luminosité, température, hygrométrie, aération du sol, etc...).

Nous essaierons de dégager l'importance du rôle de chacune de ces dynamiques, et de comprendre leur variabilité.

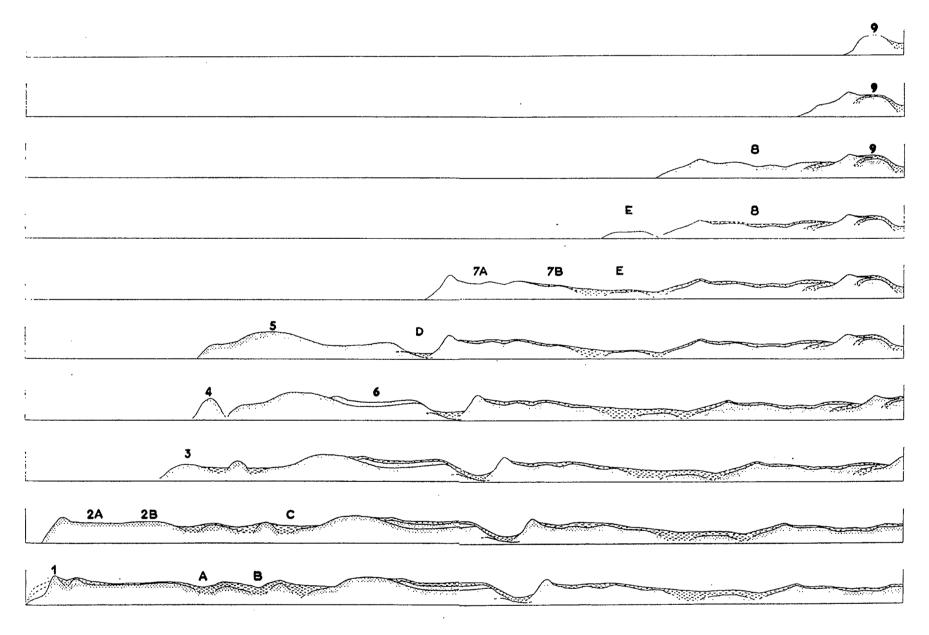


Figure 17. Schéma chronologique de la formation des reliefs sur l'île Galán.

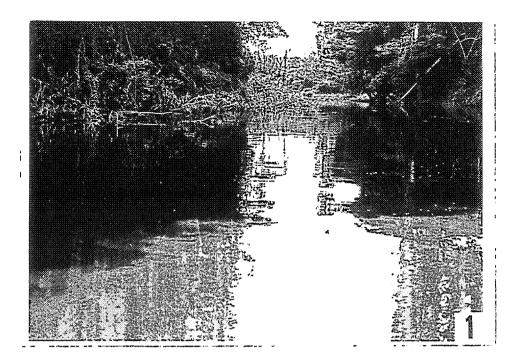




Photo 1. Limite des eaux noires et des eaux blanches à la sortie d'une "quebrada" (petite rivière).

Photo 2. Culture du riz sur une plage découverte aux basses eaux. Les troncs morts ont été déposés par la rivière.

Photos 3 et 4. Erosion de la rive droite de la riviève Ucayali en amont de Jenaro Herrera. Le sapement par la base provoque le glissement des terrains entraînant la végétation.

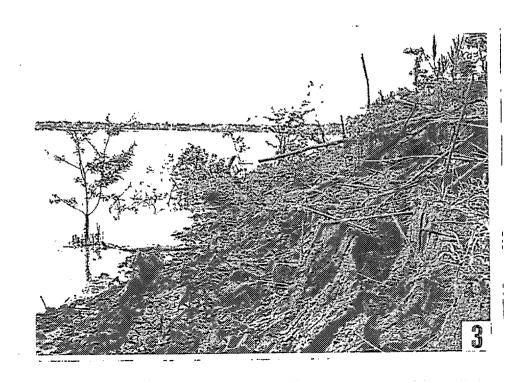


Photo 5. Erosion de la rivière Ucayali au niveau de Jenaro Herrera (terrasse consolidée). D'après des mesures topographiques effectuées en 1986, et un plan tracé en 1972 par la Coopération Technique Suisse, cette rive a reculé de 150 m en quinze ans.

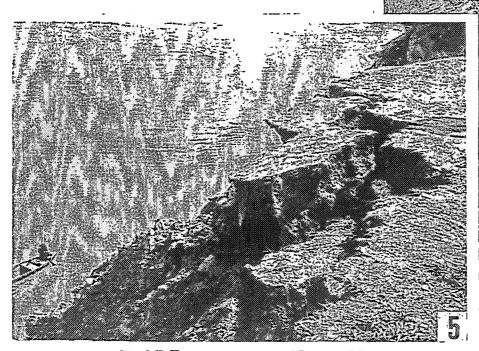


Photo 6. Effondrement d'une maison dans la rivière à Jenaro Herrera, à l'occasion de la crue exceptionnelle de 1986.





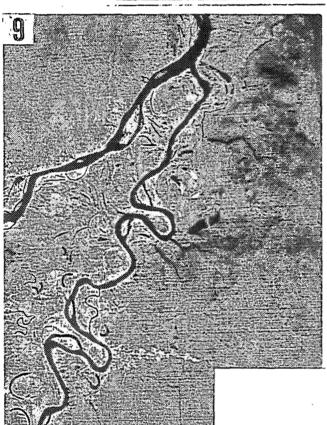
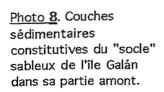


Photo 7. Destruction d'une bananerale située en bord de rive par la crue de 1986 (la rivière est à gauche).

Photo 9. Sinuosité de la rivière Ucayali (image Landsat, Canal 7). Les zones claires portent des végétations jeunes, primaires ou secondaires.



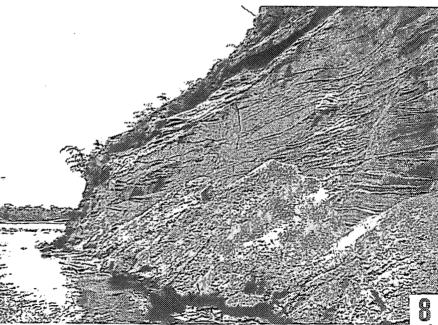






Photo 11. Semis de Gynerium sagittatum. L'émission d'un rhizome s'amorce sur le plus grand (l'échelle est de 50 cm).

#### Photo 10.

Développement des semis de *Gynerium* sagittatum sur la plage au nord de l'île Galán, après le retrait des eaux.

Photo 12. Réitération traumatique sur un jeune Cecropia membranacea. La hauteur du sol jusqu'à la réitération est de 1,20 m.



## DEUXIEME PARTIE

# VEGETATIONS PIONNIERES & POST-PIONNIERES

#### Introduction

L'étude de végétations pionnières est souvent fondée sur la succession temporelle des différentes étapes de leur développement.

Cette observation peut être diachronique (suivi prolongé en un même lieu) ou synchronique (observation de populations végétales d'âges différents connus, en différents lieux où les conditions écologiques de sol et de climat sont supposées similaires *a priori*).

La première est plus rigoureuse, mais nécessite un travail à long terme, souvent difficile à réaliser, c'est donc la deuxième qui est le plus souvent retenue. Elle présente l'inconvénient majeur que les différences observées entre des parcelles d'âges différents ne sont pas forcément imputables à la seule différence d'âge, mais peuvent notamment l'être à des variations pédologiques dans l'espace, à des pratiques culturales ou d'exploitation différentes, etc...

Pour des raisons matérielles évidentes, le suivi des parcelles sur une longue période de temps est rarement envisageable. Nous avons pour notre part cherché à comprendre la succession des végétations par l'observation de parcelles d'âge croissant, depuis la rive vers l'intérieur des terres.

Mais dans une plaine alluviale régulièrement inondée, l'eau et sa dynamique (périodicité, mouvement, permanence, température) influencent le développement de la végétation. Nous avons vu que les conditions topographiques et édaphiques différaient d'un relief à l'autre, et ce d'autant plus que ceux-ci sont récents.

Nous chercherons donc également à estimer l'influence de la topographie et de la dynamique fluviale sur le développement des végétations.

Par ailleurs, la végétation elle-même influence l'évolution géomorphologique au cours de la colonisation, par son propre développement.

Nous essaierons de faire la part du rôle de l'âge des parcelles, des variations écologiques d'un site à l'autre, et des végétations elles-mêmes, sur leur développement.

Concernant les variations écologiques, trois facteurs au moins sont susceptibles de perturber ce déroulement.

- L'inondation annuelle est plus ou moins longue selon l'altitude. Rappelons que l'inondation de 1986 fut particulièrement forte, c'est-à-dire que d'une part, la nappe d'eau est montée jusqu'à un niveau élevé, et d'autre part l'évacuation des eaux a été

plus tardive. Le niveau de référence que nous avons utilisé pour mesurer la topographie étant le niveau maximum atteint par l'eau en 1986 (coté 10 m), cela signifie qu'une parcelle située à 6m d'altitude par exemple a été submergée par un maximum de quatre mètres d'eau à cette occasion. Selon l'altitude des levées, la nappe d'eau a atteint une épaisseur maximale variant entre 1,20 m (soit 0 à 6 semaines d'inondation annuelle pour la période considérée) et 3,50 m (0 à 13 semaines d'inondation), et pour les dépressions, cette variation est comprise entre 3,20 m (14 à 23 semaines d'inondation) et 5,50 m (21 à 26 semaines d'inondation).

- La texture des sédiments conditionne le ressuyage après la pluie et l'ambiance édaphique (humidité, température, microfaune...). Le sable retient moins l'humidité que les sédiments fins. Une fraction sableuse importante contribue donc à rendre le sol plus sec et plus chaud, le drainage interne est favorisé, en fonction également du facteur suivant. L'observation des formations superficielles est synthétisée sur des profils sédimentologiques pour chaque parcelle de végétation (*Fig.* 18, 55).

- La proximité variable de la nappe phréatique, fonction de la microtopographie, qui conditionne la qualité du drainage interne, après les crues et les pluies.

Nous avons décrit dans la première partie l'alternance de levées et dépressions mises en place lors de l'évolution géomorphologique de la plaine alluviale.

La végétation qui colonise les reliefs récents se différencie, dans sa composition et sa structure, entre les levées et les dépressions (LAMOTTE 1990). Des zones de transition apparaissent. En cas de dénivelé brutal, la limite se traduit nettement dans la végétation. Si la pente est douce, cette limite est floue à l'échelle de la station (1/10 000e) (GODRON 1984), nette à moyenne échelle (associations, photographie aérienne -1/30 000e). Travaillant à l'échelle de la station, nous avons installé des parcelles dans des zones *a priori* homogènes, loin de ces transitions, soit en sommet de levée, soit en fond de dépression, sur des portions planes de la topographie.

Les formations superficielles et les végétations des levées, puis celles des dépressions seront décrites successivement. La forme des parcelles est soit rectangulaire, s'il s'agit d'une levée étroite, soit carrée quand la topographie le permet, ce qui est plus satisfaisant d'un point de vue statistique. Il faut mentionner à ce sujet que les calculs de surface terrière et de densité ont été ajustés à des unités de mesure comparables (m²/ha pour la surface terrière, et 500m² pour la densité), mais à partir de surfaces de dimensions variables, ce qui peut affecter la

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> "portion de territoire qui peut être considérée comme homogène quant au climat, au sol et à la végétation" (GODRON, 1984, p. 142).

représentativité des parcelles les plus petites.

Pour la végétation, la description concerne les ensembles structuraux et les principales espèces qui la composent, ainsi que la structure au sens de ROLLET (1974): densité, surface terrière<sup>2</sup>, et distribution des effectifs par classes de diamètre, ou structure diamétrique (ROLLET, op. cit.).

Le terme population désigne l'ensemble des individus appartenant à une espèce. Les termes jeune plant ou plantule désignent les tiges qui n'entrent pas dans le calcul de la surface terrière, c'est-à-dire dont le diamètre est inférieur à 2 cm, et le terme semis désigne les individus de moins de 0,50 m de hauteur.

Les espèces ayant les plus fortes valeurs de surface terrière, sont considérées comme "dominantes", par opposition à l'ensemble des autres espèces, rassemblées sous le vocable "espèces diverses". Une forte densité caractérise les espèces "abondantes". La discussion permettra de mieux définir la structure des populations, et le tempérament des espèces (d'après leur structure diamétrique).

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Dans le calcul des surfaces terrières par espèce, les valeurs inférieures à 0,2 m²/ha n'ont pas été prises en compte.

			•	

r

## I. LES VEGETATIONS DES LEVEES

Nous envisagerons les végétations des levées rencontrées successivement depuis la rive vers l'intérieur de l'île Galán.

A la plage située en bordure de la rivière succède une série de levées qui se divisent en trois groupes. Les deux premières ont une végétation dominée par *Gynerium sagittatum* (levées 1 et 2), les cinq suivantes par *Cecropia membranacea* (levées 3, 4, 5, 6 et 7A). La végétation des trois dernières levées (7B, 8 et 9) est dominée par un petit groupe d'espèces arborescentes qui varient d'une levée à l'autre.

## La plage

La plage est d'une largeur de 30 m environ aux basses eaux en 1986, et cette largeur augmente d'environ 20 m l'année suivante. Après la crue, quelques herbacées apparaissent, préférentiellement dans les creux légers tapissés de limons, appelées à disparaître avec la crue suivante. Des semis de *Gynerium sagittatum* se développent à partir des graines déposées par l'eau (*Photo*. 10 & 12). Leur croissance est interrompue par la submersion, qu'ils ne supportent pas, comme nous l'avons observé lors d'une interruption de la décrue par une hausse fugitive du niveau de l'eau.

Sur la pente entre la plage et la levée, certains semis de *Gynerium sagittatum* se développent en mélange avec un peuplement pérenne de *Echinochloa polystachya* et *Paspalum fasciculatum*.

## A. LES PEUPLEMENTS PIONNIERS

I.- Levées dominées par *Gynerium sagittatum* (Aubl.) Beauvois (*Poaceae*)

"Caña brava" (Pérou), "Canna de frecha" (Brésil)

Du fait du développement rapide de la végétation graminéenne, les observations et mesures ont été répétées pendant deux années consécutives sur les levées 1 et 2, qui portent cette végétation.

## Levée 1

La largeur est d'une vingtaine de mètres. A un étroit bourrelet succède une dépression légère qui s'étend jusqu'à la deuxième levée (*Fig.* 13). L'altitude est de 9 m sur le haut de la levée, de 8 m dans la partie la plus basse.

## Formation superficielle

Une couche de sédiment limono-sableux homogène de plus de 1,20 m d'épaisseur sur le haut de la levée s'incline progressivement sous une couche de sédiments limono-argileux s'épaississant vers la partie basse (*Fig.* 18). Des couches de débris végétaux non décomposés entre 35 et 70 cm et à 90 cm sont intercalées avec le sédiment et imbibées d'eau.

Dans la partie basse de la levée deux séquences de sédimentation sont superposées. Les sédiments fins présentent quelques traces de fer réduit. L'horizon argilo-limoneux à 70 cm de profondeur contient des débris de *Gynerium sagittatum* de couleur noire enfouis sous les dépôts récents.

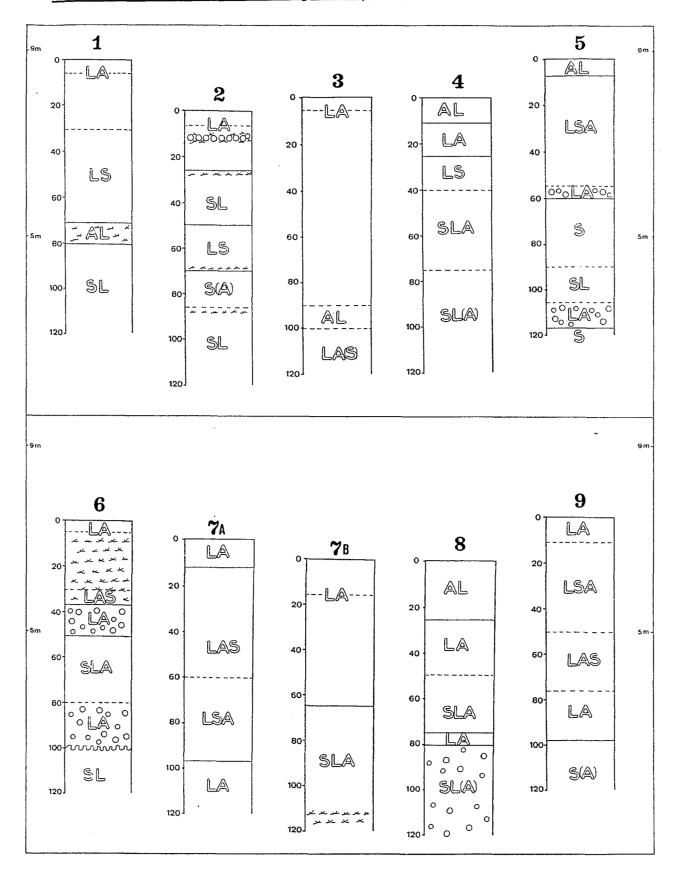


Figure 18. Profils sédimentologiques des levées (profondeur : 1,20 m).

A : argile. matière organique. o : racines.

## Végétation

#### Description

1986 - Gynerium sagittatum s'organise en clônes (Troisième Partie). La hauteur est irrégulière, et varie de quelques centimètres (rejets souterrains) à 3,50 m, avec une prépondérance des tiges au-dessous de 1,50 m. Les plantes sont jeunes et n'ont pas encore fleuri.

Le couvert est rendu difficilement pénétrable par la présence de tiges de Gynerium sagittatum couchées à l'horizontale dans la même direction, et par la densité-même des tiges.

La hauteur et la densité décroissent avec l'altitude en direction de la deuxième levée.

Quelques lianes herbacées (Cucurbitaceae, Vitaceae, Convolvulaceae) s'enroulent autour de la base des tiges de *Gynerium sagittatum*, dans les secteurs de moindre densité.

Sur la partie la plus basse, un tapis graminéen clairsemé est constitué principalement de *Paspalum fasciculatum*.

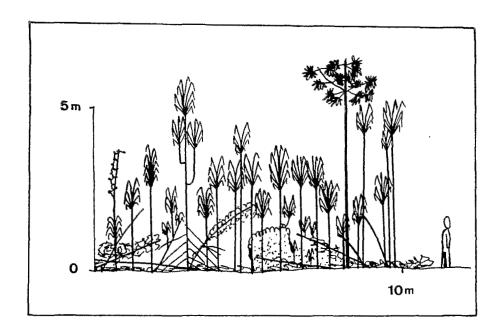


Figure 19. Levée 1. Profil de végétation. Profondeur au sol: 1 m.

1987 - Les *Gynerium sagittatum* atteignent 5,50 m de hauteur par endroits, quelques tiges s'élèvent jusqu'à 7 m. Une partie des tiges est tombée, il n'y a pas de régénération (*Fig.* 19).

La plupart des tiges anciennement couchées ont disparu. Celles qui ont persisté émettent des rejets verticaux jusqu'à une hauteur de 3 m, mais sont traumatisées. Elles sont envahies par les lianes. Un tiers des tiges verticales sont mortes et envahies par des lianes herbacées.

Dans les endroits de moindre densité, des *Cecropia membranacea* se développent juqu'à 1 m de hauteur.

#### Discussion

La végétation constitue un obstacle à la circulation de l'eau et reçoit de plein fouet l'impact des courants lorsque les eaux sont hautes, ce qui se manifeste par la courbure et la disparition de tiges de *Gynerium* sur le haut de la levée.

La sédimentation qui s'effectue en bordure du chenal entre 1986 et 1987, se fait de façon différentielle entre la plage et la levée : le sable s'accumule au niveau de la rupture de pente. (*Fig.* 13), en bordure des *Gynerium*. La partie supérieure de la nappe d'eau pénètre à l'intérieur de la végétation et dépose des sédiments fins sous les *Gynerium*.

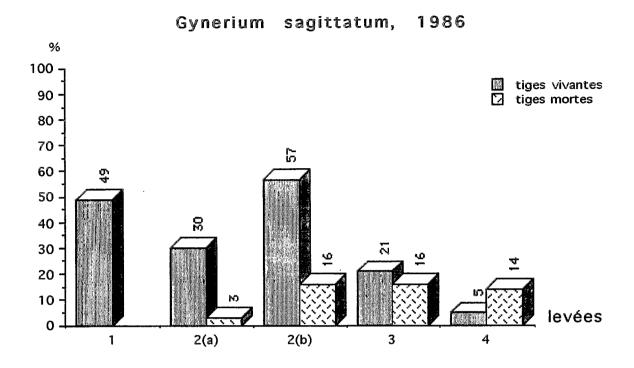
La densité de *Gynerium sagittatum* est variable et liée à la topographie : elle est plus forte sur les hauteurs, inondées moins longtemps, où le drainage est en outre favorisé par le sédiment sableux dans l'ensemble du profil.

Paspalum fasciculatum et Cecropia membranacea se développent dans la partie basse de la levée, à la faveur de la lumière et de l'humidité édaphique des sédiments fins de surface.

#### Conclusion

L'évolution de la végétation entre 1986 et 1987 est marquée par :

- l'amorce de dépérissement des tiges de *Gynerium* : pas de tiges mortes en 1986, 33 % en 1987 (*Fig.* 20).
  - le développement de lianes herbacées.
  - l'implantation de semis de Cecropia membranacea.



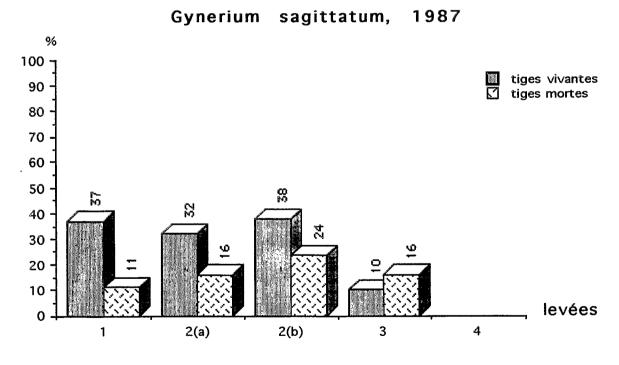


Figure 20. Densité des chaumes de Gynerium sagittatum (9 m²). Elle décroît d'une année sur l'autre et dans l'espace, de la rive vers l'intérieur des terres, sauf sur la levée 2(b), où les conditions édaphiques retardent l'implantation de Cecropia membranacea : l'émission de rhizomes se poursuit, et se traduit par une forte densité des tiges en 1986. La densité est cependant ramenée en 1987 à un niveau proche de celui de la première partie de la levée, en raison d'un taux de mortalité élevé.

## Levée 2

La deuxième levée fait environ 140 m de large. Un relief étroit précède une zone déprimée, dont le niveau s'élève légèrement puis redescend vers la dépression A (*Fig.* 13). L'altitude est de 8,7 m en haut du premier relief, de 7,6 m dans la partie la plus basse, et 8 m en haut de la remontée.

## Formation superficielle

La même succession d'horizons, à l'exception d'une couche sablo-limoneuse dans le bas du profil de la partie basse, s'observe dans les profils des deux parties de la levée (*Fig.* 18). Les horizons occupent seulement une plus haute colonne de sédiments dans le haut de la levée. Le sédiment de surface est limoneux à plus de 70%.

Le profil de la deuxième partie de la levée se caractérise par la présence de débris végétaux mal décomposés dans plusieurs horizons, probablement résiduels d'anciennes litières. La présence de ces litières enfouies révèle des conditions d'inondation calmes. Entre 12 et 15 cm, l'abondance des débris a favorisé le développement de racines.

## Végétation

#### Description

Cecropia membranacea étant presque absent de la deuxième partie de la levée, la végétation est décrite séparément pour chacune des parties.

#### Première partie de la levée

Sur le bourrelet de levée, de jeunes Cecropia membranacea se développent.

1986. Les tiges de *Gynerium sagittatum* de 6 m de hauteur en moyenne dominent la végétation (*Fig.* 21). La hauteur est régulière, la densité variable. Dans les trouées, où se développe préférentiellement *Cecropia membranacea*, des tiges mortes de *Gynerium sagittatum* jonchent le sol, les tiges vivantes servant de support à des lianes herbacées (Passifloraceae, Vitaceae, Papilionaceae, Cucurbitaceae). Au sol, un tapis de petites graminées est clairsemé. Les tiges souterraines de *Gynerium sagittatum* n'apparaissent pas en surface.

Les *Cecropia membranacea* mesurent 1,50 à 5 m de hauteur pour la plupart, atteignant exceptionnellement 9 m. Certains individus sont cassés entre 1 et 3 m audessus du sol, et produisent des réitérations sur les troncs (*Fig.* 22). Les germinations de *Cecropia* (<10 cm) sont nombreuses, particulièrement autour des plus grands individus.

La plupart des jeunes *Ficus insipida* sont traumatisés entre 1,5 et 3 m de hauteur, et produisent également des réitérations (*Fig.* 23).

Un *Erythrina glauca* atteint 8 m de hauteur. Les ligneux bas sont surtout représentés par *Piper sp., Maclura tinctoria* (plantules).

On rencontre également de jeunes monocotylédones herbacées éparses : Heliconia rostrata, Calathea sp., Costus spp., de hauteur inférieure à 1 m.

La matière organique est abondante sur le sol et principalement constituée de feuilles et chaumes de *Gynerium sagittatum*.

1987. Sur le bourrelet de levée, les *Cecropia membranacea* atteignent 3 à 7 m de hauteur. Une partie des *Gynerium sagittatum* est envahie de lianes et dépérit. Les plus grandes tiges ont perdu leurs feuilles et sont tombées. Certaines émettent des stolons jusqu'à 1,2 m du sol (*Photo*. 13).

Cecropia membranacea se développe à toutes hauteurs jusqu'à 7 m environ, exceptionnellement 10 m. Les traces de traumatismes sont moins visibles qu'en 1986.

La surface du sol s'élève à la base des *Cecropia membranacea* situés en bordure de la levée. La base des troncs et les racines échasses sont couvertes de limons dans lesquels trouvent ancrage des racines de jeunes lianes herbacées. Des débris végétaux et des limons s'accumulent à proximité des racines et entre elles.

#### Deuxième partie de la levée

1986. Les nombreuses tiges de *Gynerium sagittatum* atteignent 5,5 m de hauteur (*Fig.* 20). Les lianes herbacées sont rares.

Un Cecropia membranacea atteint 7 m de hauteur.

On observe de nombreuses plantules de ligneux : *Piper sp.*, très abondant ; *Annona hypoglauca, Maclura tinctoria, Nectandra inundabilis, Guarea guidonia, Piptadenia pteroclada, Erythrina glauca* jusqu'à 1,5 m de hauteur, ainsi que des monocotylédones herbacées : *Costus spp.* jusqu'à 0,7 m, *Heliconia rostrata* jusqu'à 1,3 m et de nombreuses plantules de *Nectandra inundabilis*.

1987. La densité des tiges de *Gynerium sagittatum* diminue. Elles dépérissent, certaines sont tombées.

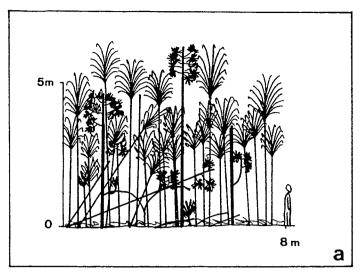


Figure 21a. Levée 2. Profil de végétation. 1986.

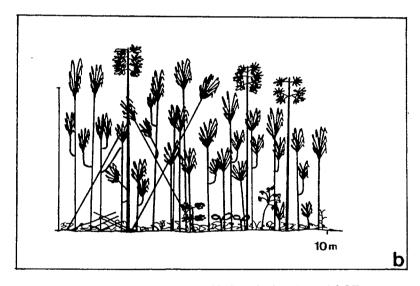
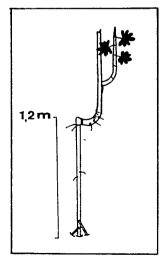
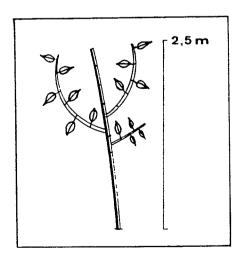


Figure 21b. Levée 2. Profil de végétation. 1987.



<u>Figure 22</u>. *C. membranacea*. Réitération traumatique.



<u>Figure 23</u>. *F. insipida*. Réitération traumatique.

#### DISCUSSION

#### Le dépérissement des Gynerium sagittatum

En 1986, la densité des tiges de *Gynerium sagittatum* est nettement plus forte sur la deuxième partie de la levée (2b).

Entre 1986 et 1987, la densité des tiges vivantes est stable sur la première partie de la levée (2a), mais décroît fortement sur la deuxième partie (*Fig.* 20), où un taux de disparition élevé ramène en 1987 la densité des tiges vivantes à des proportions comparables sur les deux sites. Ces proportions sont respectivement de 61% (2a) et 60% (2b) de tiges vivantes en 1987, contre 78 et 91 % en 1986.

On peut en déduire qu'une colonisation relativement intense en 2b dans un premier temps, a été suivie d'un changement écologique provoquant la mort de nombreuses tiges.

Le sable est le plus proche de la surface en 2b. Des conditions édaphiques relativement sèches semblent favoriser la croissance des rhizomes et le développement des graminées, empêchant la croissance des semis de *Cecropia* sous un couvert trop dense.

A un certain stade de développement (ici, une vingtaine de tiges par mètre carré), les limites de l'expansion horizontale sont atteintes. S'ajoutant à l'évolution des conditions édaphiques (dépôt des sédiments fins en surface, accentuant l'humidité), elles favorisent le dépérissement des *Gynerium*.

#### Le développement des Cecropia membranacea

La germination et la croissance de *Cecropia membranacea* s'effectuent en terrain ensoleillé : ruptures de pentes permettant un éclairage latéral, ouverture d'éclaircies dans le couvert. Les semis supportent mal la submersion. L'altération des tissus de *Cecropia membranacea* dans la partie supérieure des troncs submergée par l'eau, pourrait être due à une plus grande activité des micro-organismes à ce niveau, grâce à la pénétration de la lumière.

Les racines des jeunes *Cecropia* ne pénètrent pas dans le sable (Troisième partie) : ils sont tributaires d'un épaississement de la couche limoneuse humide pour leur germination, puis leur croissance.

Les premiers semis qui prospèrent sont isolés dans des éclaircies au sein des *Gynerium*. L'apparition de ces éclaircies pourrait être due à plusieurs facteurs :

- le dépérissement de Gynerium sagittatum
- la concurrence pour l'espace au niveau des racines

Dans le premier cas, c'est le dépérissement d'une partie des *Gynerium* qui permettrait l'arrivée des *Cecropia*. Dans le deuxième cas, c'est l'arrivée des *Cecropia* qui contribuerait à la disparition des graminées. Les deux phénomènes peuvent aussi être complémentaires ou se renforcer mutuellement.

#### Conclusion

Lors de son installation, *Gynerium sagittatum* est favorisé sur les hauteurs et sur sédiment sableux. Les jeunes *Cecropia membranacea* et les graminées basses se développent préférentiellement dans les zones abritées, où se déposent rapidement des limons .

Dans un deuxième temps, les *Cecropi* prennent le relais des *Gynerium*, d'abord sur les parties élevées, où un éclairage latéral est possible, et si les conditions édaphiques d'humidité sont satisfaisantes, puis dans les zones plus basses, où la croissance des semis est ralentie par les inondations et où le peuplement se développe moins rapidement.

Les semis d'espèces ligneuses s'implantent dans les limons déposés en surface.

Gynerium sagittatum dépérit et un peuplement pionnier de Cecropia se met en place. L'évolution de la végétation est en étroite relation avec l'évolution de la géomorphologie, et soumise à l'influence de la topographie et des conditions édaphiques.

## II.- Levées dominées par Cecropia membranacea Trécul (Moraceae)

"Cetico blanco del bajo" (Pérou), "Imbaúba das praias" (Brésil)

La structure diamétrique totale et par espèce est illustrée par les figures 25 à 28, 31 à 35, 38 et 44.

### Levée 3

La largeur de la levée est de 25 m. La topographie est ondulée. Le haut de la levée est à 7,80 m d'altitude. Les mesures sont effectuées sur 500 m2 (10 x 50 m).

## Formation superficielle

Les limons représentent 60 à 65% du sédiment sur 1 m d'épaisseur, avec une augmentation de la proportion de limons grossiers au-dessous de ce niveau et l'apparition d'une faible fraction de sable fin (9,1%). On observe quelques traces de fer réduit dans la couche argileuse située entre 90 cm et 1 m.

La texture est fine sur toute la profondeur du profil, mais on n'observe pas de traces d'hydromorphie.

Les sondages effectués sur les pentes de la levée font apparaître la présence en profondeur d'un horizon sableux à 90 cm de profondeur recouvert par un horizon peu épais à prédominance argileuse. Cette séquence sédimentaire est à présent recouverte de couches de sédiments de texture fine déposés sur une forte épaisseur, ce qui signifie que cette levée est à l'abri des courants depuis longtemps.

## Végétation

#### **Physionomie**

La canopée constituée par *Cecropia membranacea* atteint une hauteur de 11 m en 1986, 14 m en 1987. Les ramifications les plus basses sont situées entre 4 et 9 m de hauteur. La voûte est ouverte, et le sous-bois très éclairé.

Les Gynerium sagittatum sont clairsemés, présents jusqu'à 7 m de hauteur en

1986. Certains chaumes sont inclinés, ou tombés, les feuilles sont fanées. Ils ont pratiquement disparu en 1987.

Un ensemble d'avenir constitué de jeunes ligneux se développe en sous-bois.

Un Ficus insipida atteint 6 m de hauteur. Des plantules se développent jusqu'à 1,3 m : Nectandra inundabilis, Laetia corymbulosa, Maclura tinctoria, Alchornea triplinervia, Ficus insipida, Cecropia membranacea, Piper sp., sont représentés.

Des semis émergent d'un amoncellement de chaumes de *Gynerium sagittatum* couvrant le sol et rendant la marche difficile : *Maclura tinctoria*, *Ficus insipida*, *Nectandra inundabilis*, *Laetia corymbulosa* sont les plus nombreuses.

Cecropia membranacea et Gynerium sagittatum constituent deux strates distinctes. Un peuplement monospécifique de Cecropia membranacea de hauteur modeste laisse pénétrer la lumière en sous-bois, où Gynerium sagittatum dépérit lentement et où apparaissent de jeunes ligneux (Fig. 24)

#### Importance relative par espèce

Cecropia membranacea représente presque exclusivement la surface terrière (99%), et de façon légèrement moins accentuée, la densité (93%). Ficus insipida complète ces chiffres jusqu'à 100 (Tabl. 3).

#### Structure diamétrique

La structure diamétrique par classes de 5 cm toutes espèces confondues, présente une alternance de classes nombreuses et de classes peu nombreuses (*Fig.* 25). Cette alternance disparaît sur l'histogramme des fréquences par classes de 10 cm (*Fig.* 26), qui présente une courbe gaussienne tronquée à gauche, avec un maximum de diamètres compris entre 5 et 20 cm (environ 60% des effectifs).

Etant donnée l'importance des *Cecropia*, cette description est aussi valable pour cette espèce (*Fig.* 27, 28).

Ficus insipida est représenté par trois individus de diamètre inférieur à 10 cm.

L'irrégularité de la courbe qui se manifeste pour la distribution des diamètres répartis en classes de 5 cm (seulement 3 *Cecropia* dans la classe 10-15 cm) peut être liée à une installation par "à-coups" du peuplement, due à l'irrégularité des crues entraînant la variabilité des conditions de germination ou de croissance. Il est notoire chez les habitants que les inondations détruisent en partie les semis (voir également ZWESTLOOT 1981, LESCURE 1985, VAN DER VALK 1980, JUNK 1989).

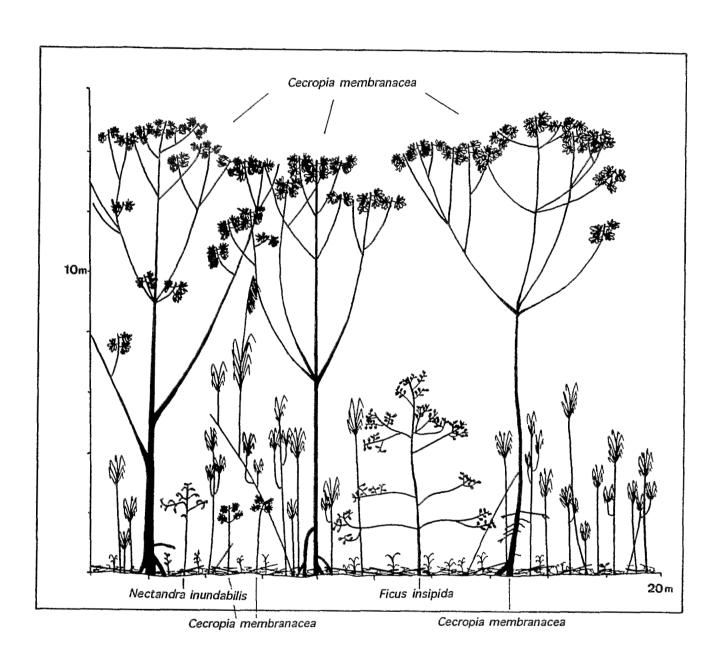


Figure 24. Levée 3. Profil de végétation. Profondeur au sol: 2 m.

	LEVEE 1	LEVEE 2	LEVEE 3	LEVEE 4	LEVEE 5	LEVEE 6	LEVEE 7A	LEVEE 7B	LEVEE 8	LEVEE
SURFACE TERRIERE							·			
JOHN MOL TERMENT										
Cecropia membranacea		4,7	25,7	24,6	30,7	25,9	26,3	1,9		
Ficus insipida			0,3	3,4	1,8	0,5	0,8	7,4	18,4	11,2
Erythrina glauca				2,9	2,9	5,3	9		2,7	
Calycophyllum spruceanum				0,13	0,3	0,3		22,2	0,7	0,7
Maquira coriacea					0,2				10,7	20,1
Guarea guidonia									1,7	8,2
Sloanea sp.									0,7	4,6
Autres				0,3	0,3	0,4	0,8	3,4	5,6	4,1
nuci co										
TOTAL		4,7	26	31,3	36,2	32,4	36,9	34,9	40,5	48,9
TOTAL DENSITE								34,9	40,5	48,9
TOTAL  DENSITE  Cecropia membranacea		258	42	42,5	26,5	33,5	40,5	1		
TOTAL  DENSITE  Cecropia membranacea  Ficus insipida				42,5 6	26,5 8	33,5 6,5	40,5 5	34,9 1 6	15	48,9
TOTAL  DENSITE  Cecropia membranacea  Ficus insipida  Erythrina glauca			42	42,5 6 1,5	26,5 8 1,5	33,5 6,5 4,5	40,5	1 6	15 1	S
TOTAL  DENSITE  Cecropia membranacea  Ficus insipida  Erythrina glauca  Calycophyllum spruceanum			42	42,5 6	26,5 8	33,5 6,5	40,5 5	1	15 1 1	5
TOTAL  DENSITE  Cecropia membranacea  Ficus insipida  Erythrina glauca  Calycophyllum spruceanum  Maquira coriacea			42	42,5 6 1,5	26,5 8 1,5 5,5	33,5 6,5 4,5 8	40,5 5 6,5	1 6	15 1 1 6	S 6 22
to the same of the			42	42,5 6 1,5	26,5 8 1,5 5,5	33,5 6,5 4,5	40,5 5	1 6	15 1 1	6 22 6
TOTAL  DENSITE  Cecropia membranacea  Ficus insipida  Erythrina glauca  Calycophyllum spruceanum  Maquira coriacea  Guarea guidonia			42	42,5 6 1,5	26,5 8 1,5 5,5	33,5 6,5 4,5 8	40,5 5 6,5	1 6	15 1 1 6 3	S 6 22

Tableau 2. Levées. Valeurs absolues de surface terrière (m²/ha) et de densité (500 m²)

	LEVEE 1	LEVEE 2	LEVEE 3	LEVEE A	10/00	LEVICE	L CVEE 7A	LEVEC 7D	LEVELO	LEVEE
	LEVEE 1	LEVEE 2	LEVEE 3	LEVEE 4	LEVEE 3	LEVEE 6	LEVEE 7A	LEVEE /B	LEVEE 8	LEVEE 9
SURFACE TERRIERE (%)										
Cecropia membranacea		100	98,8	78,6	84,8	79,9	71,3	5,4	ſ	l
Ficus insipida			1,2	10,9	5	1,5	2,2	21,2	45,4	22,9
Erythrina glauca				9,3	8	16,4	24,4		6,7	
Calycophyllum spruceanum				0,4	0,8	0,9		63,6	1,7	1,4
Maquira coriacea					0,6				26,4	41,1
Guarea guidonia									4,2	16,8
Sloanea sp.									1,7	9,4
Autres				1	0,8	1,2	2,2	9,7	13,8	8,4
DENSITE (%)  Cecropia membranacea		100	93,3	80,2	52	48,9	58,7	1,4		<u> </u>
Ficus insipida			6,7	11,3	15,7	9,5	7,2	8,6	33,3	6,5
Erythrina glauca				2,8	2,9	6,6	9,4		2,2	
Calycophyllum spruceanum				0,9	10,8	11,7	1,4	40	2,2	7,8
Maquira coriacea					2				13,3	28,6
Guarea guidonia						2,2	2,2		6,7	7,8
Sloanea sp.									2,2	13
Autres				4,7	16,7	21,2	21	50	40	36,4

Tableau 3. Levées. Valeurs relatives (%) de surface terrière (m²/ha) et densité (500 m²)..

Ficus insipida est la deuxième espèce ligneuse qui apparaît après Cecropia membranacea.

La végétation est principalement constituée par *Cecropia membranacea*. Les *Gynerium sagittatum* n'ont pas fini de disparaître, et un sous-bois n'est pas encore constitué.

## Levée 4

La largeur est de 30 m, l'altitude maximale de 8 m dans la parcelle de 500 m2  $(20 \times 25 \text{ m})$ .

## Formation superficielle

Une séquence de sédimentation unique est observée.

La granulométrie argileuse sur 10 cm d'épaisseur devient limoneuse, puis fortement sableuse dans le bas du profil (63% de sable fin). Le sédiment est sec et pulvérulent, révélateur d'un bon drainage interne (*Fig.* 18).

## Végétation

#### **Physionomie**

La canopée est peu dense, et le sous-bois largement éclairé. Cependant, étant donnée l'orientation est-ouest des levées et le développement des feuillages de ligneux à divers niveaux de la végétation, le sous-bois n'est pas éclairé par des rayons directs, ni latéralement, ni verticalement. La végétation est relativement clairsemée, sauf aux endroits où se développent des *Heliconia*, et la circulation est aisée (*Fig.* 29).

- L'ensemble du présent constitué de *Cecropia membranacea* et *Erythrina glauca*, s'étage entre 20 et 6m de hauteur. Les feuillages d'*Erythrina* sont étalés sous les cimes des *Cecropia*, tandis que ses ramifications les plus basses sont à 8 m du sol.
- Dans ces niveaux de hauteur, s'inscrivent les espèces de l'ensemble d'avenir les plus développées : Ficus insipida, le plus haut atteignant la canopée à 19 m de hauteur, et Calycophyllum spruceanum, plus petits que les Ficus.

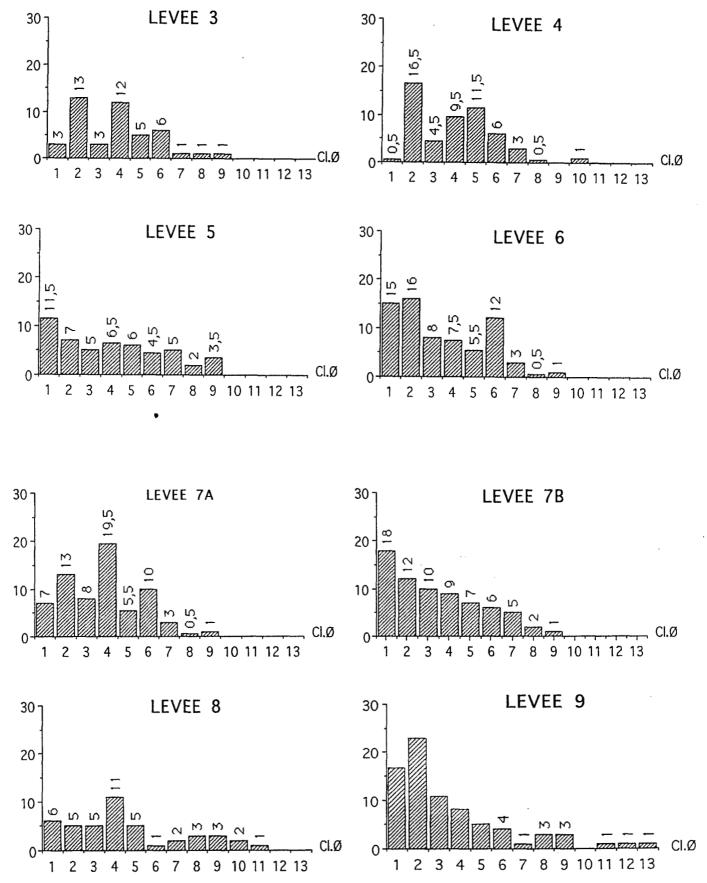


Figure 25. Levées 3 à 9. Structure diamétrique toutes espèces confondues. Classes de diamètres de 5 cm.

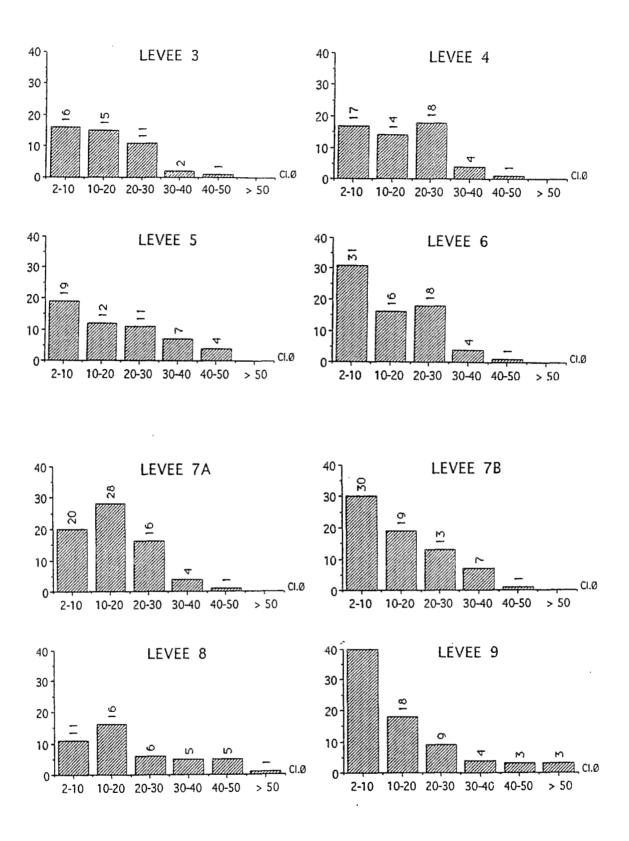
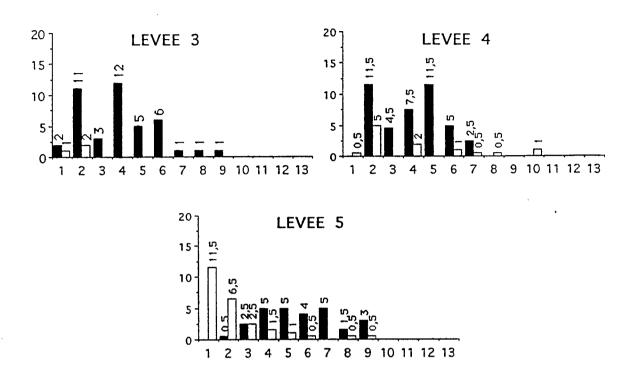
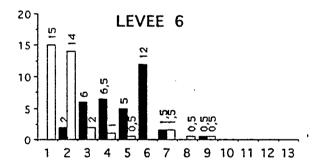


Figure 26. Levées 3 à 9. Structure diamétrique toutes espèces confondues. Classes de diamètres de 10 cm.





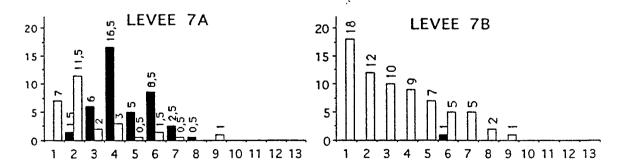
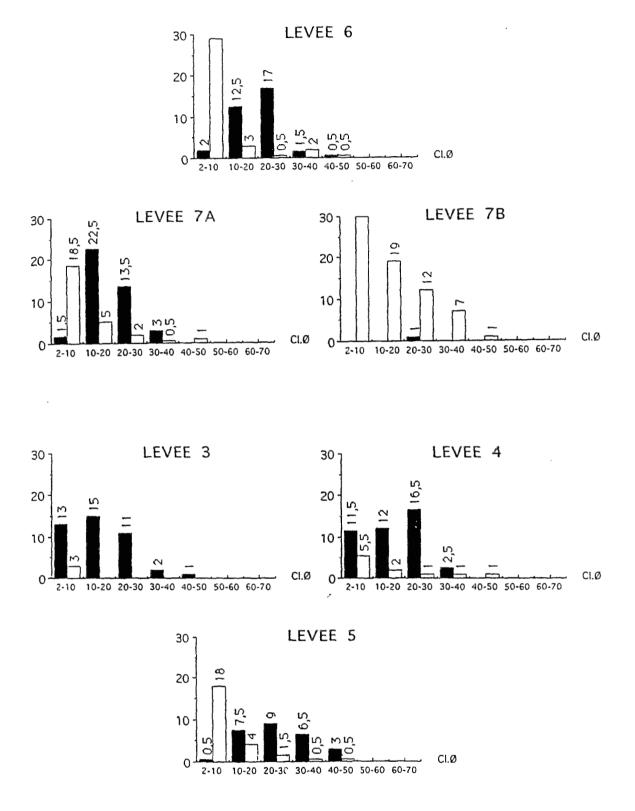


Figure 27. Levées 3 à 7B. Structure diamétrique. Cecropia membranacea (noir)/ autres espèces. Classes de diamètres de 5 cm.



Flgure 28. Levées 3 à 7B. Structure diamétrique. Cecropia membranacea (noir)/ autres espèces. Classes de diamètres de 10 cm.

Dans les niveaux inférieurs, *Ficus insipida* et *Licania sp.* sont rares, quelques *Cecropia membranacea* sont traumatisés entre 6 et 3m.

Au-dessous, de jeunes ligneux -Nectandra inundabilis, Maquira coriacea, Maclura tinctoria - surciment les monocotylédones herbacées (voir plus loin).

Des semis de ligneux, de moins de 1,6 m de hauteur, sont épars : *Piper sp.*, *Maclura tinctoria, Laetia corymbulosa, Bonafousia tetrastachya, Pterocarpus sp.*, *Guarea guidonia, Leonia glycycarpa, Nectandra inundabilis, Pseudobombax munguba*.

Les plantules de *Maclura tinctoria* sont nombreuses, *Maquira coriacea*, *Laetia corymbulosa* et *Guarea guidonia* sont également représentés.

Trois familles de monocotylédones herbacées sont représentées par *Costus* arabicus, *Costus spiralis* (Zingiberaceae), et *Heliconia rostrata* (Heliconiaceae). Les tiges de *Costus* sont éparses dans la végétation. Par contre, *Heliconia* se propage par rhizomes et constitue des clônes (*Fig.* 30).

Entre 6 et 3 m de hauteur les *Gynerium sagittatum* sont rares en 1986, et absents en 1987 (*Fig.* 20).

La litière au sol est peu abondante, principalement constituée de feuilles mortes de *Cecropia*, et de chaumes de *Gynerium* en décomposition.

Hormis les *Cecropia*, l'ensemble du présent est constitué par *Erythrina glauca*. Le sous-bois est diversement occupé par des ligneux, constituant un ensemble d'avenir réparti sur divers niveaux de hauteur, composé d'espèces arborescentes (*Maquira coriacea, Guarea guidonia, Pseudobombax munguba, Laetia corymbulosa*) et arbustives (*Maclura tinctoria, Nectandra inundabilis, Leonia glycycarpa, Bonafousia tetrastachya*). Les monocotylédones herbacées sont abondantes dans les niveaux inférieurs : de jeunes *Heliconia sp.* marquent ponctuellement la physionomie de la végétation. Les *Gynerium sagittatum* achèvent de disparaître.

#### Importance relative par espèce

Cecropia membranacea est la première espèce dominante, suivie par Ficus insipida (Tabl. 2). Elles représentent ensemble 91,5 % des ligneux et 89 % de la surface terrière (Tabl. 3).

Erythrina glauca représente une part importante de la surface terrière (9%), bien que présent en petit nombre (3 individus pour 1000m2), en raison des forts diamètres atteints (jusqu'à plus de 45 cm).

Calycophyllum spruceanum représente moins de 1% de la surface terrière et de la densité.

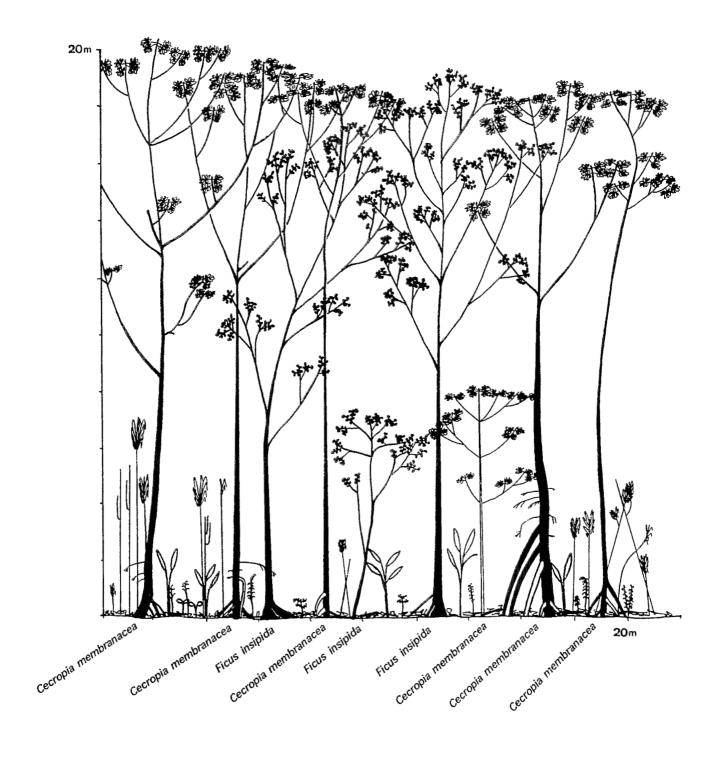
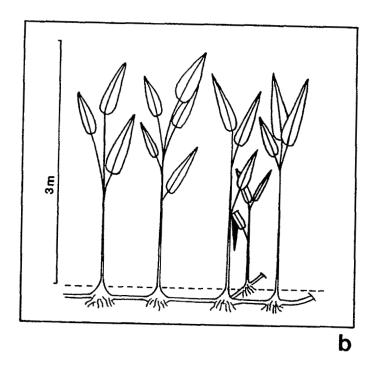


Figure 29. Levée 4. Profil de végétation. Profondeur au sol : 5 m.



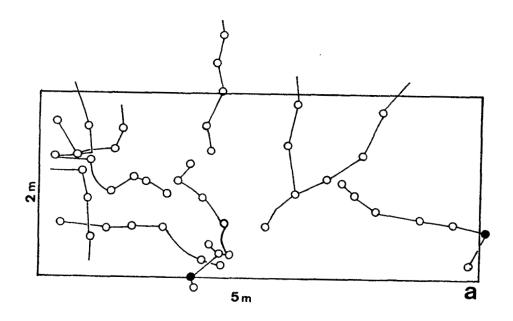


Figure 30. Clône de Heliconia rostrata. a : Vue en plan. b : Profil.

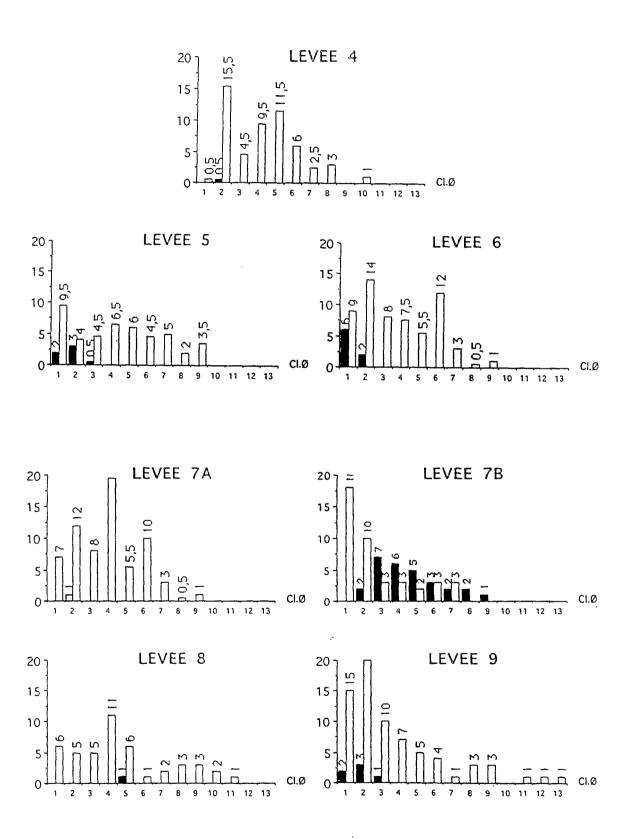


Figure 31. Levées 4 à 9. Structure diamétrique. Calycophyllum spruceanum (gris)/ autres espèces. Classes de diamètres de 5 cm.

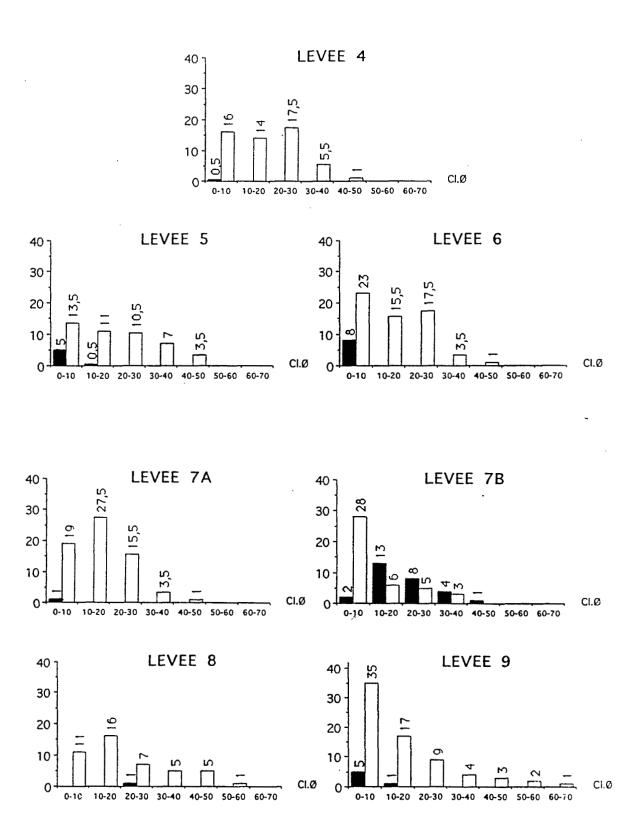


Figure 32. Levées 4 à 9. Structure diamétrique. Calycophyllum spruceanum (gris)/ autres espèces. Classes de diamètres de 10 cm.

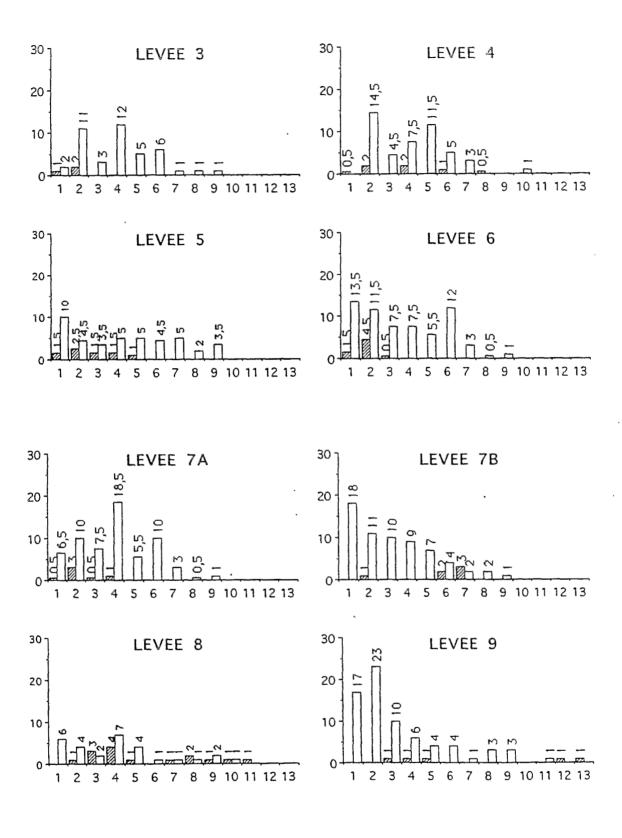


Figure 33. Levées 3 à 9. Structure diamétrique. Ficus insipida (rayé)/ autres espèces. Classes de diamètres de 5 cm.

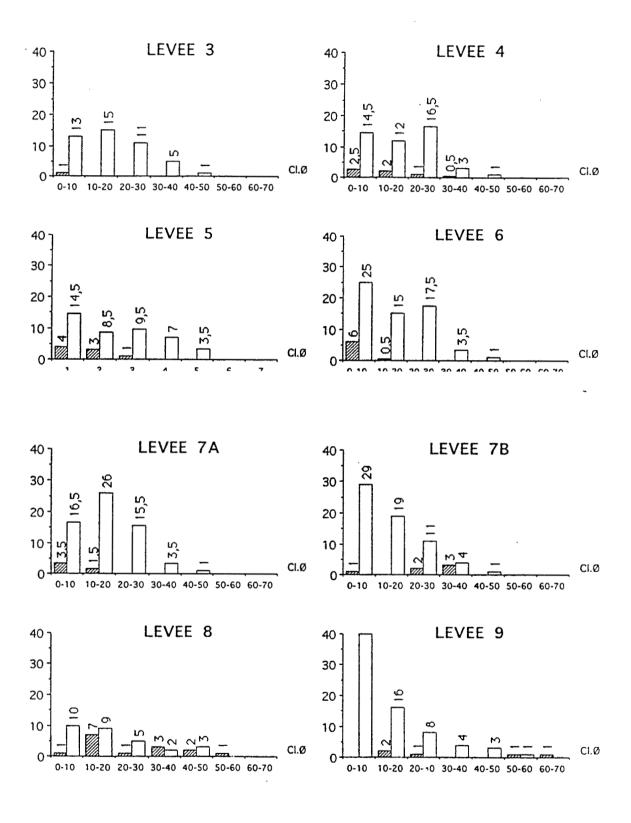


Figure 34. Levées 3 à 9. Structure diamétrique. Ficus insipida (rayé)/ autres espèces. Classes de diamètres de 10 cm.

#### Structure diamétrique

La structure totale, c'est-à-dire concernant l'ensemble des espèces (ROLLET 1974), par classes de 5 cm présente une courbe gaussienne, dont le tracé est perturbé par de forts effectifs dans la classe des 5-10 cm et la présence d'un individu dans la classe des 45-50 cm (*Fig.* 25).

Cette courbe est le reflet de la répartition des *Cecropia membranacea*, également en partie responsables des forts effectifs de la classe 5-10 cm, qui en incluent le quart (*Fig.* 27). Aucun *Cecropia* n'est recensé en-dessous de ce diamètre. La courbe culmine dans la classe des 20-25 cm et n'excède pas 35 cm. De part et d'autre de la répartition des *Cecropia*, *Calycophyllum spruceanum* est représenté dans la plus petite classe (*Fig.* 32), *Ficus insipida* (*Fig.* 33) et *Erythrina glauca* (*Fig.* 35) au-dessus de 35 cm.

Ficus insipida est irrégulièrement réparti sur l'ensemble de la courbe par classes de 5 cm, alternativement présent et absent dans les classes 2 à 8. Cette irrégularité disparaît si l'on considère des intervalles de classes de 10 cm. On constate alors une présence croissante de l'espèce des plus gros diamètres (35-40 cm) vers les plus petits (Fig. 34).

La densité élevée des diamètres compris entre 5 et 10 cm (30% des effectifs), assurée par trois espèces dominantes (*Cecropia membranacea*, *Ficus insipida* et *Calycophyllum spruceanum*) et le groupe des espèces diverses, limité à cette classe, révèle une irrégularité dans l'implantation des ligneux.

L'absence presque totale de semis entre 2 et 5 cm confirme cette irrégularité et peut être attribuée à la forte crue de 1986.

#### Conclusion

L'ensemble du présent est constitué par deux espèces : Cecropia membranacea et Erythrina glauca. L'ensemble d'avenir est dominé par Ficus insipida et Calycophyllum spruceanum. Il comprend également diverses espèces arborescentes et arbustives.

La régénération des *Cecropia* est hypothétique, tandis que le peuplement de *Ficus* prend une part importante dans le développement de la végétation, et que l'ensemble des ligneux arborescents se diversifie.

Les monocotylédones sont abondantes dans le sous-bois.

## Levée 5

Le relief est plan, régulier, d'une largeur de 60 m environ, situé à une altitude de 8,80 m. La parcelle de 500 m2 a été délimitée sur 20 x 25 m.

## Formation superficielle

Trois séquences de sédimentation se superposent.

Deux horizons limono-argileux sont intercalés entre trois niveaux de sable: celui-ci est plus grossier en profondeur (55 à 88 % en-dessous de 60 cm).

Les horizons argilo-limoneux des deux séquences du bas sont explorés par les racines. Celles-ci s'altèrent en profondeur (*Fig.* 18).

## Végétation

## **Physionomie**

La voûte est claire (*Photo*. 15), et le sous-bois bien éclairé jusqu'aux monocotylédones qui envahissent les niveaux inférieurs.

- L'ensemble du présent, constitué par *Cecropia membranacea* et *Erythrina glauca*, s'étage entre 25 et 12 m. Entre 20 et 15 m, la canopée est exclusivement constituée par les houppiers de *Cecropia membranacea* disposés haut sur les troncs, sauf pour quelques individus, qui portent encore de longues branches partant de faibles hauteurs (5 à 10m) et obliquement élancées vers la lumière. Les branches mortes encore en place sur le haut des troncs sont nombreuses, les feuillages sont peu épais (*Fig.* 36).
- L'ensemble d'avenir s'étage dans le sous-bois, en-dessous de 18 m de hauteur, constitué principalement par *Ficus insipida* et *Calycophyllum spruceanum*, pour les espèces arborescentes les plus développées, suivies par *Guarea guidonia*, *Trichilia pallida*, *Nectandra sp.*, *Ficus maxima*, *Maquira coriacea*, et d'espèces arbustives éparses : *Cyphomandra crassicaulis*, *Aegiphila sp.*

Entre 6 et 1,5m, *Heliconia rostrata* est dominant, plus par le nombre et le volume des feuilles que par la densité (5 tiges sur 100 m<sup>2</sup>). Quelques *Gynerium* sont encore debout. *Costus spp.*, *Calathea sp.*, sont abondants au-dessous de 1,50 m.

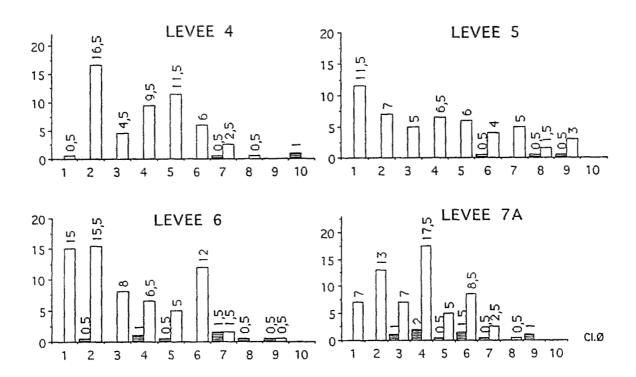


Figure 35. Levées 4 à 7A. Structure diamétrique. Erythrina glauca (rayé)/autres espèces. Classes de diamètres de 5 cm.

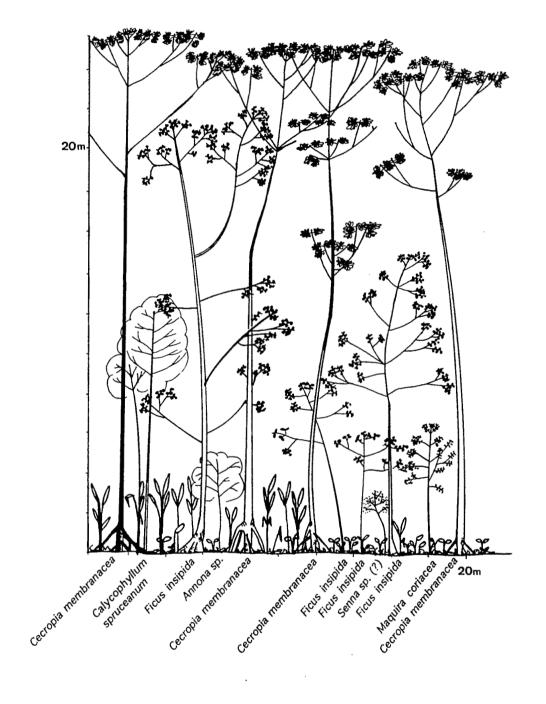


Figure 36. Levée 5. Profil de végétation. Profondeur au sol : 5 m.

Dichorisandra hexandra envahit les racines échasses de Cecropia membranacea. (Troisième partie), sans grimper sur les troncs, ce qui par contre se produit sur Ficus insipida et Calycophyllum spruceanum jusqu'à 6m de hauteur environ.

De jeunes représentants d'espèces arborescentes -Guarea guidonia, Maquira coriacea, Calycophyllum spruceanum, Nectandra sp., Ficus maxima, Laetia corymbulosa, Alchornea triplinervia, et arbustives -Aegiphila sp., Nectandra inundabilis, Cyphomandra crassicaulis, Piper sp., Pterocarpus sp., Senna sp., ainsi que des semis : Guarea guidonia, Maquira coriacea, Laetia corymbulosa sont observés en petit nombre parmi les monocotylédones herbacées.

Quelques lianes sont présentes (Urticaceae - Urera caracasana, Piperaceae notamment).

- L'ensemble du passé est constitué par un Cecropia mort sur pied.

Au sol, la matière organique est abondante, principalement constituée de branches et feuilles de *Cecropia membranacea* mêlées aux débris de *Gynerium sagittatum* (tiges et feuilles).

Les ensembles du présent et d'avenir sont imbriqués dans les niveaux supérieurs de la végétation. L'ensemble d'avenir, encore peu dense, se développe néanmoins jusqu'à la canopée.

Deux strates sont marquées : la canopée, et les niveaux inférieurs du sousbois, où la densité des monocotylédones herbacées est forte. *Gynerium sagittatum*, disparu sur la levée 4, persiste plus longtemps sur la 5e levée, à la faveur d'un meilleur drainage interne des horizons superficiels, et d'une inondation plus brève.

#### Importance relative par espèce

Cecropia membranacea représente, avec seulement la moitié des effectifs totaux, un pourcentage élevé de la surface terrière (85%). La densité d'Erythrina est faible, mais ces deux espèces du présent dominent la végétation en totalisant 93% de la surface terrière (Tabl. 3).

Ficus insipida et Calycophyllum spruceanum occupent les 2e et 3e rangs après les Cecropia pour la densité (16 et 11% respectivement), mais totalisent une faible surface terrière (5% et 0,8%).

Les espèces diverses représentent une forte densité (17%), par rapport à leur surface terrière (1%).

#### Structure diamétrique

La structure diamétrique totale par classes de 10 cm présente une courbe

décroissante vers les gros diamètres (*Fig.* 26). Par classes de 5 cm, des irrégularités apparaissent, dues à la structure du peuplement de *Cecropia* (*Fig.* 25).

Les structures diamétriques pour *Cecropia membranacea* d'une part, et pour l'ensemble des autres espèces d'autre part sont donc bien distinctes (*Fig.* 27, 28): la première présente une forme en cloche aplatie, la seconde décroît rapidement dans les petits diamètres (22,5% des diamètres inférieurs à 5 cm, 13% et 5% respectivement dans les deux classes supérieures), et se prolonge vers les diamètres importants.

Les valeurs de diamètres pour *Cecropia membranacea* sont régulièrement réparties entre 10 et 45 cm. On observe seulement 1 *Cecropia* pour 1000 m2 endessous de 10 cm.

Erythrina glauca est représentée par trois individus de diamètres relativement importants (25 à 45 cm) (Fig. 36).

Ficus insipida présente une répartition régulière dans les classes de diamètres moyens et faibles (moins de 25 cm) (Fig. 34).

Calycophyllum spruceanum est limitée aux petits diamètres (moins de 15 cm) (Fig. 31).

#### Conclusion

Le peuplement de *Cecropia* commence à dépérir, comme l'indiquent l'absence des petits diamètres et l'état des houppiers, ainsi que la présence d'un *Cecropia* mort. *Erythrina glauca* disparaîtra probablement à la mort des trois individus actuels.

L'ensemble d'avenir se diversifie. Ficus insipida et Calycophyllum spruceanum dominent cet ensemble sur le point d'atteindre la canopée, devant d'autres espèces moins présentes : Guarea guidonia et Maquira coriacea notamment. Les trois dernières espèces citées sont bien représentées parmi les jeunes et les plantules, ce qui indique une densification ultérieure probable de leurs peuplements.

Les monocotylédones herbacées sont particulièrement abondantes.

# Levée 6

La levée, d'une largeur de 75 m environ, est plane dans la partie centrale, délimitée vers la levée 5 et la dépression D (*Fig.* 13), par deux buttes légèrement surélevées. L'altitude est de 7,5 m dans la partie plane.

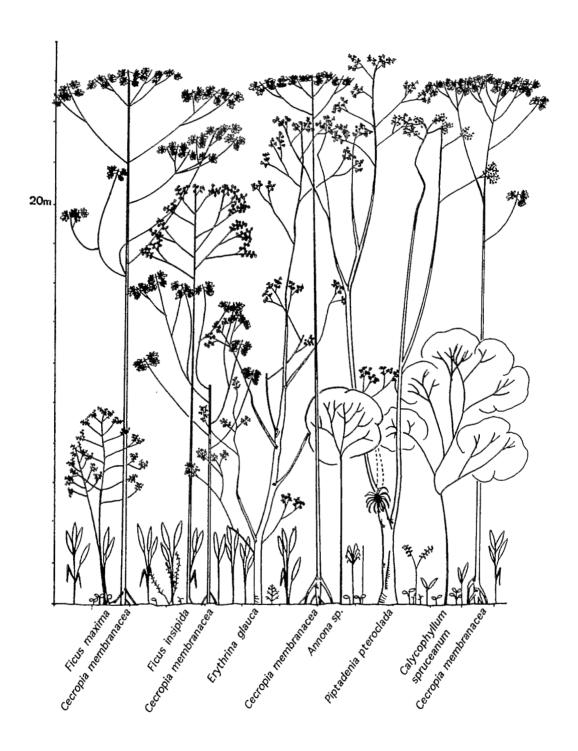
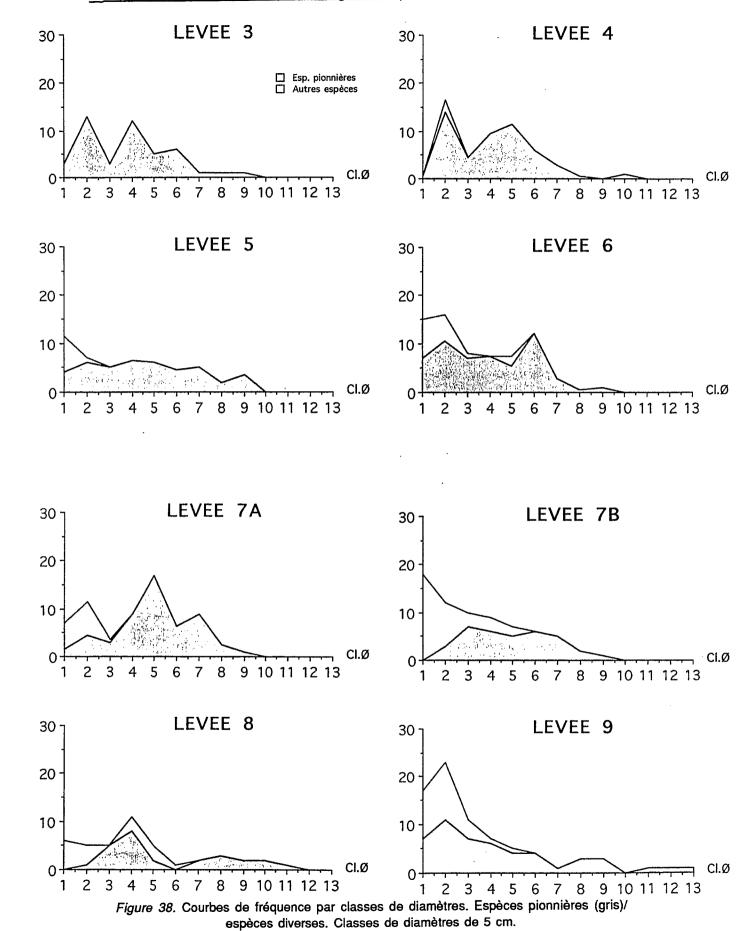


Figure 37. Levée 6. Profil de végétation. Profondeur au sol : 5 m.



## Formation superficielle

Trois séquences de sédimentation sont superposées (*Fig.* 18). La séquence supérieure se distingue par une faible proportion sableuse à sa base (10%).

La proportion de limons fins et d'argile représente 88% du volume dans les 38 premiers cm où de nombreux résidus de matière végétale sont répartis.

Les racines se développent préférentiellement dans les deux horizons limonoargileux situés entre 38 et 50 cm, et entre 80 cm et 1 m.

Des débris végétaux fins et orientés forment des stries foncées mélangées au sédiment dans les deux horizons sableux du bas du profil (50-80 et 100-120 cm). Ils ont probablement été déposés lors d'une phase de dépôt relativement turbulente sous l'action d'un courant d'eau circulant dans la dépression D adjacente, faisant fonction de chenal secondaire.

Les sondages effectués en bordure de la levée 5 et de la dépression D révèlent en profondeur la présence du même sable que celui qui se trouve sous-jacent à la levée 5 (Fig. 13). La levée 6 se serait donc édifiée en une première phase contemporaine de la formation de la levée 5, et une phase d'apport sédimentaire ultérieur, que l'on ne retrouve pas sur la levée 5, plus élevée, et hors d'atteinte des eaux turbulentes. Les séquences sédimentaires de surface observées sur la levée 6 furent sans doute déposées par les eaux circulant dans la dépression D.

# Végétation

#### **Physionomie**

La canopée est claire, et, comme sur la levée 5, le sous-bois est bien éclairé jusqu'aux niveaux monocotylédoniens (*Fig.* 37). Les *Heliconia*, très denses dans le sous-bois, obscurcissent les niveaux inférieurs de façon importante et rendent la végétation difficilement pénétrable (*Photo* 17).

- L'ensemble du présent est principalement constitué par *Cecropia* membranacea, dont les houppiers, compris entre 20 et 28 m de hauteur, constituent une canopée régulière, et les feuillages d'une partie des *Erythrina glauca* qui s'étagent entre 20 et 12 m.

Deux arbustes du sous-bois, *Bonafousia tetrastachya* (jusqu'à 2,50 m) et Cyphomandra crassicaulis (jusqu'à 6 m) font également partie de l'ensemble du présent.

- L'ensemble d'avenir est principalement constitué par *Ficus insipida*, dont le peuplement frôle la canopée et s'étage dans le sous-bois jusqu'aux niveaux inférieurs. On observe entre 6 et 12 m la présence de *Calycophyllum spruceanum*, *Ficus maxima*, *Erythrina glauca*, *Cecropia membranacea*, *Licania sp*.

Au-dessous de 6m, la densité de la végétation est irrégulière, marquée par la concentration de *Heliconia rostrata*, très forte par endroits (jusqu'à 168 tiges sur 50 m²) et l'abondance des ligneux. Les principaux sont : *Ficus insipida, Calycophyllum spruceanum, Annona sp., Annona hypoglauca, Guarea guidonia, Nectandra inundabilis, Nectandra sp., Alchornea sp., Pseudobombax munguba, plusieurs espèces de Légumineuses, Rubiaceae, Piperaceae...* 

Calathea sp. domine les niveaux situés entre 0,50 et 1,50 m de hauteur, avec Costus spp. Dichorisandra hexandra (liane, Commelinaceae) est abondant également. Parmi les ligneux, Maquira coriacea est abondant, et on observe la présence de Calycophyllum spruceanum, Piper sp., Xylopia sp., ainsi que Maclura tinctoria dans les endroits plus éclairés.

Les semis de *Laetia corymbulosa* sont nombreux, accompagnés de *Piper sp.*, *Maquira coriacea*, *Nectandra inundabilis*, et *Maclura tinctoria* dans les endroits ouverts. De jeunes *Heliconia rostrata* sont également observés.

- L'ensemble du passé est composé de 6 *Cecropia* morts sur pied et de deux *Cecropia* couchés, dont les racines ne sont pas brisées (profondeur de l'enracinement : 0,75 m environ).

Au sol, les branches et feuilles mortes de *Cecropia membranacea* constituent le plus gros volume de matière organique, avec les feuilles de *Ficus insipida* et *Heliconia rostrata*.

La voûte formée par les houppiers de *Cecropia membranacea* reste le trait physionomique principal de la végétation dans les plus hauts niveaux, bien que les houppiers soient de faible volume, portant peu de feuillages, et situés haut sur les troncs (*Fig* 37), indiquant le déclin du peuplement.

Les monocotylédones herbacées sont abondantes dans les niveaux inférieurs : Heliconia rostrata au-dessous de 6 m, Calathea sp. au-dessous de 1,5 m. Ces niveaux sont aussi densément occupés par de petits ligneux, dont la germination peut avoir eu lieu avant le développement abondant des Heliconia, et qui vivent sous leur ombre en attendant des conditions de lumière plus favorables.

Entre ces deux ensembles, une végétation arborée se développe, dominée par Erythrina glauca, Ficus insipida et Calycophyllum spruceanum, espèces ligneuses dont la croissance rapide au stade de plantule a permis d'échapper à l'ombre des monocotylédones.

#### Importance relative par espèce

La surface terrière est principalement assurée par Cecropia membranacea (80%) et Erythrina glauca (16%) (Tabl. 3).

Cecropia membranacea représente la moitié des effectifs totaux, suivi par Calycophyllum spruceanum (11,5 %) et Ficus insipida (10%), ces deux dernières espèces totalisant à elles deux une petite fraction de la surface terrière (4%).

L'ensemble des espèces diverses représente une densité relativement élevée (20%) pour une faible surface terrière (1,2%).

Les deux espèces principales de l'ensemble du présent dominent fortement la végétation, tandis que les espèces d'avenir sont représentées par des individus nombreux (56% des effectifs).

#### Structure diamétrique

La structure totale est irrégulière dans les deux découpages de classes, avec une tendance à la diminution des effectifs vers les gros diamètres (Fig. 25, 26).

Cette irrégularité se répartit différemment si l'on considère le peuplement de Cecropia membranacea séparément : comme sur la levée 5, les courbes des fréquences de diamètres pour Cecropia membranacea et l'ensemble des autres espèces, ont des formes distinctes.

La structure diamétrique des *Cecropia* présente une forme en cloche interrompue par une forte abondance dans la classe des 25-30 cm (*Fig.* 27).

La courbe formée par les autres ligneux est caractérisée par une forte abondance en-dessous de 10 cm (42% de l'ensemble des effectifs, et 83% des ligneux hors *Cecropia*) et se prolonge vers les gros diamètres, en raison de la structure d'*Erythrina glauca*, répartie ponctuellement sur l'ensemble des classes de diamètres comprises entre 5 et 45 cm (*Fig.* 35).

Ficus insipida, Calycophyllum spruceanum et les espèces diverses se limitent aux diamètres de moins de 15 cm, et sont particulièrement nombreux en-dessous de 10 cm (Fig. 31, 33), ainsi que les espèces diverses (Fig. 38).

La classe des 25-30 cm est exclusivement constituée de *Cecropia*, tandis que les classes adjacentes sont composées également d'*Erythrina*. Par ailleurs, *Erythrina* est bien représenté dans les gros diamètres (30 à 45 cm), à l'exclusion des *Cecropia* dans la classe 35-40. Faut-il y voir une concurrence entre ces deux espèces ? *Erythrina*, particulièrement héliophile, pourrait bénéficier d'une faible colonisation

par les Cecropia pour s'implanter, et ne pas germer dans le cas contraire.

#### Conclusion

Cecropia membranacea et Erythrina glauca dominent largement la végétation par la surface terrière, mais ne représentent qu'un peu plus de la moitié des effectifs. Les Cecropia morts sont relativement nombreux, et annoncent le dépérissement du peuplement confirmé par l'allure des houppiers, malgré une densité élevée et une surface terrière relativement faible, qui sont habituellement les caractéristiques d'un peuplement pionnier plutôt jeune.

Ficus insipida et Calycophyllum spruceanum, accompagnées par Guarea guidonia, sont les trois espèces dominantes de l'ensemble d'avenir, également constitué par une proportion importante de ligneux divers dans les petits diamètres.

Les *Cecropia* forment une canopée élevée, et constituent, avec les monocotylédones du sous-bois, particulièrement denses, les deux strates dominantes de la végétation.

## Levée 7A

La largeur est de 85 m. Une butte à 8,30 m de hauteur borde la levée. En arrière, la surface s'abaisse lentement jusqu'à 7 m, puis remonte à 7,8 m environ, et s'abaisse à nouveau jusqu'à 6,5 m. La parcelle mesurée est à 7 m d'altitude (*Fig.* 13).

# Formation superficielle

L'ensemble du profil est marqué par la prédominance des limons (48 à 60%, avec des limons plus fins et une forte proportion d'argile en surface). La fraction argileuse diminue de 43 à 16% jusqu'à 1 m puis augmente à nouveau. La fraction sableuse est faible à 10 cm (13 %), augmente brusquement à 90 cm (35%) et disparaît presque totalement en profondeur.

Une séquence de sédimentation se superpose à un horizon de sédiments très fins (argiles et limons fins) situé à 1 m de profondeur, qui est probablement le sommet d'une nouvelle séquence (*Fig.* 18).

Des taches lie-de-vin dans l'horizon de surface semblent indiquer une décomposition avancée, rapide, de matière organique : le drainage est efficace, car les

limons sont secs et pulvérulents.

## Végétation

#### **Physionomie**

- La canopée, entre 30 et 20 m, est constituée par les houppiers de *Cecropia membranacea*, circonscrits au-dessus de 20 m de hauteur, et ceux de *Erythrina glauca*, étagés au-dessus de 14 m (*Fig.* 39). Ces deux espèces constituent l'ensemble du présent pour les étages supérieurs de la végétation. Dans les niveaux inférieurs du sous-bois, *Cyphomandra crassicaulis*, *Leonia glycycarpa*, *Bonafousia tetrastachya* et plusieurs espèces de Rubiaceae appartiennent à l'ensemble du présent.
- Ficus insipida, Calycophyllum spruceanum, Alchornea triplinervia, Sapium sp., Licania sp. appartiennent à l'ensemble d'avenir et s'étagent sous les houppiers des Cecropia entre 20 et 14 m.

Entre 14 et 4,50 m de hauteur, quelques rares *Cecropia* et de nombreux ligneux d'avenir se développent. *Ficus insipida* et *Erythrina glauca* sont les plus abondants jusqu'à 6 m. *Calycophyllum spruceanum*, *Licania sp.*, *Virola sp.*, *Guarea guidonia*, *Annona hypoglauca*, *Pterocarpus sp.*, *Piptadenia pteroclada*, *Pseudobombax munguba*, *Nectandra inundabilis* sont représentés.

A moins de 4,50 m, on trouve de jeunes Guarea guidonia, Luehea tessmannii, Pterocarpus sp., Laetia corymbulosa, Astrocaryum jauari, Bactris sp.

La physionomie de la végétation est marquée à ce niveau par *Heliconia rostrata*, peu abondante cependant. Les individus sont pour la plupart traumatisés (le centre des tiges est pourri, beaucoup de feuilles périphériques sont pendantes). *Costus spp.*, et *Calathea sp.* sont assez abondants également.

Quelques lianes sont observées : *Palicourea sp.* est présente sous la forme d'arbustes bas, *Passiflora quadriglandulosa* est également observée.

Les semis de *Maquira coriacea* sont concentrés par places, on rencontre également (entre autres) *Guarea guidonia*, *Erythrina glauca*, et quelques jeunes *Heliconia*.

- L'ensemble du passé est principalement constitué par 8 *Cecropia* morts sur pied. La litière feuillée, principalement constituée de feuilles de *Cecropia* sur les levées précédentes, est ici relativement peu abondante, et la proportion de feuilles d'*Heliconia* en représente une bonne partie. Des plages de sol nu apparaissent par endroits. On trouve par contre de nombreuses branches mortes de *C. membranacea*.

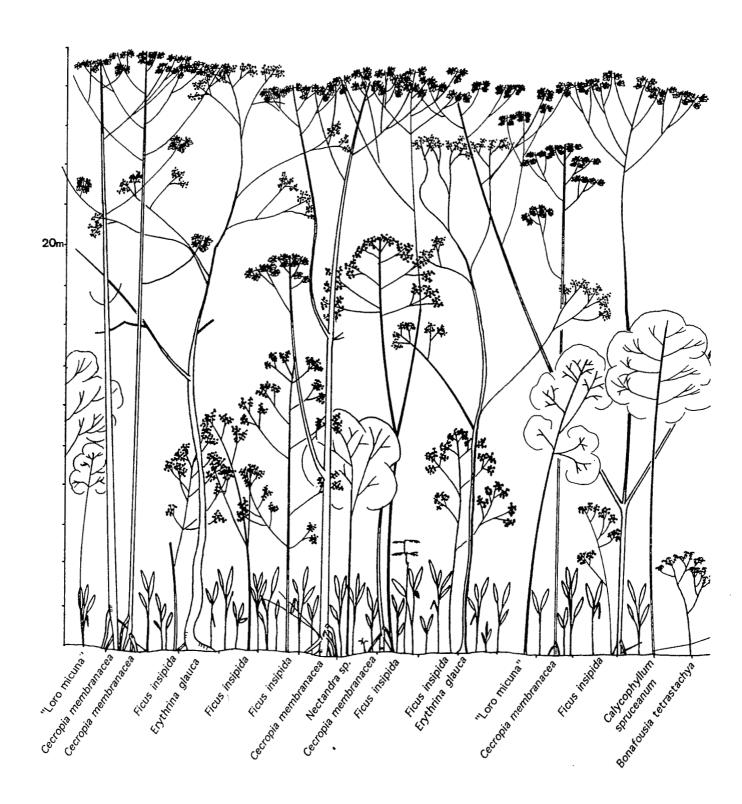


Figure 39. Levée 7A. Profil de végétation. Profondeur au sol : 5 m.

Les ligneux du présent et d'avenir qui s'étagent au-dessus de 14 m de hauteur obscurcissent notablement le sous-bois, qui est nettement moins éclairé que sur les levées 5 et 6.

La végétation se répartit donc verticalement en trois niveaux principaux : un niveau supérieur où se mêlent les espèces du présent *Cecropia membranacea* et *Erythrina glauca*, et un niveau d'avenir, principalement des *Ficus insipida*.

Les niveaux intermédiaires, qui rassemblent des espèces arborescentes d'avenir (Calycophyllum spruceanum, Sapium sp., Alchornea triplinervia, Luehea tessmannii, Virola sp., Guarea guidonia, Pseudobombax munguba) d'une part, et des espèces arbustives d'avenir (Licania sp., Annona hypoglauca, Pterocarpus sp., Nectandra inundabilis) et du présent d'autre part. Les niveaux inférieurs sont dominés par des monocotylédones herbacées.

Calycophyllum spruceanum est peu abondant, et Maquira coriacea n'est représenté qu'à l'état de semis.

Ficus insipida est absent des niveaux inférieurs à 4 m.

### Importance relative par espèce

Cecropia membranacea et Erythrina glauca totalisent 95 % de la surface terrière et une densité élevée (68%). Viennent ensuite Ficus insipida (2,2 et 7,3 % respectivement) puis Guarea guidonia et Calycophyllum spruceanum, représentés par de jeunes individus, et totalisant une valeur de surface terrière négligeable. Un cinquième des effectifs appartient à des espèces diverses et ne représentent que 2% de la surface terrière.

Cecropia membranacea et Erythrina glauca sont largement dominants. Le groupe des espèces diverses représente une somme d'effectifs supérieure à celle des autres espèces arborescentes.

## Structure diamétrique

La répartition des diamètres est irrégulière si l'on considère des classes de 5 cm, régulière par classes de 10 cm. La classe 15-20 cm est particulièrement représentée (29% de la densité totale). La forme générale de la répartition est une courbe en cloche tronquée à gauche.

La répartition des diamètres de *Cecropia membranacea* forme également une courbe en cloche entre 5 et 40 cm de diamètre avec 74% des effectifs entre 15 et 30 cm), et un maximum marqué dans la classe 15-20 cm (un quart de la densité totale.

41% des Cecropia).

Erythrina glauca et Cecropia membranacea sont associés dans toutes les classes comprises entre 10 et 35 cm. Les deux classes 35-40 et 40-45 cm sont exclusivement représentées par Cecropia membranacea et Erythrina glauca respectivement.

La répartition des diamètres par classes de 10 cm pour l'ensemble des espèces autres que *Cecropia membranacea* et *Erythrina glauca* diminue régulièrement : 68% des individus ont un diamètre inférieur à 10 cm, et 42% sont regroupés dans la classe 5-10 cm. Un déficit s'observe dans la plus petite classe.

Ficus insipida est présent dans les quatre premières classes jusqu'à 20 cm, Calycophyllum spruceanum est seulement représenté par un individu dans la classe 5-10 cm.

61% des espèces diverses ont des diamètres de moins de 10 cm, toutes ont des diamètres inférieurs à 15 cm.

Une opposition nette se dégage entre *Cecropia membranacea* et *Erythrina glauca* d'une part, répartis sur l'ensemble de l'histogramme, exceptée la permière classe, et l'ensemble des autres espèces d'autre part, limitées aux trois petites classes, parmi lesquelles *Calycophyllum spruceanum* joue un rôle modéré.

#### Conclusion

Le peuplement de *Cecropia membranacea* présente une maturité confirmée par l'absence des petits diamètres et la forme des houppiers. La proportion des *Cecropia membranacea* morts et la faible régénération de l'espèce annoncent sa dégénérescence au profit des espèces arborescentes et arbustives d'avenir.

- Cecropia membranacea et Erythrina glauca sont dominants, Erythrina est particulièrement représenté.
- Ficus insipida et Calycophyllum spruceanum sont peu nombreux, mais constituent avec Guarea guidonia les trois espèces dominantes de l'ensemble d'avenir.

# **DISCUSSION**

# I.- Le peuplement pionnier de Cecropia membranacea

## 1) Hauteur

Le peuplement de *Cecropia membranacea* n'est véritablement installé, la densité étant relativement stabilisée, qu'à partir de la levée 3. La hauteur des arbres y est de 14 m maximum, et ils présentent des ramifications basses, jusqu'à moins du tiers de la hauteur des troncs.

Le peuplement atteint une vingtaine de mètres de hauteur sur la levée 4, pour atteindre sur les levées 5, 6 et 7A les hauteurs respectives de 25, 28 et 30 mètres. La hauteur des plus basses ramifications s'élève également, la plupart des houppiers sont restreints à la cime sur les levées 5, 6 et 7A, ce qui indique un développement avancé des arbres, dont certains font déjà partie de l'ensemble du passé. Il est difficile d'envisager qu'un peuplement entré dans sa phase de dégénérescence continue de croître en hauteur et on peut considérer que la hauteur atteinte sur la levée 5 par exemple, ne sera pas dépassée, bien qu'elle soit inférieure à la hauteur des *Cecropia membranacea* des levées 6 et 7A.

On peut en déduire que la hauteur croissante des *Cecropia* de la levée 5 à la levée 7A n'est pas corrélée avec l'âge du peuplement. Par contre, on constate que le peuplement est plus haut quand l'altitude est moindre (*Tabl.* 4).

Levées	Levée 5	Levée 6	Levée 7A
Hauteur de la voûte	25 m	28 m	30 m
Altitude	8,80 m	7,50 m	7 m

Tableau 4. Cecropia membranacea.

Corrélation négative entre la hauteur du peuplement pionnier et l'altitude.

Selon Huber (1909, p. 105), "as imbaúbas das prais\* attingem [en Amazonie centrale], em 5 annos mais ou menos, a sua altura máxima de 10 a 15 m". *Cecropia membranacea* atteint sur le transect la hauteur maximale, mesurée sur arbre abattu, de 30 m (levée 7A), tandis que les plus hauts *Cecropia latiloba* observés atteignent 17

<sup>\*</sup>Il s'agit de Cecropia laetevirens Huber, syn. de C. membranacea Trécul, et de Cecropia stenostachya Warburg, syn. de C. latiloba Miquel (BERG, 1978)

m (dépression E, voir plus loin). Même la hauteur du peuplement sur la levée 5, la moins inondée du transect, est supérieure à ces valeurs. Huber a observé les arbres en Amazonie Centrale, et les hauteurs atteintes par ces deux espèces sont supérieures en Haute Amazonie, comme c'est également le cas pour *Maquira coriacea* (Troisième partie).

# 2) Durée d'installation du peuplement et taux de croissance de l'espèce

On peut tenter une estimation du temps d'installation et du taux de croissance du peuplement des *Cecropia membranacea* en interprétant l'évolution de la végétation ainsi que l'évolution géomorphologique sur les quatre premières levées, dont l'altitude similaire (7,80 m pour les trois premières, 8 m pour la quatrième) élimine en partie l'influence de la durée de l'inondation. Cette évolution est rythmée par les crues, qui nous servent de points de repère. Nous cherchons à estimer l'âge de la troisième levée, qui est celle où le peuplement de *Cecropia* apparaît comme stabilisé du point de vue de sa densité.

L'évolution, depuis l'apparition d'une végétation pérenne, est marquée par les étapes suivantes.

- 1. La levée est suffisamment élevée pour que des semis de *Gynerium sagittatum* s'installent en fin de crue. Ces derniers se développent entre cette crue et la suivante.
- 2. Les jeunes tiges doivent alors faire face aux conditions difficiles imposées par la hauteur de l'eau et les courants. Une partie des tiges est traumatisée, voire détruite. Des sédiments fins commencent à s'accumuler sous les *Gynerium*.
- 3. Les tiges survivantes atteignent leur hauteur maximale après une nouvelle crue, et fleurissent au début de la suivante. Après la floraison, les *Gynerium* commencent à dépérir, la luminosité au sol s'accentue, et les *Cecropia* commencent à se développer à la faveur des conditions de sédimentation favorables. Nous en sommes à quatre ans.
- 4. Si la crue suivante n'est pas trop forte et ne détruit pas les plantules, les Cecropia grandissent, et surciment les Gynerium au bout de deux ans, trois maximum. Ils atteignent alors 7 à 10 m de hauteur. Puis leur croissance se ralentit, et on peut considérer qu'un Cecropia membranacea haut de 13 à 14 m est âgé de quatre ou cinq ans.

La végétation de la levée 3 serait donc le résultat d'un développement sur huit à neuf ans à partir de l'installation d'une végétation pérenne.

La hauteur de 20 m sur la levée 4 serait, compte tenu du ralentissement de la croissance, le résultat du développement des arbres sur deux ou trois années supplémentaires, ce qui porterait l'âge des *Cecropia* sur cette levée à six ou huit ans et correspondrait à une moyenne annuelle de croissance de 2,5 à 3,5 m par an.

Ce chiffre est proche des estimations de plusieurs auteurs, qui évaluent le taux de croissance moyen des espèces pionnières à 2-3 m par an (SANOJA 1985). Rappelons que ce taux de croissance peut être nettement supérieur chez certaines espèces pionnières : jusqu'à 9m en une année (SANOJA, op. cit.).

Compte tenu de la hauteur variable des peuplements pionniers de *C. membranacea* en fonction de la durée d'inondation sur les levées 5, 6 et 7A, une valeur moyenne annuelle précise de croissance en hauteur pour des arbres plus âgés ne peut être avancée à partir de nos observations. On peut néanmoins penser qu'elle est proche du taux moyen de croissance déjà mentionné, dans le cas où les conditions de croissance sont peu perturbées par les inondations.

Le taux de croissance particulièrement élevé dans les premiers mois qui suivent la germination chez les ligneux pionniers (SANOJA 1985) est un facteur favorable à la colonisation des zones inondées annuellement.

Cependant, les levées où *C. membranacea* se développe ne sont pas inondées chaque année, et on peut en déduire que l'espèce ne se maintient pas dans les zones d'inondation annuelle.

# 3) Surface terrière (m<sup>2</sup>/ha)

Faible sur la levée 2 où les *Cecropia* sont au stade de jeunes plants, la *valeur* absolue de la surface terrière augmente fortement sur la levée 3, diminue légèrement en 4, atteint sur la levée 5 sa valeur maximale, puis diminue légèrement en 6 et en 7A (*Tabl*, 5).

······	······	F	·	,······	£
Levée 2	Levée 3	Levée 4	Levée 5	l evée 6	levée 7A
		LCVCC T			}
2.7	25.7	24.6	30.7	25.9	26.3

Tableau 5. Cecropia membranacea.

Valeurs absolues de surface terrière (m²/ha) arbres vivants

Même si l'on tient compte des arbres morts, les valeurs de surface terrière sur les levées 6 et 7A restent inférieures à la valeur mesurée pour la levée 5 (*Tabl.* 6).

£	}	<del>}</del>		ş
Levée 3	Levée 4	Levée 5	Levée 6	Levée 7A
FCACC O 1	I FCACC + I	FCACC O	FCACC O	LCACC 1V
		***************************************	***************************************	g*************************************
957 1	1 247 1	1 21 A 1	1 268	1 27 2 1
	5 m	1,4,1,1	20,0	2/,0

Tableau 6. Cecropia membranacea.

Valeurs absolues de surface terrière (m²/ha): arbres vivants + arbres morts

En ce qui concerne les levées 6 et 7A, l'inondation, plus longue, inhibe la croissance des arbres en diamètre ce qui permet le maintien d'une forte densité (voir plus loin) et retentit sur l'importance de la surface terrière. WORBES (1985, 1987, 1989) a montré en Amazonie centrale que les inondations provoquent une phase de dormance de l'activité cambiale pendant les crues, et que cet arrêt de la croissance, qui interrompt la période végétative de l'étiage, est proportionnel à la durée des inondations.

Sur les levées 3 et 4 les valeurs absolues de surface terrière sont relativement faibles par rapport à la levée 5, car le peuplement est plus jeune, mais on ne peut donc exclure que l'altitude légèrement moindre joue également un rôle.

Par ailleurs, le port des houppiers de *Cecropia*, "ramassés" sur le haut des troncs en ce qui concerne les levées 5,6 et 7Å, peut n'être pas seulement dû à l'entrée du peuplement dans sa phase de dépérissement. OLDEMAN (1974) a montré que l'expansion des houppiers chez les arbres était corrélative de la croissance en épaisseur du tronc, qui permet à l'arbre de faire face à un flux d'énergie plus intense, et que la réalisation architecturale pouvait être compromise par des conditions édaphiques contraignantes (sols peu profonds, ou gorgés d'eau).

Faibles diamètres, houppiers peu développés, peuvent être considérés comme deux conséquences directes des inondations sur les peuplements de *Cecropia membranacea*.

Les résultats de WORBES, obtenus à partir de la dendrochronologie, sont ici confirmés par l'observation de la physionomie des arbres.

Levées				1	Levée 7A
C. membranacea	99	79	8.5	80	71
F. insipida	1,2	10,9	5	1,5	2,2
E. glauca	0	9	8	16	24

Tableau 7. Cecropia membranacea, Ficus insipida, et Erythrina glauca. Valeurs relatives (en%) de surface terrière (m²/ha) dans le peuplement pionnier de Cecropia

La valeur relative de la surface terrière (Tabl. 7) apporte une information supplémentaire. Elle diminue de la levée 3 (99%) à la levée 7A (71%), révélant l'importance croissante prise par les autres espèces ligneuses, avec une irrégularité

au niveau de la levée 4, ce qui est compensé par une forte valeur pour *Ficus insipida* et *Erythrina glauca*.

Or la levée 4 est sableuse à partir de 30 cm de profondeur, contrairement à la levée 3, argilo-limoneuse, et à la levée 5, principalement limoneuse jusqu'à 60 cm de profondeur.

Le drainage interne des couches superficielles du sol de la levée 4 est meilleur, ce qui favorise la croissance des *Ficus* et des *Erythrina*, dont le système racinaire est superficiel et probablement sensible à l'hydromorphie (Troisième partie).

## 4) Densité

Les *valeurs absolues* de densité (pour 500 m²) sont rappelées dans le tableau suivant.

Levées	L. 2	L. 3	L. 4	L. 5	L. 6 L. 7A
Cecropia vivants	258	42	42,5	26,5	33,5 40,5
Cecropia morts		1	1,5	1	6 8,5
Total	258	43	44	27,5	39,5 48,5
Altitude	7,8 m	7,8 m	8 m	8,8 m	7,5 m 7 m

Tableau 8. Cecropia membranacea. Valeurs absolues de densité sur les levées (500 m²).

La forte densité des semis de la levée 2 est divisée par six sur la levée 3. Equivalente sur la levée 4, située à une altitude proche, elle est plus faible sur la levée 5, qui est aussi la plus élevée, puis augmente en 6, et en7A, où l'altitude est plus basse, et où la valeur est alors proche de celle des levées 3 et 4.

Une relation se dégage entre la densité du peuplement (x) et l'altitude (y) : plus celle-ci est élevée, moins la densité est forte, indépendamment de l'âge des levées (r(x,y)=-0,61). Cette corrélation négative est encore plus marquée si l'on inclut les *Cecropia* morts dans les valeurs de densité (r=-0,87).

Situées à peu de distance l'une de l'autre (50m), les levées 3 et 4 sont d'altitude équivalente, et ne sont pas séparées par une topographie accidentée qui témoignerait d'un ralentissement de la vitesse de progression de la rive (Première

partie, chapître.III). On peut donc supposer que les deux ont été édifiées dans un laps de temps relativement court. Par ailleurs, la voûte formée par les *Cecropia* est à 14 m sur la levée 3, et à 20 m sur la levée 4 en 1987. Si l'on considère le taux de croissance des *Cecropia* (voir plus haut), on peut en déduire que ces six mètres de différence correspondent à un écart de deux années. Rappelons que les sédiments sont limono-argileux sur toute l'épaisseur du profil de la levée 3, et sableux à partir de 30 cm de profondeur sur la levée 4 (*Fig.* 18). Les valeurs de densité des *Cecropia* sont pratiquement équivalentes sur les levées 3 et 4, pour la même surface mesurée. La texture des sédiments en-dessous de 30 cm de profondeur n'intervient donc pas de manière importante sur la densité du peuplement, ce qui est lié au mode d'enracinement de *C. membranacea* (Troisième partie).

La durée d'inondation a une influence plus marquante que l'âge des levées -dans les limites de la longévité des *Cecropia*- et la texture des sédiments, sur la densité du peuplement de *Cecropia membranacea*.

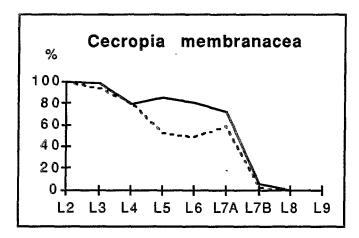


Figure 40. Valeurs relatives de densité (trait pointillé) et de surface terrière (trait plein)

La densité relative diminue de la levée 3 jusqu'à la levée 6 (93 à 49%), puis augmente en 7A (59%). Le peuplement de Cecropia représente une part de moins en moins importante des ligneux jusqu'à la levée 6, mais cette proportion remonte en 7A (Fig. 40), principalement en raison de

la faible densité de Calycophyllum spruceanum par rapport à la levée 6.

La proportion des ligneux sous le peuplement de *Cecropia* augmente donc avec l'âge des levées, dans la limite d'un certain seuil d'inondation.

# 5) Structure diamétrique

L'ensemble du présent

L'irrégularité des histogrammes de diamètres par classes, attribuée à la sensibilité des jeunes à l'inondation est observable pour l'ensemble des levées, à l'exception de la levée 5, qui est la plus abritée des crues, où la répartition est plus régulière et étalée (Fig. 26).

La répartition des effectifs par classes de 5 cm pour les levées 3, 4, 6 et 7A est bi-modale, et les modes tendent à se déplacer vers de plus forts diamètres avec l'ancienneté des levées (*Tabl.* 9).

	Classe	% de	Classe	% de
LEVEES	modale	Cecropia	modale	Cecropia
	inférieure	concernés	supérieure	concernés
Levée 3	cl. 5-10 cm	26%	cl. 15-20 cm	29%
Levée 4	cl. 5-10 cm	27%	cl. 20-25 cm	27%
Levée 6	cl. 15-20 cm	19%	cl. 25-30 cm	36%
Levée 7A	cl. 15-20 cm	41%	cl. 25-30 cm	21%

Tableau 9. Cecropia membranacea.

Position des classes modales dans les effectifs par classes de diamètres.

L'irrégularité tend à disparaître dans la répartition des diamètres par classes de 10 cm, la réunion des sommets des histogrammes forme des courbes unimodales en cloche (*Fig.*25, 26). Le mode est situé :

- dans la classe des 10-20 cm sur les levées 3 (la plus récente) et 7A (la plus ancienne) : 36 et 56% des *Cecropia* respectivement ;
- dans la classe des 20-30 cm sur les levées intermédiaires (représentant 36%, 51%, 56% des *Cecropia* respectivement sur les levées 4, 5 et 6).

Ce mode unique regroupe dans tous les cas une proportion de *Cecropia* supérieure au tiers des individus. Rappelons qu'il n'est pas observé pour la levée 5.

Sur la levée 7A, deux éléments remarquables confirment le retard de croissance par rapport aux levées plus récentes, dû à l'inondation plus longue : le pourcentage important de *Cecropia membranacea* compris dans la classe modale des 15-20 cm (41%), et seulement 41% des diamètres supérieurs à 20 cm (*Tabl.* 10).

	Alt. 8,8 m)	LEVEE 6 (	Alt. 7,5 m)		(Alt.7 m)
< 20 cm	> 20 cm	< 20 cm	> 20 cm	< 20 cm	> 20 cm
30,2 %	69,8 %	43,3 %	56,7 %	59,3 %	<u>40.7 %</u>

Tableau 10. Cecropia membranacea.

Distribution des diamètres par classes sur les levées 5, 6 et 7A en fonction de l'altitude.

L'abondance de petits diamètres peut donc être liée à deux facteurs distincts : la jeunesse du peuplement pionnier (levée 3), ou une perturbation de la croissance par les inondations (levée 7A).

Il existe une similitude dans la répartition des effectifs par classes de diamètres pour *C. membranacea* entre les levées 6 et 7A : l'écart-type par rapport à la moyenne est proche (*Tabl.* 11). On note cependant un décalage vers les gros diamètres sur la levée 6 : le diamètre maximum y est plus important, la classe modale concerne également des diamètres supérieurs.

Or, l'altitude des parcelles est inférieure de 50 cm en 7A par rapport à la levée 6. WORBES (1985, 1989) a montré pour de nombreuses espèces de forêts inondées brésiliennes un ralentissement de la croissance à la période des crues qui se traduit par la présence de cernes dans le bois, de la même manière que le racourcissement de la photopériode et le froid de l'hiver en région tempérée. Cecropia membranacea forme des cernes de croissance, et on peut admettre que cette dernière est également ralentie par l'inondation annuelle prolongée.

Cette relative similitude entre la structure du peuplement sur les levées 6 et 7A, c'est-à-dire de part et d'autre de la dépression D, est d'autant plus remarquable que la formation de la levée 6 a dû s'initier longtemps après celle de la levée 7A (Première partie, chapître III). Elle peut s'expliquer par l'apport simultané de sédiments sur les deux rives de ce chenal secondaire, qu'une analyse granulométrique poussée permettrait probablement de confirmer, et qui apparaît en tous cas à travers les caractéristiques du peuplement arbustif pionnier.

Un caractère particulier se manifeste sur la levée 7A : la répartition des diamètres par classes de 5 cm laisse apparaître une irrégularité parallèle des courbes pour les *Cecropia membranacea* d'une part, pour l'ensemble des autres espèces d'autre part, entre 10 et 40 cm de diamètre (*Fig.* 25,26) : l'augmentation ou la diminution d'effectifs d'une classe à l'autre s'effectue chaque fois dans les deux groupes de plantes, de manière plus accentuée chez les *Cecropia*. L'ensemble des plantes est affecté similairement par les inondations, les *Cecropia* y étant cependant plus sensibles.

D'autre part, la variance de la distribution des effectifs de *Cecropia* membranacea par classes de diamètres atteint la plus forte valeur sur la levée 7A (*Tabl.* 11).

LEVEES	L. 3	L. 4	L. 5	L. 6	L. 7A
CI.Ø = 5cm	33	25,8	9,7	44,8	72,4
Cl.Ø =10cm		11,9	2,6	13,3	25,7
Altitude	7,8m	8 m	8,8m	7,5m	7 m

Tableau 11. Cecropia membranacea.

Variances de la distribution des diamètres par classes de 5 et 10 cm.

L'irrégularité des distributions par classes de diamètres d'une levée à l'autre est confirmée par la comparaison des variances de leurs distributions.

La variance augmente avec la durée moyenne d'inondation, et elle est plus élevée si l'on considère la distribution des diamètres par petites classes.

La germination est d'autant plus aléatoire que l'altitude est basse, donc l'inondation probable, ce qui confirme l'élimination des jeunes par l'eau.

Un autre élément peut venir compléter ces observations : la concurrence intraspécifique, faible dans le cas d'une génération peu nombreuse, peut permettre une croissance relativement rapide, alors qu'un ralentissement relatif se produit dans le cas d'une germination abondante, avec une sélection accentuée des individus par rapport au cas précédent. L'irrégularité de la germination d'une génération à l'autre peut ainsi être en partie compensée par des taux de croissance et de sélection naturelle variables.

### L'ensemble du passé

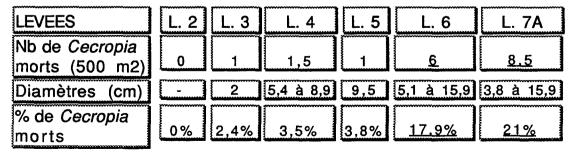


Tableau 12. Cecropia membranacea.

Densité absolue et relative des Cecropia morts dans le peuplement pionnier.

Le pourcentage des *Cecropia* morts accuse une forte augmentation sur les levées 6 et 7A par rapport aux levées précédentes (*Tabl.* 12).

Cependant, en dépit d'un diamètre moyen de 22,5 cm et d'un diamètre maximum dépassant 40 cm pour les arbres vivants (*Tabl.* 13), le diamètre des *Cecropia* du passé ne dépasse pas 16 cm.

LEVEES	L. 2*	L. 3	L. 4	L. 5	L. 6	L. 7A
Nb d'individus (500 m2)	258	42	42,5	26,5	33,5	40,5
Ø moyen (cm)	2,5	17,4	17,6	26	22,5	20,1
Ecart-type	2,4	9,5	7,6	8,2	6,7	6,2
Ø maximum	20	43,9	34,4	44,6	41,4	35
Ø minimum	0,4	3,2	5,4	9,5	6,4	5,7
Altitude	7,8m	7,8m	8 m	8,8m	7,5m	7 m

Tableau 13. Cecropia membranacea. Caractéristiques du peuplement.

\*A l'exception des autres levées, les Cecropia de la levée 2 ont été mesurés à partir des plus petits diamètres.

Or, s'il s'agissait d'une amorce de dépérissement du peuplement dans son ensemble, on pourrait s'attendre à ce que les arbres les plus développés, supposés être les plus âgés, dégénèrent les premiers.

lci encore, la concurrence intraspécifique intervient.

Macaranga hurifolia, espèce arbustive pionnière de Côte d'Ivoire à système racinaire mixte comme celui des Cecropia, (composé de racines issues d'un axe orthotrope souterrain, et de racines aériennes issues de la tige), constitue des peuplements denses et monospécifiques, où s'installe une compétition interindividuelle au niveau des racines (KAHN 1978). Cette concurrence provoque l'élimination de nombreux arbres et une baisse de la densité. Les arbres restants bénéficient ainsi de la possibilité d'une plus vaste expansion racinaire, tout en annexant les systèmes racinaires des arbres voisins au moyen de soudures des tissus. Ils dépérissent ensuite d'une manière synchrone, et le peuplement disparaît.

Des soudures se produisent entre les racines aériennes des Cecropia membranacea, et sont observables non seulement entre des Cecropia morts et des Cecropia vivants, mais également entre des Cecropia vivants qui ont l'air tout aussi vigoureux. Il est donc probable que le dépérissement d'une partie des individus, qui n'ont pas atteint leur expansion maximale, est dû à cette compétition pour l'espace au

niveau des racines.

Des soudures entre racines ont été observées également sur les levées 4 et 5, entre des *Cecropia* proches et de diamètres importants, sans que cela ait semblé nuire à leur croissance. Peut-être parce que la densité du peuplement étant moindre, l'espace de part et d'autre des arbres réunis par les soudures est suffisant à leur développement racinaire (Troisième partie), ce qui n'entraîne pas le parasitisme d'un arbre aux dépens de l'autre.

Le phénomène des soudures racinaires entre individus d'une même espèce pionnière a été mentionné chez plusieurs espèces d'Asie, d'Afrique et d'Amérique (SANOJA 1985), avec des conséquences sur la densité des peuplements pionniers : "Les soudures racinaires permettent à un arbre de drainer ses voisins de la même espèce, il augmente ainsi son espace racinaire en entraînant en même temps leur mort" (*Ibid.*).

## 6) Dissémination

La dispersion des graines de *Cecropia membranacea* est assurée par les chauvesouris (HUBER 1910, FOSTER *et al.* 1986), les oiseaux (HUBER 1909, V. VASQUEZ, comm. pers.), et également par les poissons, qui en mangent les fruits (GOTTSBERGER 1978). Cette espèce, caractéristique des levées inondées occasionnellement, bénéficie donc du rôle d'agents disséminateurs multiples, associés aussi bien à des écosystèmes terrestres qu'aquatiques.

Faut-il en déduire que les animaux sont responsables d'une dissémination de graines si efficace qu'elle permettrait la colonisation de ces étendues immenses que couvrent certaines levées récentes, une fois colonisées par *Gynerium sagittatum* dans un biotope qui ne correspond ni à la niche écologique des oiseaux, ni à celle des chauve-souris, et où les inondations ne sont pas annuelles ? L'eau serait-elle l'agent de transport principal de ces graines ? Faut-il envisager le dépôt de graines mélangées aux sédiments ?

Nous avons vu que le jeune peuplement de *Cecropia membranacea* de la deuxième levée se caractérise par la présence de quelques individus plus hauts que les autres, épars sur la levée, et plus nombreux sur les bourrelets, qui sont surélevés et peu sujets aux inondations. Ce dernier point semble relativiser l'importance d'une dispersion par l'eau ou les poissons dans ce cas précis, et mettre en évidence le rôle

favorable d'un ensoleillement important (latéral) et d'une inondation mimimale sur la germination et la croissance.

Le dépôt de graines ou de fruits flottants (que je n'ai pas rencontrés, alors que j'ai observé les fruits flottants de *Cecropia latiloba*, tandis que les fruits de *Cecropia membranacea* semblent tomber au sol plus particulièrement pendant l'étiage) ne peut se concevoir que dans le cadre d'un apport en eaux calmes, et donc pendant la phase de sédimentation limoneuse qui s'opère lorsque le peuplement de *Gynerium* est déjà en place. Mais dans ce cas, il s'agirait plutôt de graines groupées, soit issues d'un même fruit, soit réunies par les courants (HUBER 1901), et non de graines dispersées avec une certaine régularité.

L'hypothèse d'une dispersion par l'eau ne semble pas convaincante.

Par ailleurs, de FORESTA et al. (op. cit.) soulignent le mode de dispersion des graines par les chauve-souris, en raison de la défécation en vol, "une dispersion des graines par petites quantités à la fois mais de façon régulière en de nombreux points". CHARLES-DOMINIQUE et al. (1981) mettent en évidence la dispersion permanente des espèces pionnières, que de FORESTA et al. (1984) décrivent comme une "pluie de graines".

Les tout premiers individus évoqués plus haut pourraient être issus de l'activité de ces animaux. Un autre élément est cependant susceptible d'intervenir.

Les jeunes arbres sont déjà porteurs de fruits, dont la production s'amorce avant même la ramification. Il est également remarquable que les plantules soient plus particulièrement concentrées dans un rayon de 1 à 2 m au pied de ces *Cecropia*, là les *Gynerium* disparaissent. Les fruits de ces premiers *Cecropia*, en tombant, sont donc susceptibles de contribuer à l'installation de l'espèce.

L'invasion pionnière ne s'effectue pas en une phase unique, où la germination des individus serait simultanée, mais se trouve soumise à une phase préparatoire "d'amorce" du peuplement, à partir de la dispersion de quelques graines grâce au passage d'animaux volants, probablement des chauve-souris, ces animaux jouant un rôle important dans la dissémination de plusieurs espèces de *Cecropia* (REIS & GUILLAUMET 1983). La colonisation se fait dans un deuxième temps par taches autour des premiers *Cecropia* semenciers, de façon hétérogène, puis ces taches se rejoignent, et se recoupent, pour constituer une végétation que l'on peut alors qualifier d'homogène (GREIG-SMITH 1952).

L'origine des graines d'espèces pionnières de chablis en forêt, ou de végétation secondaire, a été attribuée à l'existence d'un stock de graines viables quelquefois pendant plusieurs dizaines d'années, longtemps présent dans le sol, dans l'attente de

conditions d'éclairement favorables à la germination (SYMINGTON 1933, KEAY 1960, GUEVARA & GOMEZ-POMPA 1972, VASQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA 1982, GOMEZ-POMPA & VASQUEZ-YANES 1974, 1983, etc...). Mais la colonisation par les espèces pionnières -notamment celles dispersées par le vent- est également le fait de graines arrivant après la formation de l'éclaircie (BOERBOOM 1974, GUILLAUMET, comm. pers.), ce que permet leur production abondante (VAN STEENIS 1956, BUDOWSKI 1963, 1965, 1970, de FORESTA et al. 1984), tandis que la colonisation par les espèces pionnières à dispersion zoochore (chauve-souris et oiseaux) est favorisée par la circulation des animaux à travers les biotopes (VASQUEZ-YANES et al., 1975, CHARLES-DOMINIQUE et al., 1981).

Les graines de *Cecropia* germées sur des troncs morts couchés au sol ont par exemple toutes chances d'y être parvenues après la chute des arbres (*Photo.* 43, 46). Ce thème avait déjà été abordé par Huber (1909), évoquant le support que représentent ces troncs pour de jeunes *Cecropia* de chablis, qu'il a "presque toujours rencontrés à cheval sur des troncs tombés et à moitié décomposés. Il est probable que dans ces cas, les graines correspondantes furent transportées jusque-là après la chute de l'arbre, comme également les graines d'espèces de *Solanum*, de Melastomaceae et autres plantes dont les fruits alimentent les passereaux qui ont coutume de fréquenter ces lieux plus ouverts de la forêt". SANOJA (1985) mentionne le même phénomène à propos de *Cecropia peltata* au Vénézuéla. OLDEMAN (1974) parle du renouvellement constant du stock de graines dispersé régulièrement par les oiseaux frugivores, au sujet des *Cecropia* de forêt secondaire de Guyane.

Nous assistons à la colonisation d'un terrain vierge, à partir de graines produites en dehors de la zone colonisée. La germination n'est possible qu'entre deux crues, et les semis ne survivent que s'ils ne sont pas - ou peu-submergés.

Ces observations mettent l'accent sur l'efficacité de la dispersion continuelle des graines des espèces pionnières, dont l'absence dans le sol au départ n'empêche pas la colonisation des sites favorables.

Ce mode de colonisation est un exemple de "succession primaire" définie à l'origine par CLEMENTS (1904), comme la colonisation par la végétation d'un terrain qui n'a jamais porté de végétation.

#### Conclusion

p. 148. Trad. de l'auteur.

L'inondation inhibe la croissance des arbres en diamètre, mais semble favoriser une plus forte croissance en hauteur.

L'inondation est corrélée avec une forte densité et une distribution irrégulière dans les classes de diamètre.

L'inhibition de la croissance en diamètre limite la concurrence intraspécifique pour l'occupation de l'espace, notamment au niveau des racines, et s'accompagne d'un mauvais développement des houppiers.

L'abondance de certaines classes de diamètre pourrait être l'expression d'une germination massive à un moment donné, favorisée par l'occurence d'une ou plusieurs inondations de courte durée.

Les semis de *Cecropia membranacea* sont détruits par les inondations, et l'espèce ne s'implante que sur les levées occasionnellement inondées, donc à la faveur de périodes où les crues ne les atteignent pas pendant au moins deux années consécutives.

Plus l'altitude est basse, plus l'irrégularité de la distribution par classes de diamètres est forte, conséquence de la destruction des semis par les crues.

La dissémination de l'espèce par les chauve-souris et les oiseaux entraîne une colonisation en deux temps :

- 1) la germination de quelques individus dispersés ;
- 2) la germination de leurs descendants grâce à une production de fruits précoce.

\* \* \*

II.- Les grandes lignes de l'évolution de la végétation pionnière sur des parcelles planes d'âge croissant mais d'altitude variable (levées 1 à 7A)

# 1) Evolution de la stratification

Sur les reliefs récents se met en place un peuplement de *Gynerium sagittatum*, dont le développement est perturbé par le passage des courants pendant les hautes eaux (levée 1). Il se développe sur les parties élevées et sableuses, à partir de graines déposées par l'eau, et se densifie grâce à la croissance souterraine des rhizomes. Il

forme un obstacle à la circulation de l'eau, et favorise le dépôt des sédiments grossiers en bordure du chenal, tandis que la nappe d'eau qui pénètre à l'intérieur de la végétation dépose des limons. Ceux-ci permettent dans un premier temps la germination de quelques graines de *Cecropia* (levée 2a), probablement apportées par les chauve-souris. Les premiers *Cecropia*, atteignant leur maturité sexuelle en deux ou trois ans, renforcent le processus d'invasion par leur propre production de fruits.

Par endroits, l'installation des *Cecropia* semble ne pas avoir lieu, peut-être en raison d'une trop grande sécheresse édaphique (levée 2b), et le peuplement de *Gynerium* continue à se densifier, jusqu'à une occupation maximale du sol par les rhizomes. Puis le peuplement disparaît progressivement.

Erythrina glauca, espèce ligneuse à tempérament héliophile et à croissance rapide, se développe occasionnellement au milieu des Gynerium.

Des semis de diverses espèces ligneuses apparaissent sous les *Gynerium*. *Ficus insipida* et *Nectandra inundabilis* notamment sont abondants.

Une proportion approximative de 1/5e des plantules de *Cecropia* atteignent leur maturité, et le peuplement, après s'être relativement stabilisé en densité, poursuit sa croissance en hauteur. Les premiers ligneux comptabilisés dans les mesures de surface terrière sous le couvert des *Cecropia* sont des *Ficus insipida*. La physionomie de la végétation est marquée par la présence de deux niveaux prépondérants : la voûte constituée par les houppiers de *Cecropia*, et les *Gynerium*, dont le peuplement dépérit. Certaines plantules de *Ficus insipida* dépassent 1 m en hauteur. Les *Cecropia* atteignent une quinzaine de mètres.

La croissance en hauteur se poursuit (levée 4) jusqu'à une vingtaine de mètres. Cecropia membranacea et Erythrina glauca sont les deux espèces dominantes. Les Ficus atteignent la canopée, et Calycophyllum spruceanum apparaît parmi les jeunes. Les plantules des autres espèces ligneuses atteignent 6 m de hauteur. La végétation est marquée par le développement important d'Heliconia rostrata dans le sous-bois. Deux niveaux de forte densité foliaire apparaissent : les houppiers des Cecropia et les feuilles des Heliconia, qui atteignent 4 à 5 m en de hauteur.

Sur la levée 5, Cecropia membranacea et Erythrina glauca dominent également la végétation et la hauteur des Cecropia ne dépasse pas 25 m, constituant une canopée continue. Ses houppiers surciment les feuillages d'Erythrina glauca. Les Ficus atteignent une hauteur de 18 m, et dominent l'ensemble d'avenir avec Calycophyllum spruceanum. Cet ensemble est également constitué d'autres ligneux moins développés,

parmi lesquels on rencontre Guarea guidonia, Trichilia pallida, Nectandra sp. et Maquira coriacea.

Les feuillages des arbres d'avenir s'imbriquent dans l'espace avec ceux des arbres du présent. Les deux mêmes ensembles foliaires restent cependant prédominants : ceux des *Cecropia* et des *Heliconia*. Des semis de Légumineuses apparaissent, côtoyant un *Cecropia* mort.

Sur la levée 6, les houppiers des *Cecropia* surciment jusqu'à 28 m de hauteur les *Erythrina* qui dominent l'espace immédiatement inférieur. La canopée est peu fournie, et le sous-bois est lumineux, ce qui permet le développement marqué des *Heliconia*. Ceux-ci sont densément groupés par places, en raison de la progression des rhizomes (*Fig.* 30). L'occupation de l'espace qu'ils représentent n'est pas encore maximale. Les ligneux d'avenir sont nombreux au-dessous de 12 m. Les plus développés sont des *Ficus insipida*, *Calycophyllum spruceanum*, *Ficus maxima*, *Erythrina glauca* et *Cecropia membranacea*, ces deux derniers se régénérant à la faveur de l'ensoleillement. S'y ajoutent au-dessous de 6 m des espèces à croissance plus lente: *Annona hypoglauca*, *Guarea guidonia*, *Nectandra inundabilis*, *Nectandra sp.*, *Licania sp.*, *Alchornea triplinervia*, *Pseudobombax munguba*, des Légumineuses et des Rubiaceae. *Maquira coriacea*, qui n'apparaît qu'à l'état de plantule, est une essence d'ombre à ce stade de son développement. Des *Cecropia* morts sur pied, ou couchés, apparaissent.

La masse foliaire est plus diffuse dans l'espace que sur les levées précédentes. Une prédominance persiste au niveau des *Heliconia*, mais la croissance des ligneux d'avenir à tous les niveaux de la végétation et la faible densité de la canopée contribuent à l'effacement des deux strates bien marquées précédemment.

Les *Cecropia* sont légèrement plus hauts sur la levée 7A, dominant, là aussi, la végétation, avec *Erythrina glauca*, respectivement dans des espaces compris entre 30 et 20 m, et entre 20 et 14 m. La canopée formée par les *Cecropia* est discontinue, et les *Erythrina* coexistent dans l'espace inférieur avec des ligneux d'avenir de plus en plus volumineux, *Guarea guidonia* notamment. Les plus grands atteignent 20 m de hauteur. *Ficus insipida* et *Erythrina glauca* dominent le sous-bois de 14 à 6 m. Les *Heliconia* sont en voie de disparition ne pouvant persister dans un sous-bois de plus en plus sombre. La présence de jeunes *Astrocaryum jauari* semble liée à l'altitude, plus basse que sur les levées précédentes, ce qui peut s'expliquer par leur dispersion ichtyochore (GOULDING 1980). Une partie des *Cecropia* sont morts.

En résumé, l'évolution de la végétation est marquée par la succession

- d'un peuplement pionnier graminéen à Gynerium sagittatum ;
- d'un peuplement pionnier arbustif, composé de deux espèces : Cecropia membranacea et Erythrina glauca.

Sous ce dernier, se mettent en place deux composantes distinctes de la végétation :

- les monocotylédones herbacées (*Heliconia rostrata*, *Costus spp.*, *Calathea sp.*) constituent le niveau principal de concentration de la masse foliaire dans le sous-bois, qui devient plus diffus au fur et à mesure du développement de la deuxième composante;
- un ensemble d'avenir au sein duquel plusieurs groupes d'espèces peuvent être distingués (voir plus loin).

La structure verticale de la végétation est donc successivement caractérisée par:

- un volume végétal uniformément réparti dans l'espace, homogène à notre échelle d'observation, constitué par les *Gynerium*, limité à 10 m de hauteur maximum;
- ce volume se désagrège progressivement pendant qu'apparaissent des éléments horizontalement dispersés (les jeunes *Cecropia*), qui s'accroissent en volume vers le haut et leur périphérie, s'étendant en taches qui à la fin se rejoignent, pour finalement constituer un ensemble homogène ;
- ce dernier se développe en hauteur (30 m maximum), et devient à son tour hétérogène, par l'augmentation et la concentration de la masse foliaire à deux niveaux de stratification :
  - a) au niveau de la canopée constituée par Cecropia membranacea ;
- b) au niveau des monocotylédones qui se développent jusqu'à 6 m de hauteur;
- ces deux ensembles s'effacent au bénéfice des ligneux de l'ensemble d'avenir qui prennent place progressivement aux divers niveaux du sous-bois, du fait de l'augmentation de la densité et du volume d'espace occupé par les branches et les feuilles, et de leur croissance en hauteur.

# 2) Floristique

Sans prétention d'exhaustivité, il est possible énoncer quelques remarques sur

la composition floristique, qu'une étude plus approfondie permettrait de préciser.

Parmi les espèces arborescentes, en dehors des deux espèces dominantes (*Cecropia membranacea* et *Erythrina glauca*), on peut distinguer, dans l'ordre de précocité : *Piptadenia pteroclada* (qui n'apparaît malheureusement pas dans les comptages au niveau des parcelles, mais qui est présent sur les levées 5, 6 et 7A jusqu'à la canopée, principalement au niveau des trouées qui peuvent y exister). Viennent ensuite *Ficus insipida*, *Calycophyllum spruceanum*, puis *Guarea guidonia*.

D'autres espèces apparaissent sur les première levées à l'état de plantules, mais leur croissance est plus lente. Citons Ficus maxima, Alchornea triplinervia, Pseudobombax munguba, Nectandra inundabilis, Nectandra sp., Annona hypoglauca, Laetia corymbulosa... Licania sp., Trichilia pallida, Luehea tessmannii, ainsi que les genres Sapium et Virola, apparaissent et se développent plus tardivement.

Parmi les espèces arbustives, Leonia glycycarpa et Bonafousia tetrastachya sont particulièrement fréquentes, et semblent supporter de longues inondations, ainsi que la submersion. Cyphomandra crassicaulis apparaît isolément dans les endroits relativement éclairés sous les Cecropia, et sur sol bien drainé (levée 5, pente entre la levée 6 et la dépression D). Les genres Pterocarpus, Senna, Psidium, Aegiphila et quelques Rubiaceae se développent plus tardivement dans le sous-bois.

# 3) Surface terrière

Si l'on sépare les *Cecropia* et les *Erythrina* des autres ligneux, on obtient, concernant la surface terrière qu'ils représentent, les données énoncées dans le tableau 14.

Une tendance globale à l'augmentation de la surface terrière se dessine dans deux directions : vers les levées plus anciennes (levées 8 et 9), et vers les plus hautes (levées 5 et 9), la valeur maximale étant celle de la levée 9.

LEVEES	L. 2 L. 3 L. 4 L. 5 L. 6 L. 7A L. 7B L. 8 L. 9
C. m.	4,7 25,7 24,6 30,7 25,9 26,3 1,9 0 0
E. g.	0 0 2,9 2,9 5,3 9 0 2,7 0
Ensemble	4,7 25,7 27,5 33,6 31,2 35,3 1,9 2,7 0
F. i.	0 0,3 3,4 1,8 0,5 0,8 7,4 18,4 11,2
Autres	0 0 0,4 0,8 0,7 0,8 25,6 19,4 37,7
Total	4,7 26 31,3 36,2 32,4 36,9 34,9 40,5 48,9

Tableau 14. Cecropia membranacea, Erythrina glauca et Ficus insipida Valeurs absolues de surface terrière (m²/ha)

Plusieurs points méritent d'être soulignés :

- L'importance de *Cecropia membranacea* sur la levée 5, plus haute que les autres parcelles, correspond à une baisse de la surface terrière de *Ficus insipida* par rapport à la levée 4, malgré une densité plus importante. Nous avons vu qu'une courte durée d'inondation favorise la croissance en diamètre des *Cecropia*. On peut en déduire l'existence d'une concurrence au niveau des racines entre les *Cecropia* et les *Ficus* cette hypothèse sera renforcée par l'examen des systèmes racinaires (Troisième partie)- ainsi que pour la lumière. Les conditions d'inondation ne sont pas drastiques sur cette levée d'autre part bien drainée, ce qui a dû favoriser un bon développement des *Cecropia*, ainsi que semblent l'attester leur morphologie, et leur croissance en diamètre. Sous ce couvert ombragé, les *Ficus* peuvent avoir une croissance ralentie.
- L'importance de *Cecropia membranacea* et *Erythrina glauca* sur les levées 6 et 7A, plus basses que les précédentes, s'accompagne également d'une baisse de l'importance des *Ficus*, cette fois en surface terrière ainsi qu'en densité.

Nous avons vu que la croissance des *Cecropia* est inhibée par une inondation prolongée, qui perturbe l'épanouissement des houppiers (levées 6 et 7A). Il s'ensuit un plus grand éclairement du sous-bois, dont *Erythrina* semble profiter aux dépens des *Ficus*. Il peut s'agir là aussi d'une compétition pour l'espace des systèmes racinaires, ou d'une mauvaise tolérance des *Ficus* à l'inondation. Je reviendrai sur ce point.

Une concurrence se manifeste entre les *Cecropia*, les *Erythrina* et les *Ficus*, qui n'affecte pas forcément le développement des autres ligneux du sous-bois : le développement de jeunes *Maquira coriacea* et *Trichilia pallida* sur la levée 5, par exemple, n'a pas été observé ailleurs sous le peuplement de *Cecropia*.

Je n'irai pas plus loin pour l'instant dans ces considérations que des relevés floristiques précis pourraient éclairer, mais que je pourrai néanmoins compléter par la suite.

Retenons que *Cecropia membranacea* et *Erythrina glauca* sont favorisés par des conditions d'inondation opposées :

- la première, car son développement est directement favorisé par une courte inondation:
- la seconde, dont le développement est favorisé par un meilleur éclairement du sous-bois dû aux traumatismes exercés sur *Cecropia membranacea* par des inondations relativement prononcées.

# 4) Densité

La densité totale s'accroît entre la levée 3 et la levée 4. Sur cette dernière cependant, et bien qu'elle soit équivalente en valeur absolue, la densité relative des *Cecropia* diminue en raison de l'importance prise par *Ficus insipida* (11% de la surface terrière et de la densité).

Levées	L. 2 L. 3	L. 4 L. 5	L. 6 L. 7A	L. 7B L. 8 L. 9
C. m.	258 42	42,5 26,5	33,5 40,5	1 0 -
E.g.		1,5 1,5	4,5 6,5	0 1 -
F. i.	- 3	6 8	6,5 5	6 15 5
C. s.		0,5 5,5	8 1	28 1 6
Autres		2,5 9,5	16 16	35 28 66
Total	258 45	53 51	69 69	70 45 77

Tableau 15. Erythrina glauca, Cecropia membranacea, Ficus insipida et Calycophyllum spruceanum. Valeurs absolues de densité (sur 500 m²)

Levées	L. 2	%	L. 3	%	L. 5	%	L. 6	%	L. 7A	%
C. m.	258	100	42	93,3	42,5	80,2	26,5	52	33,5	48,6
E. g.	-	-	-	-	1,5	2,3	1,5	2,9	4,5	6,5
F. i.	_	-	3	76,7	6	11,3	8	15,7	6,5	9,4
C. s.	-	-	-	-	0,5	0,9	5,5	10,8	8	11,6
Autres	-	-		-	2,5	4,7	9,5	18,7	16	23,2
Total	258		45		53		51		69	

Tableau 16. Erythrina glauca, Cecropia membranacea, Ficus insipida et Calycophyllum spruceanum. Valeurs absolues et relatives de densité (sur 500 m²)

De la levée 4 à la levée 5, la densité totale change peu, mais les proportions se répartissent différemment. Cecropia membranacea n'en représente plus que la moitié, Ficus insipida, Calycophyllum spruceanum et les espèces diverses en représentent ensemble 44%, et le reste se répartit entre Erythrina glauca, Maquira coriacea et les espèces diverses.

Par rapport à la levée 5, la densité sur la levée 6 augmente de 34%, alors que la surface terrière est moins forte (*Tabl*. 2, 3). Le peuplement est constitué d'individus plus nombreux, à plus petits diamètres. Proportionnellement, *Ficus insipida* est moins représenté. La présence de *Calycophyllum spruceanum* est

légèrement plus affirmée, et les espèces diverses augmentent de 4 points.

La densité totale change peu entre la levée 6 et la levée 7A. Mais celle de Cecropia membranacea s'accroît de 20%, tandis que celle de Calycophyllum spruceanum chute de 87%. Sur la levée 6, Calycophyllum spruceanum représente le quart des effectifs des deux premières classes de diamètres, et n'en représente plus que 5% sur la levée 7A, ce qui contribue fortement à la baisse de la densité pour ces classes. Erythrina glauca augmente légèrement. Guarea guidonia, ainsi que les espèces diverses, ne changent pas quant aux proportions qu'ils représentent.

La densité, en valeur absolue ainsi que relative, de *Ficus insipida*, apparaît liée à l'âge et à l'altitude des levées : elle augmente jusqu'à la levée 5, et diminue sur les deux levées suivantes, qui sont plus anciennes, mais plus basses.

Par contre, la densité de *Erythrina*, faible jusqu'à la levée 5, augmente sur les levées suivantes, ce qui souligne encore son importance sur les levées 6 et 7A, déjà mise en évidence par l'analyse de la surface terrière.

La densité relative de *Calycophyllum spruceanum* est importante sur les levées 5 et 6 par rapport aux autres levées : cette espèce apparaît en même temps que *Maquira coriacea* dans la succession, mais est relativement indifférente à la durée d'inondation et à la qualité du drainage.

Maquira coriacea n'est comptabilisé que sur la levée la plus haute, par un seul individu, et absent des les levées suivantes, ce qui indique une affinité pour de bonnes conditions de drainage. Les semis et plantules de cette espèce sont relativement intolérants à la lumière.

Guarea guidonia relativement tolérant à l'inondation et à l'ombre aux jeunes stades de son développement, n'est représenté que sur les deux plus anciennes levées.

# 5) Structure diamétrique

#### Cecropia membranacea

La structure diamétrique totale est largement conduite par celle de C.membranacea sur les levées 3 et 4, pour deux raisons : la forte proportion des Cecropia par rapport à la densité totale (levée 3 surtout), et la composition floristique des ligneux qui se développent sous le couvert pionnier (levée 4). Erythrina glauca et Ficus insipida ont une structure diamétrique étalée qui atteint de plus forts diamètres que celle des Cecropia, et qui, étant donné la faible densité de ces espèces, n'affecte la forme générale de la courbe que par un allongement à droite.

Le schéma est différent sur les levées suivantes. La densité relative des Cecropia diminue, et la courbe des diamètres se caractérise par une forme en cloche.

En outre, la structure diamétrique des autres ligneux pris ensemble montre de forts pourcentages dans les petites classes, constituant une courbe de forme approximativement exponentielle, sauf sur la levée 7A où la classe de diamètres de 2 à 5 cm totalise des effectifs moins nombreux que la classe qui la suit. Parmi ces ligneux, les espèces dominantes ne suivent pas les mêmes schémas de répartition.

## Erythrina glauca

L'espèce est représentée sur les quatre levées centrales du transect, et présente deux structures diamétriques similaires pour les levées prises deux à deux.

Sur les levées 4 et 5, elle n'est représentée que dans les diamètres de plus de 25 cm, et jusqu'à la classe 45-50 cm, par 3 individus sur 1000 m2 pour chacune des levées. La densité est faible, et il n'y a pas de régénération.

Sur les levées 6 et 7A, la structure se répartit entre 5 et 45 cm de diamètre, et concerne 9 et 13 individus respectivement pour 1000 m<sup>2</sup>. La densité est forte, et une régénération a lieu.

Les levées 4 et 5 sont élevées et bénéficient d'un bon drainage. Erythrina y est précoce, s'y est peut-être développé avant même les Cecropia, comme cela fut observé sur la deuxième levée, mais le peuplement ne perdure pas faute de lumière, en raison du développement des Cecropia sur ces levées. Un contexte édaphique peu favorable au drainage sur les levées 6 et 7A (la levées 6 est limono-argileuse jusqu'à 50 cm de profondeur, et la levée 7A est contient une fraction limoneuse de plus de 50% sur toute la hauteur du profil, dont 30% minimum de limons fins) peut intervenir dans la similitude de la structure diamétrique des Erythrina sur ces deux levées.

## Ficus insipida

La structure diamétrique des *Ficus* montre dans l'ensemble une répartition étalée des individus dont les diamètres ne dépassent pas 30 cm (levée 4). L'espèce se limite cependant aux plus petits diamètres sur la levée 3 (moins de 10 cm). Elle atteint de plus forts diamètres là où la densité est la plus élevée (levées 4 et 5), et ne dépasse pas 20 cm sur les deux levées suivantes.

Le peuplement est bien développé sur les levées sableuses qui sont également les plus élevées. Cette espèce est favorisée par des conditions de bon drainage, et une durée d'inondation courte.

## Calycophyllum spruceanum

La densité du peuplement de *Calycophyllum spruceanum* est faible sous les *Cecropia*. Les individus ne dépassent pas, sauf exception, 10 cm de diamètre, et sont plus nombreux sur les levées 5 et 6 (11 et 16 individus pour 1000 m²), seulement au nombre de 2 pour 1000 m² maximum sur les levées 4 et 7A. L'espèce est présente dans des conditions d'éclairement, d'inondation et de drainage variables, sur l'ensemble des levées dominées par les *Cecropia*. Malgré l'âge également variable de ces levées, les individus sont de dimensions équivalentes d'une levée à l'autre. L'espèce est donc présente de façon constante sous le stade pionnier, et vit dans l'attente de conditions d'éclairement favorables à sa croissance, dans une relative indépendance des conditions édaphiques.

## Maquira coriacea et Guarea guidonia

- M. coriacea n'est représenté que sur la levée 5 (2 individus pour 1000 m²),
   par de petits diamètres : dans la plus petite classe, et dans la classe 10-15 cm.
- G. guidonia se manifeste dans les petites classes de diamètres sur les levées 6 et
   7A : jusqu'à 15, et 10 cm respectivement.

Ces deux espèces font partie au même titre que *Calycophyllum spruceanum*, des espèces post-pionnières, et représentent potentiellement l'avenir de la végétation.

## Espèces diverses

Ce groupe d'espèces apparaît dans les comptages à partir de la levée 4 (rappelons que les comptages tiennent uniquement compte des individus de diamètre supérieur à 2 cm), non pas dans la plus petite classe de diamètre, mais dans celle des 5-10 cm (5 individus pour 1000 m<sup>2</sup>).

Sur la levée 5, les espèces diverses sont plus nombreuses, cette fois principalement dans les diamètres de moins de 5 cm.

La classe des 10-15 cm est atteinte sur les deux levées suivantes, mais avec seulement 1 ou 2 individus pour 1000 m<sup>2</sup>. Les deux premières classes y reçoivent plus de 92% des effectifs, dont plus de la moitié est incluse dans la première classe sur la levée 6, et dans la deuxième classe sur la levée 7A (*Tabl.* 17).

Ø\LEVEES	L. 4	L. 5	L. 6	L. 7A
0-5 cm	2,5	7,5	8	6,5
0-10 cm	0	1	5,5	7,5
10-15 cm	0	0	1	0,5

Tableau 17. Espèces diverses.

Valeurs absolues de densité par classes de diamètres (sur 500 m²)

On perçoit donc une tendance à l'augmentation des diamètres parallèle à l'ancienneté des levées. Cependant, la représentation exclusive dans la plus petite classe de diamètres sur la levée 5 est à mettre ici aussi en relation avec le développement important de la surface terrière des *Cecropia*.

## Remarques

Sur la levée 4, la classe des 2 à 5 cm est pratiquement inexistante, seulement représentée par un *Ficus* pour 1000 m<sup>2</sup>. Elle est par ailleurs peu nombreuse sur la levée 3.

Sur chacune des levées 4, 5 et 6, il existe une classe de diamètres comprenant exclusivement des *Cecropia* (classes 20-25, 30-35 et 25-30 cm respectivement), et qui est par ailleurs plus importante que les classes adjacentes.

Ces éléments témoignent de l'irrégularité de l'installation de la végétation, et on remarque notamment la sensibilité des plantules de *Cecropia* et de *Ficus* à l'inondation dans les premiers stades du développement de la végétation. Il semble donc que les plantules de *Ficus*, qui parviennent à se maintenir dans les zones basses, puissent le faire grâce à l'ensoleillement important.

Par ailleurs, la compétition entre l'implantation massive des *Cecropia*, et celle des autres ligneux est confirmée.

Les classes supérieures à ces classes monospécifiques sont occupées par Cecropia membranacea et Erythrina glauca principalement, occasionnellement par Ficus insipida (levée 4).

La compétition pour l'occupation de l'espace entre ces trois espèces, précoces dans la succession, déjà mise en relief par l'analyse de leurs surfaces terrières, est également confirmée. L'abondance de *Cecropia membranacea* inhibe l'installation d'*Erythrina glauca*, très héliophile, et freine celle de *Ficus insipida* (voir plus loin levée 7B).

#### Conclusion

Deux stades de développement de la végétation se succèdent dans l'espace et dans le temps: un stade graminéen à *Gynerium sagittatum*, et un stade ligneux pionnier à *Cecropia membranacea*.

La continuité de l'évolution temporelle que l'on peut déduire des observations recueillies ne correspond pas à une continuité spatiale :

- les levées sont séparées par des dépressions dont la végétation est distincte;
- d'une levée à l'autre, l'altitude, le profil textural et la compétition entre les racines varient, et l'influence qu'ils ont sur le peuplement de *Cecropia* et les espèces arborescentes post-pionnières entraîne principalement les conséquences suivantes.
- 1. L'installation des *Cecropia membranacea* sous les *Gynerium sagittatum* peut être retardée par les conditions édaphiques si celles-ci n'évoluent pas suffisamment.
- 2. L'implantation du peuplement pionnier de *Cecropia*, dont les semis sont détruits par les inondations, s'effectue par "à coups", de même que l'implantation des autres ligneux, mais de façon moins marquée pour ces derniers. Cette arrivée par "à coups" correspond à des périodes passées de plus d'une année sans inondation. Il en résulte le point suivant.
- 3. La structure du peuplement pionnier de *Cecropia* est variable en fonction de l'altitude.
- 4. Le traumatisme exercé sur le développement des *Cecropia* par la durée des inondations favorise le développement opportuniste d'*Erythrina glauca*, ce qui ralentit celui des autres ligneux.
- 5. Les espèces post-pionnières caractéristiques se développent sous les Cecropia :
- sur les levées occasionnellement inondées où le peuplement pionnier n'est pas traumatisé, pour les espèces d'ombre sensibles à la qualité du drainage (*M. coriacea*).
- sur l'ensemble des levées quand il s'agit d'espèces post-pionnières tolérantes à l'inondation si l'éclairement est bon (*C. spruceanum*, *Ficus insipida*).
- sur les levées anciennes pour les espèces relativement indifférentes à l'inondation et dont l'apparition est plus tardive (G. guidonia).
- 6. L'ensemble des espèces diverses semble relativement indépendant des inondations par rapport aux *Cecropia membranacea*, à ce stade de développement de la végétation. L'altitude n'influe pas sur le gradient spatial de cet ensemble, dont l'étude

de la composition spécifique révèlerait néanmoins très probablement une diversité de comportement en relation avec les conditions d'inondation et de drainage.

D'autre part, il existe une concurrence entre *Cecropia membranacea*, qui constitue le peuplement dominant, et :

- Erythrina glauca, pour la lumière
- Ficus insipida, pour l'espace racinaire.

Enfin, les monocotylédones herbacées se développent abondamment sous les Cecropia. Elles sont favorisées principalement à la lumière, et secondairement par un bon drainage.

# III.- Structure horizontale de la végétation

L'alternance des levées et dépressions induit une intercalation dans l'espace de végétations particulières à ces deux groupes d'unités géomorphologiques. Mais pour chacun de ces groupes, notamment pour les levées, plus étendues, il faut également prendre en considération les variations de structure dans le plan horizontal, qui se manifestent le long d'un gradient d'altitude, selon la microtopographie et les conditions d'éclairement, et en fonction du tempérament et du comportement de chaque espèce.

Nous en donnerons quelques exemples.

# 1) Influence de la topographie

Nous avons vu que la hauteur des tiges de *Gynerium* est proportionnelle à l'altitude sur les portions pentues des levées récemment colonisées par les graminées (levée 1).

Le développement des *C. membranacea*, lors de l'installation du peuplement pionnier, est plus précoce sur les bourrelets de levées par rapport aux *Cecropia* situés en arrière de ce bourrelet, qui sont encore surcimés par les *Gynerium* tandis que les premiers dominent la végétation en hauteur (levée 2).

La zone de transition entre la levée 4 et la dépression C, fournit un exemple illustrant le rôle de la lumière en relation avec la topographie.

La canopée est progressivement plus claire au fur et à mesure que l'on descend vers la dépression C : la hauteur des *Cecropia* augmente (la canopée est horizontale) mais les houppiers sont moins fournis, du fait de l'augmentation de la durée d'inondation. L'éclairement est en outre favorisé par l'absence de végétation haute dans la dépression C. Il est donc relativement important, à la fois vertical, et latéral.

Dans cette zone se concentrent des plantules de *Maclura tinctoria*, *Laetia corymbulosa*, et *Pseudobombax munguba*, alors que sur le haut de la levée, *Heliconia rostrata* et *Ficus insipida* sont abondants, tandis que *Calycophyllum spruceanum* est réparti de façon homogène.

L'évolution de la végétation sera donc différente entre les parties haute et basse de la levée. Des individus d'espèces différentes vont grandir, la végétation de la partie basse pourra s'apparenter dans un premier temps à une végétation de dépression du point de vue de sa composition (voir plus loin). La moindre spécialisation de *Cecropia membranacea* par rapport aux espèces post-pionnières apparaît ici, ainsi que le caractère héliophile des espèces capables de supporter une longue inondation.

L'exemple de la levée 7B est également intéressant. Le bourrelet de cette levée est particulièrement élevé (8,40m). Il porte une végétation dominée par des *Ficus insipida* à larges contreforts, tandis que l'éclairement latéral dû à la situation de cette levée en bordure de la dépression D favorise un développement abondant de *Heliconia rostrata* et *Erythrina glauca* sous les *Ficus*. *E. glauca* est également abondant de l'autre côté de la dépression D, en bordure de la levée 6, en raison d'une forte luminosité à cet endroit.

# 2) Réponse des espèces aux conditions édaphiques et microclimatiques locales

Des aires dépourvues de *Cecropia membranacea* sont observées, malgré une altitude élevée, à altitude équivalente, en raison de conditions édaphiques défavorables (levée 2b).

La présence de *Piptadenia pteroclada* notamment sur les levées 6 et 7A, est favorisée par une luminosité plus abondante localement en raison de la mort de

certains *Cecropia*, et introduit des îlots de végétation différente : sous les *Piptadenia*, la lumière qui arrive au sol est plus intense que sur les parcelles adjacentes, et se traduit par un développement abondant de Marantaceae et Commelinaceae qui entrave l'installation des jeunes ligneux. La structure verticale de la végétation dans ces zones est marquée par la clarté du sous-bois jusqu'aux bas niveaux occupés par les monocotylédones herbacées.

Erythrina glauca, parfois plus précoce encore que Cecropia membranacea (levée 2), introduit également des variations horizontales dans le développement des premières étapes de la végétation.

Enfin, concernant les espèces arborescentes post-pionnières que j'ai étudiées, j'ai distingué dans le chapître précédent des exigences écologiques variées pour chacune d'elles, qui conditionne leur présence, leur densité, et la vitesse de leur développement.

## Conclusion

A l'échelle du travail, la végétation d'un bourrelet de levée ou des diverses portions d'une levée de topographie ondulée par exemple, présente des caractéristiques distinctes de celles que l'on observe dans la végétation d'une portion plane de la topographie.

L'altitude, en raison du degré subtil de tolérance à l'inondation des espèces, oriente fortement l'évolution de la végétation. Selon les espèces, il peut s'agir d'une intolérance presque totale, d'une intolérance à l'inondation sous un éclairement faible qui se change en comportement tolérant si l'éclairement est important pour une même durée d'inondation, d'une intolérance à l'inondation annuelle s'accompagnant d'une tolérance à l'inondation occasionnelle, même prolongée, etc... Par intolérance, il faut entendre plusieurs nuances : physiologiquement, la plante ne supporte pas l'immersion de sa base, ou bien ce sont les semis qui sont détruits tandis que les plantes adultes résistent, ou alors la sélection s'opère dès le stade de la dissémination, pendant le transport des propagules par l'eau. Je reviendrai sur cet aspect.

Sur les reliefs longuement inondées, le peuplement de *Cecropia membranacea* se développe mal. Il tend à être remplacé par des espèces arbustives et arborescentes héliophiles.

Les exigences écologiques des différentes espèces leur imposent donc, au niveau de leurs populations, une distribution horizontale principalement liée aux conditions édaphiques, mais également influencée par le développement-même de la végétation.

La variété des comportements spécifiques introduit une composante en mosaïque dans la structure horizontale de la végétation, qui intervient très tôt au cours de son installation.

# B. LES VEGETATIONS ARBORESCENTES POST-PIONNIERES

Les végétations des levées 7B, 8 et 9, se démarquent par rapport aux levées précédentes, par l'absence quasi totale des espèces pionnières *Erythrina glauca* et *Cecropia membranacea* et la dominance par des espèces arborescentes de plus grandes dimensions.

Les levées 7B et 8 sont à une altitude équivalente (6,5m), tandis que la troisième est située 1,30 m plus haut. L'ensemble de ces trois levées couvre une distance de 340 m sur le transect, à laquelle il faut retirer 110 m, largeur de la dépression E située entre la levée 7B et la levée 8 (*Fig.* 13).

# Levée 7B

D'une largeur de 30 m environ, la surface s'abaisse en pente douce vers la dépression E, entre 6,60 et 6 m d'altitude. La parcelle est à 6,50 m.

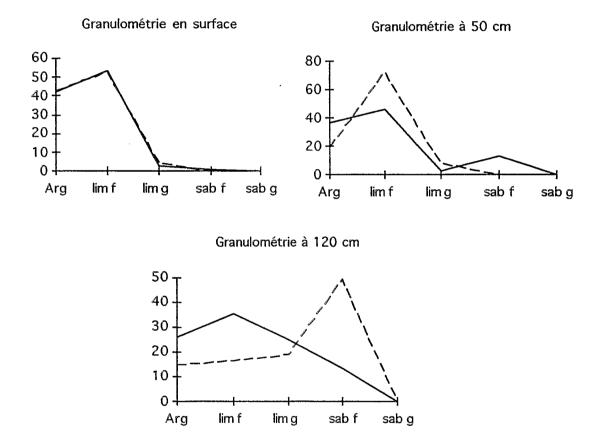
# Formation superficielle

Le contraste est net entre un sédiment limono-argileux à plus de 90% jusqu'à 60 cm de profondeur environ et un sédiment sablo-limoneux sous ce niveau (50% de sable). La division de la levée 7 en deux parties, motivée par une différenciation nette dans la végétation, est confirmée par le contraste dans la répartition des fractions granulométriques au sein des profils (*Fig.* 41).

# Végétation

## **Physionomie**

Les houppiers de *Ficus insipida* s'étagent entre 20 et 35 m de hauteur. Peu nombreux, ils s'évasent vers le haut, où leurs feuillages occupent un large espace



Flgure 41. Les courbes granulométriques des levées 7A (trait continu) et 7B (trait interrompu) se recouvrent en surface (dépôt limono-argileux similaire). Le contraste en 7B entre les proportions des différentes fractions d'une part, et entre les deux horizons principaux d'autre part, révèle une dynamique de dépôt contrastée, et pas de migration des particules fines ultérieurement au dépôt. Les horizons sont d'une texture plus uniforme en 7A. Le drainage interne est bon, la migration des particules fines au sein du profil est probable (B. VOLKOFF, comm. pers., STERNBERG 1975).

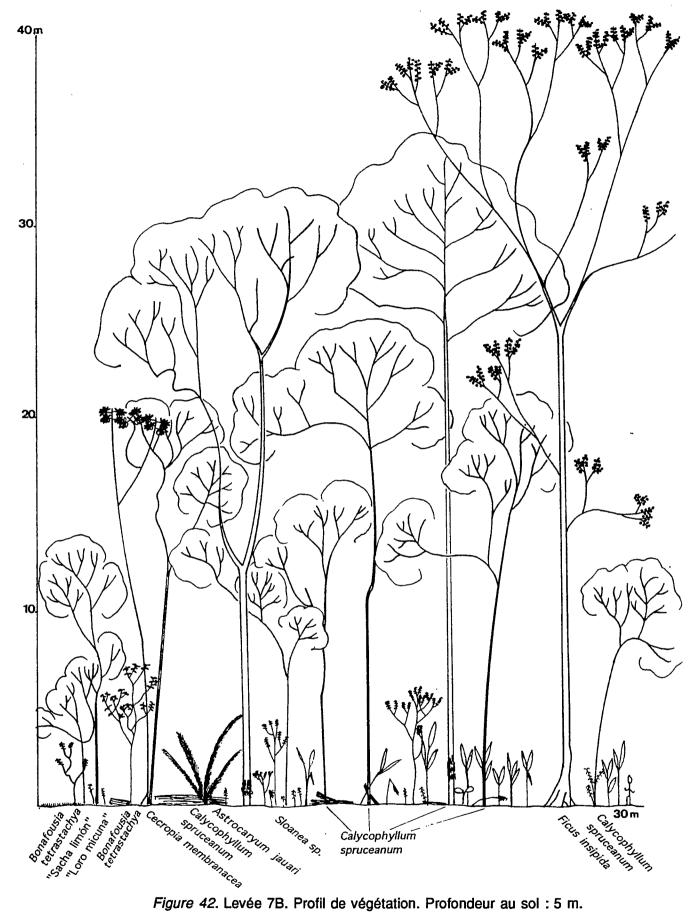


Figure 42. Levée 7B. Profil de végétation. Profondeur au sol : 5 m.

(Fig. 42). Ils constituent l'ensemble du présent avec Bonafousia tetrastachya abondant dans le sous-bois.

Calycophyllum spruceanum appartient à l'ensemble d'avenir. Les individus les plus hauts atteignent une quarantaine de mètres. L'espèce domine les niveaux compris entre 20 et 6 m de hauteur, accompagnée jusqu'à 12 m par Nectandra inundabilis, et entre 12 et 6 m, par des espèces arborescentes : Luehea sp., Allophylus sp. et arbustives : Ormosia sp., "loro micuna". On remarque la présence d'un Cecropia membranacea traumatisé d'une vingtaine de mètres de hauteur.

Bonafousia tetrastachya (11 individus) domine entre 6 et 2 m de hauteur où l'on trouve également Nectandra inundabilis, Astrocaryum jauari, "sacha limón" (SL474), Pseudobombax munguba, Laetia corymbulosa, quelques Annonaceae et quelques pieds de Heliconia rostrata. Palicourea sp. (liane) est abondant

Astrocaryum jauari est représenté dans le sous-bois par 6 individus entre 2 et 0,6 m, où l'on observe également Laetia corymbulosa, des arbustes : Annona hypoglauca, Maclura tinctoria , un palmier : Bactris maraja, et une liane abondante : Palicourea sp. .

Palicourea, Maclura tinctoria, Astrocaryum jauari, Bactris sp. sont les plus représentés parmi les plantules, avec Maquira coriacea, dont les plantules sont concentrées par places, et Laetia corymbulosa.

Au sol, la matière organique est principalement constituée par deux troncs de *Ficus insipida*, de nombreuses branches mortes et une épaisse litière de feuilles (*Heliconia rostrata*, *Ficus insipida*), des débris d'écorce de *Calycophyllum spruceanum*. Les *Ficus* tombés sont brisés au niveau des contreforts. Ces derniers sont largement tapissés d'argile, les creux en sont colmatés.

Le peuplement de *Ficus* est en partie entré dans le passé. La chute des vieux arbres est favorisée par le pourrissement des tissus, sans doute renforcé par les inondations prolongées et accentué par la présence de sédiments fins sur l'écorce, retenant l'humidité. La pression du vent sur les houppiers provoque ainsi plus facilement la chute des arbres.

L'avenir de la végétation, pour les grands traits de sa structure, repose sur le développement des *Calycophyllum*, dont les plus hauts dépassent déjà les arbres de l'ensemble du présent.

Les espèces arborescentes du sous-bois (*Luehea*, *Allophylus*, *Ormosia*) constituent un ensemble d'avenir plus lointain.

## Importance relative par espèce

Ficus insipida représente 6,5 % de la densité totale pour 21,2 % de la surface terrière (Tabl. 3).

Calycophyllum spruceanum en représente respectivement 40% et 63,6%, ce qui confirme la place importante de cette espèce dans la végétation.

La moitié des individus appartiennent à des espèces diverses qui représentent 10 % de la surface terrière.

## Structure diamétrique

La répartition des diamètres pour l'ensemble de la végétation est régulièrement décroissante des petits classes vers les grandes dans les deux découpages de classes.

La distribution des effectifs de *Calycophyllum spruceanum* envisagée séparément présente une courbe en cloche "enflée" au niveau des diamètres compris entre 10 et 20 cm (*Fig.* 31). Les plus jeunes individus sont au nombre de deux, dans la classe 5-10 cm, et le plus gros diamètre dépasse 40 cm.

Ficus insipida est représenté par cinq individus entre 20 et 40 cm de diamètre. On remarque également la présence d'un jeune situé dans la classe des 5-10 cm (Fig. 33).

80% des espèces diverses ont moins de 10 cm de diamètre, et la courbe décroît brusquement au-dessus de cette valeur.

#### Discussion

La forte dominance de *Calycophyllum spruceanum*, en nombre, surface terrière, et représentation à tous les niveaux de la végétation, l'abondance d'*Astrocaryum jauari* et *Bonafousia tetrastachya*, sont des traits marquants de la végétation.

Les diamètres importants atteints par *Ficus insipida*, l'abondance relative de l'espèce, la présence de deux individus tombés et l'absence de régénération, tous ces éléments indiquent que l'espèce a occupé une place importante dans la végétation, qui s'amenuise.

Le peuplement pionnier de *Cecropia membranacea* de la levée 7A disparaît brusquement le long d'une limite topographique nette située à 6,60 m d'altitude environ. On observe, de part et d'autre de cette limite, des végétations de structure et de composition bien distinctes :

- sur la levée 7A une végétation dominée par *Cecropia membranacea*, à forte présence de monocotylédones en sous-bois d'une part,

- en 7B une végétation arborescente haute, étagée, dominée par *Calycophyllum* spruceanum, au sous-bois diversifié, où apparaissent des palmiers.

La présence d'un seul représentant de *Cecropia membranacea* dans la végétation et l'absence de plantules indiquent une germination actuellement empêchée. Nous avons vu que les semis submergés ne résistent pas, et que la germination se fait en conditions d'ensoleillement important, sur sédiment bien drainé.

Nous avons vu que les semis de *Ficus* sont héliophiles et aptes à germer dans des sédiments fins (levée 3), puis se développent si le drainage est suffisant. Les *Ficus* ont probablement succédé à une végétation qui n'était pas dominée par *Cecropia membranacea*.

Qu'en est-il du développement des *Calycophyllum*? D'après la classification établie par Rollet, qui tient compte d'observations sur une forêt marécageuse de Guyane, une distribution des diamètres en cloche plus ou moins tronquée à gauche, qui correspond à celle que nous observons ici pour cette espèce, révèle un tempérament héliophile relativement marqué (ROLLET 1974). Si ces données sont applicables dans le cas présent, cela signifie que cette espèce serait compétitive dans de bonnes conditions d'ensoleillement malgré une longue inondation, ce qui correspond aux conclusions du chapître précédent.

L'examen de la courbe révèle également que les effectifs vont croissant vers les petits diamètres, jusqu'à la classe 10-15 cm. L'interruption de la courbe dans les petits diamètres peut s'expliquer par deux hypothèses :

- la destruction des semis par les inondations. Nous avons observé précédemment un développement privilégié des jeunes *Calycophyllum* sur les levées 5 et 6, qui semblait plutôt indiquer l'exigence d'une inondation courte à ce stade de la croissance.
- une croissance rapide de ces mêmes semis. HARTSHORN (1978) a montré qu'un manque apparent de régénération chez certaines espèces arborescentes peut être attribué à la croissance rapide des jeunes, notamment dans le cas d'espèces héliophiles aux premiers stades de leur croissance, et qui se régénèrent dans les chablis.

Si l'on admet l'hypothèse d'une végétation ouverte depuis le début de colonisation de la parcelle, l'espèce est intolérante à l'inondation dans des conditions d'ensoleillement relativement faible (sous les *Cecropia*), et capable de supporter une longue inondation dans des conditions de plus forte luminosité (sous les *Flcus*). Une croissance rapide grâce à un ensoleillement intense la mettrait à l'abri de la submersion.

Les genres que l'on observe dans le sous-bois (*Luehea*, *Ormosia*, *Allophylus*) sont fréquemment représentés dans la plaine alluviale amazonienne (HUBER 1906, 1909, DUCKE 1948), et les espèces présentes ici constituent probablement des éléments importants dans la construction de la future forêt. On remarque la présence d'un *Sloanea sp.* de 10 m de hauteur (hors parcelle) : la "Cepanchina" ferait partie des espèces les plus longévives de la forêt ripicole de la région (habitants, comm. pers.)

Nous avons remarqué quelques *Astrocaryum jauari* dans le sous-bois. Ils sont jeunes, ne développent pas encore de stipe visible, et sont loin d'atteindre leur hauteur maximale d'une trentaine de mètres. Il faut mentionner le rôle important de la "huiririma" dans les forêts ripicoles amazoniennes. Ce palmier caractérise la forêt alluviale basse des berges du Solimões, du Marañon, "e todos os seus affluentes de água branca, ricos em sedimentos" 1. Il est absent de la forêt des reliefs plus élevés, moins inondée et aussi moins étendue, caractérisée au Pérou par une autre espèce de palmier, la "yarina" (*Phytelephas macrocarpa* R.&P.) (HUBER, *op. cit.*).

#### Conclusion

La végétation contraste avec celle de la première partie de la levée (7A), et une relation dynamique entre les deux est impossible à établir, car leurs évolutions respectives sont fortement conditionnées par la géomorphologie.

La dominance de *Ficus insipida* et *Calycophyllum spruceanum* est favorisée par leur tempérament héliophile et leur adaptation à l' inondation

- par la compétitivité des semis de *Ficus*, qui résistent à une submersion prolongée ;
- par le taux de croissance rapide de Calycophyllum à l'état de semis, si l'ensoleillement est suffisant.

Nous sommes en présence d'une végétation fréquente dans la plaine alluviale et visible le long des rives de l'Ucayali, "onde fica tão frequente, que (...) elle constitue en certos lugares quasi por si só a matta littoral que se substitue ao imbaubal [formation pionnière d'Imbaubas, *Cecropia sp.*] e que n'este caso é designada pelo termo indigena de capironal, do nome de capirona, que los peruanos deram ao páo mulatto\* " (HUBER 1909, p.107).

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>et tous leurs affluents d'eaux blanches, riches en sédiments

<sup>\* &</sup>quot;où il se rencontre si fréquemment qu'il constitue en certains endroits, presque à lui seul, une forêt littorale qui se substitue à l'imbaubal [formation pionnière à Cecropia] et que dans ce cas il est désigné par le terme indigène de capironal, du nom de Capirona que les Péruviens ont donné au páo mulatto"

# Levée 8

La largeur est de 130 m environ. Une butte à 7 m de hauteur précède une surface ondulée dont l'altitude oscille entre 6 et 7 m. La parcelle est à 6,5 m (Fig. 13).

# Formation superficielle

Deux séquences de sédimentation se superposent. L'épaisseur de la séquence supérieure est de 75 cm. En haut de la séquence inférieure, l'humidité est plus accentuée au-dessus du niveau de sédiments fins (75-80 cm) (Fig. 18). L'horizon sableux englobe une importante biomasse racinaire dont la présence peut être interprétée de deux façons : a) un drainage interne déficient dans l'ensemble du profil, notamment près de la surface, serait en partie compensé par le développement préférentiel des racines dans l'horizon sableux, retenant moins l'humidité; b) Ce développement racinaire important serait celui atteint par les arbres de la forêt avant l'apport ultérieur de la séquence de sédimentation située en surface.

# Végétation

# **Physionomie**

- L'ensemble du présent est constitué principalement par Ficus insipida, qui domine largement l'espace situé entre 20 et 35 m de hauteur, Piptadenia pteroclada et Guarea guidonia pour les niveaux supérieurs de la forêt. Erythrina glauca, Maclura tinctoria, Astrocaryum jauari sont également représentés et atteignent 10 à 20 m (Fig. 43).

Leonia glycycarpa, Bonafousia tetrastachya, ainsi que quelques Rubiaceae et Myrtaceae, sont les principales composantes, peu nombreuses, de l'ensemble du présent dans le sous-bois.

- L'ensemble d'avenir est plus varié. Les grands arbres sont principalement des Maquira coriacea, légèrement surcimés par les plus hauts Ficus. Ceiba pentandra atteint la canopée. L'ensemble d'avenir entre 20 et 4 m de hauteur est constitué de Ficus insipida, Luehea tessmannii, Calycophyllum spruceanum, Guarea guidonia, Sloanea sp., Pseudobombax munguba, Ficus maxima, "loro micuna", les genres

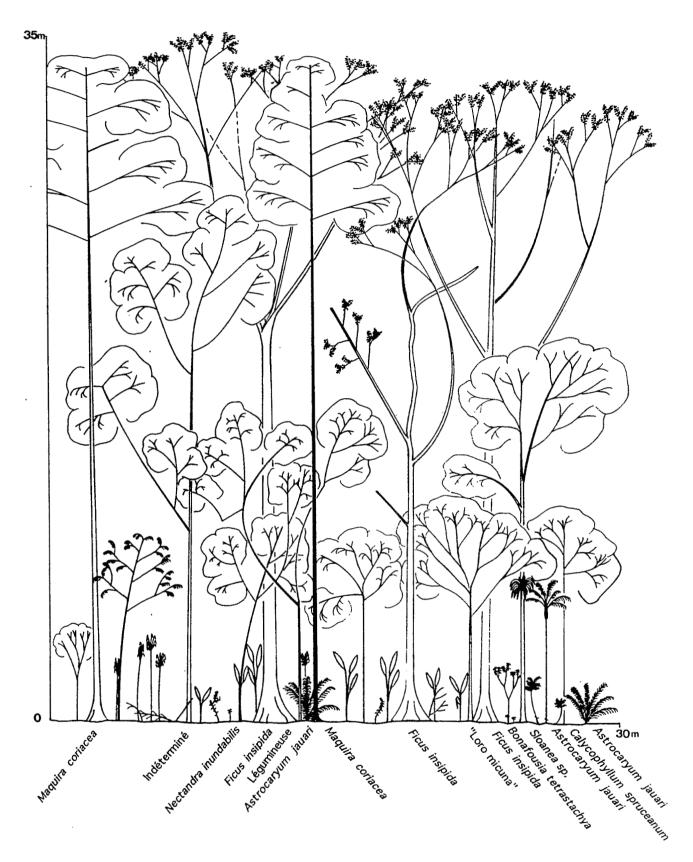


Figure 43. Levée 8. Profil de végétation. Profondeur au sol : 5 m.

Triplaris, Nectandra, Sapium, Allophylus, Hevea, deux palmiers : Astrocaryum jauari, Bactris maraja, accompagnés de plusieurs Fabaceae notamment.

Au-dessous de 4 m, les arbustes sont rares : "sacha limón", *Licania sp.*, *Psidium sp.*, accompagnés de quelques *Astrocaryum jauari. Palicourea sp.* (liane) est bien représenté. *Heliconia rostrata* est épars.

La densité des semis est irrégulière, pratiquement nulle sur de larges places. Les plus nombreux appartiennent aux espèces suivantes : *Bonafousia tetrastachya*, *Palicourea sp., Maquira coriacea* par places (jusqu'à 60 par m²), *Laetia corymbulosa*, *Nectandra sp., Maclura tinctoria*, "sacha limón", *Cecropia latiloba*, "machimango" (Lecythidaceae), Melastomaceae (plusieurs espèces), *Cymbosema roseum* (liane herbacée, Papilionaceae)...

Six chandelles (Ø<15 cm) sont cassées entre 8 et 10 m de hauteur. Les tissus sont altérés, et il n'est pas possible de déterminer de quelle(s) espèce(s) il s'agit. Etant donnés les faibles diamètres, donc la hauteur modérée atteinte par ces arbres avant leur mort, l'action du vent causant la cassure des houppiers est probablement à écarter. Un drainage déficient, ou une trop longue inondation, semblent plus probables.

Au sol, un tronc de Ficus insipida repose sur une épaisse litière de feuilles.

La végétation se caractérise par une voûte régulière composée de *Ficus*, *Maquira coriacea*, *Guarea guidonia*, *Ceiba pentandra*, *Piptadenia pteroclada*, et la présence d'arbres et arbustes à tous les niveaux du sous-bois. Au-dessous de 10 m de hauteur cependant, le sous-bois est clair. La densité est particulièrement faible au-dessous de 4 m de hauteur

Visuellement, la végétation est marquée par la densité des hauts troncs blancs. Ce sont les *Ficus* et les *Maquira*.

### Importance relative par espèce

Le rôle prépondérant de *Ficus insipida* et *Maquira coriacea* s'exprime à travers les valeurs de surface terrière et de densité : 45 % et 34 % respectivement pour *Ficus insipida*, 26 et 14 % pour *Maquira coriace* (*Tabl.* 3).

Les espèces diverses occupent le troisième poste en surface terrière (14 %) .

## Structure diamétrique

L'histogramme de fréquence par classes de diamètres de 5 cm présente deux modes situés de part et d'autre de la classe des 25-30 cm. 75 % des individus ont des diamètres inférieurs à 30 cm. Les 25% situés au-dessus, sont uniquement des *Ficus* et des *Maquira* régulièrement répartis entre 30 et 55 cm, les *Ficus* atteignant les

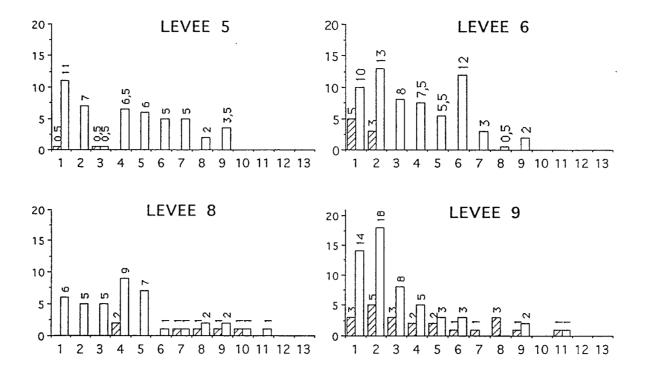


Figure 44. Levées 5 à 9. Structure diamétrique. Maquira coriacea (rayé)/autres espèces. Classes de diamètres de 5 cm.

plus gros diamètres (Fig. 25, 33, 44).

La forme générale de la courbe est largement influencée par la répartition des *Ficus*, présents dans toutes les classes de diamètres à l'exception des classes 1 et 6, et par un seul individu en-dessous de 10 cm.

Au-dessous de 35 cm, on rencontre deux *Maquira coriacea* dans la classe des 15-20 cm. Il n'y a pas de *Maquira coriacea* supérieurs à ce diamètre.

Calycophyllum spruceanum est représenté par un seul individu dans la classe des 25-30 cm.

Les espèces diverses sont nombreuses au-dessous de 10 cm (23% de la densité totale, et 56% des effectifs de la catégorie), et présentes jusque dans des classes de diamètres moyens (25-30 cm). Elles sont par contre absentes entre 10 et 15 cm, où *Guarea quidonia* est représenté par 2 individus.

La classe des 15-20 cm réunit *Ficus insipida, Maquira coriacea, Guarea guidonia*, et c'est la seule classe où *Sloanea* soit observé. C'est aussi la classe où les *Ficus* (au nombre de 4) et les *Maquira* (2) sont les plus abondants.

#### Discussion

Plusieurs éléments méritent d'être soulignés :

- le sous-bois clair.
- le faible pourcentage de densité relative que totalisent les petits diamètres;
- la répartition bi-modale des diamètres;
- la répartition des *Ficus* et des *Maquira* : ce sont les deux seules espèces présentes dans le mode supérieur de la répartition. *Maquira* est représenté dans une seule classe du mode inférieur (15-20 cm), ne produit pas de semis, et les deux individus isolés dans la classe des 15-20 cm évoquent des conditions de germination occasionnelles, ou une destruction de jeunes massive.

Ces éléments mettent en relief un contraste entre les hauts niveaux de la végétation et le sous-bois, les gros diamètres et les petits, et la composition floristique de deux ensembles distincts de végétaux. L'évolution de la végétation n'est pas uniquement liée à un changement des conditions microclimatiques du sous-bois, mais évoque un changement relativement brutal des conditions écologiques, correspondant vraisemblablement à un changement de dynamique fluviale.

Nous avons vu (Première partie, Chapître III) que les terres sur lesquelles nous observons la végétation étaient rattachées à la rive droite de l'Ucayali, au niveau du méandre C (*Fig.* 14), antérieurement au creusement du chenal qui l'en sépare actuellement, et qui continue de s'approfondir.

L'apparition de ce chenal a forcément provoqué une modification dans la qualité

des eaux qui envahissent l'île. Avant sa formation, la plus grande partie de la masse des eaux suivait son cours le long de la rive nord de l'île. Puis les courants ont été canalisés en direction de la rive sud, créée concomittament au nouveau chenal : les eaux submergeant la partie aval de l'île sont arrivées plus brutalement, en étant plus chargées.

Maquira coriacea aurait pu être favorisé par un drainage suffisant dans un premier temps, malgré l'inondation prolongée. L'arrivée d'une deuxième séquence de sédimentation constituée principalement de sédiments très fins jusqu'à 45 cm de profondeur environ aurait pu compromettre la germination et la croissance des jeunes.

M. coriacea est intolérant à l'accumulation de sédiments. Lors de la migration latérale des méandres, les taux de sédimentation varient en fonction de la circulation des eaux et des courants. Or, les "capinurís" sont parmi les premiers arbres affectés lors d'une augmentation du taux de sédimentation consécutif à un changement dans cette dynamique (habitants, comm. pers.). Ce qui n'est pas incompatible avec des capacités de résistance à une longue inondation dans des conditions de drainage suffisant. Cela lui aurait permis de prospérer dans un premier temps aux côtés de Flcus insipida, grâce à une concurrence interspécifique faible et le fort potentiel germinatif dont elle fait preuve, et que nous avons observé à plusieurs reprises. Il n'est donc pas exclu que les chandelles soient des Maquira du passé.

La répartition des *Ficus* par classes de diamètres suit le schéma bi-modal de la courbe d'ensemble, comme si le changement des conditions écologiques avait favorisé une nouvelle installation d'individus. On remarque cependant une baisse d'effectifs vers les petites classes de diamètres, et l'absence de semis. Celle-ci peut être attribuée aux récentes conditions d'inondation, et la taille de l'échantillon ne permet pas d'écarter une régénération occasionnelle.

Dans tous les cas, la densité de *Ficus insipida* et *Maquira coriacea* chute fortement dans la végétation d'avenir de la levée 8.

D'autre part, la présence d'une classe (15-20 cm) particulièrement nombreuse (24% de la densité totale) et où sont représentées toutes les espèces dominantes, à l'exception de *Calycophyllum spruceanum* par ailleurs peu présent sur la parcelle, indique une forte irrégularité dans l'installation ou la croissance des ligneux. La classe des 25-30 cm, par contre, ne comprend qu'un individu (Tiliaceae) et pourrait témoigner de conditions temporairement défavorables à la germination.

#### Conclusion

La végétation de la levée 8, longuement inondée, présente une irrégularité à plusieurs rythmes :

- la répartition bi-modale des diamètres, avec la présence exclusive de *Ficus* et *Maquira* dans les diamètres de plus de 30 cm, révèle un changement global des conditions écologiques ; cette répartition bi-modale se retrouve dans la répartition des *Ficus*, qui semblent en quelque sorte "profiter" de ce changement, assurant leur rôle de pionniers ( Troisième partie) ;
- l'irrégularité se manifeste dans la répartition des diamètres inférieurs à 30 cm, et la représentation ponctuelle de *Ficus insipida*, *Maquira coriacea*, *Guarea guidonia*, *Sloanea sp.*, et *Calycophyllum spruceanum*, ainsi que du groupe des espèces diverses.

# Levée 9

La largeur est de 50 m environ. Une butte culminant à 8,1 m de hauteur, descend vers une surface plane d'une altitude de 7,80 m (Fig. 13).

# Formation superficielle

92% du sédiment de surface est constitué d'argiles et de limons fins. Entre 10 et 95 cm, la fraction sableuse diminue (de 29 à 4%), tandis la fraction limoneuse augmente (53 à 75%).

Puis le sable domine (83 à 88%), avec une texture grossière en profondeur (70% de sable grossier à 110 cm).

Le contraste granulométrique est net entre les sédiments sableux de bas de séquence, et les sédiments limono-argileux déposés par la suite. La présence de sable grossier en aussi grande proportion (70%) est unique dans les profils observés et témoigne d'une dynamique de dépôt particulièrement active.

Une observation détaillée révèle la présence de deux séquences sédimentaires décelables à travers la répartition de la fraction sableuse (*Fig.* 19). La séquence récente est de 75 cm de profondeur environ. Logiquement déposée dans un contexte sédimentaire plus calme que la première, elle présente un contraste granulométrique faible entre les horizons. La migration verticale des particules fines, notamment des

limons, est par ailleurs assurée sur ce relief élevé, qui bénéficie d'un bon drainage interne : l'ensemble du profil est sec.

# Végétation

## **Physionomie**

- Ficus insipida constitue, avec Spondias Iutea, l'ensemble du présent entre 40 et 20 m de hauteur (Fig. 46). Ce dernier est également composé d'arbustes de taille moyenne (entre 5 et 15 m): Légumineuses, Inga notamment (2 espèces), ainsi que de petits arbustes peu nombreux: Leonia glycycarpa, "sacha limón", "tupamaki", quelques Melastomataceae, qui ne dépassent pas 8 m de hauteur.

Les plus bas niveaux sont peu denses et occupés par *Bonafousia tetrastachya*, une Rubiaceae, accompagnés par des monocotylédones herbacées : *Heliconia rostrata*, *Costus spp.*, *Renealmia sp.* 

- L'ensemble d'avenir est plus complexe et diversifié.

Maquira coriacea domine les étages compris entre 35 m et 4 m de hauteur, principalement accompagné par des représentants de Ficus insipida, Guarea guidonia et Sloanea sp. entre 20 et 10 m, et Calycophyllum spruceanum entre 20 et 4 m.

Entre 20 et 10m, on rencontre également Ceiba pentandra, Ficus maxima, Nectandra inundabilis, Hevea sp., Artocarpus altilis (Moraceae), Piptadenia pteroclada, Alchornea triplinervia, les genres Licania, Sapium, Ormosia, Nectandra (autre que N. inundabilis), Luehea, Inga, Heisteria sont représentés, ainsi qu'une Lecythidaceae ("Machimango"), et une Annonaceae ("Yahuarachi caspi"). Une liane (indét.) possède un diamètre de 5,5 cm.

Dans les niveaux immédiatement inférieurs (4-10 m), on observe *Nectandra inundabilis*, *Ficus maxima*, et le "machimango" (Lecythicadeae). Les Fabaceae sont les plus représentées, par les genres *Dialium*, *Senna*, *Pterocarpus* notamment. On note également la présence de *Virola sp.* (Myristicaceae), *Psidium*, *Ormosia*, *Pseudobombax munguba*, "Loro micuna", "Sacha limon".

En-dessous de 4 m, de jeunes *Virola sp.* et *Astrocaryum jauari* côtoient *Pseudobombax munguba*, *Aegiphila sp.* (Verbenaceae), *Calophyllum brasiliense*, une Rubiaceae représentée par plusieurs individus (SL 301).

Les semis les plus nombreux sont des Maquira coriacea, Guarea guidonia, et Astrocaryum jauari. Ficus insipida, Sapium sp., Palicourea sp. (liane), Erythrina

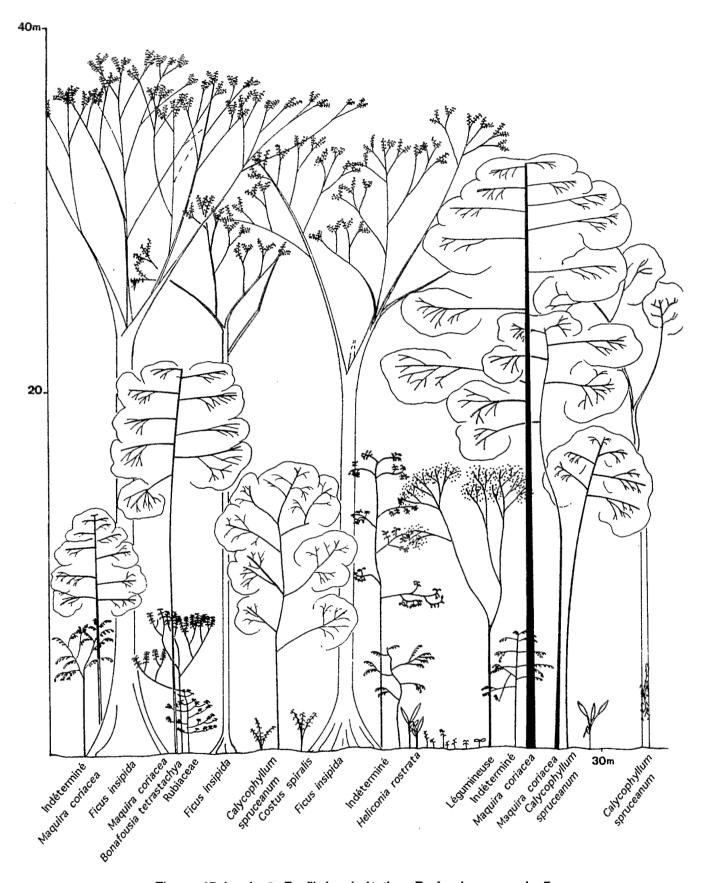


Figure 45. Levée 9. Profil de végétation. Profondeur au sol : 5 m.

glauca sont peu représentés.

L'ensemble du passé est constitué par deux chandelles de *Guarea guidonia*, ainsi que d'un tronc de *Ficus* prolongé par un système racinaire arraché du sol, et qui laisse place à une dépression peu profonde d'une quarantaine de centimètres.

La végétation est marquée par une distribution des ligneux à tous les niveaux. Cinq espèces sont dominantes : *F. insipida*, *G. guidonia*, *M. coriacea*, *C. spruceanum*, *Sloanea sp.* Les deux premières sont représentées au sein de l'ensemble du passé.

## Importance relative par espèce

La surface terrière est principalement assurée, dans l'ordre décroissant, par *Maquira coriacea* (41%), *Ficus insipida* (23%), et *Guarea guidonia* (17%), soit au total 81%, pour 43% de la densité. Cette dernière est majoritairement constituée par les espèces diverses (36% de la densité pour 4% de la surface terrière), devant *Maquira coriacea* (29%) et *Sloanea sp.* (13%).

## Structure diamétrique

La répartition des diamètres par classes de 10 cm montre une courbe décroissant régulièrement des petits vers les gros diamètres pour l'ensemble des individus de plus de 5 cm, ainsi que pour *Maquira coriacea* et les espèces diverses. Les effectifs compris entre 2 et 5 cm sont faibles par rapport à la classe immédiatement supérieure.

Ficus insipida est irrégulièrement réparti entre 10 et 65 cm de diamètre, deux individus atteignant les diamètres de 55 et 60 cm.

Guarea guidonia est irrégulièrement réparti entre 5 et 45 cm.

Sloanea sp. est présent dans toutes les classes de diamètres de moins de 30 cm par un nombre équivalent d'individus.

Calycophyllum spruceanum est représenté dans les trois plus petites classes (jusqu'à 15 cm).

#### Discussion

La végétation est dominée par *Maquira coriacea*, *Ficus insipida* et *Guarea guidonia*. La présence de jeunes *Guarea* (moins de 10 cm de diamètre) indique une régénération de cette espèce.

Maquira coriacea, Calycophyllum et Sloanea sp. apparaissent comme des espèces majeures pour l'avenir immédiat de la végétation, par leur densité et la répartition de leurs effectifs.

Les espèces diverses représentent plus du tiers de la densité, et se répartissent dans les petites classes jusqu'à 25 cm. Leur rôle dans la structure de la forêt se précisera dans un futur plus lointain.

#### Conclusion

On est en présence d'une forêt ripicole jeune où se développent des espèces typiques de la plaine alluviale amazonienne : Maquira coriacea, Sloanea sp., Calycophyllum spruceanum, Ficus insipida, Ceiba pentandra, Spondias lutea (HUBER 1906, 1909, DUCKE & BLACK 1953). Les trois premières sont abondantes, jeunes. Il est probable qu'une partie des individus disparaîtra, un petit nombre d'entre eux seulement atteindra un développement maximal, correspondant à celui d'émergents pour Maquira, Calycophyllum et Ceiba dans la forêt ripicole âgée. "Olmediophaena maxima <sup>2</sup> peut égaler Ceiba pentandra ("the largest tree in all the várzea forests") en hauteur, les plus grands spécimens de cette espèce pouvant atteindre 50 mètres" (DUCKE & BLACK, 1953). Calycophyllum spruceanum fait également partie des plus grands arbres de la plaine alluviale, atteignant des dimensions comparables (op. cit., Photo. 58 & 78).

Cette forêt ripicole jeune peut être considérée comme jeune représentante de la forêt ripicole amazonienne, la forêt de *várzea* brésilienne, située sur les plus hautes levées, à l'abri des longues inondations, sur sol limoneux riche et bien drainé.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>synonyme de *Maquira coriacea* (Berg, 1972).

# **DISCUSSION**

I.- Les grandes lignes de la végétation arborescente post-pionnière : levées 7B, 8 et 9.

# 1) Stratification

# Espèces dominantes

Nous sommes en présence de trois végétations arborescentes dominées, aussi bien en ce qui concerne la surface terrière que la densité, par les espèces suivantes :

- Levée 7B : Calycophyllum spruceanum et Ficus insipida ;
- Levée 8 : Ficus insipida et Maquira coriacea ;
- Levée 9 : Maquira coriacea. En second interviennent, pour la surface terrière : Ficus insipida et pour la densité : Sloanea sp.

La répartition des strates est schématisée sur la figure 46.

La végétation des trois levées est caractérisée par la présence de la première espèce dominante à différents niveaux de la végétation, depuis 4 à 6m de hauteur jusqu'à la canopée.

Sur la levée 9, *Maquira coriacea* est encore surcimé par des *Ficus* âgés. Or, on constate sur les trois levées que la densité du peuplement de *Ficus insipida* tend à s'atténuer fortement avec le temps.

Maquira coriacea est absent (sauf à l'état de semis) de la levée 7B, se régénère en 9, et non en 8. Ficus insipida et Maquira coriacea sont destinés à disparaître de la levée 8, où les espèces actuellement présentes dans le sous-bois, distinctes des espèces dominantes, prendront la relève.

La disparition des *Ficus* sur la levée 9 laissera place à la prépondérance de quatre espèces, qui pour l'instant totalisent ensemble 69% de la surface terrière et 57% de la densité : *Maquira coriacea*, *Sloanea sp.*, *Guarea guidonia* et *Calycophyllum spruceanum* sont destinés à dominer l'étape suivante de l'évolution forestière.

On peut donc prévoir une évolution du couvert distincte sur les trois levées.

En 7B, Calycophyllum spruceanum perdure en tant qu'espèce dominante pendant que grandissent les palmiers du sous-bois et les jeunes ligneux de l'ensemble

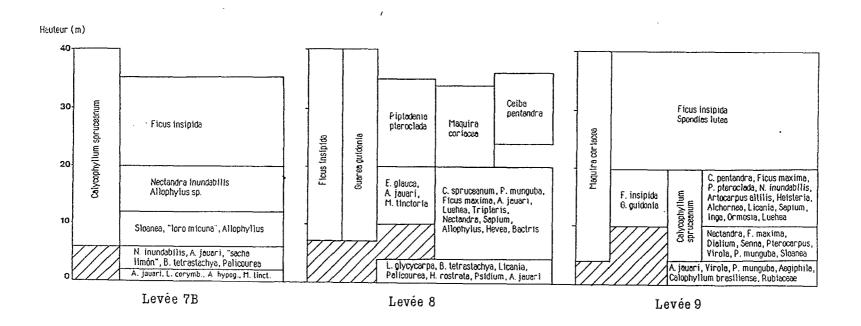


Figure 46. Levées 7B à 9. Stratification arborescente et arbustive.

d'avenir.

En 8, les peuplements denses de *Ficus insipida* et *Maquira coriacea* disparaissent à moyen terme. Ici aussi, la croissance des ligneux de l'ensemble d'avenir est ralentie. Aucune de ces deux espèces dominantes ne semble devoir persister en tant que telle dans la végétation.

En 9, le peuplement de *Ficus* disparaît, relayé dans un premier temps par l'ensemble des quatre autres espèces dominantes, dont le développement vers le statut d'arbres du présent n'est pas entravé par l'inondation.

# Espèces diverses

Il existe sur les trois levées une division de la structure verticale de part et d'autre d'une limite située à 20 m de hauteur environ. Hormis les espèces dominantes (en surface terrière et en hauteur), les espèces de l'ensemble d'avenir atteignent rarement ce niveau, indépendamment de la composition et de la structure de la végétation située dans les niveaux supérieurs, et indépendamment de l'altitude.

On constate la présence de deux groupes d'espèces de comportement différent : des espèces colonisatrices, spécialisées, adaptées à des conditions de longue inondation, capables de supporter les conditions édaphiques imposées par les dépôts sédimentaires récents (aération et humidité contrastées selon les niveaux de profondeur), et d'autre part des espèces plus diversifiées, à croissance plus lente ou ralentie par les inondations, qui ne remplaceront probablement pas totalement les espèces colonisatrices des premières étapes arborescentes au cours de la succession, celles-ci persistant par la présence d'individus isolés.

On peut donc prévoir l'évolution suivante, concernant la structure de la forêt.

Avec l'uniformisation progressive des horizons et de la texture du sol, la concurrence interspécifique s'effectue de façon plus marquée aux dépens des pionniers: leurs populations s'éclaircissent, perdent leur caractère grégaire, quelques individus parviennent au statut d'émergents, tandis que les espèces des niveaux inférieurs de la forêt s'installent progressivement dans la végétation.

Les émergents constituent une strate clairsemée (A), située nettement plus haut que la strate arborée dense entre 20 à 30 m (B)(*Photo*. 18 & 78). Une strate arbustive (C) s'est mise en place dans le sous-bois.

La structure que nous observons dans la plaine alluviale de Haute Amazonie, à

deux strates supérieures de hauteurs contrastées, la strate A étant éparse, semble se retrouver en forêt d'écologie comparable à Sumatra (LAUMONIER, 1991) : dans cette forêt, développée sur des levées alluviales périodiquement inondées sur de courtes périodes, les émergents atteignent, là aussi, une cinquantaine de mètres de hauteur, au-dessus d'une forêt basse de 20 à 30 m.

#### 2) Surface terrière et densité

Indépendamment d'une composition floristique distincte au niveau des espèces dominantes, la structure verticale présente des similitudes, et la surface terrière augmente vers la levée la plus ancienne (34,9 - 40,5 - 48,9 m2/ha respectivement sur les levées 7B, 8 et 9).

Malgré les conditions d'inondation diverses, c'est l'ancienneté des parcelles qui semble primer sur les facteurs liés à l'inondation dans l'évolution de la surface terrière.

Par contre, la densité est basse sur la levée 8. Par rapport à la levée 7B, Calycophyllum spruceanum disparaît presque totalement et les espèces diverses sont deux fois moins nombreuses, ce que ne compense pas la présence de quelques Maquira et Guarea. Par rapport à la levée 9, c'est le faible nombre des Sloanea et des espèces diverses qui contribue le plus à la différence de densité, alors que les valeurs pour Ficus insipida et Maquira coriacea sont pratiquement inversées : 15 Ficus et 6 Maquira sur la levée 8, contre 5 Ficus et 22 Maquira sur la levée 9.

Plusieurs éléments contribuent à expliquer ces différences de structure, imputables au jeu de la compétition interspécifique.

1. Le système racinaire de Calycophyllum spruceanum est pivotant, profond, et ne se développe pas en surface (Troisième partie) : la faible compétition racinaire à la surface du sol de la levée 7B permet l'installation de nombreux jeunes ligneux.

Le sytème racinaire de *Ficus insipida* est caractérisé par la formation précoce de contreforts, et reste superficiel (*ibid.*): l'installation de jeunes ligneux est compromise sur la levée 8 où les *Ficus* sont nombreux.

Le système racinaire de *Maquira coriacea* est aussi relativement superficiel, mais cependant moins que celui de *Ficus insipida*, les contreforts apparaissent plus tardivement. L'espèce peut compromettre de façon moins marquée l'arrivée d'autres espèces sur la levée 9 où il est abondant, que sur la levée 8.

JENIK (1976) a souligné que le caractère superficiel des systèmes racinaires s'exprime fréquemment dans les sols à drainage déficient (Troisième partie). Nous avons décrit précédemment le rôle inhibiteur de *Cecropia membranacea* sur le développement de jeunes ligneux en raison de l'extension de ses racines près de la surface. Le même phénomène pourrait se produire dans le cas de *Ficus insipida* par exemple.

2. Ficus insipida supporte mieux l'inondation que Maquira coriacea, et se développe abondamment sur la levée 8, tandis que c'est l'inverse qui se produit sur la levée 9, qui est élevée. La profondeur des systèmes racinaires en relation avec la durée d'inondation serait cohérente avec cette répartition.

La surface terrière des espèces diverses est relativement forte sur la levée 8 (5,6m2/ha, contre 3,4 m2/ha sur la levée 7B et 4,1 sur la levée 9), pour une densité relativement faible de 18 individus (35 sur la levée 7B, 28 sur la levée 9). L'arrivée de jeunes ligneux est moins massive parmi les *Ficus* de la levée 8, mais ceux qui s'installent et parviennent à se maintenir se développent en diamètre, malgré la durée des inondations. Ceci semble indiquer une forte sensibilité des jeunes ligneux aux inondations, sensibilité amoindrie, voire nulle aux stades avancés de leur croissance.

Les valeurs de densité et de surface terrière pour les espèces diverses sont intermédiaires sur la levée 9 entre celles de la levée 7B et celles de la levée 8. Or, la levée 9 est plus élevée que la levée 8, elle est plus ancienne, et on pourrait s'attendre à un développement plus avancé des ligneux dans le sous-bois.

Les espèces précoces dans les successions sont caractérisées, outre leur héliophilie, par une croissance rapide (AUBREVILLE 1947, BUDOWSKI 1965 & 1970, VASQUEZ-YANES 1976, SANOJA 1985, etc...). *Maquira coriacea, Guarea guidonia, Calycophyllum spruceanum, Sloanea sp.*, du fait d'un taux de croissance élevé, sont dans leur ensemble compétitives pour la lumière. La germination de nombreux semis, favorisée par l'absence d'inondation, entraîne une compétition pour l'espace et pour la lumière, qui inhibe la croissance de l'ensemble des ligneux, de façon plus marquée pour les espèces diverses que pour les espèces post-pionnières.

## 3) Structure diamétrique

La structure diamétrique des espèces dominantes est de plus en plus étalée de la levée 7B vers la levée 9 (*Fig.* 31, 32, 44). Pour chacune d'elles, la diminution vers les gros diamètres est irrégulière, et marquée par des paliers où leur représentation est faible ou nulle. Cette irrégularité se manifeste également au sein des espèces diverses, qui présentent cependant des schémas de répartition distincts.

Si l'on compare les espèces diverses sur les levées 7B et 8, de même altitude, on constate que la répartition des diamètres par classes montre une forte proportion dans les petits diamètres en 7B (*Fig.* 47), ce qui se traduit par une plus forte variance dans la distribution (73,3 contre 38). L'altitude étant équivalente, on peut en déduire que le développement des espèces diverses sur la levée 8 est plus ancien, ce qui est conforme à la chronologie de la dynamique fluviale.

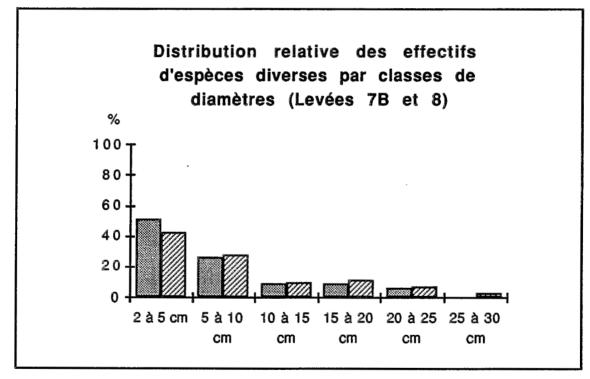


Figure. 47. Levée 7B : pointillé. Levée 8 : rayé.

On retrouve sur la levée 9 une forte proportion de petits diamètres pour ce groupe d'espèces, dont l'arrivée, comme on l'a vu, a pu être relativement retardée par la présence des espèces dominantes, plus développées que sur les levées 7B et 8.

#### Conclusion

Outre le contraste architectural marqué, et malgré l'absence de relevés

floristiques précis, l'augmentation de la diversité spécifique des ligneux est évidente sur les levées à végétation arborescente par rapport aux levées dominées par les *Cecropia*, en raison notamment du nombre des arbres d'avenir appartenant à des espèces diverses.

La discontinuité dans l'avancée du méandre liée à un changement de dynamique fluviale (Première partie, Chapître III) est confirmée par l'observation des végétations, dont le développement est fortement influencé par la durée d'inondation, ainsi que par les divagations de la rivière.

La végétation dans son ensemble tend à évoluer vers un statut de forêt âgée marqué par la présence d'une strate haute composée d'émergents, au-dessus d'une strate forestière dense dont la canopée se situe entre 25 et 30 m de hauteur.

Sur les levées relativement abritées de l'inondation, un groupe d'espèces arborescentes, comprenant les émergents potentiels, apparaît après le peuplement pionnier, et retarde le développement des espèces plus tardives dans la succession.

Dans le cas d'une longue inondation, des espèces pionnières arborescentes, spécialisées, s'implantent, suivies par un ensemble d'espèces dont la croissance est inhibée.

\* \* \*

#### II.-. Structure de populations : les ligneux post-pionniers

Nous avons vu en observant le développement des ligneux sous le peuplement pionnier à *Cecropia membranacea* que la structure verticale et la composition spécifique variaient horizontalement dès les premiers stades successionnels, sous l'influence de la topographie, de la texture du sol, et des exigences écologiques des espèces. La structure horizontale de la végétation est donc en partie conditionnée par la géomorphologie.

Dans les stades postérieurs au stade pionnier à *Cecropia*, les espèces dominantes diffèrent d'une levée à l'autre, et leur présence est plus ou moins marquée selon les levées.

L'analyse de la structure des populations de ces espèces fournit des éléments sur leur tempérament, et leur rôle dans le développement des végétations. J'analyserai également la structure de la végétation pour les autres espèces ligneuses, prises ensemble.

## Erythrina glauca Willd. (Papilionaceae), Amasisa (Pérou) Assacú rana (Brésil)

Erythrina glauca est présente très tôt dans la végétation : elle germe et se développe occasionnellement au milieu des Gynerium, sous une lumière intense et dans des conditions de sécheresse édaphique relative (levée 2b). La présence sur la levée 4 d'un individu de diamètre de plus de 45 cm confirme cette observation, et dénote également une croissance rapide de l'espèce, dont le bois est par ailleurs particulièrement tendre.

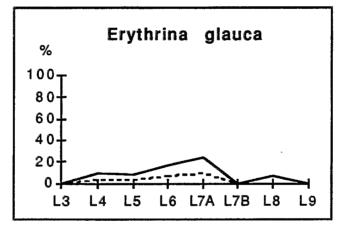


Figure 48. Valeurs relatives de surface terrière (-) et de densité (--). Levées 3 à 9.

A partir de la levée 4, les individus sont peu nombreux, dispersés, mais font déjà partie de l'ensemble du présent. La densité (x3) et la surface terrière (x1,8) augmentent sur la levée 6. La surface terrière pour l'espèce atteint 9m2/ha sur la levée 7A (le quart de la surface terrière totale), et 10% de la densité. Un

seul individu est observé dans la végétation arborescente, sur la levée 8.

La part importante prise dans la surface terrière par *Erythrina glauca* sur la levée 7A se traduit dans le tableau de la surface terrière relative, hors *Cecropia* et *Erythrina* (*Tabl.* 18).

Levée 3	Levée 4	Levée 5	Levée 6	Levée 7A
6,7%	16,9%	45%	45%	32%

Tableau 18. Levées 3 à 7A. Surface terrière relative, hors Cecropia et Erythrina

La baisse des valeurs relatives de surface terrière hors Cecropia membranacea et *Erythrina glauca*, que l'on constate sur la levée 7A, est due à l'importance relative prise par *Erythrina glauca* par rapport aux levées précédentes. Nous avons vu que cette espèce avait été favorisée par un retard de croissance du peuplement de *Cecropia*,

garantissant un ensoleillement plus intense. Il existe donc une compétition pour la lumière entre *Cecropia membranacea* et *Erythrina glauca*, confirmée par la présence d'un *Erythrina* bien développé sur la deuxième partie de la 2e levée, là où les *Cecropia* n'ont pas germé, ainsi que sa présence en groupe en bordure de la levée 6, au niveau de la rupture de pente entre cette levée et la dépression D.

Son absence presque totale des trois dernières levées l'associe aux premières étapes de la succession.

Sa plasticité écologique est remarquable, puisque c'est la seule espèce ligneuse observée ici qui supporte la chaleur, l'ensoleillement et la sécheresse édaphique de la levée 2, et l'ombrage et la longue inondation de la levée 8, bien qu'il s'agisse probablement dans les deux cas de conditions limites, dans lesquelles seuls des individus isolés ont survécu.

Il apparaît que malgré la précocité de *Erythrina glauca* dans la végétation, on ne peut assimiler la dynamique de son peuplement à celle d'un peuplement pionnier, du fait de la forte variabilité de son comportement : sa densité est faible sur les levées récentes, son développement est favorisé dans le cas d'un traumatisme inhibiteur du développement des *Cecropia*, elle se régénère sur des levées relativement anciennes. Il s'agit d'une espèce que l'on pourrait décrire comme opportuniste.

## Ficus insipida ssp. insipida Willd. (Moraceae) Ojé (Pérou), Cuaxinguba (Brésil)

Ficus insipida apparaît et se développe tôt dans la succession.

On le rencontre à l'état de plantules (jusqu'à 3m de hauteur) dès la 2e levée sous le couvert de *Cecropia membranacea*. Il "monte" ensuite régulièrement dans le sous-bois : jusqu'à 15-18 m sur les levées 4 et 5, jusqu'à une vingtaine de mètres sur les levées 6 et 7A, et atteint la canopée sur les levées 7B, 8 et 9 (35 à 40 m). On ne rencontre plus de plantules de moins de 4m sur la levée 7A, et plus aucune sur les trois dernières levées.

Les valeurs de surface terrière et de densité sont contrastées entre les levées dominées par les *Cecropia*, et les levées portant une végétation arborescente non pionnière.

La surface terrière est multipliée par neuf entre les levées 7A et 7B, alors que la densité reste équivalente, et la densité et la surface terrière sont multipliées par 2,5 sur la levée 8 par rapport à la levée 7B, tandis que l'on voit apparaître sur ces levées ainsi que sur la levée 9 des chablis occasionnés par la chute de quelques *Ficus insipida*. Sur la dernière levée, la densité est équivalente à celle qui est observée sur les levées 4 à 7B (5 à 8 individus pour 500 m2). La surface terrière est supérieure au chiffre mesuré en 7B, inférieure à la valeur de la levée 8.

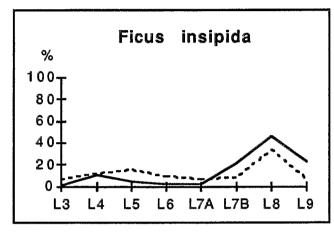


Figure 49. Valeurs relatives de surface terrière (-) et de densité (--). Levées 3 à 9. relative, par rapport à la levée 7B.

La surface terrière s'accentue donc d'une part dans les végétations arborescentes (20 à 45% de la surface terrière), d'autre part dans les végétations relativement inondées, tandis que les valeurs de densité évoluent peu, excepté sur la levée 8 où elles sont multipliées par 2,5 en valeur absolue, et par 4 en valeur

L'absence du peuplement à Cecropia membranacea est un élément majeur intervenant dans le développement de Ficus insipida Elle favorise la croissance des semis présents dans le sous-bois, qui bénéficient d'une lumière suffisante pour une croissance rapide, mais également par la libération d'espace d'exploration pour les racines. Les racines des jeunes Ficus insipida (ainsi que celles des Maquira coriacea) s'enchevêtrent avec celles des Cecropia membranacea (Troisième partie). Or, les systèmes racinaires de ces trois espèces sont superficiels (voir le Ficus tombé sur la levée 9), et il est probable que cette concurrence soit préjudiciable au développement des jeunes Ficus.

Elle semble ne pas avoir existé sur les levées 7B et 8, où les semis de *Cecropia membranacea* n'ont pu prospérer du fait de la durée de l'inondation, permettant une croissance "libre" des *Ficus*, et contribuant à expliquer le contraste marqué dans la structure du peuplement, entre les levées dominées par *Cecropia membranacea* (levées 3 à 7A), et les deux levées suivantes (7B et 8).

Les valeurs de densité et de surface terrière relevées sur la levée 9 semblent d'autre part indiquer que *Ficus insipida* jouent un rôle important également dans le

développement des végétations abritées des inondations. Son installation plus rapide en l'absence d'un peuplement pionnier de *Cecropia*, explique les similitudes structurales du peuplement de *Ficus* entre les levées 7B et 9, malgré l'ancienneté plus marquée de la deuxième (sauf en ce qui concerne la valeur absolue de surface terrière, qui est nettement supérieure sur la dernière levée).

On peut dégager quelques conclusions de ce qui précède :

- 1. Lors du déroulement de la succession dans un contexte d'inondation occasionnelle, le peuplement pionnier à *Cecropia membranacea* laisse place à une végétation où *Ficus insipida* joue un rôle important, mais non prépondérant : c'est la situation observée sur la levée 9.
- 2. Si les inondations atteignent une certaine durée (ici 14 à 23 semaines), le développement des *Cecropia* n'a pas lieu, tandis que les semis de *Ficus* se développent rapidement, grâce à l'ensoleillement qui contribue à accroître leur tolérance à l'inondation. Cette espèce devient alors dominante et, de fait, joue un rôle de pionnier, constituant un "ojeal" (de ojé, nom local du *Ficus*) : c'est ce qui a précédé le développement de *Calycophyllum spruceanum* en 7B, et c'est la situation observée sur la levée 8.
- 3. Ficus insipida est une espèce héliophile, et relativement éphémère : nous avons vu que l'âge de la végétation sur la levée 9, où l'on observe des Ficus morts peut être estimé à une quarantaine d'années. Il semble par ailleurs que l'espèce n'atteigne pas ses plus grandes dimensions quand elle se trouve en milieu longuement inondé : la présence de trois individus de diamètres compris entre 50 et 65 cm sur la levée 9 (inondée de 0 à 3 mois), alors qu'ils restent inférieurs à 45 cm en 7B (inondée de 3,5 à 5,5 mois), et que le peuplement, dans les deux cas, dépérit, confirme le rôle inhibiteur des inondations sur la croissance diamétrique des arbres.

# Calycophyllum spruceanum Benth. (Rubiaceae) Capirona (Pérou), Páo mulato (Brésil)

Absent de la levée 3, Calycophyllum spruceanum est faiblement représenté sur les levées 4, 7A et 8. Sur les levées 5 et 6, l'espèce représente respectivement 11 et 12% de la densité, les individus s'étagent à différents niveaux de hauteur au-dessous de 12 m. La densité dépasse celle de Ficus insipida sur la levée 6 (8 Calycophyllum contre 6,5 Flcus), occupant le deuxième rang derrière les Cecropia. L'espèce est

largement dominante sur la levée 7B (64% de la surface terrière, 40% de la densité). Sur la levée 9, la situation est comparable à celle des levées 5 et 6 en ce qui concerne la densité, avec une surface terrière légèrement supérieure.

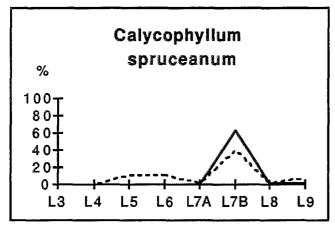


Figure 50. Valeurs relatives de surface terrière (-) et de densité (--). Levées 3 à 9.

C. spruceanum rencontre en 7B des conditions favorables à sa croissance et à son développement, malgré l'inondation prolongée. La seule durée d'inondation n'explique par pourquoi cette prépondérance ne se manifeste pas sur la levée 8 située à la même altitude.

L'explication peut

résider dans l'ensoleillement intense ayant prévalu sur la levée 7B pendant le développement des *Ficus*. La situation est différente sur la levée 8, caractérisée par un développement important de *Maquira coriacea*. La prédominance de *Calycophyllum spruceanum* d'une part, de *Maquira coriacea* d'autre part, sur deux levées situées à la même altitude, met en évidence l'existence d'un facteur indépendant de la durée d'inondation dans la répartition de ces deux espèces. Il peut s'agir : 1) des conditions édaphiques : le développement du système racinaire profond de *Calycophyllum spruceanum* pourrait avoir été empêché sur la levée 8 par un drainage en profondeur insuffisant ; 2) de l'ensoleillement : *Calycophyllum spruceanum* est plus héliophile que *Maquira coriacea*.

L'espèce apparaît sous le peuplement pionnier de *Cecropia* à partir d'un certain stade de développement de la végétation. La germination est alors favorisée par de courtes inondations (levées 5 et 6). La densité semble ensuite se stabiliser, et la croissance est lente (levée 9). Si une longue inondation se combine avec une luminosité relativement faible, l'espèce ne s'implante pas (levée 7A). Si par contre, elle s'accompagne d'un bon drainage et d'une forte luminosité, l'espèce devient compétitive, voire prépondérante (levée 7B).

Il s'agit, comme *Ficus insipida*, d'une espèce qui devient compétitive dans le cas d'une longue inondation, qu'elle tolère si elle bénéficie d'un bon ensoleillement.

## Maquira coriacea (Karst.) C.C. Berg (Moraceae) Capinurí (Pérou), Muiratinga (Brésil)

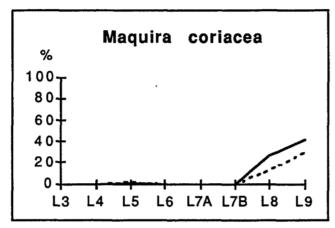


Figure 51. Valeurs relatives de surface terrière (-) et de densité (--). Levée 3 à 9.

Maquira coriacea est absent des plus jeunes levées (2 et 3) et présent à l'état de plantules de moins de 1,6 m de hauteur accompagnés de semis sur les levées 4 et 6. Sur la levée 5, un jeune individu atteint 8 m de hauteur, accompagné là aussi de plantules et semis. L'espèce est représentée par des semis sur les levées 7A et 7B. Elle est

dominante sur les levées 8 et 9, et occupe sur cette dernière la première place dans la structure de la forêt, par son abondance, l'espace qu'elle occupe, et sa présence à tous les niveaux de hauteur.

Si l'on excepte la levée 8, on observe un gradient dans le développement du peuplement :

- parallèle à la durée d'inondation : il ne dépasse pas le stade de semis sur les levées les plus basses (7A et 7B), de plantule sur les levées intermédiaires (levées 4 et 6), tandis qu'un jeune individu se développe dans le sous-bois de la levée la plus haute (levée 5) ;
- parallèle à l'âge des levées : absent sous les jeunes *Cecropia*, il domine dans la végétation de la levée la plus ancienne (levée 9).

L'importance de l'espèce sur la levée 9 correspond à des conditions d'inondation occasionnelle, ce qui souligne son rôle dans l'évolution de la végétation des levées relativement abritées des crues.

L'espèce est absente de la levée 7B, mais abondante sur la levée 8, de même altitude, ce qui signifie que ce n'est pas la seule durée de l'inondation qui empêche sa germination et sa croissance sur la levée 7B.

L'enracinement de *Maquira coriacea* est superficiel comparé à celui de *Calycophyllum* (Troisième partie), et son développement abondant pourrait correspondre à un drainage relativement déficient (voir JENIK 1976).

Comme pour *Ficus insipida* et *Calycophyllum spruceanum*, la répartition de cette espèce est associée selon les cas, soit à une inondation courte, soit à une faible concurrence interspécifique.

Des plantules de *Maquira coriacea* ont été rencontrées sur toutes les levées, à l'exception des plus récentes, ainsi que sous la végétation ligneuse basse de la dépression E. Elles sont le plus souvent groupées, parfois densément (levée 8) à partir d'un certain seuil de développement de la végétation ligneuse. Il s'agit donc d'une espèce potentiellement capable de germer partout.

## Guarea guidonia (L.) Sleumer (Meliaceae) Requia colorada (Pérou)

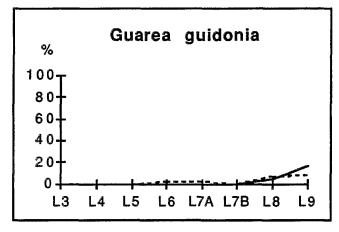


Figure 52. Valeurs relatives de surface terrière (-) et de densité (--). Levées 3 à 9.

Guarea guidonia apparaît tôt dans la végétation, à l'état de semis, et de plantules de moins de 1,6 m (levée 4), et de moins de 2 m (levée 5). Puis des jeunes apparaissent, jusqu'à 6 m de hauteur environ (levées 6 et 7A), accompagnés de plantules.

L'espèce n'est pas observée sur la levée 7B. Elle

fait partie sur les levées 8 et 9 de la végétation du présent et d'avenir, ainsi que du passé pour la levée 9, où la densité est double par rapport à la levée 8, pour une surface terrière largement supérieure.

La présence de *Guarea guidonia* s'affirme sous le peuplement de *Cecropia* au fur et à mesure que la végétation vieillit, et y semble peu sensible aux variations d'altitude ou de drainage.

La situation est différente sur les trois dernières levées. *Guarea guidonia* est représenté sur la levée 8 par trois individus, dont la présence pourrait s'expliquer, par rapport à la levée 7B où elle n'est pas observée, par une plus grande ancienneté de

la levée, rendant plus probable le succès de croissance de quelques individus malgré des conditions rendues peu favorables par les inondations.

L'appartenance de deux individus à l'ensemble du passé sur la levée 9 révèle une installation précoce de l'espèce dans la végétation ou une durée de vie brève. L'espèce est abondante, par rapport aux levées précédentes, sur cette levée ancienne et seulement occasionnellement inondée.

Comme pour *Maquira coriacea*, la situation du peuplement sur la levée 9 peut être considérée comme représentative de l'évolution de la végétation hors d'une forte influence des crues.

Nous avançons vers des espèces dont la densité par unité de surface est de plus en plus faible, corrélativement à la diversification de la végétation.

## Sloanea sp. (Elaeocarpaceae) Cepanchina (Pérou)

Cette espèce se développe ultérieurement au stade pionnier à Cecropia.

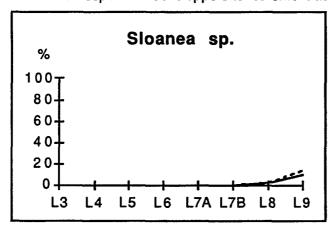


Figure 53. Valeurs relatives de surface terrière (-) et de densité (--). Levées 3 à 9.

Les deux individus existant sur les levées 7B (hors parcelle) et 8, ont des diamètres compris entre 15 et 25 cm. L'espèce est donc peu représentée sur ces levées longuement inondées, mais par des individus relativement âgés. Elle se développe densément sur la levée 9 (10 individus), et d'après la régularité de sa

répartition diamétrique, de manière continue dans le temps.

Il s'agirait de l'espèce la moins précoce parmi les plus abondantes que j'aie retenues. Elle serait sur la levée 9 en phase de "colonisation" dense, qui sera suivie par une sélection des individus, dont probablement seulement un petit nombre survivra à long terme.

La densité de cette espèce est favorisée par une inondation nulle ou brève, mais elle est également capable de supporter une longue inondation.

#### Espèces diverses

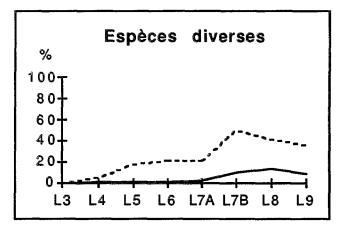


Figure 54. Valeurs relatives de surface terrière (-) et de densité (--). Levées 3 à 9.

La proportion des espèces diverses augmente fortement sur les trois dernières levées, ce qui est conforme à la présence sur ces levées d'une forêt plus évoluée, dans sa structure et sa diversité spécifique, que sur les levées précédentes, où la végétation est dominée par un peuplement pionnier.

La surface terrière

relative est plus importante sur la levée 8 que sur la levée 9, ce que j'ai attribué précédemment à l'inhibition de la croissance des espèces diverses sur la levée 9 par l'abondance de cinq espèces jouant, à ce stade de développement de la forêt, le rôle de post-pionnières.

L'analyse des pourcentages et valeurs absolues des effectifs par classes de diamètres appelle plusieurs remarques (*Tabl.* 19).

Le faible pourcentage dans la classe 2-5 cm sur les levées 3 et 4 contraste fortement avec les forts pourcentages dans la classe suivante, et est à lier à la forte inondation de 1986 : la hauteur de la nappe d'eau, mais aussi la proximité du chenal principal, puisque la levée 6, par exemple, malgré une altitude légèrement moindre, n'a pas été affectée de cette façon. On peut en déduire que le mouvement de l'eau, une température relativement basse, contribuent à retarder l'implantation des espèces ligneuses de sous-bois dans les premières étapes du développement de la végétation.

La levée 7A a été affectée également, en raison de l'altitude plus basse, mais dans de moindres proportions, grâce à un isolement relatif des courants.

La longue durée d'inondation sur la levée 8 est responsable des faibles pourcentages d'espèces diverses, dans les deux classes de diamètres qui représentent ensemble seulement le quart des effectifs.

LEVEES	Cl.Ø 2-5 cm	CI.Ø 5-10 cm	Ensemble	
Levée 3	7% (3)	29% (13)	36% (16)	
Levée 4	1% (0.5)	31% (16,5)	32% (17)	
Levée 5	23% (12)	14% (7)	37% (19)	
Levée 6	22% (15)	23% (16)	45% (31)	
Levée 7A	10% (7)	19% (13)	29% (20)	
Levée 7B	26% (18)	17% (12)	43% (30)	
Levée 8	14% (6)	11% (5)	25% (11)	
Levée 9	22% (17)	30% (23)	52% (40)	

Tableau 19. Pourcentages et valeurs absolues des effectifs de diamètres de moins de 10 cm pour les espèces diverses.

LEVEES	L. 4	L. 5	L. 6	L. 7A	L. 7B	L. 8	L. 9
2<Ø<5cm	-	7,5	8	6,5	18	6	10
5<Ø<10cm	2,5	1	5,5	7,5	9	4	12
10<Ø<15cm		- ]	1	0,5	3	2	4
15<Ø<20cm	-	-	-	-	3	3	1
20<Ø<25cm	-	-	-	-	2	2	1
25<Ø<29cm	-	-	-	-	-	1	-
TOTAL	2,5	8,5	14,5	14,5	35	18	28

Tableau 20. Espèces diverses.

Répartition des effectifs par classes de diamètres (pour 500 m2).

Les chiffres concernant la levée 7B contrastent avec les éléments qui viennent d'être exposés. Malgré une inondation équivalente à celle de la levée 8, les chiffres sont particulièrement élevés : un quart des effectifs pour la seule classe 2-5 cm, et 43% pour l'ensemble des espèces diverses. L'ensoleillement important, grâce à un couvert peu dense, peut permettre l'implantation d'espèces héliophiles adaptées à une longue inondation, mais également un large espace disponible pour les racines, en raison de la morphologie racinaire de *Calycophyllum spruceanum*, et de la faible densité des *Ficus insipida*, qui ont un système racinaire étalé en surface.

Les effectifs sont particulièrement nombreux sur la levée 9 (40 individus représentant 52% de la densité totale), ce qui, compte-tenu des faibles contraintes géomorphologiques et hydriques, annonce une diversification importante de la forêt.

En ce qui concerne les valeurs de densité totale, on observe une progression

régulière vers les parcelles anciennes, à l'exception de forts effectifs sur la levée 7B, qui confirment l'existence d'un bon drainage sur ce site (*Tabl.* 20).

#### Conclusion

Il est confirmé que les espèces arborescentes post-pionnières jouent un rôle dans les modifications du microclimat en sous-bois, et retardent également l'installation des espèces plus tardives, de la même façon que le peuplement de *Cecropia membranacea*, par l'ombre qu'il procure et la densité de racines qu'il produit, retarde le développement des jeunes arbres héliophiles post-pionniers.

La compréhension du déroulement d'une succession doit donc se fonder au moins sur deux principes : 1) le développement de chaque stade prépare le suivant, et s'élimine de lui-même, en lui laissant la place quand les conditions sont requises pour son développement; 2) ce déroulement est retardé par la compétitivité, vis-à-vis de la lumière et de l'espace racinaire, des espèces des stades précoces, par rapport aux espèces des stades ultérieurs, les premières ne laissant la place aux suivantes que "contraintes et forcées" (Discussion générale).

A partir d'un certain seuil d'inondation, la végétation est dominée par des espèces arborescentes adaptées à de longues inondations, cette spécialisation s'associant à de plus fortes exigences en lumière.

Malgré l'importance du rôle des conditions géomorphologiques sur le développement des végétations, il existe des facteurs intervenant dans la répartition des espèces qui ne peuvent être déterminés par nos observations : le mode de dissémination des espèces, leur phénologie, l'exclusion d'une espèce par une autre déjà installée, sont des éléments qui interviennent sur la structure des végétations et mériteraient de plus amples investigations.

# LES VEGETATIONS DES LEVEES : CONCLUSION

Selon la durée d'inondation qui affecte une levée, ainsi que la qualité du drainage qui la caractérise, on distingue :

- pour les levées seulement occasionnellement inondées (pendant un maximum de 90 jours), une succession de stades dominés successivement par *Gynerium* sagittatum, Cecropia membranacea, puis cinq espèces post-pionnières : Ficus insipida, Calycophyllum spruceanum, Maquira coriacea, Guarea guidonia, Sloanea sp.

- pour les levées inondées annuellement (pendant 90 à 165 jours) un stade pionnier à *Ficus insipida*, suivi par *Calycophyllum spruceanum* si le drainage est suffisant, et par *Maquira coriacea* dans le cas contraire.

Ces trois espèces présentent sur les levées abritées des crues annuelles où elles se développent à l'ombre des *Cecropia*, une sensibilité relative à la durée d'inondation, tandis qu'elles adoptent un comportement grégaire durable et compétitif dans les zones basses, où elles font preuve d'une bonne tolérance à l'inondation en liaison avec l'ensoleillement.

Il existe donc un schéma de succession distinct selon la durée d'inondation et le drainage, sur les levées occasionnellement inondées, et sur les levées inondées chaque année, mais abritées des courants.

Nous essaierons de comprendre dans le chapître suivant comment se caractérisent les végétations des zones dépressionnaires, et en quoi l'observation de leur dynamique vient compléter ces conclusions.

•			

# II. LES VEGETATIONS DES DEPRESSIONS

Nous avons constaté au cours de la description des végétations des levées, que les inondations influençaient la structure, la composition floristique et la dynamique des végétations.

La séparation de la description des levées d'une part, de celle des dépressions d'autre part, est motivée par une composition floristique et une structure de végétation différentes, associées dans le cas des dépressions à une topographie concave, et la position entre deux levées. L'intercalation des levées et des dépressions se traduit par une discontinuité dans la couverture végétale, intervenant à chaque rupture de pente que l'on franchit en se déplaçant perpendiculairement à l'axe des méandres.

Il semble *a priori* que la situation en creux, associée à une altitude relativement basse, soient à l'origine de cette différenciation.

Cependant, la plus basse levée est située à 6,50 m d'altitude, qui est inférieure à celle de la plus haute dépression (6,80 m).

Quels sont les éléments, en dehors de la durée d'inondation, qui permettent de distinguer la végétation des levées de celle des dépressions ? Est-ce que cette distinction, valable à un moment donné du développement de la végétation, ne le serait plus à un stade ultérieur ? Se justifie-t-elle dans tous les cas ?

Comme pour les levées, nous procèderons à une description dans un ordre de distance croissante à partir de la rive dans le but de mettre en évidence le rôle des conditions écologiques locales sur le développement de la végétation, et de voir dans quelle mesure ce rôle interfère avec l'ancienneté des dépressions.

# Dépression A

La largeur est d'une vingtaine de mètres. L'altitude oscille entre 6,4 m et 7,5 m (Fig. 13).

#### Formation superficielle

La fraction fine (argile + limon fin) occupe plus de 95% du volume du sédiment jusqu'à 80 cm de profondeur, au-dessus de 25 cm de limon sableux. La limite entre les deux est diffuse. En bas de profil, un horizon limono-argileux contraste avec les horizons sableux (*Fig.* 18).

L'humidité est importante à partir de 25 cm et augmente avec la profondeur. La nappe phréatique affleure dans le bas du profil où se produisent des phénomènes d'hydromorphie (fer réduit). On note la présence d'une couche de débris végétaux à 35 cm, et de stries de sédimentation entre 37 et 80 cm.

Deux séquences de sédimentation sont perceptibles. Dans la plus récente, la fraction fine de la séquence récente est accumulée sur une grande épaisseur et correspond à une longue succession de dépôts. Seule la partie supérieure de la séquence du bas est atteinte par le sondage.

## Végétation

Echinochloa polystachya émerge d'un épais tapis de tiges entremêlées (Troisième partie), jusqu'à 1,6 m de hauteur. Oryza grandiglumis et Paspalum fasciculatum sont également représentés (Photo. 19 & 20).

Des *Cecropia latiloba* sont épars dans les graminées, d'une hauteur inférieure à 2,5 m en 1986. Une couche de limons est plaquée sur la base des troncs.

Là où la topographie est un peu surélevée, des îlots de *Gynerium sagittatum* supportent des lianes herbacées (Cucurbitaceae).

Un *Cecropia latiloba* d'une hauteur de 8,5 m, et d'un diamètre de 9 cm est couché. Les racines ne sont pas cassées.

Sur les flancs de la dépression on observe des semis de Maclura tinctoria épars.

En 1988, les *Cecropia latiloba* atteignent 6 à 7 m. Ils portent des infrutescences.

La végétation est donc principalement constituée par des graminées : Echinochloa polystachya dans les creux, Gynerium sagittatum sur les parties légèrement surélevées. Une présence ligneuse commence à se manifester à travers l'implantation sporadique de Cecropia latiloba dans le fond de la dépression, et de Maclura tinctoria sur les flancs de la dépression, plus élevés et plus abrités des courants.

L'inondation rend les sédiments fins superficiels fluants, les racines n'assurent plus leur rôle d'ancrage dans le sol, et le poids des arbustes, la pression par les courants à la base, et peut-être le vent, provoquent la chute de certains *Cecropia*. La présence limitée de *Cecropia latiloba* semble être au moins en partie une conséquence mécanique indirecte de la présence de l'eau.

## Dépression B

La dépression, large d'une dizaine de mètres, oscille entre 6,5 m et 7 m d'altitude (Fig. 13).

#### Formation superficielle

Jusqu'à 60 cm de profondeur, la fraction fine domine (98% à 77%), avec des débris de matière organique, relayée par le sable entre 60 cm et 1 m (60 à 90%, dont 23% de sable grossier). Une couche limono-argileuse très humide est intercalée entre ce niveau sableux et le suivant. L'ensemble du profil est humide et marqué par la présence de traces d'hydromorphie (fer oxydé et réduit).

Deux séquences de sédimentation sont visibles (Fig. 18).

## Végétation

Dans les creux des graminées se développent jusqu'à 2 m de hauteur : *Paspalum fasciculatum* est largement dominant, accompagné d'*Echinochloa polystachya* et *Oryza grandiglumis*.

Sur les zones plus élevées, un peuplement de Gynerium sagittatum est morcelé

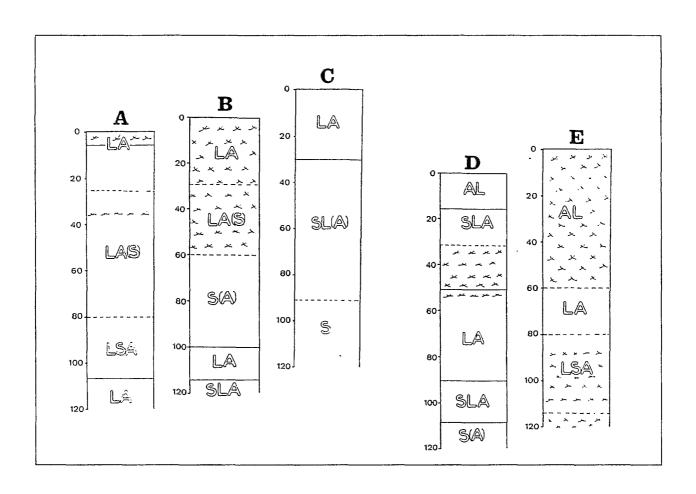


Figure 55. Profils sédimentologiques des dépressions (profondeur : 120 cm). S : sable ; L : limon ; A : argile ; : matière organique

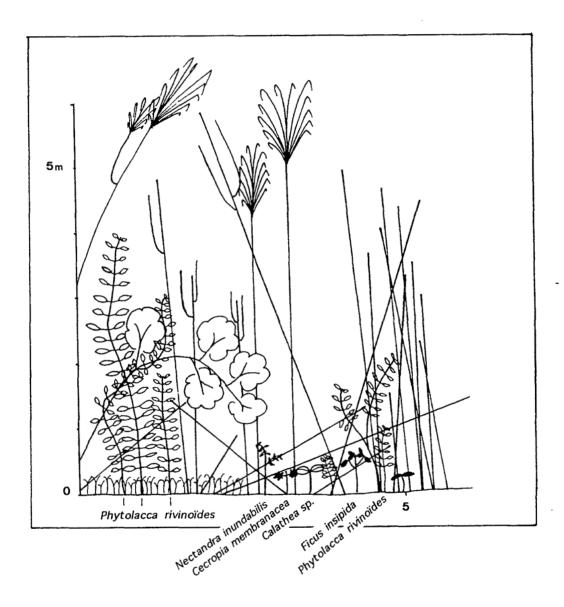


Figure 56. Dépression C. Profil de végétation. Profondeur au sol : 1 m.

par groupes dont les sommets sont couverts par des lianes herbacées (Cucurbitaceae : "Zapallito"), à une hauteur de 4 à 5 m. Les tiges sont pour la plupart inclinées ou couchées. Quelques *Gynerium sagittatum* percent la voûte formée par les lianes. Plus la topographie est élevée, plus ils sont hauts (jusqu'à 9 m, hampe florale comprise).

Dans les éclaircies, des semis de ligneux se développent jusqu'à 1,30 m de hauteur : Cecropia membranacea, Piper sp., Nectandra inundabilis, Laetia corymbulosa, Cecropia membranacea (jusqu'à 0,60 m), Maclura tinctoria, Maquira coriacea, Alchornea triplinervia, Annona hypoglauca, Ficus insipida, ainsi que de jeunes monocotylédones herbacées : Heliconia rostrata, Calathea sp., Costus spp., et des lianes, notamment : Phytolacca rivinoïdes, Passiflora quadriglandulosa.

En 1987, presque tous les chaumes de *Gynerium* se sont effondrés, et se décomposent (*Photo* 21). Les quelques tiges qui sont parvenues à percer les feuillages des lianes persistent.

La végétation est donc organisée en une mosaïque épousant la topographie : dans les creux, une couverture dense de graminées relativement basses, et sur les hauteurs, des *Gynerium*, dont le développement est entravé par l'invasion des lianes. Celles-ci font obstruction au passage de la lumière, et pèsent sur les feuilles et les tiges.

La chute des *Gynerium* favorise l'installation rapide des ligneux grâce au meilleur ensoleillement qui en résulte au niveau du sol.

Parmi les groupes de graminées s'implantent des semis de diverses espèces arborescentes (*Ficus insipida* et *Maquira coriacea*) et arbustives.

Les semis de *Cecropia membranacea* sont récents, probablement ultérieurs à la dernière crue. L'absence d'individus plus âgés malgré la facilité de germination de l'espèce indique que les semis sont ici détruits par les inondations.

L'absence de Cecropia latiloba est remarquable.

L'altitude insuffisante ne permet pas l'installation d'un peuplement pionnier de Cecropia membranacea, malgré la mise en place des plantules, détruites par les inondations. La disparition des graminées laisse place à des semis de ligneux, parmi lesquels les espèces résistantes à la submersion pourront se développer.

La présence d'*Echinochloa polystachya* dans cette dépression abritée des courants, laisse présumer d'une dispersion de l'espèce qui n'est pas uniquement végétative et assurée par le transport de morceaux de tiges, mais également sexuée. Les graines sont consommées par des oiseaux, qui sont probablement un vecteur de

dispersion de l'espèce.

# Dépression C

La largeur est de 30 m environ. La surface est plane et s'incline légèrement vers la levée 5. L'altitude oscille entre 6,80 et 7 m (*Fig.* 13).

#### Formation superficielle

Une séquence de sédimentation unique est perceptible par le sondage. Le sable témoigne d'une dynamique de dépôt active, recouvert par des dépôts successifs de particules fines en conditions calmes.

La fraction fine représente 95% du sédiment dans les 25 premiers cm, et contraste avec le sédiment sous-jacent, dans lequel la proportion de sable augmente avec la profondeur (55 à 91%). Le drainage semble bon en surface, mais l'humidité augmente en profondeur (*Fig.* 18).

#### Végétation

1986. Un peuplement de *Gynerium sagittatum*, où les tiges mortes sont plus nombreuses que les tiges vivantes (*Tabl.* 21) est clairsemé. De nombreux chaumes sont inclinées ou tombés (*Fig.* 56).

	19	86	1987		
	Chaumes vivants	Chaumes morts	Chaumes vivants	Chaumes morts	
Levée 1	49	0	37	11	
Levée 2a	30	3	32	16	
Levée 2b	57	16	38	24	
Dépression A	-	-	-	-	
Levée 3	21	16	10	16	
Dépression B	19	37	0	0	
Levée 4	5	14	6	8	
Dépression C	7	19	0	0	

Tableau 21. Evolution de la densité des chaumes de Gynerium sagittatum sur deux années consécutives

1987. La végétation composée de ligneux, lianes et graminées mêlés, se développe jusqu'à 2,5 m de hauteur (*Photo*. 22).

Les principales espèces ligneuses sont : Cecropia membranacea, Laetia corymbulosa, Bonafousia tetrastachya, "sacha limón", Psidium sp., Piper sp., une Rubiaceae, Nectandra inundabilis, Sapium sp., Pseudobombax munguba.

Les lianes sont abondantes : *Phytolacca rivinoïdes*, "Zapallito" (Cucurbitaceae), *Momordica charantia, Cissus erosa*, "Porotillo" (Fabaceae).

Les graminées appartiennent essentiellement aux espèces Paspalum fasciculatum et Oryza grandiglumis.

Un stade graminéen à *Gynerium sagittatum* est remplacé par une végétation plus basse où les graminées sont en mélange avec des semis de ligneux d'espèces variées. La sensibilité des semis de *Cecropia membranacea* à l'inondation semble manifeste.

# Dépression D

La concavité est marquée, notamment du côté de la levée 7, l'altitude oscillant entre 4,5 et 8 m. La largeur est de 45 m environ (Fig. 13).

## Formation superficielle

Des horizons à fraction fine largement dominante (+ de 90%) alternent avec des horizons où le sable est majoritaire, avec une fraction grossière (limon grossier+sable) représentant 56 à 70% du sédiment jusqu'à 110 cm de profondeur. Dans le bas du profil affleure un sable grossier contenant des minéraux lourds, ce qui témoigne d'une dynamique de dépôt particulièrement active (*Fig.* 18).

Deux séquences de sédimentation sont superposées. Elles présentent des caractères particuliers.

La présence de couches fines et nombreuses de matière organique dans l'horizon sableux de la séquence supérieure est remarquable. La matière organique serait déposée par l'eau avec le sable. Les conditions anaérobies n'en permettent pas la décomposition, et elle contribue à maintenir un degré d'humidité élevé dans le

sédiment. La couche limono-argileuse sous-jacente agit dans le même sens.

Il s'agit d'une dépression à basse altitude (4,50 m) qui joue d'autre part le rôle de chenal secondaire en temps de crue (Première partie, Chapître III). Ceci explique les contrastes texturaux entre les horizons, et l'alternance nette d'horizons sableux avec des horizons limoneux ou argileux : les premiers se mettent en place quand les eaux sont encore hautes et parcourues de courants, les seconds lorsque les eaux ont baissé et que les courants sont affaiblis.

#### Végétation

Après la décrue, le sol est nu dans le fond de la dépression.

Paspalum fasciculatum et Echinochloa polystachya constituent un couvert graminéen qui s'effiloche en direction du talweg. Il reste dense sur les bordures où de jeunes Maclura tinctoria sont épars, d'une hauteur de 2 à 3 m, et où quelques Cecropia latiloba s'étagent jusqu'à 5 m de hauteur.

Par la suite, les graminées se développent progressivement dans la partie centrale de la dépression, à partir de morceaux de tiges déposés par l'eau (JUNK 1970), mais aussi probablement de graines (cf. Dépression B). La phase aquatique de croissance de *Echinochloa polystachya* n'a pas lieu en raison des courants qui ne permettent pas au peuplement de se maintenir (Troisième partie). Malgré son enracinement ferme, *Paspalum fasciculatum* ne résiste que sur les bordures de la dépression (*ibid.*).

La colonisation par la végétation est réamorcée chaque année, et anéantie par les crues successives et les courants d'eau empruntant ce chenal secondaire de la rivière (*Photo*. 23 & 24).

Quelques plantules de *Cecropia latiloba*, qui seront également balayées par les eaux, se développent parmi les graminées.

Pendant les hautes eaux, des plantes aquatiques se développent, notamment Pistia stratiotes (Araceae), flottant.

## Dépression E

La largeur est de 90 m environ. Une surface plane s'incline de 6 m d'altitude près de la levée 7B jusqu'à 5 m en bordure de la levée n°8 (Fig. 13).

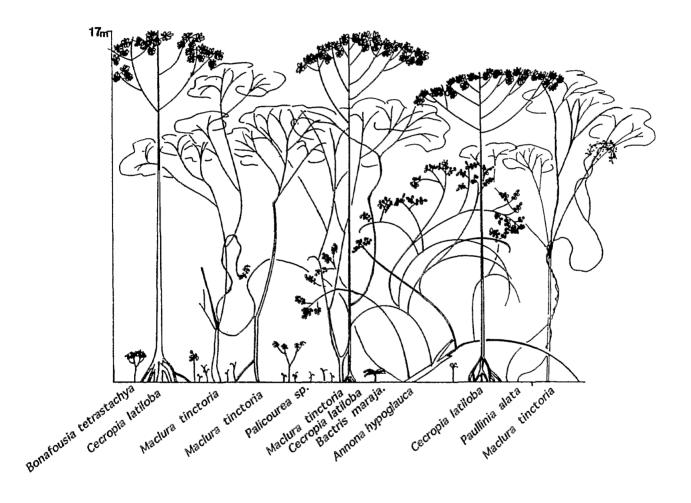


Figure 57. Dépression E. Profil de végétation. Profondeur au sol : 2 m.

#### Formation superficielle

Le sédiment est constitué de plus de 50% d'argile sur 60 cm d'épaisseur avec une proportion particulièrement élevée en surface (72%). La fraction fine (argile+limon fin) dépasse 98%. Entre 60 et 80 cm, les limons représentent 70% du sédiment, et au-dessous de 80 cm, le sédiment est plus grossier (limon grossier + sable = 60%).

Près de la surface, le sédiment tend vers une couleur lie-de-vin, et on observe la présence de traces de fer oxydé. Celles-ci disparaissent avec la profondeur, tandis que la couleur grise s'affirme. Des débris de matière organique non décomposée sont présents dans tout le profil, sauf dans l'horizon limono-argileux (60-80 cm) : les traces de matière organique s'y manifestent par des taches noires diffuses. Au-dessous de 60 cm de profondeur l'humidité est importante. Cependant, la nappe phréatique n'affleure pas (*Fig.* 18).

Le dépôt des particules fines est épais et révèle des conditions de sédimentation particulièrement calmes, prévalant depuis longtemps sur ce site isolé des courants.

#### Végétation

#### **Physionomie**

Les houppiers de *Cecropia latiloba* constituent une voûte laissant pénétrer la lumière à travers des feuillages étagés entre 17 et 13 m de hauteur (*Fig.* 57).

Un jeune *Pseudobombax munguba* domine la végétation à 18 m de hauteur. *Maclura tinctoria*, *Nectandra inundabilis*, *Luehea tessmannii* font également partie de l'ensemble d'avenir, et la partie supérieure de leurs feuillages atteint le bas des houppiers de *Cecropia*.

Maclura tinctoria forme un niveau de feuillages relativement dense entre 13 et 7 m de hauteur, qui obscurcit le sous-bois. Nectandra inundabilis, Cecropia latiloba sont également présents à ce niveau, où Pseudobombax munguba est représenté par un individu.

Les lianes sont abondantes : Cissus erosa et Palicourea sp. notamment, ainsi que Paullinia alata .

Au-dessous de 7 m, on rencontre de nombreux troncs et branches de *Maclura tinctoria*, *Annona hypoglauca*, *Nectandra inundabilis* et *Luehea tessmannii* courbés, parfois jusqu'au sol, ou seulement penchés (Troisième partie). *Bonafousia tetrastachya* et *Leonia glycycarpa* sont épars.

Pseudobombax munguba et Bactris maraja sont représentés dans les niveaux de moins de 2,5 m de hauteur.

Les plantules d'espèces ligneuses sont peu nombreuses. On rencontre principalement : *Maclura tinctoria, Maquira coriacea* (< 0,25 m), *Nectandra inundabilis, Bonafousia tetrastachya, Pseudobombax munguba, Bactris sp.*, quelques *Cecropia latiloba* dans les trouées. *Heliconia rostrata* est présent ponctuellement et dans les endroits ouverts se développent *Paspalum sp.* et *Scleria sp.* (Cyperaceae).

Concernant les lianes, les tiges fines de *Palicourea sp.* sont innombrables et envahissent les troncs de *Maclura tinctoria* dans le sous-bois. *Cissus erosa* est également abondant (20 pieds sur 500 m<sup>2</sup>). Les feuillages et fleurs de ces lianes s'épanouissent dans les niveaux supérieurs de la végétation.

La litière est abondante, constituée de nombreux axes morts de *Cecropia* latiloba de toutes tailles.

En résumé, *Cecropia latiloba* domine le niveau supérieur de la végétation. Il est pratiquement absent des niveaux inférieurs où *Maclura tinctoria* est l'espèce dominante. Mais il s'agit souvent pour cette dernière espèce d'individus traumatisés (courbés notamment). La régénération de ces deux espèces est observée.

Les espèces arborescentes sont rares. *Pseudobombax munguba* en est le plus grand représentant. *Laetia corymbulosa* et *Luehea tessmannii* sont représentés par de jeunes individus.

La végétation au-dessous de 13 m est principalement constituée d'arbustes : *Maclura tinctoria, Annona hypoglauca, Nectandra inundabilis* pour les plus hauts, et *Bonafousia tetrastachya*, *Leonia glycycarpa* pour les plus bas. Le développement des lianes est remarquable.

#### Importance relative par espèce

Cecropia latiloba et Maclura tinctoria représentent respectivement 27 et 30% des individus (Tabl. 22). Cecropia latiloba assure 34% de la surface terrière, contre 19% pour Maclura tinctoria. Nectandra inundabilis vient en deuxième position pour la surface terrière (28%) et Annona hypoglauca en troisième position pour la densité (21%). Ces quatre espèces totalisent ensemble 93% de la densité et de la surface terrière.

#### Structure diamétrique

La répartition des diamètres de *Cecropia latiloba* est limitée entre 2 et 35 cm (*Fig.* 59). 23% des effectifs sont compris entre 5 et 10 cm, et 36% constituent la

seule classe des 20-25 cm. La répartition des diamètres est donc irrégulière et présente deux maxima, dans les classes 20-35 cm et 5-10 cm.

	Valeurs	absolues	Valeurs relatives		
ESPECES	Surface terrière	Densité	Surface terrière	Densité	
C. latiloba	11,6	22	33,82%	27,16%	
M. tinctoria	6,6	24	19,24%	29,63%	
A. hypoglauca	4,1	17	11,95%	20,99%	
N. inundabilis	9,6	12	27,99%	14,81%	
Autres	2,4	6	7%	7,41%	
TOTAL	34,3	81	100	100	

Tableau 22. Dépression E. Valeurs absolues et relatives de surface terrière (m²/ha) et de densité (500 m²)

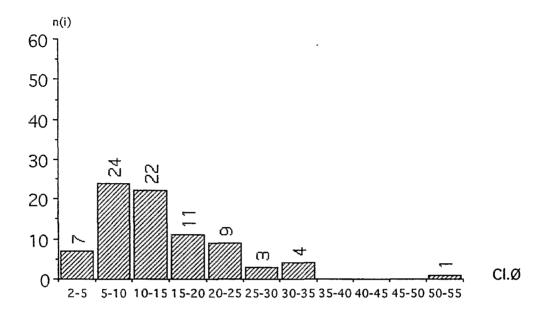
La courbe des *Maclura tinctoria* présente une forme en cloche allongée sur la droite (*Fig.* 60). Les diamètres ne dépassent pas 30 cm. 83% d'entre eux appartiennent aux trois classes comprises entre 5 et 20 cm.

Annona hypoglauca est représenté dans les trois plus petites classes (jusqu'à 15 cm), Nectandra inundabilis jusqu'à 20 cm, puis également dans les classes 30-35 et 50-55 (c'est le diamètre maximum de 52,5 cm) (Fig. 61).

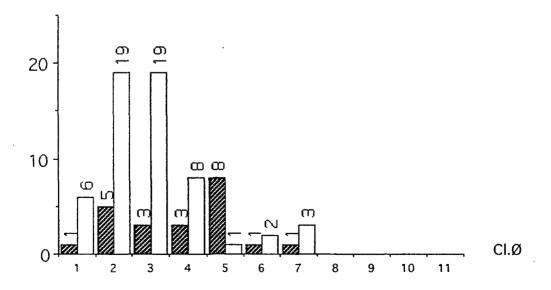
Les classes 5-10 et 10-15 cm sont donc celles où les effectifs par espèce sont les plus nombreux (*Fig.* 58), sauf en ce qui concerne les *Cecropia*.

Quatre *Cecropia* morts ont des diamètres compris entre 6 et 8 cm, deux *Maclura* morts mesurent 5 et 6 cm de diamètre.

Il ne ressort pas de contraste entre la courbe des diamètres pour les espèces les plus abondantes prises ensemble (*C. latiloba* et *M. tinctoria*) et la courbe des autres espèces. Il y a pour chacun de ces groupes une forte proportion de diamètres compris entre 5 et15 cm, puis la proportion s'amenuise au fur et à mesure que les diamètres augmentent. D'autre part, toutes les catégories sont représentées dans la plus petite classe bien que ses effectifs soient faibles, ainsi que parmi les plus forts diamètres (25-35 cm).



<u>Figure 58</u>. Dépression E. Structure diamétrique toutes espèces confondues. Classes de 5 cm.



<u>Figure 59</u>. Dépression E. Structure diamétrique. *Cecropia latiloba* (rayé) : autres espèces. Classes de 5 cm.

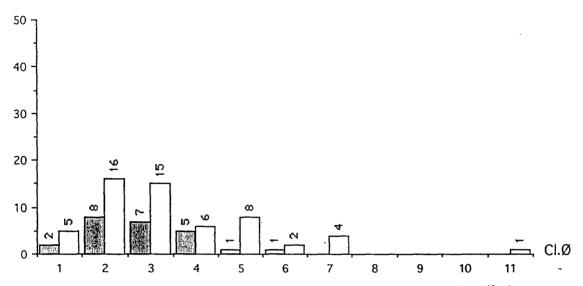


Figure 60. Dépression E. Structure diamétrique. *Maclura tinctoria* (grisé) / autres espèces. Classes de 5 cm.

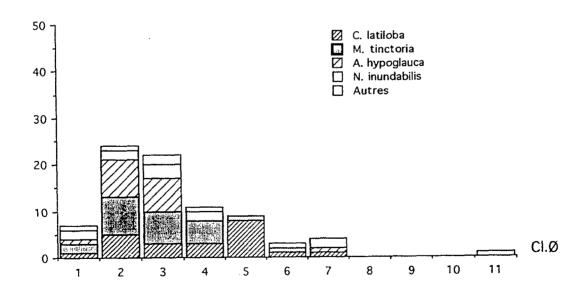


Figure 61. Dépression E. Structure diamétrique. Histogramme cumulé par espèces.

#### Discussion

La comparaison des moyennes diamétriques pour chacune des espèces donne les chiffres suivants (*Tabl.* 23).

	Cecropia latiloba	Maclura tinctoria	Annona hypoglauca	Nectandra inundabilis
Effectifs (500 m2)	22	24	17	12
Ø moyen	16.8	11,9	10,6	17.7
Ecart-type	7,5	5,9	6,3	14
Variance	<u>56</u>	35	40	196

Tableau 23. Dépression E . Comparaison des moyennes diamétriques des quatre espèces dominantes

Nectandra inundabilis représente un fort pourcentage de surface terrière, et l'irrégularité de sa structure diamétrique se traduit par une forte variance.

Cecropia et Nectandra, qui possèdent un diamètre moyen comparable, ont également une variance élevée.

La structure et l'irrégularité diamétriques de ces deux espèces révèlent une présence ancienne dont les traces subsistent à travers les individus de diamètres importants et la régénération des espèces.

La structure diamétrique en cloche de la population de *M. tinctoria* est révélatrice un tempérament pionnier (ROLLET 1974, DOUMENGE 1991). Cette structure n'est pas observée chez *Cecropia latiloba*, dont la population est irrégulièrement répartie. Malgré le rôle de pionnier reconnu pour l'ensemble des *Cecropia*, ce statut ne se traduit pas ici chez *C. latiloba*.

La plupart des *Annona hypoglauca* sont alignés par petits groupes, et ces tiges sont en fait des rejets émis à partir du tronc, qui a chuté et est à présent enfoui sous les sédiments, au contact desquels des racines se sont développées (Troisième partie). Il est impossible de se prononcer sur la véritable structure diamétrique de cette espèce, concernant les troncs.

Il faut signaler que les plus forts diamètres de *Nectandra inundabilis* se rencontrent dans les endroits plus éclairés, qui correspondent à une très légère élévation topographique et une moindre densité de *Cecropia* et *Maclura*, densité qui

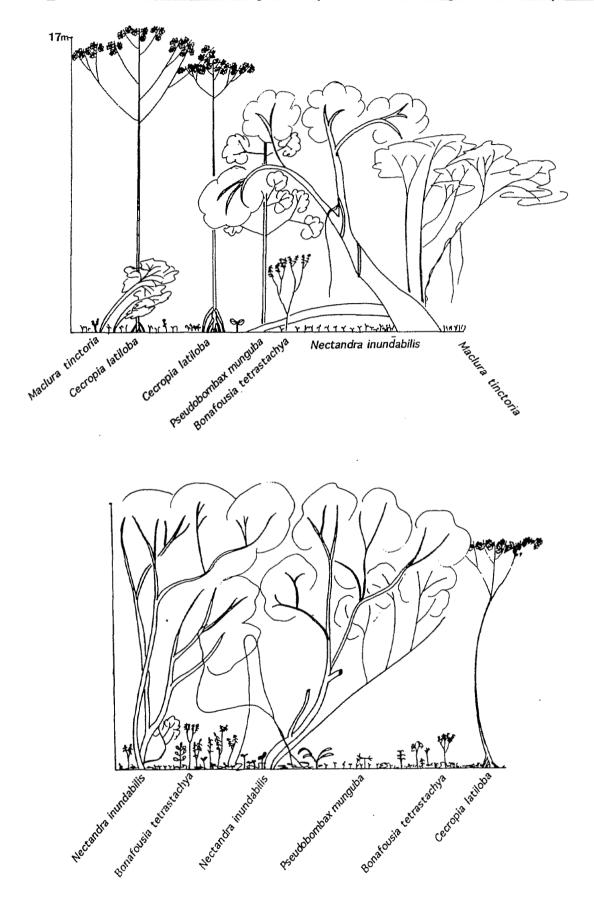


Figure 62 Dépression E. Profils de végétation. Profondeur au sol : 2 m.

devient nulle en dehors de la parcelle, où l'on rencontre *Nectandra inundabilis* en groupes (*Fig.* 62).

La dynamique de la végétation est difficile à définir. Au premier abord, conformément à l'idée que les *Cecropia* sont des pionniers, on pourrait interpréter l'abondance de *C. latiloba* en ces termes, selon un mode de colonisation similaire à celui de *C. membranacea*.

La persistance d'individus âgés révèle en fait une présence ancienne, soit massive, et qui aurait en grande partie disparu, soit ponctuelle, et dans ce cas le peuplement aurait été progressif. De toutes façons, une régénération s'est opérée, ce qui est contradictoire avec un statut de pionnier.

La structure diamétrique de *M. tinctoria* est plus conforme à celle d'un pionnier, dont l'implantation massive aurait fait suite à celle de quelques individus isolés, lesquels atteignent à présent des diamètres importants. Cependant l'espèce se régénère également.

On est donc en présence de deux espèces grégaires, dont le comportement tend vers un statut de pionnier, qui n'est pas absolu puisqu'elles se régénèrent.

Par ailleurs, la présence aux côtés de ces deux espèces grégaires, d'espèces arborescentes dont certaines atteignent déjà un développement important (*Nectandra inundabilis* notamment), indiquent que le développement de la végétation est ancien, et que les individus à plus forts diamètres, peut-être les plus anciens que l'on observe, ne sont précisément pas des pionniers.

On peut en déduire que les peuplements de *Cecropia latiloba* et *Maclura tinctoria* se sont perpétués.

#### Conclusion

Les ligneux pionniers ne peuvent jouer leur rôle modificateur du microclimat qui permettrait à la végétation d'évoluer, en raison des conditions édaphiques et hydriques contraignantes, et qui évoluent lentement (Première partie).

Les peuplements pionniers de ligneux se régénèrent à la faveur des conditions écologiques, qui évoluent peu. Le stade de développement atteint par quelques individus arborescents héliophiles et à croissance lente révèle cependant que le développement de la végétation est ancien.

Ce dernier est donc fortement ralenti par les inondations et la composition floristique est sévèrement restreinte.

La succession ne peut se dérouler, et la végétation reste à un stade précoce d'évolution. Son développement futur sera conditionné par le rythme d'élévation de la surface du sol. Celui-ci dépend de deux facteurs.

- 1. L'éloignement progressif de cette zone par rapport aux cours d'eaux chargés en sédiments peut stopper cette élévation. Dans ce cas, la mise en place d'une forêt reste hypothétique, et la végétation évoluera, au mieux, vers un fourré dominé par des espèces arbustives.
- 2. Le rôle de la végétation dans l'élévation de la surface du sol n'est pas à négliger. La faculté qu'ont certains arbustes d'émettre des rejets aériens et souterrains après leur chute provoquée par la fluidité des sédiments et les courant pendant les hautes eaux, contribue à l'élévation de la surface, par le piégeage de matière organique et de sédiments. Ce point sera développé dans la troisième partie.

•			

## **DISCUSSION**

#### Les végétations des dépressions : quelle succession ?

Si l'on compare les végétations des dépressions dans leur succession le long du transect, on observe un contraste entre les plus récentes essentiellement colonisées par des graminées, et la plus ancienne qui est boisée. Bien que la présence de ces deux pôles soit attribuable à un âge plus avancé dans le deuxième cas, ils ne sont reliés par aucune continuité dynamique que l'on pourrait observer dans l'espace depuis la dépression A jusqu'à la dépression E.

Par ailleurs, si l'on considère les dépressions de la plus basse à la plus élevée, on passe d'une végétation graminéenne (dépression D, altitude: 4,5 m), à une végétation boisée (dépression E, altitude: 5,5 m), puis de nouveau une végétation dominée par les graminées (dépressions A, B et C, altitudes: 6,4 m - 6,5 m - 6,8 m respectivement).

Dans le but de dégager ce qui est particulier à chacune des dépressions (situation topographique et caractéristiques géomorphologiques) de ce qui est général (évolution linéaire dans le temps et dans l'espace parallèle à l'avancée du méandre), je décrirai les différences et similitudes entre les dépressions se succédant sur le transect afin d'évaluer le devenir possible de la végétation dans chacune d'elles, et de préciser s'il n'existe aucune relation dynamique qui les relieraient les unes par rapport aux autres du point de vue de leur végétation.

#### Quel peut être l'avenir de la végétation dans la dépression A?

Quelques Cecropia latiloba se développent çà et là parmi les graminées, la colonisation pourra se faire progressivement. Echinochloa polystachya joue un rôle important dans le ralentissement des courants et la rétention des sédiments (JUNK 1983), ce qui favorise le maintien des jeunes Cecropia latiloba qui supportent l'enfouissement de la base des troncs et l'inclinaison sous l'action des courants (LAMOTTE 1990, Troisième partie). Tant que la dépression servira de passage aux courants, il est possible que d'autres ligneux ne parviennent pas à s'installer durablement.

Malgré une altitude presque équivalente, les espèces pionnières dominantes des dépressions A et B sont distinctes : il s'agit de *Cecropia latiloba* et *Echinochloa polystachya* dans la dépression A, et de *Cecropia membranacea* et *Paspalum fasciculatum* en B. Le mode de dispersion des graines, et la nature des sédiments peuvent être responsables de cette sélection différenciée des espèces.

Les courants empruntant le couloir constitué par la dépression A peuvent être un vecteur de dispersion des graines de *Cecropia latiloba*, dont les fruits flottent à la surface de l'eau pendant les crues, et seraient consommés par certains poissons (RANKIN & MERONA 1988). La fructification de *Echinochloa polystachya* s'effectue par ailleurs en période de hautes eaux.

Par ailleurs, la présence de sable à 60 cm de profondeur dans la dépression B favorise le drainage après la crue ou la pluie, permettant la germination de *Cecropia membranacea*. Les semis de *Cecropia latiloba* supportent le drainage déficient de la dépression A, freiné par une couche de sédiments argilo-limoneux épaisse, et une humidité importante entretenue par la proximité de la nappe phréatique.

La dépression C est légèrement moins inondée que la dépression B et également isolée des courants. *Cecropia membranacea* germe, mais les semis ne se développent pas. *Cecropia latiloba* ne germe pas.

La présence de Cecropia latiloba est inversement corrélée avec celle des semis des autres ligneux : dans les dépressions où Cecropia latiloba ne s'implante pas (B et C), nous avons remarqué l'abondance de Nectandra inundabilis, Laetia corymbulosa, Cecropia membranacea, Maclura tinctoria et Bonafousia tetrastachya, héliophiles à ce stade de leur développement, et qui sont absents de la dépression A, à l'exception de Maclura tinctoria sur les flancs.

Dans les dépressions les plus élevées (B, C), ou sur de légères élévations topographiques de la dépression A, *Gynerium sagittatum* s'installe, ce qui semble révéler une sensibilité à la durée de l'inondation, mais une indifférence au passage des courants. Son remplacement par *Cecropia membranacea* dans la succession n'a pas lieu, du fait de la sensibilité des plantules de cette espèce à l'inondation.

Dans le fond de la dépression D, les tiges de *Paspalum fasciculatum* sont déracinées pendant les crues, et emportées, malgré la bonne résistance à l'arrachage chez cette graminée semi-aquatique (JUNK 1970). Le fond de la dépression est colonisé progressivement à partir des bordures, par la production de nouvelles tiges (JUNK

1983) et peut-être également à partir de graines déposées par l'eau en fin de crue. Les graminées ne parviennent pas à s'implanter durablement, et il n'est pas question de ligneux.

Les courants, la texture fine des sédiments qui tapissent le fond de la dépression, contribuent à compromettre le développement des plantes. Si l'inondation avait lieu en conditions calmes , les graminées envahiraient le sol, et persisteraient, puisque l'immersion que *Paspalum fasciculatum* est apte à supporter peut atteindre deux années (JUNK 1983). Le comblement progressif de la dépression par des sédiments fins pourrait permettre ultérieurement l'installation de ligneux de façon similaire à ce qui se produit dans le dépression E, où les *Cecropia latiloba* s'implantent à partir d'une altitude de 5 m. Il faudrait attendre un comblement de la dépression D sur 50 cm d'épaisseur minimum et une évolution géomorphologique permettant l'isolement vis-à-vis des courants. Il n'est pas exclu que cette situation soit un jour créée par l'obstruction de la dépression en amont, due à la formation possible d'une levée le long du chenal principal.

La concavité de la dépression E se poursuit vers l'aval par un couloir large et remblayé, débouchant dans un lac intérieur de l'île communiquant pendant les hautes eaux avec le chenal principal (Cocha Mesquinada), tandis qu'en direction de l'amont l'altitude s'élève doucement, et la surface du sol rejoint progressivement la topographie des reliefs environnants. Un ancien couloir de passage des eaux a peu à peu été comblé par le dépôt des sédiments fins, permettant l'installation des ligneux grâce à la tranquillité des eaux qui envahissent cette dépression par l'aval : de forts courants ne permettraient pas l'enracinement dans le sol argileux.

Le lac situé à la pointe avale de l'île est bordé de *campos* que Bouillenne (1930) décrit comme des "prairies naturelles" au milieu de la forêt. Ces prairies sont principalement constituées d'*Echinochloa poslystachya*, que l'on trouve en mélange avec *Paspalum repens*, assurant la transition avec le "cetical", le peuplement de *Cecropia latiloba* situé sur les hauteurs entourant le lac.

La succession de végétation en un lieu précis peut donc suivre plusieurs cheminements.

La colonisation des dépressions débute par l'implantation de *Paspalum* fasciculatum et *Echinochloa polystachya*, cette deuxième espèce étant plus particulièrement développée en bordure du chenal principal. Ces graminées persistent si les courants ne sont pas trop violents.

L'évolution ultérieure peut prendre au moins deux directions :

- 1. Cecropia latiloba et Maclura tinctoria sont les deux espèces ligneuses les plus précoces. Elles succèdent aux graminées par une implantation sporadique dans un premier temps, puis leur colonisation s'affirme si les conditions d'inondation (texture des sédiments, courants d'eau) le permettent. Ultérieurement, des espèces caractéristiques des forêts longuement inondées de la région, particulièrement résistantes à l'inondation, apparaissent, représentées par quelques individus. Pseudobombax munguba, Laetia corymbulosa, Bactris maraja, Nectandra inundabilis, Annona hypoglauca... se développent dans le sous-bois de façon concomittante avec Cecropia latiloba et Maclura tinctoria, mais sans atteindre la même importance, en termes de volume et d'abondance, ce qui permet aux pionniers de se régénérer.
- 2. Gynerium sagittatum s'implante ponctuellement à la faveur d'une inondation modérée, qui est cependant trop longue pour que Cecropia membranacea s'installe et constitue le stade suivant de la succession. Les lianes se développent en masse à la faveur de l'ensoleillement, et contribuent au dépérissement du peuplement de Gynerium. Celui-ci est bientôt remplacé par des semis héliophiles de ligneux qui supportent la submersion. Ils se feront concurrence au cours de leur croissance, les plus rapides devenant dominants, et formant un ombrage propice au développement d'espèces plus tardives.

#### Conclusion

L'importance des inondations sur le développement de la végétation apparaît comme primordiale, dans la mesure où elle masque la relation entre l'évolution observée dans l'espace entre les dépressions récentes et les plus anciennes, et une évolution supposée dans le temps.

Les conditions locales topographiques et géomorphologiques imposent à la végétation son évolution. Elle subit les conditions externes qui lui sont imposées, et se trouve dans l'impossibilité, par son développement propre, de modifier les conditions du milieu, ce qui serait propice au déroulement d'une succession primaire progressive au sens de CLEMENTS (1904, 1916).

Ce déroulement est d'autant plus ralenti que l'inondation est longue et les eaux mouvementées. A partir d'un certain seuil d'inondation, la végétation qui persiste dans des conditions calmes, est détruite dans le cas contraire. Les courants, ainsi qu'une variation, même légère, de l'altitude, influencent l'évolution de la végétation, et conditionnent la composition spécifique de la végétation.

Parmi les ligneux, Cecropia latiloba supporte la submersion et les courants,

les autres espèces, au moins au stade de semis, supportent la submersion mais pas les courants, et *Cecropia membranacea* ne supporte ni l'une, sauf de façon très brève, ni les autres.

Il n'y a pas une, mais plusieurs successions possibles, en fonction des conditions géomorphologiques locales.

	,			
•				
			1	ŧ
			i	j. T.
			r	
			<b>.</b>	7.

#### Conclusion

La localisation volontaire des parcelles en haut des levées, ou dans le fond des dépressions, a permis de mettre en évidence l'existence de végétations de structure, de composition et de dynamique distinctes, au moins sur un laps de temps relativement court de développement, entre les levées et les dépressions.

L'observation de parcelles d'âge et d'altitude divers permet néanmoins de constater que la végétation d'une dépression est susceptible de connaître un déroulement proche de celui que l'on peut observer sur une levée éloignée, pour peu que leurs altitudes soient similaires, ce qui souligne trois phénomènes :

- 1.- L'influence majeure de la durée d'inondation dans le développement des végétations. On ne peut distinguer une végétation de levée ou de dépression, que par contraste avec les végétations immédiatement environnantes, installées sur des unités topographiques d'âge proche.
- 2.- La lenteur du démarrage de la colonisation dans les dépressions par rapport aux levées. En raison de la dépendance croissante des végétations vis-à-vis des conditions du milieu, proportionnelle à la durée de l'inondation, et conditionnée par l'élévation de la surface du sol, le développement de la végétation ligneuse dans les zones basses s'initie plus lentement, et peut même ne pas avoir lieu si cette élévation est insuffisante du fait d'un taux de sédimentation trop faible ou si les courants sont trop forts. Il se produit un retard dans la colonisation par les espèces ligneuses, puis dans leur développement : les sédiments souvent imbibés d'eau sont asphyxiants, les végétations qui se développent sur les levées adjacentes introduisent une ombre portée, la durée d'inondation ralentit la croissance des plantes, renforcée par la stagnation plus longue des eaux de pluie qui ne peuvent s'évacuer au début de la montée des eaux et en fin de crue.
- 3.- L'existence d'un gradient structural et floristique entre les végétations occasionnellement inondées des levées les plus hautes et les végétations des zones basses, étroitement lié à l'altitude, mais également influencé par le drainage interne du sol et la dissémination des graines. Il faut également faire intervenir un effet d'inertie, dû aux conséquences à long terme des inondations, notamment en ce qui concerne le transport aquatique des graines et la destruction des semis (VAN DER VALK

1980, JUNK 1989).

Selon un gradient croissant d'inondation, les grandes espèces arborescentes disparaissent, supplantées par des forêts de plus en plus basses où les niveaux inférieurs sont de moins en moins fournis, puis la végétation ligneuse ne se développe plus. Elle est remplacée par des graminées semi-aquatiques, qui assurent la transition avec les végétations aquatiques des eaux calmes et relativement peu profondes (*cf.* Discussion Générale, Chapître 1).

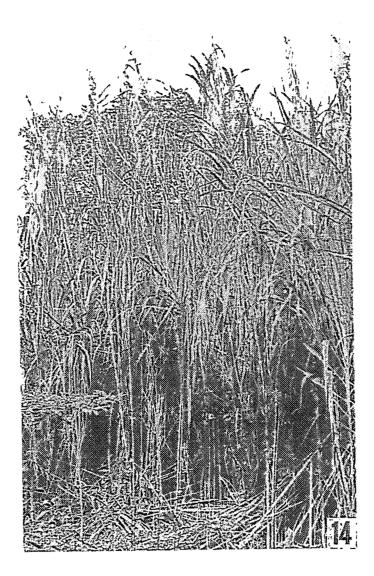
Par ailleurs, le rôle de la végétation sur la géomorphogenèse est important, particulièrement en ce qui concerne les graminées qui contribuent à la fixation des sédiments apportés par l'eau le long et au fond des chenaux, et en ce qui concerne les arbustes qui contribuent à l'élévation de la surface du sol dans les zones basses éloignées des chenaux. Nous essaieraierons d'évaluer ce rôle plus précisément à travers l'observation de quelques espèces, prises séparément.

Ce sera l'objet de la troisième partie.



<u>Photo 13.</u> Emission et enracinement de stolons à partir d'une tige de *Gynerium sagittatum*; jusqu'à une hauteur de 1,20 m.

Photo 14. Le peuplement de Gynerium sagittatum sur la levée 2 (b). Erythrina glauca en arrière plan.



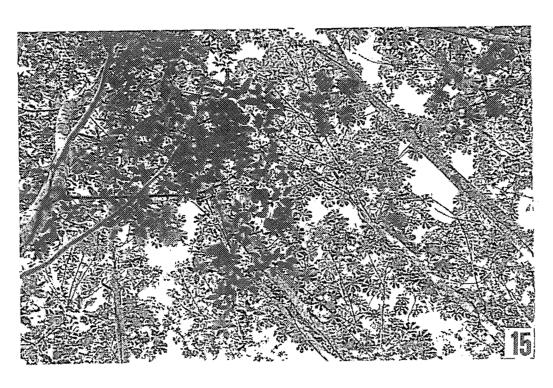


Photo 15. Levée 5 : la canopée. Cecropia membranacea dans les niveaux supérieurs, Ficus insipida en sousbois (à gauche sur la photo).

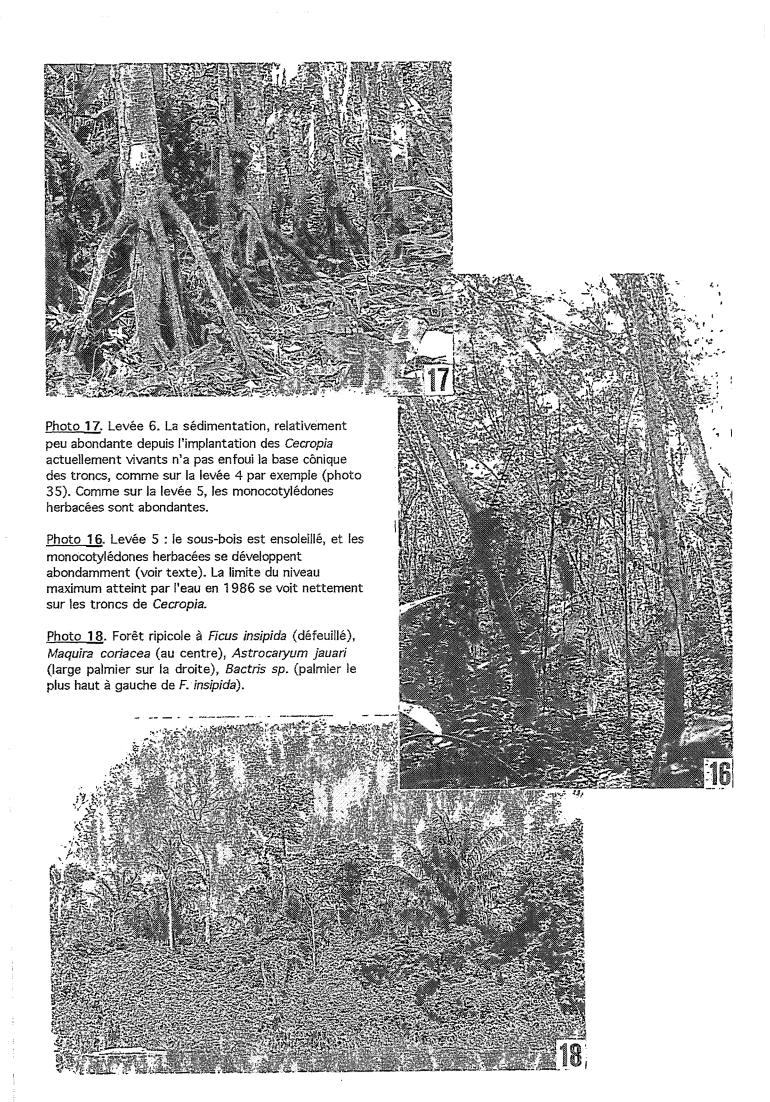


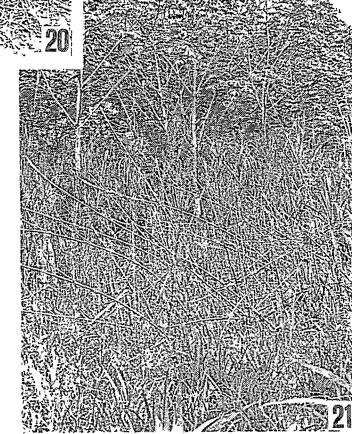


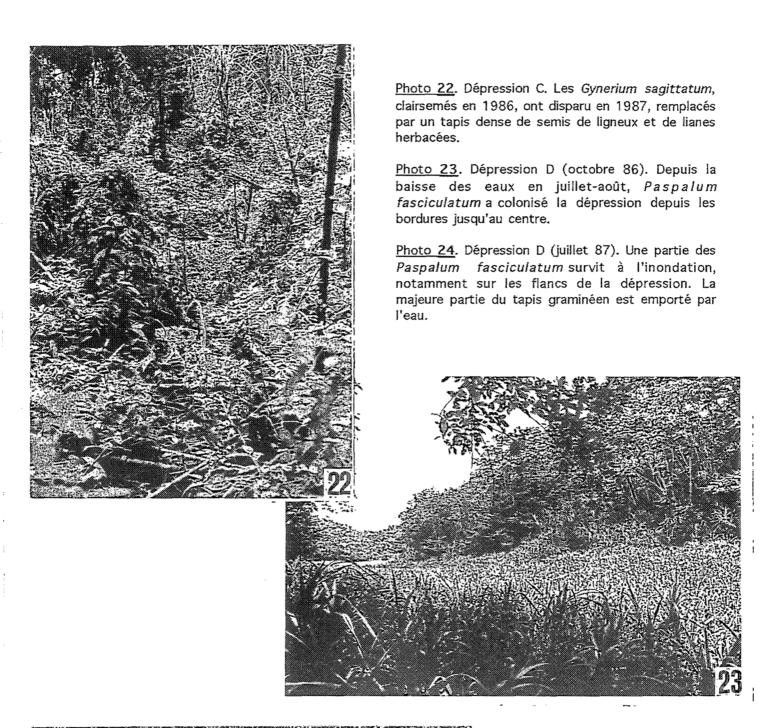


Photo 19. Répartition des végétations en fonction de l'altitude. Dans la dépression A (à droite de la photo) le tapis graminéen est parsemé de Cecropia latiloba. A gauche, la levée 3 est colonisée par Cecropia membranacea. Entre les deux, un frange de Gynerium sagittatum.

Photo 20. Dépression A. Au centre de la dépression, et sur une légère élévation du sol, quelques *Gynerium* se développent en mélange avec de jeunes *Cecropia latiloba* traumatisés.

Photo 21. La dépression B en 1987. Les Gynerium sagittatum, qui couvraient totalement le sol en 1986, achèvent de s'effondrer. En arrière, la levée 4, occupée par un peuplement de Cecropia membranacea, est bordée par un peuplement persistant de Gynerium sagittatum, situé à une altitude intermédiaire, et favorisé par l'éclairement latéral.







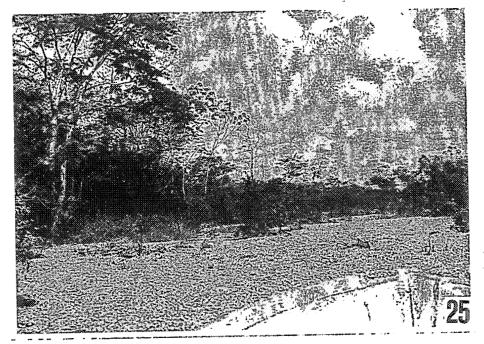
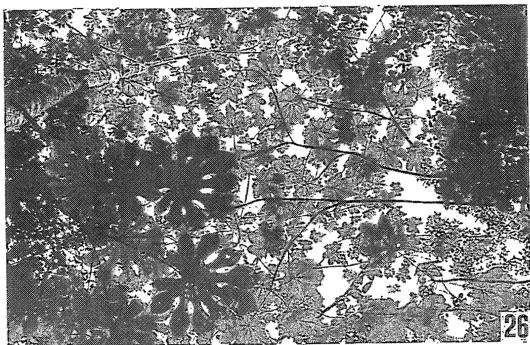


Photo 25. Pistia stratiotes et Eichornia crassipes recouvrant en Février des eaux de plusieurs mètres de profondeur dans une forêt de zone basse.

Photo 26. Dépression E. Voûte constituée par les feuillages de *Cecropia latiloba* et *Maclura tinctoria*. Le polymorphisme des feuilles de *C. latiloba* est bien visible.



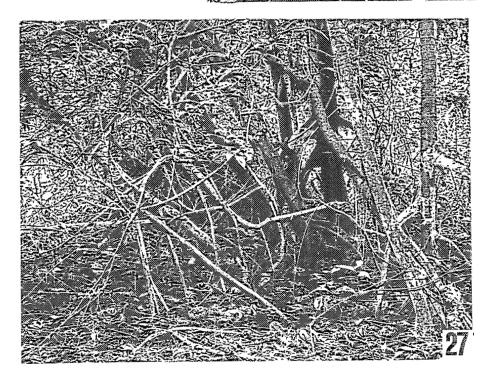
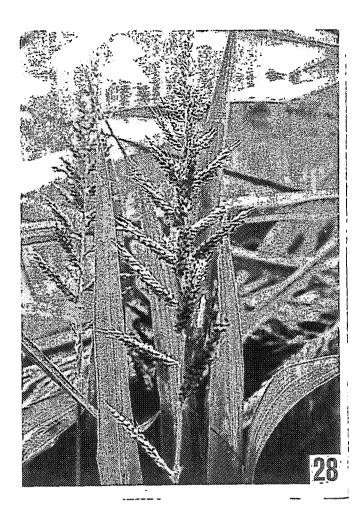


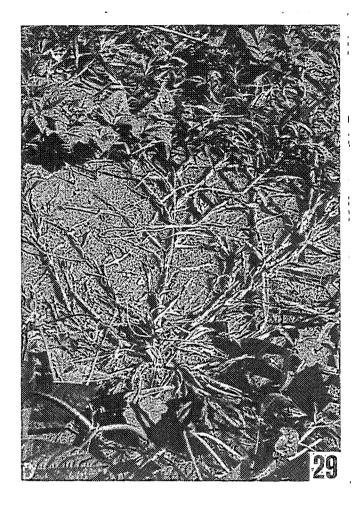
Photo 27. Dépression E. Végétation principalement constituée par Cecropia latiloba et Maclura tinctoria. Le sous-bois ne se développe pas en raison des longues inondations, mais est marqué par les draperies que constituent les racines de Cissus erosa.

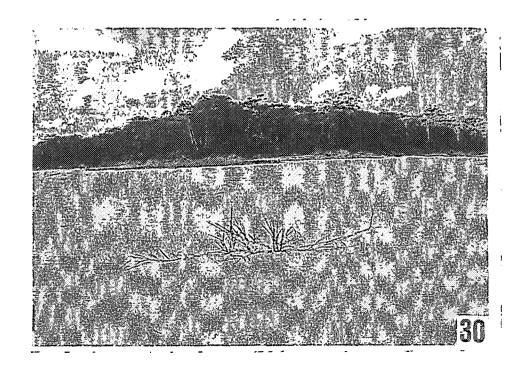


<u>Photo 28.</u> Fleur de *Echinochloa polystachya* (janvier).

Photo 29. Croissance radicante de Echinochioa polystachya en espace libre (ici dans une culture de haricot sec). Des racines fasciculées sont émises à partir des noeuds.

<u>Photo 30</u>. Début de colonisation d'une plage basse par *Echinochloa polytachya*.





## TROISIEME PARTIE

# ADAPTATIONS DES PLANTES A LA DYNAMIQUE FLUVIALE

QUELQUES ESPECES PRISES EN EXEMPLE

#### Introduction

Parmi les espèces les plus représentées ou caractéristiques des végétations dont nous avons observé la structure et la dynamique dans la deuxième partie, les comportements adaptés à la dynamique fluviale sont divers.

Depuis les graminées semi-aquatiques aux grands arbres émergents qui apparaissent très tôt dans la succession des végétations, nous avons cherché à mettre en évidence des adaptations particulières, ou "stratégies adaptatives", qui permettent la survie de ces plantes dans des zones inondées jusqu'à cinq mois par an.

Dans les zones proches des chenaux principaux, qui sont celles que nous étudions, les caractéristiques écologiques sont d'une grande variabilité, et leur évolution est rapide, principalement en raison de la diversité des conditions édaphiques et d'inondation (Première partie). Nous avons vu dans la deuxième partie que le développement des végétations était fortement soumis à ces conditions.

Comment la dynamique fluviale, à travers les courants, les taux de sédimentation, la texture des sédiments, la durée de l'inondation, influence-t-elle le comportement des plantes ?

Deux hypothèses peuvent être proposées concernant l'adaptation des espèces de plantes à un milieu instable : soit elles sont étroitement associées à des conditions écologiques externes précises et leur sont subordonnées, soit elles présentent une certaine plasticité écologique qui leur permet de s'adapter à des conditions diverses.

Chacune des espèces évoquée fait l'objet d'une description succinte, puis son utilisation et son aire de répartition sont énoncées, et un commentaire est proposé sur son adaptation à la plaine alluviale amazonienne.

#### Elles sont classées en :

- I. Graminées
  - semi-aquatiques (Echinochloa polystachya et Paspalum fasciculatum )
  - terrestre (Gynerium sagittatum),
- II. Ligneux pionniers (Cecropia membranacea et C. latiloba),
- III. Autres ligneux:
  - arbres (Ficus insipida, Calycophyllum spruceanum, Maquira

coriacea, Pseudobombax munguba),

- arbustes (Maclura tinctoria, Annona hypoglauca, Nectandra inundabilis).

La plupart de ces espèces sont abondantes et fréquentes dans les végétations inondées de la plaine alluviale amazonienne (les graminées, les deux espèces de *Cecropia*, les arbres), quoique plus ou moins abondantes selon les régions amazoniennes en ce qui concerne les arbres. Les arbustes ont été choisis en raison de leur abondance dans certaines zones basses, et de leur réponse morphologique aux perturbations du milieu par la crue annuelle.

#### I. LES GRAMINEES

## A. Graminées semi-aquatiques

Echinochloa polystachya et Paspalum fasciculatum sont des graminées semiaquatiques qui s'implantent sur les berges des cours d'eau amazoniens d'eaux blanches, où elles constituent des peuplements souvent monospécifiques.

E. polystachya constitue des peuplements denses, dans des zones exposées à de forts courants, d'extension limitée par rapport aux autres biotopes situés aux franges des milieux aquatiques et terrestres (JUNK 1986). Il s'agit des berges des chenaux principaux, sur lesquelles P. fasciculatum, d'enracinement plus précaire, ne se développe pas.

Dans les zones plus abritées des courants (chenaux secondaires, dépressions situées en arrière des levées), les deux espèces se développent conjointement, les racines contribuant à stabiliser les sédiments, les tiges à limiter l'action érosive des vagues, et constituent le Paspalo-Echinochloetum défini par JUNK (1970).

L'écologie de ces deux espèces a été décrite par JUNK (1970, 1983, 1984), et nous ferons en partie référence à ses travaux dans le texte qui suit.

## Echinochloa polystachya (HBK) Hitchcock var. spectabilis (POACEAE)

Gramalote (Pérou), Canarana fluvial, Capim (Brésil)

Synonymes:

Oplismenus polystachus H.B.K.

Panicum spectabile Nees

Echinochloa spectabilis (Nees) Link

Panicum crus-galli Duss

Herbe pérenne dont les chaumes peuvent atteindre 10 m.

La partie dressée du chaume est de 1 à 2 m de hauteur aux basses eaux, le reste est radicant.

Les noeuds portent des poils piquants. L'espèce se caractérise notamment par une ligule constituée de poils jaunes et raides.

Les feuilles sont linéaires, de 1 à 3 cm de large et 45 à 50 cm de long, la face supérieure est rugueuse, la face inférieure glabre, les bords finement dentés.

L'inflorescence, en panicule dense, est terminale, de 25 à 30 cm de longueur. La floraison a lieu au début de la période des hautes eaux (Janvier)(*Photo*. 28).

La période végétative a lieu principalement pendant la crue. La tige s'allonge au fur et à mesure que le niveau de l'eau monte : jusqu'à 20 cm par jour (JUNK 1984), de sorte que l'extrémité se trouve la plupart du temps hors de l'eau. Une fois que la floraison a eu lieu, la croissance s'arrête, et les plantes prennent une couleur jaunâtre.

La moelle est blanche et spongieuse.

Les entrenoeuds produits pendant la croissance dans l'eau sont renflés, rougeâtres, et renferment des tissus aérenchymateux assurant la flottaison (JUNK 1970).

L'enracinement est superficiel, assuré par des racines fasciculées émises au niveau des noeuds en contact avec le sol (*Photo.* 29).

#### Utilisation

La plante constitue un fourrage de bonne qualité pour les bovins (vaches, zébus, buffles d'eau).

La moelle séchée est utilisée dans la fabrication d'ornements et de jouets.

Les graines seraient comestibles, d'après certaines sources (voir BLACK 1950, cité par JUNK, op. cit.)

#### Aire de répartition

Amérique tropicale, du Mexique jusqu'en Argentine. Caractéristique du Bas-Ucayali, et du Haut Amazone et de ses affluents (HUBER 1901).

#### Mode de colonisation

E. polystachya est "une des premières plantes qui apparaisse sur les plages et qui couvre les berges argileuses et inondées pendant les crues, sur de longues étendues" (HUBER op. cit.) (Photo. 30)

La reproduction végétative est le mode prédominant de multiplication de l'espèce. Les jeunes plants se développent principalement à partir de morceaux de tiges, parfois déjà altérés. Nous avons vu que la dispersion des graines était aussi probablement assurée par les oiseaux (p. 200).

La croissance végétative de *E. polystachya* se caractérise par deux phases distinctes :

- une phase de croissance à partir de nouveaux enracinements pendant la saison sèche.
  - et une phase d'allongement au cours de la montée des eaux.

Lorsque l'eau baisse, les tiges s'affaissent et s'amoncèlent, constituant un tapis épais et élastique, qui se déssèche et meurt partiellement (*Photo.* 20). Certaines tiges s'enracinent au niveau des noeuds et des bouquets de nouvelles tiges se développent jusqu'à 2 m de hauteur, pendant la nouvelle période végétative de saison "sèche" (JUNK 1970).

L'espèce n'existe pas dans les lacs où le niveau de l'eau est constant (JUNK 1970). Elle présente donc une dépendance directe à l'égard de ses fluctuations, et nécessite une période de sécheresse pour son développement (*op. cit.*).

## Paspalum fasciculatum Willd. ex Flügge (POACEAE) Gramalote (Pérou), Capim gengibre (Brésil)

Synonyme:

Paspalum delochei Steud.

Herbe pérenne à longs stolons feuillus et ramifiés, atteignant 6 m de longueur. La partie dressée du chaume est haute de 3 m au maximum.

La gaine est glabre, ciliée sur les bordures. Les feuilles sont linéaires, glabres, finement dentées et rugueuses sur les bords, de 20 à 60 cm de long sur 1 à 3 cm de large. La nervure principale est canaliculée à la base du limbe. La ligule est courte, membraneuse.

L'inflorescence est terminale, de 7 à 20 cm de long, composée de 12 à 20 épis de 8 à 12 cm de long disposés sur un rachis court (*Photo*. 31).

L'enracinement est fasciculé, relativement profond, et s'effectue parfois à partir des noeuds proches de la base de la plante, et qui sont en contact avec le sol.

#### Utilisation

La plante peut être utilisée pour l'alimentation du bétail avant la floraison. Après celle-ci, les parties végétatives sont âpres (PIO CORREA 1984).

#### Aire de répartition

Amérique néotropicale, du sud du Mexique jusqu'en Argentine (SWALLEN 1955). L'espèce est liée aux zones humides et bordures de rivières, au Guatemala (SWALLEN 1955), au Vénézuéla (CHASE 1944, cité par JUNK 1970), en Amazonie.

#### **Ecologie**

- P. fasciculatum s'implante en mélange avec Echinochloa polystachya sur les bords des eaux courantes. Pendant la crue, E. polystachya s'allonge au fur et à mesure que l'eau monte, tandis que la population de P. fasciculatum se maintient sous l'eau.
- P. fasciculatum joue ainsi un rôle particulièrement important dans la rétention et la fixation des sédiments. Sa masse feuillée est à proximité du fond de l'eau et contribue au ralentissement des courants, tandis que les tiges persistent pendant la décrue, et contribuent à maintenir le dépôt en place. Elles jouent également un rôle protecteur vis-à-vis des plantules de ligneux (Deuxième partie : Dépressions A, B, D).

La croissance végétative a lieu en période de décrue, et la floraison pendant les hautes eaux.

#### Traits caractéristiques des graminées semi-aquatiques

Echinochloa polystachya et Paspalum fasciculatum se développent dans les zones basses et ensoleillées, et disparaissent dès lors qu'une couverture ligneuse se met en place, à la faveur du rehaussement de la surface du sol ou d'un ralentissement des courants (Deuxième partie). Elles se caractérisent par un taux de reproduction rapide, ce qui donne à leurs populations une grande souplesse vis-à-vis des changements constants du milieu qu'elles colonisent.

Leur comportement semi-aquatique est adapté à l'alternance des situations de crue et d'étiage.

### B. Graminée terrestre

Gynerium sagittatum colonise les levées sableuses récentes, vierges de toute végétation pérenne et précède les peuplements pionniers ligneux de Cecropia membranacea dans le développement de la végétation.

En Haute Amazonie, il arrive que les deux ensembles graminéens -semi-

aquatique et terrestre- soient intercalés sur une même unité géomorphologique pour des raisons topographiques, donc de durée d'inondation (Deuxième partie : Dépressions A et B), si cette unité se situe à une altitude-seuil entre les exigences respectives des deux ensembles de plantes.

Les graminées semi-aquatiques persistent dans les dépressions anciennes et trop basses pour que l'implantation d'une végétation ligneuse soit possible, tandis que les *Gynerium* disparaissent au cours du développement des *Cecropia*.

Gynerium sagittatum (Aublet) Beauvois (POACEAE)

Caña brava (Pérou), Canna frecha, frecheira (Brésil)

Caña de flecha (Paraguay), cañaflecha (Colombie), canne flèche

(Guyane)

Synonymes :
Saccharum sagittatum Aublet
Gynerium saccharoïdes HBK

Plante dioïque. Les chaumes, rigides, atteignent une dizaine de mètres dans la région de Jenaro Herrera, inflorescence comprise. Ils sont recouverts par la base persistante des feuilles dont les limbes sont tombés. Les feuilles peuvent atteindre 1,80 m de longueur, et sont disposées en éventail caractéristique. Les bords sont rugueux du fait de la présence d'écailles orientées vers l'apex.

L'inflorescence est terminale et la longueur maximale que nous avons observée (sans le pédoncule) était de 1,30 m. La floraison annuelle a lieu en période de hautes eaux, de janvier à mai (*Photo*. 32).

Les fleurs femelles sont blanches et garnies de filaments à l'extrémité des glumes (*Gynerium* vient du Grec *gyné* : femme, et *erion* : laine), les fleurs mâles sont mauves et dépourvues de filaments.

Une fois que l'inflorescence meurt, la tige dépérit le plus souvent, mais parfois des réitérations latérales apparaissent sur l'axe principal, et émettent de nouvelles inflorescences. Les feuilles, inflorescences, et le diamètre de ces réitérats sont de dimensions réduites.

#### Utilisation

La cellulose extraite des chaumes peut être utilisée dans la fabrication de pâte à papier. Les chaumes servent également à la construction de parois et plafonds pour les

habitations (peu résistantes au temps). Les Indiens se servent des hampes florales pour fabriquer des flèches et harpons. D'où les noms vernaculaires (voir ci-dessus) Les panicules séchées peuvent être teintes et utilisées comme ornements ; elles sont exportés du Brésil pour cet usage vers l'Europe, l'Amérique du Nord, et l'Extrême Orient (SMITH et al. 1981). G. sagittatum sert également de plante fourragère et est utilisée pour la fixation des dunes dans certaines régions du Brésil (NICORA & RUGOLO DE AGRASAR 1987).

La racine serait tonifiante et diurétique (PIO CORREA 1978, SOUKUP 1987)

La sève est douce et sucrée, et attire de petits coléoptères noirs quand les chaumes sont coupés.

#### Aire de répartition

L'espèce est présente des Antilles au Nord du Chili et de l' Argentine, de la côte atlantique sud-brésilienne à la Guyane et à la côte pacifique péruvienne.

Elle est le plus souvent mentionnée pour sa présence de long des cours d'eau (SWALLEN 1955, MACBRIDE 1936, Fournet 1978, SMITH et al. 1981, NICOSA & RUGOLO DE AGRASAR 1987). Selon le climat régional, les berges des rivières présentent par rapport au milieu environnant des conditions édaphiques soit relativement humides (côte atlantique brésilienne, côte désertique péruvienne), soit relativement sèches au moins saisonnièrement (rives sableuses très drainantes d'Amazonie et du Río Paraná).

Sa distribution en Amazonie commence en amont du Río Trombetas, jusqu'en haute Amazonie, où elle est particulièrement fréquente (HUBER 1909). *G. sagittatum* est notamment caractéristique des berges sableuses inondées des ríos Ucayali et Purus en Amazonie occidentale (HUBER 1906). Elle est également caractéristique des berges humides des rivières de la côte atlantique sud brésilienne (Etat de Santa Catarina) et des îles sableuses et bords de rives du Paraná. Elle constitue des populations denses, appelées par les riverains "cañabravales" au Pérou, "canaviais" dans le sud du Brésil.

#### La colonisation des rives de l'Ucayali

Des semis se développent sur les plages sableuses qui émergent après la crue, à partir de graines déposées par l'eau (*Photo*. 10 & 11). Les plantules sont détruites par la submersion, comme nous l'avons constaté après l'occurrence d'une hausse fugitive du niveau de l'eau pendant la décrue de 1987. Chaque semis produit des tiges de diamètre et de hauteur croissants. Des stolons sont émis en surface dès les premiers stades du développement (*Photo*. 34). Des rhizomes se développent à partir des stolons et de la base des tiges. Les stolons sont sensibles à l'humidité et se fragmentent

rapidement tandis que les rhizomes poursuivent leur croissance. Ces derniers se dressent ultérieurement et chacun d'eux donne naissance à un chaume.

Nous avons déterré un groupe de tiges développées dans le sol sableux sur le bourrelet de la deuxième levée, constituant un clône occupant une surface d'environ 1 m2 (*Photo*. 33). Les rhizomes étaient situés jusqu'à une profondeur de 1 m, émis à partir de divers niveaux, et prolongés par des chaumes d'une hauteur maximale de 6,5 m (sans inflorescence). La situation des chaumes en profondeur est probablement due au mode de développement de la plante, et non à l'apport ultérieur de sédiments, difficilement imaginable, étant donné l'altitude relativement haute du site exploré (levée 2. *cf. Fig.* 13 & 17). L'excavation et l'exposition à l'air provoquent l'émission rapide de stolons à partir des rhizomes, en direction des parois du creux ménagé autour des tiges. Par ailleurs, nous avons observé sur une tige isolée des stolons plongeant vers le sol à partir d'une hauteur maximale de 1,20 m (*Photo*. 13).

Une jeune tige isolée de la levée 2, où le substrat est sableux et recouvert de limons sur 10 cm environ, présente une partie souterraine enfouie sur 56 cm et une partie aérienne de 1 m de hauteur (*Fig.* 63). Des rhizomes courts de 13 cm maximum apparaissent sur la tige souterraine, mais il n'y a pas de stolons.

Il semble que la production de stolons soit liée aux conditions relativement sèches rencontrées par la plante lors de la phase colonisatrice. Elle lui permet de coloniser rapidement la surface du sol. Puis le relais est pris par les rhizomes, qui assurent un ancrage indispensable au maintien de la plante pendant la crue suivante, tandis que la production de stolons est stoppée, peut-être par l'ombrage produit du fait de la croissance des chaumes.

A un certain stade de densité, il n'y a plus d'espace disponible pour le développement de nouvelles tiges. Corrélativement, les conditions du milieu changent sous l'effet du dépôt de sédiments fins (voir ci-dessous). Les conditions édaphiques et microclimatiques deviennent plus fraîches et plus humides, ce qui est accentué par le développement de *Cecropia membranacea* créant de l'ombre au-dessus des *Gynerium* (Deuxième partie, Chapître I). Parallèlement, les tiges dépérissent après la floraison.

G. sagittatum disparaît donc de la végétation, par arrêt de la multiplication végétative dû au changement des conditions écologiques que son développement entraîne, et pour des raisons liées au mode de croissance de la plante.

Celui-ci se rapproche du modèle de Tomlinson, par les caractéristiques de ramification basale au-dessous de la surface du sol (tallage) et la possibilité pour chaque tige de produire son propre système racinaire et de devenir autonome (HALLE & OLDEMAN 1970). Il s'en distingue par la présence de réitérats latéraux sur certaines

tiges.

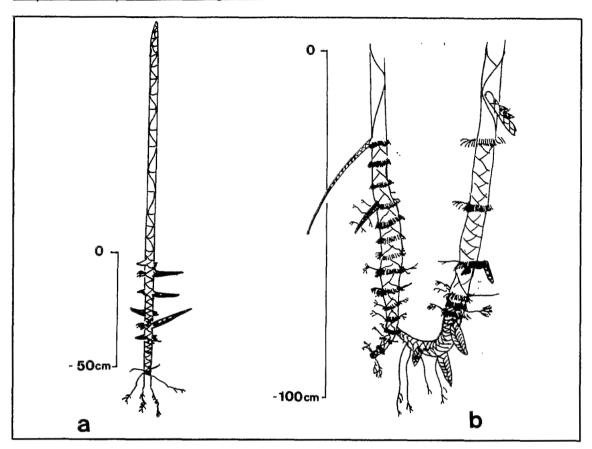


Figure 63 Gynerium sagittatum. a : jeune tige. b : rhizome.

Le développement des clônes fixe le sable, ce qui justifie l'usage de la plante comme fixatrice de dunes au Brésil (voir plus haut), tandis que les chaumes ralentissent les courants, favorisant la sédimentation et l'élévation de la surface du sol. S'installant tout d'abord dans le sable, la plante favorise le dépôt ultérieur de sédiments fins, ce qui permet la germination des ligneux qui ne supporteraient pas les conditions microclimatiques et édaphiques auxquelles les *Gynerium* sont adaptés.

FOSTER et al. (1986) rencontrent des Gynerium en densité beaucoup moindre sur les rives du Madre de Dios dans le Sud du Pérou : 9 tiges pour 9 m2, sur la première levée du transect qu'ils étudient (contre 49 ici), dont la moitié issue de morceaux de tiges déposés par la rivière. Ils mentionnent que les Gynerium se développent en mélange avec d'autres espèces, dont Tessaria integrifolia, et Salix humboldtiana. T. integrifolia, également présent sur les rives de l'Ucayali, colonise les dépôts limoneux épais qui caractérisent les zones affectées par de faibles courants, comme nous l'avons observé par exemple à la pointe aval de l'île Galán.

Il serait à cet égard intéressant de comparer les végétations pionnières ripicoles d'Amazonie, avec la végétation des bords de fleuves dévalant le versant Ouest

des Andes, "végétation ligneuse, souvent à aspect de galeries forestières. Celle-ci peut même exister dans le fond de vallées sèches, où il y a une nappe phréatique" (SCHNELL 1987). Salix humboldtiana, Gynerium sagittatum, Tessaria integrifolia, et Muntingia calabura, particulièrement répandues parmi les végétations pionnières ripicoles d'Amazonie, font partie des composantes majeures de ces végétations, ce qui souligne toute l'importance des conditions édaphiques dans leur développement (cf. Discussion générale).

#### Particularités de Gynerium sagittatum.

La distribution de l'espèce dans des zones climatiques aussi contrastées que l'Amazonie et la côte désertique péruvienne, où il ne pleut pour ainsi dire jamais (la dernière pluie à Lima date de 1974), et sous des latitudes oscillant d'un Tropique à l'autre (soit une amplitude approximative de 45°) souligne la variabilité importante de l'espèce.

Elle montre une adaptation particulière à la dynamique fluviale de Haute Amazonie. Elle se développe en bordure de rivière, colonisant les sédiments sableux, et la floraison est liée au rythme des crues annuelles. Les conditions de sécheresse édaphique ne concernent que la période d'étiage, et l'espèce résiste également à une inondation annuelle pouvant durer occasionnellement trois mois, ce qui représente une adaptation remarquable à des conditions édaphiques particulièrement contrastées.

G. sagittatum pourrait être favorisé, comme Echinochloa polystachya, par les conditions produites par l'alternance des crues et décrues. La phase de sécheresse édaphique serait favorable à la croissance végétative, et/ou la phase d'immersion enclencherait un mécanisme favorable à la floraison tandis que la croissance végétative serait stoppée.

CLEMENTS (1904) propose le terme de "dissophytique" (lat. *dissociare*, dissocier) pour caractériser les végétations colonisatrices de substrats sableux, qui présentent des caractères xérophytes, mais supportent une inondation périodique.

### Conclusion

L'observation de trois espèces colonisatrices des bords de rives illustre leur adaptation à des milieux marginaux, inhospitaliers, et peu propices à la survie des ligneux qu'elles côtoient à peu de distance, ou qui leur succèdent éventuellement dans le développement de la végétation. Ce comportement confirme les remarques de DE

GRANVILLE (1978) sur la plasticité adaptative des Monocotylédonnes en général par rapport aux Dicotylédones, et l'amplitude écologique des milieux auxquels elles sont adaptées. *Echinochloa polystachya*, *Paspalum fasciculatum* et *Gynerium sagittatum* illustrent particulièrement bien cette amplitude écologique, adaptation à une variabilité des conditions non pas dans l'espace, mais dans le temps, suivant la période de l'année.

#### II.- LES LIGNEUX PIONNIERS

Cecropia membranacea et C. latiloba sont deux espèces ligneuses pionnières, dans le sens défini par SANOJA (1985) : héliophilie tout au long de la croissance, nombreuses graines, ramification précoce, pas de réitération adaptative au cours de la réalisation du modèle de croissance, tissus peu durables et légers, système racinaire superficiel, sexualité précoce et bonne aptitude à la réitération traumatique.

Cecropia membranacea Trécul (MORACEAE)
Cetico blanco del bajo (Pérou), Imbaúba das praias (Brésil)

Synonymes:

Cecropia robusta Huber Cecropia laetevirens Huber Cecropia bifurcata Huber

Plante ligneuse dioïque d'une vingtaine de mètres de hauteur en Amazonie centrale (BERG 1978, HUBER 1910). L'espèce atteint trente mètres dans la région de Jenaro Herrera (Loreto, Pérou).

La croissance se déroule selon le modèle de Rauh (HALLE & OLDEMAN 1970). Tous les axes sont orthotropes et équivalents, la croissance est rythmique, la floraison est latérale.

L'inondation favorise la production de racines au contact de l'eau, dont une partie se transforme en échasses. Celles-ci atteignent donc des hauteurs corrélées avec le niveau atteint par l'eau (jusqu'à 2,20 m). L'espèce est rarement observée en milieu de "terre ferme" (interfluves). Dans ce cas, les racines aériennes sont peu développées.

Les feuilles peltées, suborbiculaires, ont un diamètre qui peut atteindre 60 à 65 cm, et sont bordées d'un liseré argenté ; le dessus des feuilles est vert foncé, brillant sur les jeunes feuilles, le dessous est vert pâle et glabre. Les lobes sont en moyenne au nombre de 9, caractérisés par leur extrémité large terminée par une pointe obtuse (Fig. 64). Les pétioles vert pâle sont piquants sur les feuilles âgées.

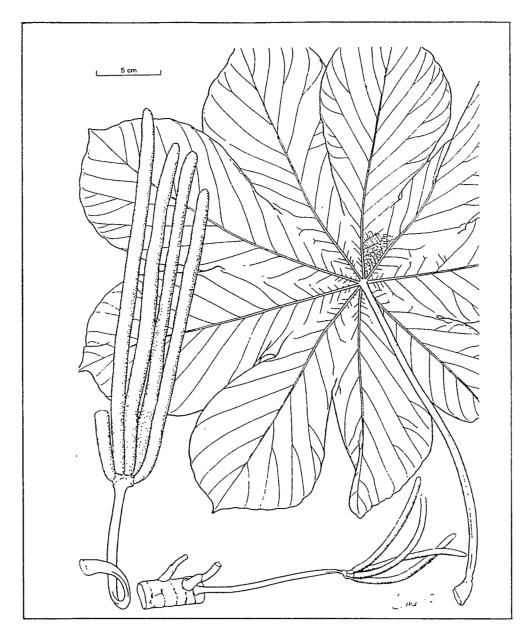


Figure 64. Cecropia membranacea. (D'ap. Spichiger et al., 1989).

Les inflorescences mâles sont constituées de 45 à 55 épis d'une longueur de 10 à 13 cm, les inflorescences femelles de 2 à 4 épis longs d'une vingtaine de centimètres. Le capuchon stipulaire est rouge vif.

L'écorce est tendre, les fibres sont lâches et grossières, de couleur rose pâle à beige clair. La sève est translucide et abondante. L'inondation annuelle entraîne la formation de cernes de croissance, par ralentissement de l'activité cambiale (voir WORBES 1985, 1989). Les tiges sont creuses près de l'apex.

Le système racinaire est du type mixte (KAHN 1977), qui se définit par une

tendance à la résorption de l'appareil racinaire primaire (le pivot et ses racines plagiotropes), avec développement d'un système secondaire constitué de racines échasses.

C. membranacea est reconnaissable notamment par la couleur blanche du tronc dans la partie qui n'est pas submergée. Il se développe sur les sédiments sableux des levées, et supporte une inondation occasionnelle maximale de quatre-vint-dix jours dans la région de Jenaro Herrera.

Myrmécophile, il abrite de petites fourmis rouges agressives très nombreuses, ou noires, de taille moyenne et moins nombreuses. Ce qui laisse supposer que, si le développement de *Cecropia membranacea* est subordonné, comme de nombreux autres *Cecropia*, à la présence de fourmis (JANZEN 1969, 1973, JOLIVET 1986), la plante n'est pas associée à une espèce de fourmis particulière. JOLIVET (1986) mentionne l'existence de 44 espèces de fourmis du genre *Azteca* vivant en symbiose avec les *Cecropia*, et précise que seulement 6 espèces sont des hôtes obligatoires des *Cecropia*, c'est-à-dire qu'elles leur sont inféodées.

Nous avons remarqué que sur les jeunes C. membranacea, des lianes herbacées (Convolvulaceae, Passifloraceae) s'enracinent dans les limons déposés sur les troncs par les crues (Deuxième partie, Chapître I). Ces lianes ne perdurent pas, et sont absentes des Cecropia plus âgés. Dichorisandra hexandra (Commelinaceae) envahit les racines échasses des grands Cecropia, mais ne grimpe pas sur les troncs, alors qu'elle se développe sur les proches Calycophyllum spruceanum et Ficus insipida (levée 5). JANZEN (1969) explique l'absence de lianes sur les Cecropia par l'action nocturne destructrice de fourmis du genre Azteca sur ces lianes, ayant un rôle de protection vis-à-vis de la plante en empêchant le développement de lianes héliophiles. Ces dernières sont des concurrents sévères pour la lumière, notamment "on permanent river edges" (ibid.), comme l'indique d'ailleurs le développement important des lianes herbacées sur Gynerium sagittatum. Par ailleurs, le pied des jeunes Cecropia membranacea est au centre d'un cercle dépourvu de Gynerium, mais occupé par de petites graminées. Il peut s'agir d'une conséquence de l'activité des fourmis, d'une réaction allélopathique à l'émission d'un composé chimique, ou d'une concurrence pour l'espace racinaire, ou de la combinaison d'un, deux ou de ces trois éléments.

#### Utilisation

Le bois des *Cecropia* contient un pourcentage élevé de cellulose, et peut être utilisé dans la fabrication de pâte à papier. Il est également utile à la construction de radeaux, flotteurs, caisses, et comme bois de feu. Il aurait également servi à la fabrication de charbon utilisable pour la poudre à feu (PIO CORREA 1978). L'infusion

des feuilles et de l'écorce de certaines espèces serait un remède efficace contre la fièvre, diurétique et tonique cardiaque (SOUKUP 1987).

#### Aire de répartition

L'espèce serait limitée aux rives de l'Amazone-Solimões au Brésil, et aux affluents d'eaux blanches du sud-ouest amazonien (BERG 1978). Nous l'avons rencontrée le long de cours d'eau d'interfluves, sur sédiments alluviaux, et une seule fois sur sol ferrallitique. Elle portait alors des racines échasses limitées à 50 cm de hauteur environ.

Elle pousse en mélange avec *Cecropia latiloba* sur les plages d'Amazonie centrale (HUBER 1909, GUILLAUMET, comm. pers.), mais chacune de ces deux espèces constitue au Pérou des peuplements pionniers monospécifiques. Sur les aires inondables défrichées, elles peuvent se développer côte à côte.

#### Mode de colonisation et système racinaire

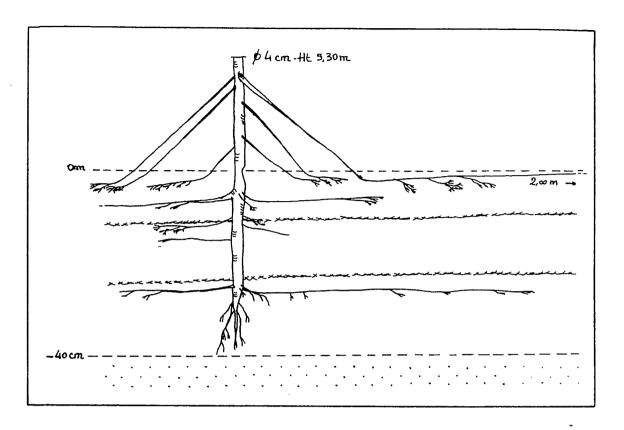
Les semis se développent dans le sédiment limoneux qui se dépose à la faveur des conditions de circulation d'eau créées par la présence des *Gynerium*, et à l'ombre de ces derniers.

L'excavation de deux jeunes *Cecropia* sur une levée récente (levée 2) montre l'existence de niveaux de production racinaire en relation avec les dépôts (*Fig.* 65 a). Lors de la croissance de la plantule, des racines souterraines plagiotropes se développent latéralement. Le dépôt ultérieur d'autres sédiments induit une nouvelle production de racines. Les racines plagiotropes anciennes amorcent alors une croissance vers le haut et leur extrémité se rapproche de la surface.

L'extrémité des racines plagiotropes s'éloigne rapidement du tronc, comme en témoigne cette racine de 5,80 m de longueur sur un individu de 4,3 cm de diamètre et 5,50 m de hauteur (*Fig.* 65 b).

On peut en déduire que sous un peuplement pionnier de *Cecropia*, le réseau racinaire qui se met en place se densifie rapidement, contribuant à inhiber le développement racinaire des autres ligneux. L'orientation des racines d'un jeune *Maquira coriacea* de 11 cm de diamètre que nous avons déterré avait été influencée par la présence des racines de *Cecropia* avoisinants (*Fig.* 75).

L'excavation d'un *Cecropia* de 22 m de hauteur et 28 cm de diamètre dans la zone de transition entre la dépression B et la quatrième levée, où une couche de limons de 50 cm recouvre un sédiment à 90% sableux (dont 24% de sable grossier), mit à jour un système racinaire dont la base pénètre à peine dans le sable, tandis que des racines partent latéralement du pivot pour remonter vers la surface (*Fig.* 66). Le



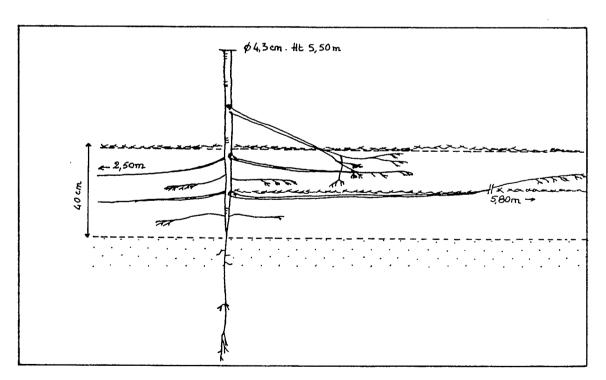


Figure 65. Systèmes racinaires de jeunes Cecropia membranacea. **a** : des racines plagiotropes sont émises au fur et à mesure des dépôts successifs. Hauteur : 5,30 m. Diamètre : 4 cm. **b** : l'extrémité des racines plagiotropes s'éloigne rapidement du tronc, et se développe en remontant vers la surface. Hauteur : 5,50m. Diamètre : 4,30 m.

même schéma a été observé sur le système racinaire d'un *Cecropia* en bordure de rive concave (Ø 54 cm): le pivot fait un coude juste au-dessus du niveau sableux, et le système racinaire est limité à la couche limono-sableuse (*Fig.* 67).

L'arbre adulte possède un système racinaire superficiel, qui peut être très étendu autour du tronc, s'il n'est pas limité par la présence de *Cecropia* voisins (*Fig.* 68). Les racines issues du pivot croissent en remontant vers la surface. Nous avons vu que ce phénomène était visible dès les jeunes stades de croissance (*Fig.* 65), lié aux dépôts successifs, qui enfouissent également la base cônique des troncs (*Photo.* 35). La compétition intense pour l'espace est responsable des soudures de racines (Deuxième partie).

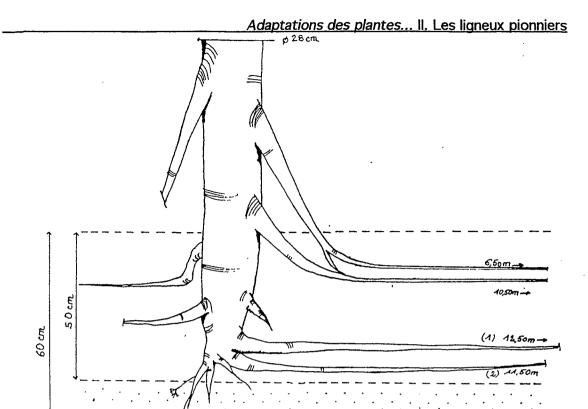
La germination se fait dans un premier temps dans les limons superficiels, et la croissance se poursuit en fonction de la sédimentation limoneuse. Le système racinaire ne pénètre pas dans le sable sous-jacent, si celui-ci n'est pas suffisamment enrichi en limons.

L'implantation de *C. membranacea* est donc conditionnée par l'apport de limons postérieur au dépôt sableux de bord de rive. Sa présence est subordonnée à l'action du peuplement pionnier de *G. sagittatum*, qui stabilise la levée sableuse, ralentit les courants qui la parcourent, et permet ainsi que le sable soit recouvert de dépôts fins, dans lesquels germent les *Cecropia*.

Nous avons vu que les reliefs bas et proches des chenaux sont parcourus de courants, et des sédiments sableux s'y déposent (Première partie, chapître III). Les reliefs élevés sont seulement atteints par la couche supérieure de la nappe d'eau, qui transporte des sédiments fins. *C. membranacea* s'installe sur les reliefs élevés et limoneux de bord de rive.

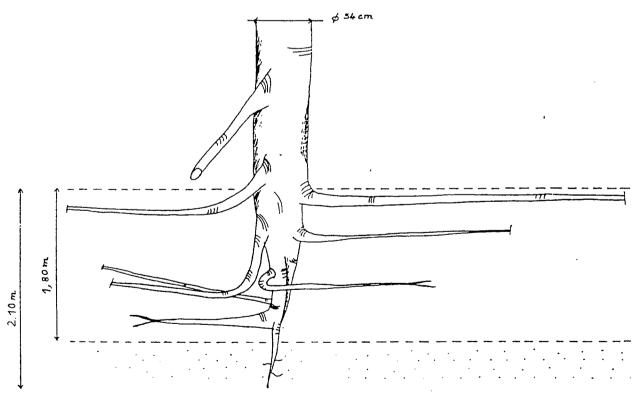
Une levée basse sera généralement sableuse, et recouverte ultérieurement par des sédiments fins. La migration des particules fines est favorisée dans le sable. Donc à terme, une levée, même fortement sableuse, pourra porter un peuplement de *Cecropia* grâce à l'apport de sédiments fins, si la durée d'inondation n'est pas trop longue. Par ailleurs, une levée haute est généralement limoneuse, car elle est hors d'atteinte des courants violents. La proportion de sédiments fins est suffisante pour le développement des *Cecropia*, bien que la quantité d'apports ultérieurs soit réduite.

C. membranacea est peu tolérant à l'inondation, mais ses affinités édaphiques représentent néanmoins une adaptation aux conditions géomorphologiques prévalant sur les rives de l'Ucayali.

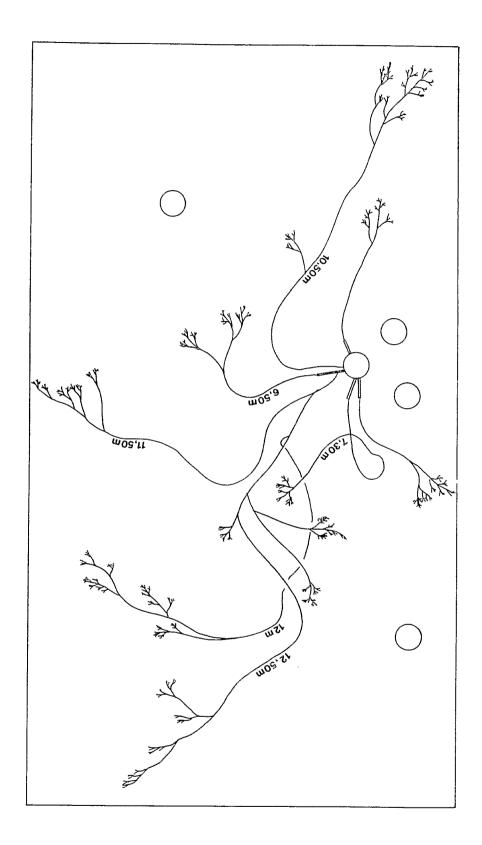


<u>Figure 66</u>. Système racinaire d'un *Cecropia membranacea* adulte de la levée 4. Le pivot ne pénètre pas dans le sable, mais se prolonge, de même qu'une partie des racines échasses, par de longues racines plagiotropes qui remontent vers la surface à leurs extrémités.

Hauteur : 22 m. Diamètre : 28 cm.



<u>Figure 67</u>. Système racinaire d'un *Cecropia membranacea* adulte tombé en bord de rive. La croissance du pivot et des racines plagiotropes est limitée à la couche sédimentaire limoneuse.



<u>Figure 68</u>. Système racinaire d'un *Cecropia membranacea* adulte (*cf.* fig. 66) dans un espace dépourvu d'autres *Cecropia*.

# Cecropia latiloba Miquel (MORACEAE) Cetico negro del bajo (Pérou), Imbaúba das praias (Brésil)

Synonymes:

Cecropia paraensis Huber Cecropia stenostachya Warburg

Plante ligneuse dioïque. De 4 à 15 mètres de hauteur en Amazonie centrale (BERG 1978, HUBER 1910), elle atteint 15 à 17 m dans la région de Jenaro Herrera (Loreto, Pérou).

Son modèle de croissance correspond, comme pour *C. membranacea*, au modèle de Rauh (HALLE & OLDEMAN 1970).

Les feuilles peltées, suborbiculaires, ont un diamètre qui varie de 42 à 57 cm de diamètre. A sortir de la stipule, qui est vert pâle sur les jeunes arbres, et rouge vif à rouge brun sur les arbres adultes, la jeune feuille est orangée sur la face supérieure, blanchâtre sur la face inférieure. Les nervures et le pétiole des jeunes feuilles sont rouge foncé, et le dessous est blanc. Au plein stade de son développement, la feuille est vert foncé, terne et rêche sur le dessus, et blanchâtre ou franchement blanche, douce au toucher, dessous. Le pétiole est légèrement rugueux.

Une des difficultés à distinguer Cecropia latiloba de C. membranacea à partir des caractères végétatifs est due au polymorphisme des feuilles et à la variabilité de la densité de l'indûment blanc sur la face inférieure. Les feuilles des jeunes arbres ont des lobes profonds et nombreux (jusqu'à 15), tandis que sur les arbres adultes, les lobes des feuilles varient de 9 à 12 en moyenne, et sont beaucoup moins découpés (Photo. 26 & 36).

L'inflorescence mâle est constituée d'une quarantaine d'épis de 2 à 3 mm de diamètre de 11 cm de longueur en moyenne. Les inflorescences femelles sont constituées de 2 à 4 épis de 1,5 à 2 cm de diamètre et longs de 9 à 11 cm. Les pédondules sont fréquemment rouge-brun.

L'espèce est reconnaissable notamment par son rhytidome foncé, et l'extrémité de ses rameaux rouge à brun foncé. Comparativement à *C. membranacea*, le bois est dur, l'écorce est rose pâle à rose foncé à la coupe, à fibres serrées, et odorante.

Comme pour *C. membranacea*, le système racinaire est de type mixte. Les racines échasses montent à de moindres hauteurs sur les troncs de *C. latiloba*, et ne semblent pas être liées à la hauteur de la nappe d'eau pendant l'inondation comme chez *C. membranacea* (elles monteraient alors jusqu'à 5 m au-dessus du sol!).

L'espèce est myrmécophile, et abrite de petites fourmis rouges agressives, ou noires et non agressives pour le collecteur. PIO CORREA (1978) mentionne la présence de fourmis noires du genre *Lasius*, entre autres, sur *Cecropia latiloba*.

L'action des fourmis (JANZEN 1969) se manifeste sur *C. latiloba*, comme sur *C. membranacea*. Les jeunes plants de *Maclura tinctoria* qui s'installent sous les *C. latiloba* sont envahis de lianes (*Cissus erosa* et *Palicourea sp.*), alors que ces dernières se limitent aux racines échasses des *Cecropia*, de la même manière que nous l'avons signalé pour *Dichorisandra hexandra* sur *C. membranacea*.

#### Utilisation

L'utilisation du bois de *C. latiloba* est peut-être possible de la même façon que pour *C. membranacea*. Cependant, le bois de *C. latiloba*, plus lourd, le rend moins facilement transportable, et il se développe naturellement dans des zones marécageuses plus éloignées des chenaux.

#### Aire de répartition

L'espèce est présente le long du cours de l'Amazone au Brésil. Elle est également mentionnée au Vénézuéla et au Surinam (BERG 1978). Elle est abondante, dans la région d'Iquitos, dans les zones basses éloignées des chenaux principaux, en peuplements monospécifiques, ou en mélange avec *Maclura tinctoria* notamment (Deuxième partie). Nous l'avons par ailleurs trouvée sur les bords humides de petits cours d'eau d'interfluves près d'Iquitos, représentée par des individus isolés, à racines échasses peu développées en comparaison avec les *Cecropia* de la plaine alluviale.

#### Mode de colonisation

Nous avons rencontré deux modes de colonisation de C. latiloba.

C. latiloba constitue des peuplements denses dans les zones longuement inondées par des eaux calmes chargées en sédiments argileux. De jeunes individus s'installent en nombre à la faveur d'une faible crue (Photo. 37). Pendant les hautes eaux, les habitants viennent pêcher des poissons : la "gamitana" (Colossoma sp.), et la "lisa" (Leporinus sp.) dans ces zones. Les dépôts sont fins, constitués de sédiments argileux. Il peut s'agir de la colonisation d'espaces situés en forêt, restés vierges de végétation ligneuse du fait d'une inondation trop longue, à taux de sédimentation très faible. L'ombrage procuré par la végétation environnante et l'installation des Cecropia anéantit rapidement les petites graminées et Cyperaceae (Scleria sp.) au sol. La faiblesse des courants dans ces zones, et la concentration des plantules, confortent

l'hypothèse selon laquelle les poissons seraient les principaux vecteurs de dissémination des graines.

Dans le cas de chenaux secondaires en voie de comblement, les courants sont plus violents (voir dépression A, par exemple) et l'espèce s'implante sporadiquement. Dans un premier temps, les semis sont protégés par le tapis de graminées (*Echinochloa polystachya*, *Paspalum fasciculatum*, *Oryza grandiglumis*).

Lorsqu'ils se développent et que leur tige s'allonge, leur maintien devient difficile, car pendant la crue, les courants exercent une poussée sur la tige. Les sédiments limono-argileux, imbibés d'eau, donc fluants, ne permettent pas un ancrage suffisant, et la tige prolongée par son pivot s'incline dans le sens du courant. Le pivot peut ainsi se trouver en position presque horizontale, finalement caractérisé par des coudes formés à chaque décrue, quand la croissance verticale de la tige peut reprendre (Photo. 38, &39). Tous les jeunes plants ne résistent pas à un tel traitement, et une partie des jeunes *Cecropia* est emportée.

Si les conditions d'inondation sont régulières, la colonisation se fait progressivement au fur et à mesure que la sédimentation progresse, que le niveau du sol s'élève, que les courants ralentissent.

Si les conditions d'inondation sont irrégulières la colonisation a lieu par vagues. Il en résulte alors une population d'arbres d'âge varié. Cependant, en-dessous d'un certain diamètre, les tiges s'altèrent au niveau maximum atteint par la crue, et des réitérations traumatiques se développent en étage après la baisse des eaux (*Photo*. 40). L'ensemble des jeunes arbres qui, au cours d'une période de plusieurs années, ont résisté aux inondations, réitèrent alors au même niveau, et sont de hauteur totale équivalente, malgré des âges et des diamètres différents.

#### Système racinaire

La sensibilité aux courants est accentuée par le caractère superficiel du développement racinaire (*Photo*. 41 & 42), qui peut être dû à des causes endogènes (ATGER 1991), ou être une réaction adaptative du système racinaire à l'inondation, comme cela se produit chez certaines espèces des régions tempérées. DICKSON *et al.* (1965) ont montré qu'en conditions expérimentales de saturation en eau du sol, *Platanus occidentalis* (Platanaceae) et *Fraxinus pennsylvanica* (Oleaceae) développent un système de racines adventives en surface pendant que la croissance du système racinaire souterrain est interrompue. HOOK *et al.* (1970, 1971, *in* HOOK & BROWN 1973) ont montré par ailleurs que les racines adventives produites sous l'eau en réponse à l'inondation chez certaines espèces ont une meilleure capacité respiratoire que les racines produites avant l'inondation. Les racines secondaires souterraines

meurent, mais sont remplacées par de nouvelles racines secondaires émanant de la tige principale en surface.

L'abondance des racines adventives chez *C. latiloba* et *C. membranacea*, par rapport aux arbres observés sur les interfluves, pourrait répondre à une déficience en oxygène dans les horizons superficiels du sol (*Photo.* 17 & 41).

Le développement des racines adventives de *C. latiloba* appelle par ailleurs plusieurs remarques.

Elles se développent fréquemment en direction de matière organique en décomposition : tronc mort couché sur le sol, souche en décomposition, etc... (*Photo*. 43 & 44). Cette orientation préférentielle des racines vers la matière organique disponible avait déjà été soulignée par KAHN (1983) (voir aussi *Photo*. 46). On peut émettre l'hypothèse que la profusion des racines échasses chez les *Cecropia* des zones inondables, si elle est due à la présence asphyxiante de l'eau, peut également être liée à la teneur de cette dernière en substances nutritives. Nous y reviendrons à propos de *Ficus trigona*.

Ces racines échasses donnent parfois naissance à des réitérations caulinaires (*Photo*. 47), ou c'est l'inverse qui se produit (*Photo*. 48). On peut interpréter ces évènements comme une tendance à la reproduction végétative. Parfois, deux troncs et leurs systèmes racinaires se trouvent ainsi liés, sans qu'il soit possible de déterminer si c'est le résultat d'une réitération racinaire ou caulinaire (*Photo*. 49, 50). Un obstacle peut également dévier l'orientation d'une racine, et celle-ci acquiert alors un comportement morphologiquement lianescent (*Photo*. 51).

#### Influence rétroactive sur le taux de sédimentation

Le développement de racines échasses explorant le sol à proximité des troncs constitue un obstacle à la circulation de l'eau pendant la crue. Les débris de matière organique transportés par l'eau sont piégés par les racines, et ils renforcent le dépôt des sédiments. Peu à peu, le niveau du sol monte autour des *Cecropia* (*Photo.* 52, 53 & 54).

Par ailleurs, la germination de *C. latiloba* a lieu fréquemment sur des sources de matière organique en décomposition, des troncs tombés au sol par exemple, ou des souches d'arbres cassés. La croissance s'initie par conséquent au-dessus de la surface du sol, ce qui représente un abri à l'égard de l'inondation.

### Adaptation à l'inondation

Malgré une croissance relativement lente, *C. latiloba* est plus tolérant que *C. membranacea* à l'inondation, sous plusieurs aspects.

Ses tissus sont résistants à l'eau.

La submersion détruit les feuilles, mais de l'apex des tiges naissent de nouvelles feuilles dès la baisse du niveau de l'eau (*Photo*. 55) .

La capacité de réitération traumatique est relativement élevée, et s'exprime dans des conditions d'implantation difficiles. Les *Cecropia latiloba* qui s'installent dans les zones parcourues de courants réitèrent abondamment. Ce n'est pas le cas de ceux qui colonisent les zones envahies d'eaux calmes, dont les plantules poursuivent normalement leur croissance apicale.

- Le système racinaire est superficiel et les racines échasses particulièrement nombreuses et développées.
  - La dispersion des graines est assurée par les poissons.

## Conclusion

Cecropia membranacea constitue un stade ligneux pionnier, après le stade graminéen à Gynerium sagittatum, dans la succession de végétation des levées. Il s'implante grâce à l'évolution des conditions microclimatiques et édaphiques induites par la présence de Gynerium sagittatum.

C. membranacea s'inscrit clairement dans une succession d'espèces, dépendant de conditions édaphiques peu contraignantes assurées par un substrat sablo-limoneux bien drainé et peu inondé.

Cecropia latiloba colonise les dépressions basses et argileuses, au-dessus d'un certain seuil d'inondation. Contrairement à C. membranacea, le succès de son installation est tributaire du rehaussement de la surface du sol qui peut être extrêmement limité dans les zones éloignées du passage des eaux chargées en sédiments, et non du développement du stade graminéen qui le précède dans la succession. L'installation de C. latiloba est donc subordonnée à l'évolution des conditions géomorphologiques, qui peut être très lente, et non à la modification des conditions écologiques induites par la végétation elle-même. Si les conditions géomorphologiques n'évoluent pas suffisamment pour permettre l'arrivée d'autres espèces, C. latiloba se régénère (Deuxième partie). Le développement de la végétation, fortement soumis aux contraintes abiotiques qui caractérisent les zones colonisées par cette espèce (sols argileux à drainage déficient, inondation annuelle et prolongée, taux de sédimentation faibles), ne permettent pas l'expression d'une dynamique successionnelle.

Le taux de croissance rapide qui suit la germination permet aux feuilles des Cecropia d'être rapidement hors de portée de la nappe d'eau lors de l'inondation suivante. Si le système racinaire suit une courbe de croissance similaire, cela permettrait aux plantes d'assurer un ancrage suffisant pendant le même temps.

Les systèmes racinaires de ces deux *Cecropia* se construisent de façon similaire par le développement d'un pivot, suivi par l'émission de racines plagiotropes, puis celle de racines adventives.

Ce schéma correspond également au mode de développement du système racinaire de *Cecropia obtusa* (ATGER 1992). L'interruption de croissance du pivot de *C. latiloba* que j'ai observée pourrait être due à l'occurrence de conditions anaérobies pendant plusieurs mois par an.

## III.- AUTRES LIGNEUX

# A. Arbres

Les quatre espèces arborescentes dont nous allons aborder la description ont plusieurs points communs, dans leur ensemble, et prises deux à deux.

# Ficus insipida Wildbread ssp. insipida (MORACEAE) Ojé (Pérou), Cuaxinguba (Brésil)

Synonyme:

Ficus anthelmintica Martius

Arbre de hauteur maximale comprise entre 40 et 45 m. L'espèce développe de grands contreforts, et les frondaisons s'étalent en large couronne aplatie chez les individus âgés (*Photo*. 56 & 57). Tous les axes sont orthotropes, la floraison est latérale.

Sur les jeunes arbres d'avenir, les feuilles sont vert foncé, ternes, rêches sur la face inférieure, et peuvent atteindre des dimensions de 20 x 10 cm environ. Les feuilles des arbres adultes, dans la canopée, sont coriaces et brillantes, glabres sur les deux faces avec des nervures proéminentes sur la face inférieure, et mesurent 3 à 4 cm par 8 à 10 cm. Elles sont situées plus particulièrement à l'extrémité des rameaux. Les pétioles mesurent 3,5 à 5,5 cm, les stipules 7 à 16 cm (*Fig.* 69). La longueur des stipules est un caractère important de reconnaissance de l'espèce (BERG 1984).

La couleur de l'écorce varie du blanchâtre au gris foncé, parfois presque noir sur les contreforts, tandis que les rameaux sont vert pâle sur les jeunes arbres du sous-bois, et très foncés sur les arbres adultes. L'intérieur de l'écorce est blanc à rose foncé, et le latex blanc, plus ou moins abondant. La dureté du bois est intermédiaire entre celle de *Cecropia membranacea* et celle de *Maquira coriacea*.

Les figues mûres sont vertes et odorantes et mesurent 3 cm de diamètre à Panama (MILTON et al. 1982). La dispersion est assurée par des chauve-souris plus que par des oiseaux, la fructification est asynchrone tout au long de l'année (MILTON et al.

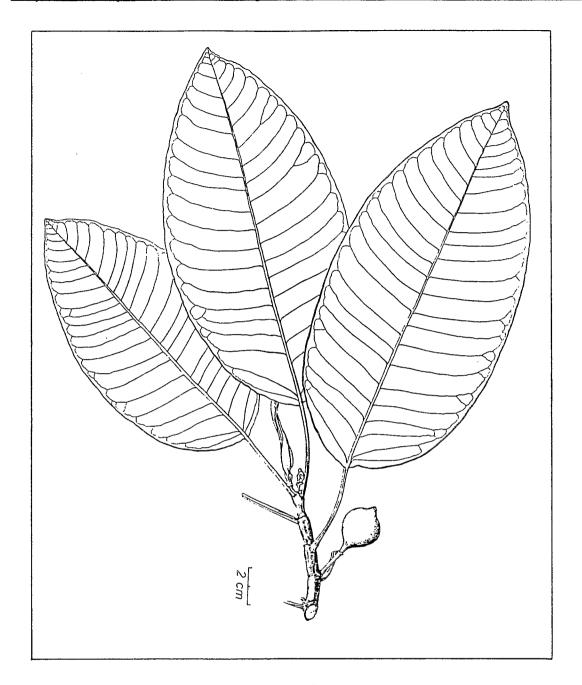


Figure 69. Ficus insipida. (Source: Berg 1984).

1982, REIS & GUILLAUMET 1983). Nous avons observé des figues tombées au sol avant la pollinisation, ou collecté des fruits sur les arbres au même stade, sans rencontrer de fruits mûrs. MILTON et al. (op. cit.), précisent au sujet des peuplements pionniers de F. insipida à Barro Colorado Island : "trees often initiated fruit crops but did not always carry them to maturity for a variety of reasons now under study".

THOMAS (1988) signale que les caractéristiques pédologiques influent sur la production de fruits de *Ficus capensis*, espèce commune sur les bordures de forêtsgaleries en Côte d'Ivoire. Or, *F. insipida* abonde le long des rives de cours d'eau ou de

lacs à Panama (MILTON et al., op. cit.), et en Amazonie. Il n'est pas impossible que l'inondation annuelle et l'hydromorphie des sols perturbent la phénologie de *F. insipida* dans ces milieux où il ne pourrait donc se régénérer.

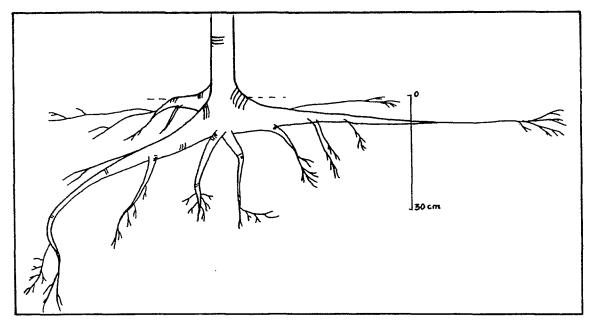


Figure 70. Ficus insipida. Système racinaire superficiel à contreforts. Ht: 8 m. Ø: 6,5 cm.

Le système racinaire est caractérisé par l'apparition précoce de contreforts qui se développent par la suite de façon importante (<u>Fig.</u> 70). La croissance du pivot est rapidement stoppée, tandis que des racines plagiotropes se développent. Le système racinaire reste superficiel, même sur sol bien drainé, ce qui pourrait indiquer une adaptabilité aux sols hydromorphes (JENIK 1976).

Nous avons constaté la présence de nids de petites fourmis rouges agressives sur certains arbres, nids qui se développent principalement sur le tronc ou les branches maîtresses, et se "ramifient" le long des branches plus petites.

#### Utilisation

Le latex est réputé dans la région d'Iquitos pour sa toxicité. Il est utilisé en quantité soigneusement dosée dans la préparation d'un remède vermifuge.

Il serait également tonique dans certaines préparations. Pris à petites doses pendant plusieurs jours, accompagné d'un régime alimentaire d'un mois, il serait un reconstituant physique efficace (PADRE VILLAREJO, cité par SOUKUP 1987). Une poudre fabriquée à partir du latex et destinée à un usage pharmaceutique aurait été exportée à une certaine époque(*Ibid.*).

Le bois est léger et blanc, utilisé dans la construction de pirogues, la confection de récipients. Les fibres de l'écorce s'extraient facilement et peuvent être utilisées

pour la confection de tissus (PIO CORREA 1984).

#### Aire de répartition

L'espèce est néotropicale, et naturellement associée aux milieux ripicoles, alluviaux ou palustres, aussi bien en Amérique centrale (MILTON et al. 1982) qu'aux Antilles (FOURNET 1978) et dans le bassin amazonien. On la rencontre également en forêt secondaire jeune.

Elle est signalée au Brésil (du Mato Grosso jusqu'à Santa Catarina), au Paraguay et en Argentine (BERG 1985).

Sa répartition dans le bassin amazonien est irrégulière, et DUCKE & BLACK (1953) précisent que *Ficus insipida* "is a characteristic tree of the flooded shores of the Upper Amazon".

#### Ecologie

La densité de *F. insipida* dans les végétations pionnières des rives de l'Ucayali est remarquable. GAUTIER-HION & MICHALOUD (1989) relèvent en Côte d'Ivoire et au Gabon la présence marquée de *Ficus* terrestres dans des végétations secondaires, sur les lisières, ou en zone marécageuse de forêt ouverte, tandis qu'en forêt primaire, les *Ficus* sont presque exclusivement des hémi-épiphytes. Ils donnent les valeurs de 46,5 individus par hectare en bordure de rivière au Gabon, 51,3 individus en forêt de Côte d'Ivoire pour ces *Ficus* pionniers.

La densité maximale que nous avons mesurée, extrapolée à l'hectare, donne des chiffres compris entre 100 (levée 7A) et 300 individus/ha (levée 8). Cette mesure n'est pas directement comparable à des mesures réellement effectuées sur un hectare ; elle permet cependant de souligner l'abondance locale de l'espèce. MILTON et al. (op. cit.) observent à Panama une densité de Ficus terrestres 5 à 9 fois supérieure en forêt secondaire jeune par rapport à la densité relevée en forêt âgée. Parmi ces espèces, F. insipida est particulièrement bien représenté, absent des forêts secondaires âgées et de la forêt primaire, excepté le long des rives, ou dans les chablis. Ces observations confirment le caractère héliophile et ripicole de l'espèce, et, de même que l'absence hypothétique de régénération.

Le caractère pionnier de *F. insipida* se traduit néanmoins par une apparition des semis dès le stade à *Gynerium*, avec une affinité héliophile moins marquée que chez les *Cecropia*, mais qui persiste tout au long de la croissance, ainsi que par la grégarité dans les zones basses où la durée d'inondation élimine bon nombre d'espèces forestières. Ce comportement place *F. insipida* parmi les espèces ligneuses les plus tolérantes à l'inondation.

# Calycophyllum spruceanum (Benth.) Schum. (RUBIACEAE) Capirona (Pérou), Páo mulato (Brésil)

Arbre pouvant atteindre 45 m de hauteur, peut-être plus (*Photo*. 58). Le tronc est lisse et se caractérise par une desquamation du rhitydome, dont la base du tronc porte en permanence des lambeaux (*Photo*. 59 & 60). L'écorce est verte ou couleur de bronze après la desquamation, et vire au rouge-brun intense par la suite. Le tronc orthotrope porte des branches plagiotropes, qui s'allongent par apposition des articles. Les entrenoeuds sont de longueur irrégulière (1 à 4 cm), ce qui pourrait indiquer une croissance rythmique, endogène, ou liée à l'inondation annuelle.

Les feuilles sont oblongues, légèrement acuminées, glabres et brillantes, longues de 10 à 14 cm, larges de 4 à 6 cm. Les fleurs blanches émergent de bractées caduques. Elles portent des étamines rouges et sont disposées en cimes terminales. Une capsule pubescente, grisâtre, longue de 4 à 5 mm, libère de très petites graines ailées dispersées par le vent. La floraison est précoce (nous avons pu collecter des échantillons sur un jeune arbre de 8 m de hauteur en végétation secondaire) et a lieu pendant les hautes eaux (Décembre-Janvier).

Le bois est particulièrement dur (les premiers coups de *machete* rebondissent sur le tronc).

Le système racinaire est profond dès les jeunes stades de croissance (*Fig.* 72). Un pivot robuste initie la croissance racinaire, et continue de s'allonger, donnant naissance à des racines plagiotropes fines. La profondeur du système racinaire est également mentionnée par HOYOS (1983).

#### Utilisation

Les jeunes arbres sont très recherchés comme bois de feu domestique.

Le bois était également utilisé comme combustible pour les bateaux à vapeur. Il est blanc crème, résistant à l'humidité, et utilisé pour la construction et en menuiserie (PIO CORREA 1984).

### Aire de répartition

Calycophyllum spruceanum est mentionnée comme l'une des espèces les plus communes des forêts à Astrocaryum jauari de la plaine alluviale amazonienne, telles qu'elles ont été définies par HUBER (1906). Elle est de plus en plus fréquente de l'Atlantique jusqu'en Haute Amazonie, où elle constitue des peuplements denses appelés

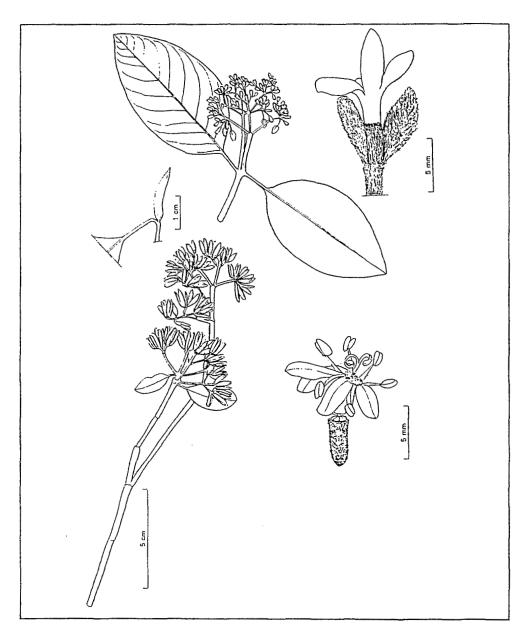


Figure 71. Calycophyllum spruceanum. (Source: Spichiger et al., 1989)

"capironales" par les Péruviens. Elle est donc particulièrement associée aux biotopes de la plaine alluviale (HUBER 1909, DUCKE 1948, RIZZINI 1978). Nous l'avons également rencontrée occasionnellement sur interfluve (Arboretum Jenaro Herrera).

### **Ecologie**

Calycophyllum spruceanum se développe de façon grégaire dans certaines conditions d'inondation. Nous l'avons observé sur une transition entre une levée bien drainée et une dépression marécageuse (Deuxième partie, Levée 7B). Dans cette zone

s'opère une conjonction entre une inondation prolongée et un drainage interne relatif où la durée d'inondation constitue un facteur limitant pour de nombreuses plantes. Nous avons par ailleurs relevé une relative indifférence de *C. spruceanum* à la durée d'inondation sous le peuplement de *Cecropia membranacea*.

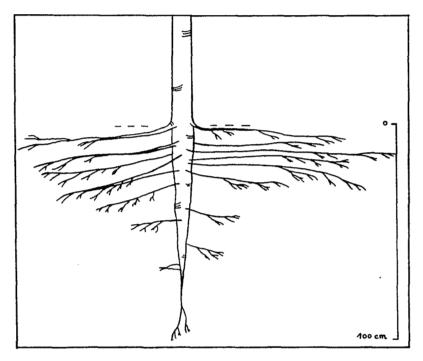


Figure 72. Calycophyllum spruceanum. Système racinaire pivotant. Ht: 7,5 m.  $\emptyset$ : 6,5 cm.

Le vent assure un mode de dispersion efficace, l'espèce apparaît tôt dans les successions de levées. La croissance des jeunes plants est rapide en terrain ensoleillé (Deuxième partie), ce qui lui permet d'atteindre en peu de temps une hauteur suffisante pour éviter la submersion, fatale aux plantules de nombreuses espèces.

D'après JENIK (1976), la morphologie du système racinaire profond et pivotant serait indicatrice d'un bon drainage interne.

Ces zones de transition sont circonscrites, *Calycophyllum spruceanum* est une espèce longévive émergente de la forêt ripicole amazonienne d'eaux blanches, et les "capironales" perdurent longtemps dans le paysage.

Calycophyllum spruceanum est la plus haute espèce arborescente tolérante à l'inondation.

Dans le cas des "capironales", l'espèce qui domine la forêt ripicole finalement constituée, domine la végétation dès les premiers stades de son développement, et tout au long de son évolution.

# Maquira coriacea (Karsten) C.C.Berg (MORACEAE) Capinurí (Pérou), Muiratinga (Brésil)

Synonymes:

Pseudolmedia coriacea Karsten
Olmediophaena coriacea (Karsten) Karsten
Olmedia obliqua Huber
Pseudolmedia obliqua (Huber) Ducke
Olmediophaena obliqua (Huber) Ducke
Olmedia maxima Ducke
Olmediophaena maxima (Ducke) Ducke

Arbre dioïque pouvant atteindre 50 m de hauteur (DUCKE & BLACK 1953), qui se caractérise notamment par le vert foncé de ses feuilles, et la blancheur du tronc. Le latex est jaune pâle et abondant. Les feuilles sont fréquemment dissymétriques de part et d'autre de la nervure centrale, glabres et brillantes sur la face supérieure, légèrement pubescentes sur la face inférieure, acuminées (*Fig.* 73). La floraison est latérale. Les inflorescences mâles sont souvent groupées, les inflorescences femelles sont solitaires ou par paires (BERG 1972). Le fruit peut atteindre 15 mm de long.

La croissance de l'arbre se caractérise par l'élagage naturel d'une partie des branches plagiotropes, qui laissent en tombant une cicatrice typique des arbres du modèle de Cook (HALLE & OLDEMAN 1970, BERG 1977). La dureté du bois est légèrement supérieure à celle de *Ficus insipida*.

Le développement du système racinaire s'initie par un pivot et se poursuit par la croissance de racines plagiotropes à partir de la base du tronc. A partir de ces racines se développent des contreforts de taille moyenne (*Fig.* 74), tandis qu'une nouvelle phase orthotrope de racines complète le développement du système, qui reste superficiel par rapport à celui de *Calycophyllum spruceanum*, mais explore un espace plus profond que *Ficus insipida*.

#### Utilisation

Le bois de *M. coriacea* est utilisé dans la fabrication de contreplaqué (LOPEZ PARODI & FREITAS 1990).

Le nom "muiratinga" signifie "bois blanc", et se réfère probablement à l'aspect extérieur du tronc (PIO CORREA 1984). Le latex est signalé comme mortellement toxique (FROES, cité par BERG 1978).

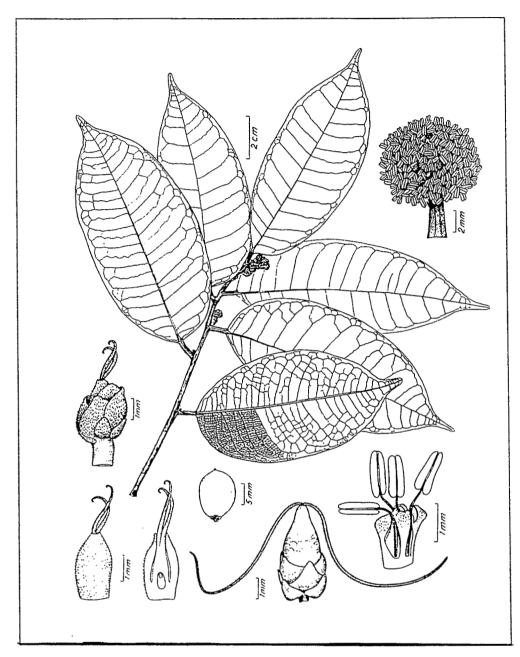
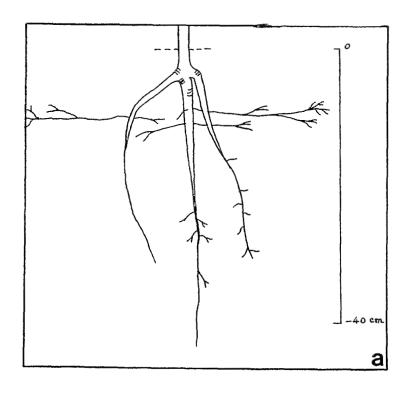


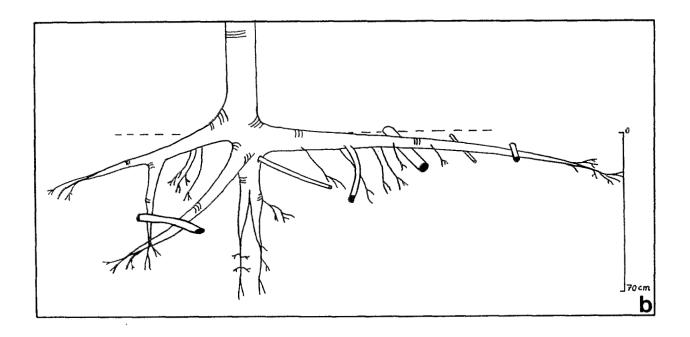
Figure 73. Maquira coriacea. (Source: Berg 1982)

L'espèce est utilisée, ainsi que *Clarisia biflora* et *Clarisia nitida* (qui portent également le même nom vernaculaire), dans le traitement des hernies et des luxations (VASQUEZ 1992).

### Aire de répartition

Comme *C. spruceanum*, *M. coriacea* est une espèce caractéristique de la forêt ripicole d'eaux blanches de la région d'Iquitos, qui occupe un statut d'émergent dans la forêt âgée occasionnellement inondée.





<u>Figure 74</u>. *Maquira coriacea*. Système racinaire superficiel à contreforts.

a. Hauteur : 0,80 cm. Diamètre : 0;9 cm. b. Hauteur : 7 m. Diamètre : 11 cm.

L'espèce est localisée le long des cours d'eau, dans les bassins-versants de l'Amazone, de l'Orénoque, et du haut Paraguay. Elle est typiquement associée à la plaine alluviale amazonienne, et serait absente des interfluves (BERG, comm. pers.). Elle est signalée également dans le sud-est de la Colombie. BERG (*ibid.*) précise que les spécimens échantillonnés en Basse Amazonie sont moins hauts qu'en Haute Amazonie, ce qui a notamment donné lieu dans le passé à la description de plusieurs espèces (d'où l'abondance des synomymes). C'est probablement ce qui a occulté la régularité de sa présence dans les descriptions des végétations amazoniennes (HUBER 1901, 1906, 1909, DUCKE & BLACK 1953). L'espèce peut difficilement être déterminée à partir des seuls caractères végétatifs par des non-spécialistes.

Clarisia racemosa R. & P. porte le même nom vernaculaire que M. coriacea, mais s'en distingue aisément notamment par le latex blanc, et l'écorce rouge sous le rythidome. C'est aussi une espèce que l'on ne trouve que sur les interfluves ("Capinurí de altura").

#### **Ecologie**

Maquira coriacea apparaît à peu près en même temps que Calycophyllum spruceanum sous le peuplement pionnier de Cecropia membranacea, mais uniquement sur les levées occasionnellement inondées (Deuxième partie).

Dans la forêt plus âgée, *M. coriacea* constitue des peuplements denses dans des zones longuement inondées, sous le peuplement pionnier de *Ficus insipida*.

Quand les conditions d'inondation ne sont pas drastiques, ces trois espèces ont un comportement de post-pionnières, dans le sens où elles sont relativement sciaphiles aux jeunes stades de croissance, pendant lesquels leur taux de croissance est rapide, éparses dans la végétation, mais héliophiles ultérieurement. Elles sont destinées à atteindre la canopée rapidement. *Maquira coriacea* se caractérise par son large houppier étalé en couronne lorsque l'arbre est pleinement développé (*Fig.* 76).

# Pseudobombax munguba (Mart. & Zucc.) Dugand (BOMBACACEAE)

Punga (Pérou), Mungubeira, Monguba (Brésil)

Arbre pouvant atteindre une quarantaine de mètres de hauteur en Haute Amazonie. Les branches sont de gros diamètre, subverticillées et disposées haut sur les troncs des arbres adultes.

Les feuillages denses sont concentrés à l'extrémité des rameaux. Les feuilles

sont composées de 6 à 9 folioles de 15 à 30 cm de longueur et d'un pétiole de longueur équivalente, souvent rougeoyant, à base élargie. Les folioles sont oblongues à lancéolées, vert foncé sur la face supérieure, vert clair à blanchâtre sur la face inférieure.

La floraison a lieu au moment des plus hautes eaux (avril-mai). Les fleurs terminales sont uniques ou disposées par paires, de 7 à 8 cm de diamètre. Le calice forme une cupule roussâtre. Les pétales ainsi que les étamines, très nombreuses, sont blancs.

Le fruit est une capsule rouge d'aspect extérieur velouté, de 20 à 25 cm de long sur 10 à 12 cm de diamètre. Les graines sont enveloppées dans du "kapok".

Le rhitydome est blanc avec de fines rainures vertes. La dureté du bois est comparable à celle du bois de *Calycophyllum spruceanum*.

Le système racinaire est constitué d'un pivot et de racines plagiotropes. Il est dépourvu de contreforts.

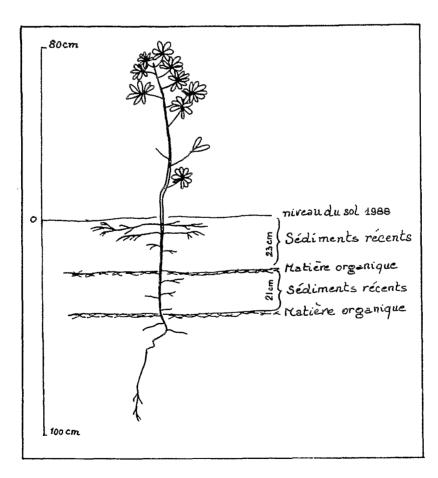


Figure 75. Pseudobombax munguba. Développement du système racinaire d'un jeune plant, en relation avec les dépôts sédimentaires.

Des racines plagiotropes sont émises au fur et à mesure des dépôts successifs à partir d'un pivot.

#### Utilisation

Le fruit fournit du kapok. L'écorce contient des fibres particulièrement résistantes servant à la fabrication de cordages.

Le bois peut être utilisé pour la fabrication de cellulose et de papier, mais avec un rendement moyen (LOUREIRO et al. 1979).

#### Aire de répartition

L'espèce est abondante en basse et haute Amazonie, et peu présente en Amazonie centrale (HUBER 1909, LOUREIRO et al. 1979).

#### **Ecologie**

Pseudobombax munguba est faiblement représenté par des plantules éparses dans la végétation pionnière des levées, et se développe dans les endroits éclairés, à drainage variable (Deuxième partie). Les jeunes sont de hauteur croissante parallèlement à l'ancienneté des levées, avec un développement marqué dans les dépressions argileuses, où l'espèce supporte l'inondation jusqu'à cinq mois par an environ.

Les plantules sont héliophiles, et ce caractère est constant pendant toute la croissance de l'arbre.

P. munguba s'installe densément sur les terrains argileux périodiquement inondés, en basse Amazonie, où il atteint seulement une hauteur d'une trentaine de mètres (LOUREIRO et al., op. cit., PIO CORREA 1984).

En haute Amazonie, il constitue des peuplements à composante arborescente monospécifique (*Photo*. 62), dans des terrains inondés chaque année pendant quatre à cinq mois, et subissant une forte sédimentation limoneuse, à laquelle le système racinaire répond par l'émission périodique de racines plagiotropes (*Fig.* 75).

Le reste de la végétation est composé d'arbustes de faible diamètre, dont le développement est entravé par des lianes particulièrement abondantes (*Photo.* 63), et qui répondent à la fluidité du sol, ainsi qu'à la force des courants, par une forte capacité à la réitération traumatique, et la résistance à la chute et à l'enfouissement. Les arbustes et les lianes contribuent à cet enfouissement en provoquant l'accumulation des débris végétaux circulant avec l'eau, ces débris entraînant à leur tour l'amoncellement des sédiments (*Photo.* 64). Les troncs très droits de *P. munguba* participent peu à ce processus d'accumulation (*Photo* 65), et il est remarquable que les courants n'affectent pas la croissance des semis. Ces derniers sont maintenus en place par un développement rapide du pivot, et la résistance mécanique des tissus à la

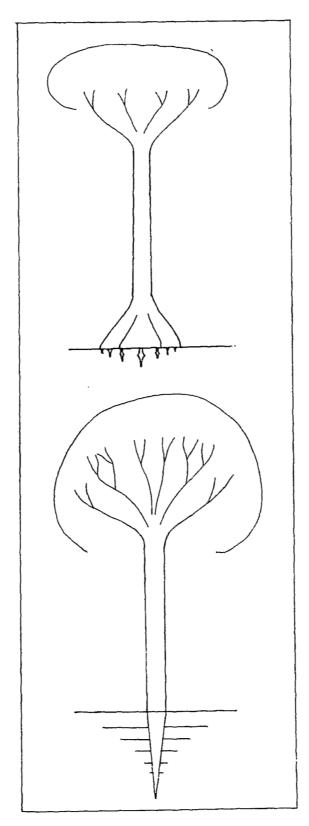


Figure 76. Schéma physionomique de Flcus insipida et Maquira coriacea (en haut) d'une part, et de Calycophyllum spruceanum et Pseudobombax munguba (en bas) d'autre part .

flexion.

Le comportement lianescent des arbustes de zones basses, et leur influence sur le taux de sédimentation, sont observés plus en détail dans les paragraphes suivants, chez *Maclura tinctoria* et *Annona hypoglauca* notamment.

## Conclusion

Chacune des quatre espèces arborescentes que nous venons de décrire répond à des conditions écologiques particulières, et s'apparente plus ou moins au statut de pionnier, de post-pionnier, voire d'émergent, selon les conditions écologiques locales dans lesquelles elle s'implante.

Du point de vue de la structure de leurs populations, elles ont un comportement grégaire ou dispersé, selon le milieu dans lequel on les rencontre.

Flcus insipida et Maquira coriacea présentent des affinités avec la végétation des levées occasionnellement inondées, mais se rencontrent en populations denses dans des conditions où l'inondation est plus marquée. Ils sont dispersés par des oiseaux et chauve-souris. Les houppiers des arbres arrivés à maturité sont caractérisés par leur forme en cône renversé.

Pseudobombax munguba s'observe isolément dans les zones basses, à la limite de survie des végétations ligneuses, et constitue des populations denses dans des zones légèrement plus élevées.

Calycophyllum spruceanum est intermédiaire entre les premières et la troisième sur le gradient d'inondation. D'affinité marquée avec les végétations des levées, où elle s'observe isolément, elle constitue des populations denses dans des zones plus longuement inondées, mais bénéficiant d'un bon drainage.

P. munguba et C. spruceanum sont dispersés par le vent, et leurs houppiers gardent tout au long de leur vie une forme globuleuse. Leurs tissus sont résistants à la flexion, et leur bois est dur.

Ces quatre espèces d'arbres atteignent des hauteurs élevées, comme on peut l'observer chez des individus isolés : il s'agit alors d'émergents. Ils peuvent être le résultat soit d'une germination isolée, soit d'une sélection sévère au sein d'une population ancienne, dont la plupart des membres auraient disparu à un stade de développement relativement peu avancé, laissant progressivement la place à une forêt de plus en plus diversifiée.

Leurs systèmes racinaires se ressemblent également deux à deux : à contreforts

et superficiels pour les deux espèces proches des végétations de levées (*F. insipida* et *M. coriacea*), pivotants et profonds pour les deux espèces plus tolérantes à l'inondation (*C. spruceanum* et *P. munguba*).

Ces caractères morphologiques, ainsi que leur comportement les rapprochent deux à deux, et correspondent à une écologie distincte.

# B. Arbustes

Les trois espèces dont la description va suivre se développent abondamment dans les zones basses, où elles adoptent des comportements que l'on ne peut s'avancer à considérer comme caractéristiques de ces espèces, étant données les conditions difficiles où ils sont observés.

Elles sont, dans ce milieu inondé, héliophiles à tous les stades de leur croissance, *Annona hypoglauca* présentant cependant ce caractère de façon légèrement moins marquée. *Maclura tinctoria* et *A. hypoglauca* présentent une adaptation morphologique particulière aux traumatismes qu'elles subissent en conséquence des inondations.

Maclura tinctoria (Linnée) D. Don ex. Steudel (MORACEAE)
Insira (Pérou), Moreira, Páo amarelo (Brésil)

Morus tinctoria L.
Chlorophora tinctoria(L.) Bentham & Hooker
Broussonetia tinctoria HBK
Broussonetia plumierii Spreng.
Maclura tinctoria (L.) D. Don ex. Steudel
Maclura xanthoxylon Endl.
Maclura xanthoxyloides Duss

Arbre dioïque atteignant 20 m de hauteur environ, qui se caractérise par une écorce jaunâtre rendue rugueuse par la présence de nombreuses lenticelles à la surface du tronc des arbres adultes (l'écorce des jeunes arbres est lisse). Le latex est jaune et abondant. Les feuilles sont dissymétriques à la base, ovales à oblongues, acuminées, fines et dentés le plus souvent, parfois à bords lisses. La base est légèrement cordée. La face supérieure est lisse, la face inférieure est un peu rêche. Les bords sont pubescents. L'inflorescence mâle est un épi souple axillaire, solitaire ou associé à un ou deux autres épis. L'inflorescence femelle en capitule donne naissance à un fruit charnu de 2 cm de diamètre (*Fig.* 76).

Maclura tinctoria se caractérise par la plagiotropie de tous les axes aériens, qui apparaît chez cette espèce dès les plus jeunes stades de son développement. La croissance est conforme au modèle de Troll (HALLE & OLDEMAN 1970).

Le bois est dur.

Le système racinaire est constitué par un pivot qui se développe profondément (1,30 m pour un individu de 5,90 m de hauteur), d'où partent des racines plagiotropes fines (Fig. 78).

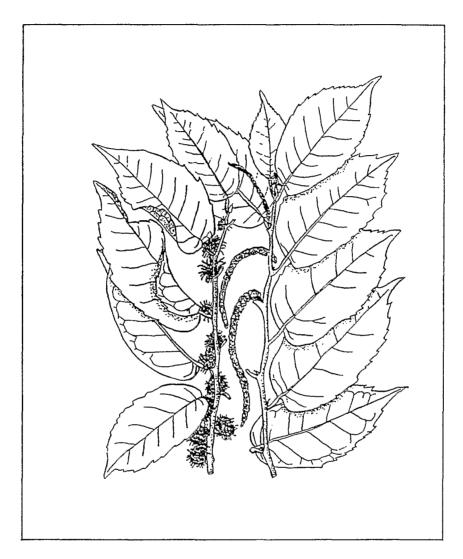


Figure 77. Maclura tinctoria. Dessin d'un rameau (D'ap. Fournet 1978)

#### Utilisation

Le bois est jaune, à grain fin, utilisable pour la construction. Le latex est utilisé pour la teinture jaune ou vert pâle.

Les propriétés médicinales concernent surtout l'écorce : astringente, tonique, et purgative, elle est utilisée en Jamaïque contre la goutte et les rhumatismes (SOUKUP 1987), au Brésil comme cicatrisant et contre les douleurs dentaires (PIO CORREA 1984). La racine est diurétique et l'infusion de fleurs s'utilise contre les rhinites (STANDLEY, cité par SOUKUP, op. cit.). Le latex utilisé comme cicatrisant et contre les

douleurs dentaires (PIO CORREA, op. cit.).

#### Aire de répartition

L'aire de répartition de M. tinctoria dépasse les frontières de la forêt tropicale humide, puisqu'elle est signalée en savane humide (KAASTRA 1972, cit. par LOUREIRO et al., 1979) et dans les llanos vénézuéliens (SANOJA. comm. pers.). Sa répartition concerne toute l'Amérique tropicale, et déborde sur le Sud et le Nord, oscillant globalement entre 30e de latitude Nord et Sud. Il ne s'agit pas cependant d'une distribution régulière, et l'espèce n'est pas très commune en tous les endroits de cette aire. Elle est fréquente en Amazonie, en forêt primaire ou secondaire, sur sol humide ou sec. particulièrement dans les zones argileuses de la plaine alluviale (LOUREIRO, op. cit.).

Cette espèce a fait l'objet de nombreuses descriptions et

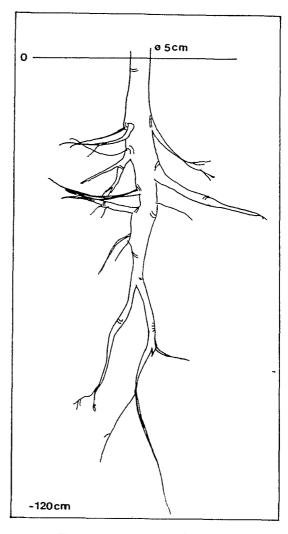


Figure 78. Maclura tinctoria. Système racinaire pivotant.

classifications (BERG 1986). LOUREIRO et al. (op. cit.) parlent de deux sous-espèces : M. tinctoria ssp. mora (voir aussi BERG, op. cit.), représentée dans la partie méridionale de l'aire de répartition, de la Bolivie à l'Argentine, et M. tinctoria ssp. tinctoria, qui serait plus nordique.

#### Mode de colonisation et comportement

L'espèce constitue dans la région d'Iquitos des peuplements denses mélangés aux peuplements de *C. latiloba* dans les zones limono-argileuses abritées des courants, et longuement inondées (Deuxième partie). Deux sortes de traumatismes s'exercent sur les plantes.

Il arrive que des troncs soient couchés au sol, en raison de la solifluxion ou de la chute de *Cecropia*. L'apport ultérieur de sédiments enterre peu à peu le tronc, qui

émet des racines ainsi que de nouvelles tiges (*Photo*. 66 & 67). Ces tiges peuvent également produire leur propre système racinaire, et constituer un nouvel arbre indépendant du pied-père (*Photo*. 67). L'espèce est donc capable, dans ces conditions extrêmes, de reproduction végétative.

L'élasticité relative des tissus de *Maclura* leur permet également souvent d'éviter la cassure lors de la chute des branches ou des troncs de *Cecropia latiloba*, accentuant l'étalement des branches caractéristique de cette espèce, et des arbres du modèle de Troll en général.

# Annona hypoglauca Martius (ANNONACEAE) Anonilla (Pérou), Araticum (Brésil)

Arbuste d'une dizaine de mètres de hauteur. Le rhytidome est de couleur brun foncé presque noire, finement fendillé. Le bois est brun clair, ponctué de petites taches. Il ressemble au bois de *Nectandra inundabilis*, mais sa couleur est plus foncée. L'odeur est faible, douceâtre.

Les feuilles alternes, coriaces, sont ovées à oblongues, aiguës à acuminées, et caractérisées par la couleur vert glauque de la face inférieure pubescente. La face supérieure est glabre et de couleur vert foncé, brillante. Les pétioles sont canaliculés et leur base nettement visible par la différence de couleur (plus foncée sur le pétiole) avec le rameau. Les jeunes rameaux sont couverts de poils souples et courts brunroux. Les rameaux plus anciens sont foncés, glabres et marqués par la présence de lenticelles nombreuses et petites.

La floraison est latérale. La fleur est composée de trois pétales blancs et porte de nombreuses étamines. Le fruit est un syncarpe charnu, jaune pâle à maturité, consommé par les poissons (GOTTSBERGER 1978).

Le développement du premier axe est orthotrope. La plagiotropie s'installe ultérieurement et affecte tous les axes aériens, conformément au modèle de Troll (HALLE & OLDEMAN 1970).

Le système racinaire est pivotant, et les racines plagiotropes sont peu nombreuses et peu développées dans le sol argileux (*Fig.* 79).

#### Utilisation

Le bois peut être utilisé en menuiserie. Le fruit est comestible pour l'homme.

#### Aire de répartition

Amazonie. Liée à la plaine alluviale dans la région d'Iquitos.

#### Comportement

La solifluxion qui affecte le sol pendant la crue provoque l'inclinaison ou la chute des troncs, qui sont progressivement enfouis sous les nouveaux apports de sédiments. La plante réagit de façon similaire à Maclura tinctoria. avec cependant un comportement morphologiquement plus lianescent (Photo. 68, 69, 70). La chute des individus de ces deux espèces entraîne l'alignement de nombreuses tiges verticales au sol, ou la présence d'axes dont la croissance est perturbée, qui rendent le couvert impénétrable par endroits, et lui donnent un aspect chaotique. Ce dernier est renforcé par l'abondance des lianes et la production de radicelles par Cissus erosa en période de crue, qui sèchent pendant l'étiage et forment des sortes de draperies (Photo. 71).

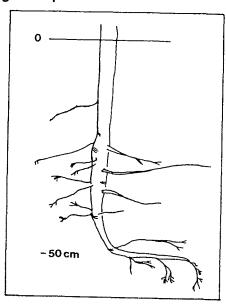


Figure 79. Annona hypoglauca.
Système racinaire pivotant.
L'émission de racines plagiotropes est restreinte en raison de la texture argileuse du sol.

Ht: 4,5 m. Ø: 4,5 cm.

# Nectandra inundabilis Rohwer (LAURACEAE) Cunshi moena (Pérou)

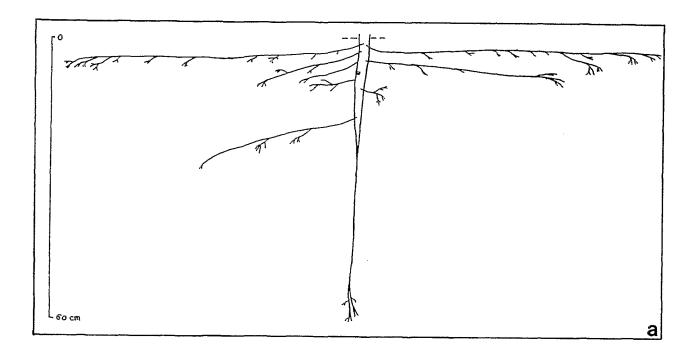
Arbuste monoïque atteignant une douzaine de mètres de hauteur, dont le port est trapu. Le rhytidome est brun foncé, porte des fissures verticales peu profondes sur les arbres âgés, et des lenticelles éparses. Le bois est beige clair et parsemé de multiples petites taches brun foncé, la résine est collante. L'odeur est forte et camphrée.

Les feuilles sont alternes, oblongues à lancéolées, vert foncé, coriaces, glabres et à bords lisses, de 5 à 8 cm de large par 15 à 23 m de long. Les pétioles atteignent 2 cm de long, et sont parfois rouges, de même que les jeunes rameaux.

Les inflorescences sont axillaires et disposées en panicules. Les fleurs sont composées de six sépales, trois courts et pointus, et trois longs à pointe obtuse, et de trois pétales blancs, trois étamines et un style à trois stigmates.

Le fruit est une baie noire de 0,8 à 1 cm de diamètre.

Tous les axes sont orthotropes sur la plante adulte.



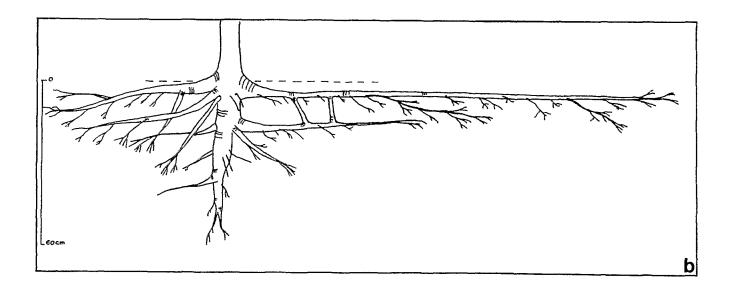


Figure 80. Nectandra inundabilis. Système racinaire pivotant, avec émision de racines plagiotropes dediamètre important. Ces dernières explorent l'espace loin du tronc. Des soudures peuvent se produire entre les racines. **a** : hauteur : 2,50 m. Diamètre : 2 cm. **b** : Hauteur : 7 m. Diamètre : 6,5 cm.

La croissance du système racinaire est initiée par un pivot à partir duquel sont émises des racines plagiotropes fines (*Fig.* 80). Puis l'allongement du pivot est ralenti ou stoppé, et les racines plagiotropes se développent, en longueur et en épaisseur, à différents niveaux. Il arrive que des racines orthotropes soient émises à partir des axes plagiotropes, et effectuent la liaison entre deux racines plagiotropes superposées (*Fig.* 80a).

#### Utilisation

Le bois est utilisé en menuiserie.

La famille est très importante pour ses essences aromatiques (SPICHIGER et al., 1989). Des vertus médicinales sont probables pour cet espèce, eu égard notamment à sa forte odeur caractéristique. Les graines de *N. membranacea*, qui est une espèce proche par son apparence et son écologie (cf. ci-dessous), sont utilisées contre la dysenterie, et sont toniques et fébrifuges (SOUKUP 1987).

Le bois des deux espèces est utilisé en menuiserie. Le bois de *N. inundabilis* est beige, le bois de *N. membranacea* est rougeâtre.

#### Aire de répartition

Il semble que cette espèce soit plus particulièrement présente dans l'ouest de l'Amazonie. Elle est associée aux végétations ripicoles de zones basses et marécageuses. Dans les forêts ripicoles de levées, elle est "remplacée" par *Nectandra membranacea* (Sw.) Grisebach ("moena negra"), qui lui ressemble par le port et la taille. Les feuilles sont plus allongées, moins coriaces, l'écorce n'exhale pas la même odeur caractéristique que pour *N. inundabilis*. Les pédoncules sont plus épais. Au séchage, les feuilles de *N. inundabilis* deviennent rousses, tandis que celles de *N. membranacea* sont brunes.

#### Comportement

La base des troncs est affectée, comme pour *Cecropia latiloba*, *Annona hypoglauca* et *Maclura tinctoria*, par la solifluxion qui se produit en période de crue. Elle est souvent inclinée, et des réitérations traumatiques sont émises vers la lumière (*Photo.* 72).

Par contre, nous n'avons pas observé de troncs enfouis émettant de réitérations aériennes et souterraines comme cela peut se produire chez d'autres Lauraceae (voir plus loin).

## Conclusion

L'enfouissement des troncs consécutif à la chute des arbustes, suivi par l'émission de réitérations traumatiques abondantes s'observe chez plusieurs espèces des zones basses, constitutives de végétations arbustives pionnières non stratifiées.

Ces espèces appartiennent à des familles diverses : Annonaceae (*Annona hypoglauca*), Bignoniaceae (*Crescentia cujete*), Chrysobalanaceae (*Parinarium sp.*), Lauraceae ("Moena amarilla"), Légumineuses (*Dialium sp.*), Moraceae (*Maclura tinctoria*), Sterculiaceae (*Theobroma sp.*), Tiliaceae (*Luehea tessmannii*) etc...

Elles jouent un rôle important dans la dynamique des milieux, puisqu'elles contribuent efficacement à l'élévation de la surface du sol ainsi qu'à son enrichissement, par le piégeage des sédiments et des débris organiques dont elles contribuent à accroître le volume.

Elles n'ont pas les caractères phénologiques, architecturaux, structuraux, biologiques des espèces pionnières d'interfluves. Elles assurent un rôle de pionniers par leur adaptation aux contraintes géomorphologiques des zones basses éloignées des courants. Cette adaptation est due notamment à la souplesse de leurs tissus, une aptitude réitérative marquée, une phénologie rythmée en accord avec l'époque des crues, une bonne résistance à la submersion des jeunes, qui pourrait avoir un rapport avec une héliophilie prononcée.

Peu nombreuses à supporter ces contraintes hydriques et mécaniques drastiques, ces espèces expriment dans ces conditions difficiles un comportement grégaire, et contribuent à faire évoluer les conditions géomorphologiques de manière favorable à l'arrivée d'espèces moins tolérantes à l'inondation.

# DISCUSSION

### Le statut des espèces dans les successions

Les plantes ligneuses ont été classées selon les auteurs en espèces de forêt primaire et de forêt secondaire (RICHARDS 1952), pionnières, "early secondary", "late secondary" et climaciques (BUDOWSKI 1970), "early seral species", "late seral species" et "mature phase species" (ASHTON 1978), etc... Les post-pionnières, ou "persistent-seral", ou encore "long-lived pioneers", sont définies comme des espèces précoces dans la succession, absentes de la forêt âgée...

Ces classifications permettent de schématiser un phénomène - l'évolution progressive des communautés de plantes par la disparition et/ou l'apparition d'espèces au cours des modifications des conditions écologiques (GLEASON 1917, EGLER 1954, HORN 1974), ces espèces ayant des caractéristiques de croissance, de reproduction, et des exigences distinctes.

Cette schématisation de l'évolution du couvert végétal sous-entend que les autres facteurs écologiques (climat, sols, géomorphologie) soient constants à l'échelle de temps de l'étude. Il s'agit donc de succession de végétation progressive (Discussion générale).

L'existence de comportements qui ne s'insèrent pas dans les propositions de typologie déjà énoncées, que nous avons soulignée chez plusieurs espèces arborescentes et arbustives, pourrait être imputée au statut particulier des végétations inondées. Nous avons par exemple observé des espèces, précoces dans les successions, qui persistent dans la végétation jusqu'à atteindre un statut d'émergents, ce qui implique une longévité importante malgré un taux rapide de croissance de ces arbres aux stades jeunes. Mais la même situation s'applique à des espèces forestières d'interfluves (LAWTON 1979 pour le Nigéria), et ne se limite donc pas aux forêts alluviales. ONYEAGOCHA (1962, cité par LAWTON 1979) pour la même région a constaté une croissance rapide des émergents jusqu'à ce qu'ils atteignent la canopée principale, "en franchissant vite les classes moyennes de circonférence à condition de recevoir un éclairement suffisant". Ces observations s'appliquent au comportement de Calycophyllum spruceanum et Maquira coriacea.

La prise en compte d'un ensemble de paramètres a permis de proposer une

définition relativement précise des arbres pionniers des tropiques humides (BUDOWSKI 1965, SANOJA 1985).

Mais l'évolution des caractères pionniers (dimensions, longévité, stade d'apparition de la sexualité, profondeur des systèmes racinaires, abondance des graines et modes de dispersion, aptitude à la réitération traumatique, etc...), depuis les espèces pionnières jusqu'aux espèces dites climaciques, ne peut s'effectuer selon un même gradient pour l'ensemble d'entre eux au cours du déroulement de la succession. D'autre part, nous avons vu que certains paramètres, comme la hauteur, le diamètre, la longévité, la profondeur du système racinaire, la structure des populations, s'expriment différemment selon le milieu et ne peuvent être décrits de façon absolue pour une espèce donnée.

Les typologies telles qu'elles ont été proposées, constituent un schéma de base pour la connaissance des successions de végétations. Cependant, le gradient qui existe depuis les espèces pionnières jusqu'aux espèces dites climaciques (AUBREVILLE 1947, WHITMORE 1983), rend la classification de nombreuses espèces difficile.

Ainsi que WHITMORE l'a déjà souligné (op. cit.), il faut se garder de classer les espèces dans des catégories trop schématiques, sur la base de la comparaison d'un ou de quelques caractères. Ce point se vérifie également à propos des végétations inondées.

## Des végétations pionnières qui se perpétuent

En ce qui concerne les pionniers, le comportement des plantes peu ou pas affectées par les inondations et des plantes soumises à une inondation prolongée sont distincts. Les premières ont été souvent caractérisées dans la littérature, ainsi que nous l'avons évoqué.

Les secondes se développent dans un contexte dynamique dont le moteur d'évolution n'est plus l'action de la végétation sur le milieu, mais les contraintes exercées sur la végétation par le milieu.

Cecropia latiloba, pionnier des zones dépressionnaires, présente des caractéristiques reproductives similaires à celles des autres Cecropia, telles que la morphologie des fleurs et des fruits, l'abondance et la taille des graines, mise à part une dispersion probable de ces dernières par les poissons. Il y a cependant, nous l'avons vu, une différence de structure et de comportement au niveau de la population de cette espèce par rapport au comportement classique des espèces pionnières, parmi

elles d'autres Cecropia (obtusa, ficifolia, membranacea, concolor...). C. latiloba s'installe de façon sporadique et se régénère, et n'est pas suivi par d'autres espèces dans une éventuelle succession, puisque la végétation n'évolue pas. On ne constate pas l'élimination de C. latiloba par Maclura tinctoria, Annona hypoglauca, ou toute autre espèce qui se développe conjointement, quoique plus tardivement, aux peuplements de ce Cecropia. Les espèces coexistent au contraire et ne semblent nullement s'exclure.

Dans cette situation où la durée d'inondation et l'évolution de la géomorphologie sont les principaux acteurs de l'évolution de la végétation, la compétition interspécifique est faible.

On pourrait décrire dans les mêmes termes l'évolution d'une végétation de mangrove, et reprendre les mots de TOMLINSON (1986) à ce propos pour les appliquer tels quels aux plantes qui nous préoccupent : "They have clearly pronounced characteristics of pioneer species in their reproductive biology but of mature-phase species in some aspects of their community structure and vegetative growth".

Allons plus loin dans la comparaison entre les mangroves et la plaine alluviale amazonienne, et poursuivons avec TOMLINSON (op. cit.): "The mixture of characteristics suggest that mangroves initially have problems similar to those of pioneer species in locating a habitat that is patchy, varied, and available for only limited periods. Once established, the mangrove community that develops has unusual properties; it has little structure because there is no further successional development. No understorey develops, there is no stratification, and much competition is intraspecific, while species distribution is strongly influenced by edaphic factors such as the degree of salinity and frequency of inundation. On this basis we might categorize mangroves as pioneer species, primarily because of their reproductive capabilities, but they form a community without succession<sup>1</sup>".

On est en présence d'espèces pionnières, parmi les premières à s'implanter sur le site qu'elles colonisent, et de façon massive si les conditions le permettent, qui ne s'inscrivent pas dans le déroulement d'une succession, leur influence sur le milieu étant trop ténue pour qu'une concurrence interspécifique puisse s'installer. Ces végétations peuvent perdurer pendant plusieurs milliers d'années dans le cas des mangroves (TOMLINSON 1986), et probablement plusieurs centaines d'années dans la plaine alluviale, puisque nous avons vu que le "turn-over" d'un méandre oscillerait autour de 500 ans en Haute Amazonie (Première partie, chapître II).

Un autre caractère particulier qui distingue Cecropia latiloba des autres

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>c'est nous qui soulianons

Cecropia, est sa dissémination étroitement liée à la présence de l'eau, qui le rend dépendant des inondations pour sa reproduction, de même que les espèces de mangrove dépendent de la circulation des eaux pour la dispersion de leurs graines.

### Dispersion des graines

Les travaux de mes prédécesseurs (HUBER 1909, DUCKE 1948, GOTTSBERGER 1978, CHARLES-DOMINIQUE *et al.* 1981, SMITH 1981, PREVOST 1983, KUBITZKI 1985, FOSTER *et al.* 1986) et quelques observations personnelles permettent d'émettre quelques hypothèses sur les relations entre le mode de dissémination des espèces de la plaine alluviale et les biotopes qu'elles occupent (Annexe II).

Annona hypoglauca (Annonaceae), Astrocaryum jauari, Mauritia flexuosa (Arecaceae), Cecropia latiloba, Maclura tinctoria (Moraceae), Nectandra amazonum (Lauraceae), et Pseudobombax munguba (Bombacaceae) sont des espèces de zones marécageuses (longue inondation, sol argileux). Alchornea castanaefolia (Euphorbiaceae) est une espèce des zones de sédimentation récentes.

Les graines ou les fruits de ces espèces sont consommés par les poissons.

Gynerium sagittatum (Poaceae), Salix humboldtiana (Salicaceae), Tessaria integrifolia (Asteraceae) sont des espèces pionnières. Calycophyllum spruceanum (Rubiaceae), Ceiba pentandra, Pseudobombax munguba (Bombacaceae), sont des arbres émergents.

Les graines sont dispersées par le vent.

Calophyllum brasiliense (Clusiaceae), Ficus insipida (Moraceae), sont de grands arbres de la plaine alluviale, Piper spp. (Piperaceae) sont des espèces héliophiles de clairières, Cecropia membranacea (Moraceae) est une espèce pionnière Ces espèces sont notamment dispersées par les chauves-souris.

Heliconia spp. (Musaceae) sont des monocotylédones de sous-bois ou de lisière (bords de rives). Maquira coriacea (Moraceae) est une espèce longévive, caractéristique de la forêt ripicole. Guarea guidonia, Triquilia pallida (Meliaceae), Xylopia sp. (Annonaceae), Sapium spp. (Euphorbiaceae) arrivent à maturité dans la forêt post-pionnière.

Ces espèces sont dispersées par les oiseaux et liées à des biotopes variés.

Leonia glycycarpa (Violaceae), Bonafousia tetrastachya (Apocynaceae) se développent dans le sous-bois des zones marécageuses, tandis que Inga spp. (Légumineuses), Rheedia sp. (Clusiaceae), Unonopsis floribunda (Annonaceae), Couroupita spp. (Lecythidaceae), Xylopia sp. (Annonaceae) atteignent leur maturité dans la forêt âgée.

La dispersion de ces espèces est assurée par des mammifères.

La dissémination par les agents abiotiques (eaux, vent) se fait soit par le volume externe de l'espace forestier, soit par l'intérieur, dans le volume inondable près du sol, mais avec une destination extérieure à la végétation, l'eau s'écoulant vers des espaces découverts, et les poissons suivant pour la plupart la même direction avant ou pendant la décrue.

Quant à la dispersion par le vent, elle concerne soit des végétations jeunes, soit des arbres émergeant de la forêt ripicole. Les fruits se trouvent à la périphérie aérienne de l'espace forestier : les lisières, la canopée.

La dispersion par les chauve-souris concerne des milieux relativement ouverts. Ces espaces permettent l'accès aux fruits des chauve-souris qui ne peuvent se diriger dans une végétation dense (KUBITZKI 1985).

Les mammifères -autres que chauves-souris-, participent à la dissémination des espèces de forêt développée. La spécialisation de ces dernières est plus étroite, en relation avec le degré de complexité croissante du milieu au fur et à mesure que la forêt se structure et se diversifie.

Plusieurs facteurs interviennent donc dans le mode de dissémination des espèces ligneuses de la plaine alluviale :

- l'ancienneté. Ceci fut mis en évidence notamment par CHARLES-DOMINIQUE (1981) et SABATIER (1983) en forêt guyanaise d'interfluves et confirme l'intervention des mammifères, généralement consommateurs de gros fruits, dans la dissémination des espèces de forêt âgée;
- la situation en limite (horizontale ou verticale) de l'espace forestier, indépendamment de l'âge de la végétation. Ce facteur était déjà évoqué par HUBER (1909).
- et enfin, l'inondation, qui est un caractère particulier à la plaine alluviale. DUCKE (1948) s'est penché sur le mode de dissémination des plantes de ce milieu en Amazonie, par rapport à des espèces proches particulières aux interfluves, et a mis en évidence que les premières produisaient des fruits et graines flottants, tandis que

les deuxièmes ne présentaient pas ce caractère.

## Forêt de plaine alluviale, forêt d'interfluves

Les terminologies locales différencient deux grands milieux : la terra firme et la várzea au Brésil, le bajo et l'altura au Pérou, et le langage amazonien du Pérou inclut dans l'altura les petites rivières ainsi que les végétations qui y sont associées.

Lorsqu'on se déplace en forêt d'interfluves, le changement dans la nature des sols, qui, de ferrallitique ou podzolique, devient alluviale en bordure des petits cours d'eau, parfois jusqu'à une distance de plusieurs dizaines de mètres, est invisible par la topographie et décelable par les sondages. Les habitants savent qu'il existe une aire d'influence ripicole sur les bordures des "quebradas" (petites rivières), sujettes à l'inondation à l'occasion des fortes pluies : c'est aussi vers ces zones que s'oriente la recherche des espèces exploitables pour le bois habituellement rencontrées dans la plaine alluviale. Si la raison en était seulement un moyen de transport facilité par l'écoulement des rivières, ces espèces seraient recherchées également sur les dépôts de sédiments tertiaires consolidés situés en bordure de l'Ucayali, ce qui n'est pas le cas, et pourrait indiquer qu'elles ne s'y trouvent pas.

Or il se trouve que des différences floristiques dans les populations de palmiers sont significatives de ces changements de milieux (KAHN, comm. pers.). Nous avons personnellement observé des *Cecropia membranacea* et *Cecropia latiloba* en bordure de ces petits cours d'eau, et un seul *C. membranacea* sur sol ferrallitique.

Il existe donc également des plaines alluviales de dimensions réduites au sein des interfluves, où l'on rencontre des espèces liées à la plaine alluviale, que celle-ci soit en bordure de l'Amazone, ou de l'un de ses petits affluents.

D'autre part, l'étendue de l'inondation varie d'une année à l'autre et il existe une zone intermédiaire, un "littoral mobile" (JUNK 1989) où se trouvent en mélange les espèces de la plaine alluviale, et celles des zones non inondables. Hormis le fait qu'il existe des plantes particulièrement tolérantes à l'inondation, et d'autres totalement intolérantes, certaines espèces, moyennement tolérantes, doivent pouvoir par exemple germer à la faveur d'une succession d'années "sèches", dans des zones d'où elles seraient absentes en cas d'inondation régulière, tandis que des plantes disséminées par l'eau seraient absentes de ces zones où leurs graines n'auraient pu être déposées. Il existe donc de fait un gradient dans la répartition des espèces, parmi lesquelles il est probablement bien difficile de séparer nettement les espèces d'affinité

ripicole des autres.

HUBER (1910), DUCKE & BLACK (1953), AUBREVILLE (1965), séparaient nettement la flore de *várzea* de la flore de *terra firme*.

Depuis, il est apparu qu'un certain nombre d'espèces ligneuses étaient communes à la terra firme et à la várzea (MURÇA PIRES 1979, KLINGE et al. 1990), tandis que les flores de várzea et d'igapós seraient nettement distinctes (PRANCE 1979, et KUBITZKI 1989, cités par KLINGE et al. op. cit.).

Il serait peut-être nécessaire, afin d'obtenir des précisions sur le degré de similitude éventuelle de ces flores, que le milieu d'échantillonnage dans lequel son inventoriées les espèces soit précisément décrit. Structuralement, une forêt de *várzea* peu inondée peut ressembler à une forêt qui ne l'est pas, tandis que l'*igapó* se distingue nettement de la forêt de *várzea* notamment par l'absence de grands arbres et de sousbois (Discussion générale).

## Origine de la flore des végétations inondables

DUCKE (1948), par son étude sur les modes de dissémination des graines (voir plus haut), indiquait l'existence de nombreuses espèces d'écologie étroitement liée à la plaine alluviale.

HUBER (cité par PIO CORREA 1984) à propos des *Cecropia*, interprétait la diversité spécifique actuelle de ce genre par une évolution à partir d'un ancêtre commun. La présence exclusive de *C. latiloba*, *C. membranacea* et *C. engleriana* en milieu ripicole, c'est-à-dire soit dans la plaine alluviale de l'Amazone et de ses affluents soit en bordure de petits cours d'eau les rejoignant, ainsi que les caractères adaptatifs de *C. latiloba* aux zones basses, vont dans le sens d'une adaptation de ces espèces aux zones inondables.

Cette adaptation ne concernerait pas *Maclura tinctoria*, largement répandue sous des climats variables du point de vue de leur hygrométrie. Des espèces de climat relativement sec sont souvent susceptibles de coloniser des zones dégradées sous climat plus humide (EWEL 1980). Cette colonisation des zones humides par des espèces d'affinité plus sèche existe également pour les milieux inondables.

On trouverait donc en mélange au sein de la plaine alluviale amazonienne au moins deux catégories d'espèces : des espèces plastiques du point de vue de leurs exigences écologiques, donc compétitives, et qui auraient envahi la plaine alluviale

après sa formation (*Maclura tinctoria*, *Gynerium sagittatum*, *Tessaria integrifolia*, *Salix humboldtiana...*), et des espèces spécialisées aux milieux ripicoles néotropicaux (*Ficus insipida*, *Maquira coriacea*, *Pseudobombax munguba*), peut-être développées pour une partie d'entre elles en relation avec l'écologie de la faune aquatique (*Cecropia latiloba*, et certaines des espèces citées par DUCKE *op. cit.*).

L'existence d'espèces étroitement liées au milieu aquatique pour leur dissémination implique par ailleurs une intervention des poissons dans le transport des graines pour que ces espèces puissent se perpétuer en amont des rivières. Les habitants savent, par leurs activités de pêche, que les poissons de l'Ucayali remontent les petits affluents locaux de la rivière pendant les hautes eaux au cours de migrations visant à la reproduction (cf. aussi JUNK 1989). Ces petits cours d'eau possédant, eux aussi, leur plaine alluviale inondable, la dispersion des graines par les poissons peut être, là aussi, assurée.

### Un cas particulier d'adaptation : les Moraceae

La densité des Moraceae dans les milieux alluviaux de Haute Amazonie est remarquable. Parmi les espèces associées aux végétations jeunes peu inondées (*Cecropia membranacea*), aux végétations jeunes plus longuement inondées (*Ficus insipida* et *Maquira coriacea*) et parmi les espèces associées aux dépressions (*Cecropia latiloba* et *Maclura tinctoria*) ainsi qu'aux zones longuement inondées et anciennes (*Coussapoa trinervia* et *Ficus trigona*), les Moraceae occupent une place importante, plus que toute autre famille d'Angiospermes.

Il existe un gradient croissant dans la tolérance à l'inondation, dans l'ordre où ces espèces viennent d'être citées. Cecropia membranacea semble proche d'un biotope terrestre. Par contre, F. insipida et M. coriacea font partie des espèces arborescentes les plus tolérantes à l'inondation, et nous avons vu qu'ils avaient en commun des caractères structuraux particuliers dans les zones inondées (au niveau de leurs populations), et des caractères morphologiques. Ils présentent un statut variable d'émergents dans la forêt âgée, et d'espèces grégaires dans les zones basses, démontrant une capacité d'adaptation à des conditions d'inondation difficiles.

Maclura tinctoria, à partir de zones climatiques relativement sèches, montre une capacité d'adaptation aux conditions hydriques contraignantes de la plaine alluviale. Flcus insipida et Maquira coriacea montrent la même adaptabilité, non pas à

partir de zones climatiques différentes, mais à partir de milieux où les conditions édaphiques sont moins contraignantes, dans la même région.

Coussapoa trinervia et Ficus trigona sont des hémi-épiphytes, ou banyans, qui colonisent les zones basses (inondées jusqu'à huit mois par an en ce qui concerne F. trigona) par le haut, évitant ainsi les risques inhérents à la germination au sol en milieu inondé.

Un gradient marque également la morphologie de ces espèces. Si l'on met de côté C. membranacea, toujours pour les mêmes raisons, on passe d'une morphologie de grand arbre à enracinement superficiel et à contreforts (F. insipida et M. coriacea), à une morphologie de petit arbre à racines-échasses (C. latiloba). On distingue nettement chez ces trois espèces le tronc vertical des branches inclinées, et du système racinaire. Chez les Cecropia particulièrement traumatisés, nous avons observé un comportement torturé des racines, ainsi que l'aptitude à se multiplier par reproduction végétative.

Ce mode de reproduction apparaît de façon nette chez *Maclura tinctoria*, où la position des axes -tronc, branches, racines- est susceptible d'être modifiée suite- à des traumatismes engendrés par l'inondation, tandis que le système racinaire est profond.

Chez *C. trinervia*, on distingue encore l'espace des racines, bien qu'il soit aérien, par le géotropisme positif des axes qui l'explorent, de l'espace des ramifications, dirigées vers la lumière.

Distinction qui devient difficile chez *Flcus trigona*, banyan, hémi-épiphyte et "étrangleur", dont l'extension horizontale se fait pour certains individus au moyen d'axes situés parallèlement et au-dessus du niveau maximum des eaux, et qui émettent des branches (portant des feuilles), et des racines... Il devient en outre difficile de distinguer un tronc dans une telle structure par la seule observation morphologique (*Fig.* 81).

La germination sur des débris morts, au-dessus de la surface du sol, favorise l'implantation des *Cecropia latiloba*, et s'apparente à l'hémi-épiphytisme. Il arrive même que *Cecropia engleriana* germe à plusieurs mètres du sol sur un tronc mort (*Photo*. 73).

Ficus trigona, inondé par des eaux noires (*Photo.* 74) et *Coussapoa trinervia*, inondé par des eaux blanches (*Photo.* 75) se nourrissent, notamment pendant le début de leur vie, grâce à la production abondante de racines, qui captent les substances nutritives véhiculées par les eaux noires et contribuent à la

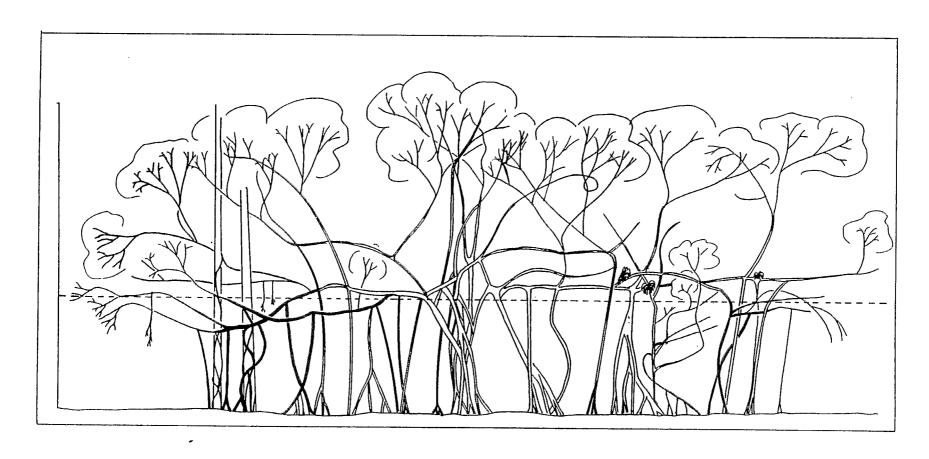


Figure 81. Ficus trigona L. f. (---: limite d'inondation par les eaux noires, à 6 m du sol)

rétention des sédiments dans les eaux blanches (Photo. 76 & 77).

On constate chez ces espèces, sauf chez *Maclura tinctoria*, une aptitude à développer un système racinaire situé au-dessus du sol, et, bien que cette faculté existe également en forêt d'interfluves, on constate ici qu'elle s'accroît avec la durée de l'inondation.

L'eau constitue un vecteur de substances nutritives vers les chevelus racinaires émis par les plantes, et favorise cette production. Nous l'avons évoqué pour *C. membranacea*, et ce phénomène est spectaculaire chez *F. trigona*, des branches duquel pendent de nombreuses racines fines en suspension dans l'eau pendant la crue, terminées par un manchon de radicules chargées de particules de matière organique captées dans l'eau. Pendant l'étiage, ces racines continuent de se développer et trouvent ancrage dans le sol ou se dessèchent et disparaissent pour les plus petits diamètres.

Chez les espèces d'affinité "terrestre" (*F. insipida* et *M. coriacea*), le système racinaire s'organise de part et d'autre de la surface du sol, où sont concentrées les substances nutritives, ce qui assure un ancrage nécessaire à leur croissance en hauteur. Puis, pour les autres espèces, les racines manifestent une capacité de plus en plus marquée à "s'élever" au-dessus du sol à mesure que l'inondation supportée est plus longue, et parviennent jusqu'aux branches chez *F. trigona* et *C. trinervia*.

Morphologiquement, le gradient d'évolution s'exprime également par :

- un axe vertical non ramifié, situé entre deux cônes : les houppiers, et les contreforts, plus réguliers chez *F. trigona* et *M. coriacea*, plus globuleux chez *C. latiloba*, dont le tronc est également moins haut.
- chez *Maclura tinctoria*, des axes "interchangeables" dans leur position, et semble-t-il leur fonctionnement, ce qui n'est peut-être pas indépendant de l'appartenance de l'espèce au modèle de Troll.
- des axes organisés de part et d'autre d'un volume horizontal d'épaisseur variable, parmi lesquels on ne distingue plus de tronc : *C. trinervia* et *F. trigona*.

Il convient donc de souligner la plasticité morphologique particulièrement exprimée chez les Moraceae. Ce critère, associé à leur abondance dans le milieu perturbé que nous étudions, pourrait indiquer une adaptabilité particulière de cette famille aux conditions instables, et une aptitude à long terme à coloniser ces milieux, et à s'y épanouir sous la forme de taxons divers. Ceci pourrait corroborer l'hypothèse d'une tendance à la prépondérance de cette famille dans le développement futur des végétaux (F. HALLE, comm. pers.), de la même façon que le petit groupe

d'angiospermes primitives s'est accru et diversifié jusqu'à représenter l'ensemble végétal le plus important de la planète.

Il semble intéressant à cet égard de rappeler l'hypothèse, étayée par les données de la paléobotanique, selon laquelle ces angiospermes primitives auraient pris naissance dans des régions saisonnièrement arides, puis se seraient particulièrement développées en milieu ripicole dans des régions de climat plus favorable, avant d'entrer dans la composition des stades successionnels avancés des végétations de ces régions, et de coloniser les milieux aquatiques... (HICKEY & DOYLE, 1977).

### Conclusion

Les espèces que nous avons évoquées sont caractéristiques des milieux inondables par leur abondance dans ces zones, et leur comportement grégaire. Elles peuvent se diviser en plusieurs groupes, correspondant à leurs types biologiques.

- Les graminées colonisent les milieux qui sont marginaux non seulement par les conditions d'inondation drastiques qu'ils présentent -durée d'inondation et variation du niveau de l'eau au cours de l'année-, mais également par leur situation sur les bordures des végétations ligneuses, qui sont également les bordures des chenaux ou des zones dépressionnaires. Elles jouent un rôle important sur l'évolution des conditions géomorphologiques par leur action sur le ralentissement des courants et la fixation des sédiments, ainsi que sur l'évolution des conditions édaphiques.
- Les arbustes jouent également un rôle important sur l'évolution géomorphologique, notamment dans les sites longuement inondés éloignés des courants, où ils assurent le rôle de pionniers. Ils contribuent, par la profusion des axes qu'ils émettent -racines échasses, réitérations traumatiques-, à rehausser le niveau de la surface du sol, ce qui est favorable à l'arrivée d'espèces moins tolérantes à l'inondation.
- Les *arbres* jouent un rôle indépendant des phénomènes de sédimentation. Leur grégarité permet la constitution d'un micro-climat forestier dans des zones où, par leur compétitivité, ils ne peuvent être concurrencés par des espèces intolérantes à l'inondation.

Ces trois types biologiques répondent, dans l'ordre, à des conditions d'inondation ou de sédimentation décroissantes, et correspondent au déroulement des stades successionnels de végétation sur un même site, en milieu géomorphologiquement stable.

L'intervention des conditions géomorphologiques dans le développement des végétations alluviales introduit une composante horizontale majeure dans la structure de leurs populations. C'est l'intervention prépondérante de cette composante horizontale, qui a justifié l'appellation de "zonation" dans le cas des mangroves (LUGO 1980), et qui peut s'appliquer ici.

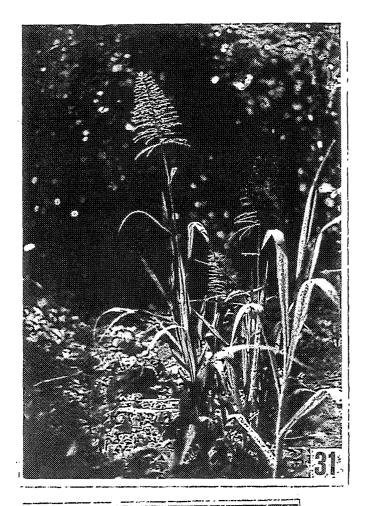
Cecropia membranacea est un pionnier associé au milieu alluvial inondable, mais à comportement d'affinité terrestre, par son intolérance à une inondation annuelle. Ce Cecropia initie le développement d'une succession, qui sera freinée à un stade d'évolution plus avancé que pour les végétations des zones basses.

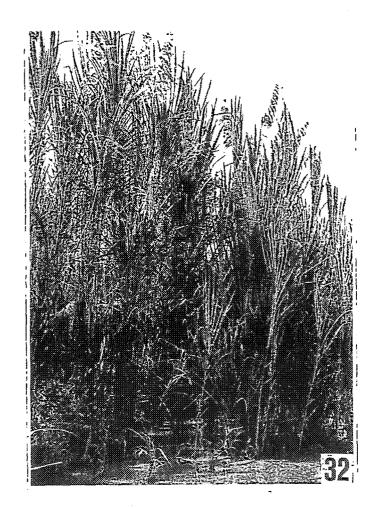
Le développement des végétations en milieu perturbé est par contre marqué par la succession de stades d'autant moins nombreux que la perturbation est forte : l'équilibre avec le milieu est rapidement atteint.

La structure horizontale de la végétation est caractérisée par un développement distinct sur chaque unité topographique. Il en résulte une zonation, ou mosaïque, à une échelle proportionnelle à l'étendue des reliefs, et en équilibre avec les conditions géomorphologiques qui prévalent sur chaque site.

Dans le cas d'un milieu géomorphologiquement stable, la mosaïque existe, à petite échelle, dépendante des conditions édaphiques d'évolution lente, puis climatiques, ou alors à grande échelle, en accord avec la dimension des mailles de la régénération forestière (chablis) (OLDEMAN 1974, HALLE *et al.* 1978).

En milieu géomorphologiquement instable, la mosaïque s'organise à grande échelle, en fonction de l'évolution rapide, à la fois dans l'espace et dans le temps, des conditions édaphiques.





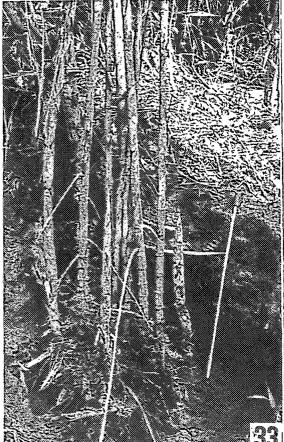
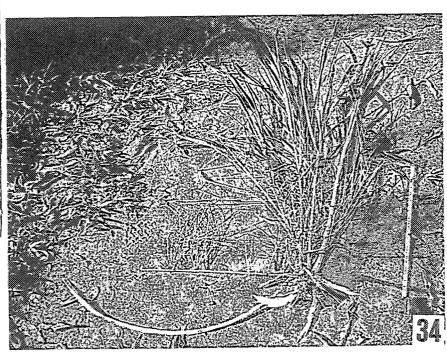


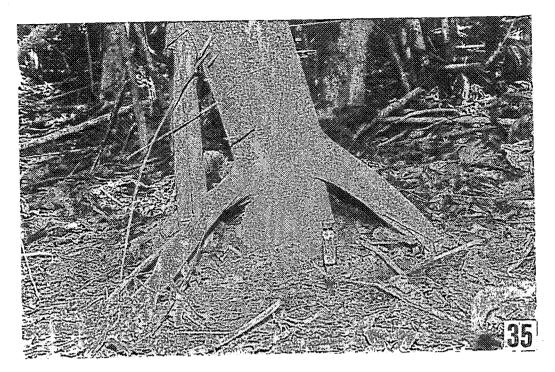
Photo 31. Fleur de Paspalum fasciculatum (mars).

Photo 32. Gynerium sagittatum en fleurs (avril).

<u>Photo 33</u>. *Gynerium sagittatum.* Semis, stolons et rhizomes. L'échelle est de 50 cm.

<u>Photo 34.</u> Gynerium sagittatum. Excavation d'un groupe de tiges constituant un individu unique. Les tiges ont émis des stolons au contact de l'air.





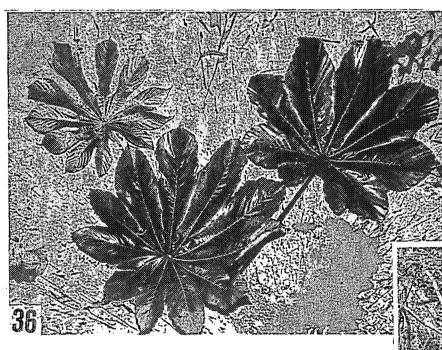
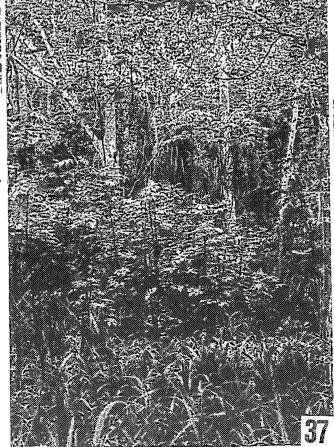


Photo 35. Cecropia membranacea. La partie basale du tronc, ainsi que la partie apicale des racines sont enfouis sous les dépôts de sédiments ultérieurs à la germination de la plante (levée 4).

<u>Photo 36</u>. *Cecropia latiloba*. Polymorphisme des feuilles.

Photo 37. Jeune peuplement dense de *Cecropia latiloba* en terrain découvert.



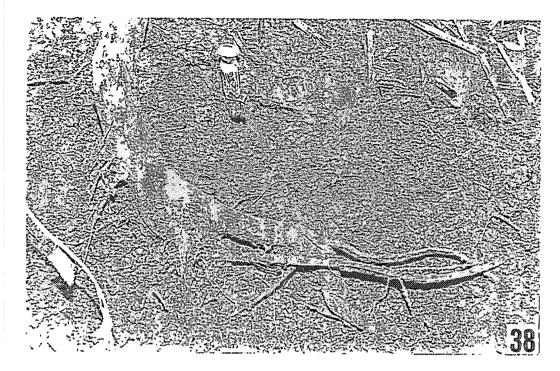
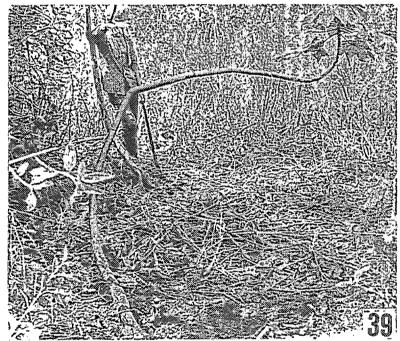
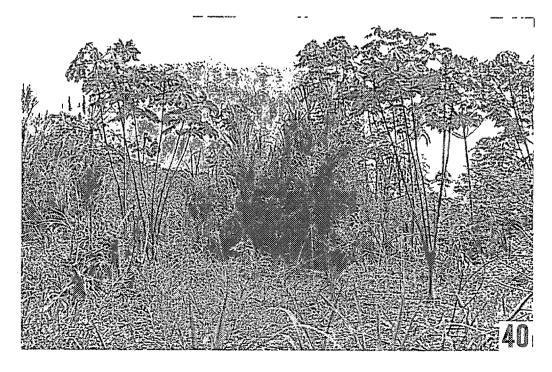


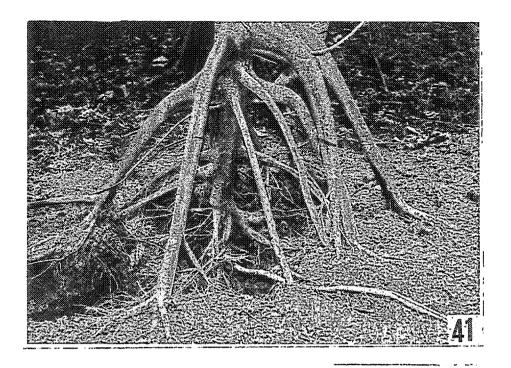
Photo 38. Cecropia latiloba. Flexion du pivot résultant de la pression exercée par l'eau pendant la crue (Dépression A). Le courant circule vers la gauche de la photo (le manche du couteau mesure 2 cm de long).

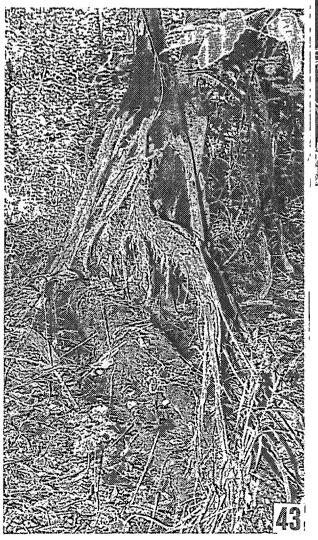
Photo 39. Cecropia latiloba traumatisé par les crues successives dans la dépression A (partie aérienne correspondant au système racinaire représenté sur la photo 38).

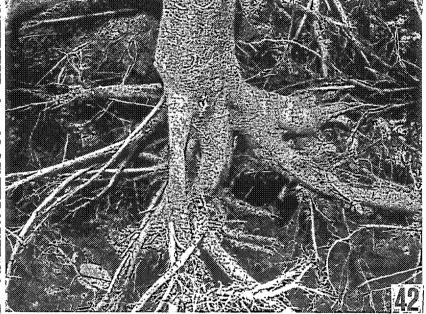
Photo 40. Réitérations traumatiques sur les tiges de *Cecropia latiloba* brisées pendant la crue (photo prise 18 mois plus tard).







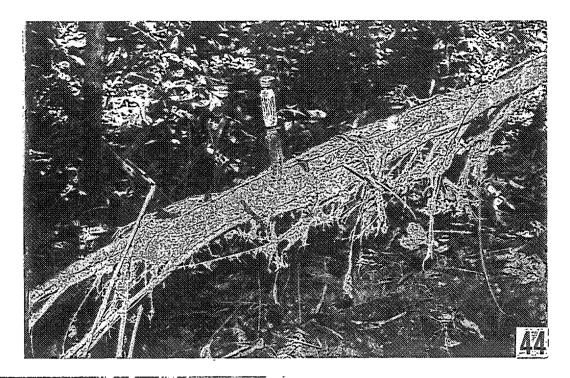


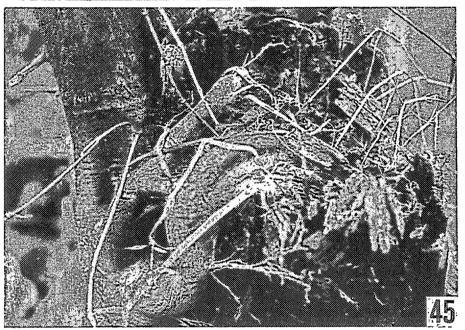


<u>Photo 41</u>. *Cecropia latiloba*. Système racinaire superficiel dans un sol argileux (Dépression E).

<u>Photo 42</u>. *Cecropia latiloba*. Pivot du *Cecropia* représenté sur la photo 41.

<u>Photo 43</u>. Cecropia latiloba. Racines-échasses développées le long d'un tronc mort couché au sol. La teinte claire est due à la présence de limon séché sur les racines, encore humide sur le tronc.



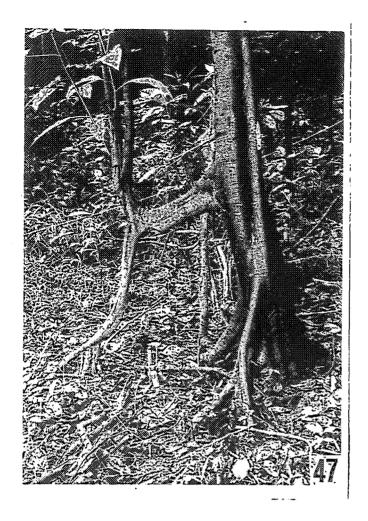


<u>Photo 44.</u> Racines-échasses de <u>Cecropia latiloba</u> retenant limons et débris végétaux:

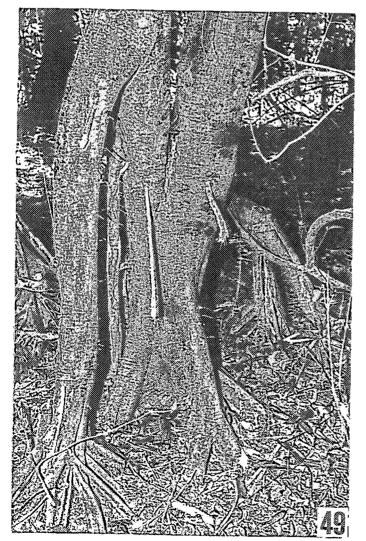
Photo 45. Cecropia latiloba. Emission de racines pénétrant la souche d'un arbre mort.

Photo 46. Ficus maxima P. Miller. Développement du système racinaire le long d'un tronc mort couché au sol.









<u>Photo 47</u>. *Cecropia latiloba*. Réitération caulinaire sur une racine-échasse.

<u>Photo 48</u>. Cecropia latiloba. Tige et racine échasse réitérées à partir d'un tronc.

<u>Photos 49 et 50.</u> Cecropia latiloba. Morphologie particulière des troncs et racines-échasses due aux traumatismes provoqués par les inondations.

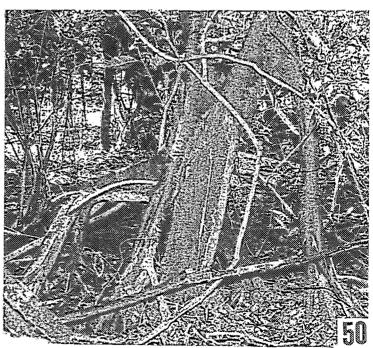




Photo 51. Cecropia latiloba. Comportement torturé d'une racine dû au contournement d'un obstacle à présent disparu.

Photo 52. Cecropia latiloba. Rétention des sédiments et débris de matière organique autour, et par les racines, favorisant le rehaussement de la surface du sol. Le courant s'écoule en temps de crue vers le fond de la photo.

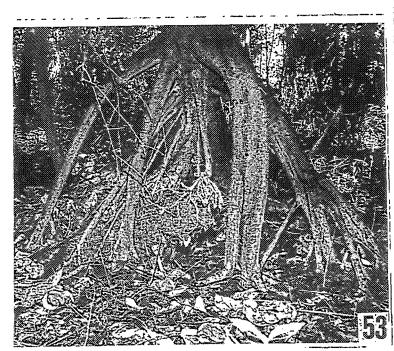




Photo 53 et 54. Rétention des limons et débris organiques par des racines probablement émises pendant la crue.

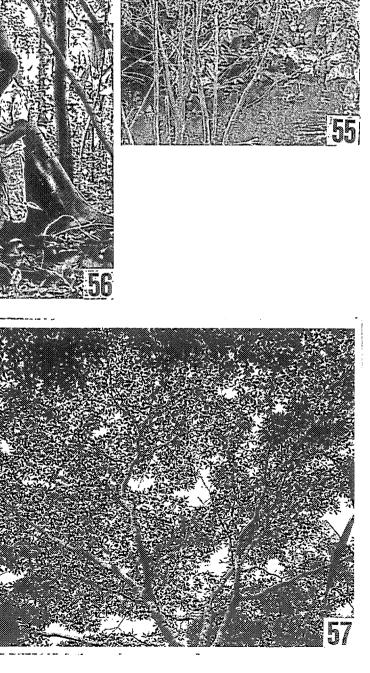


<u>Photo 55</u>. *Cecropia latiloba*. Emission de jeunes feuilles sur des tiges traumatisées par la crue.

Photo 56. Ficus insipida: contreforts (levée 9).

Photo 57. Ficus insipida: houppier d'un arbre âgé.





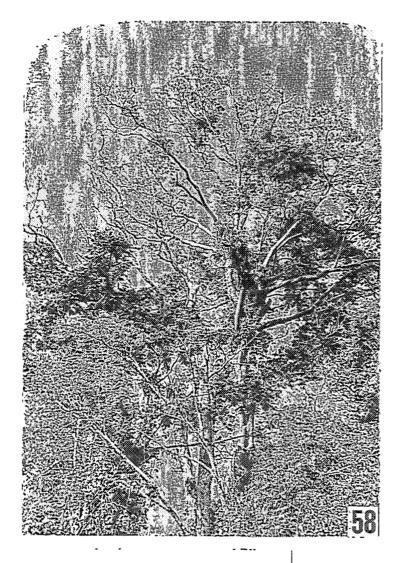


Photo 58. Calycophyllum spruceanum.

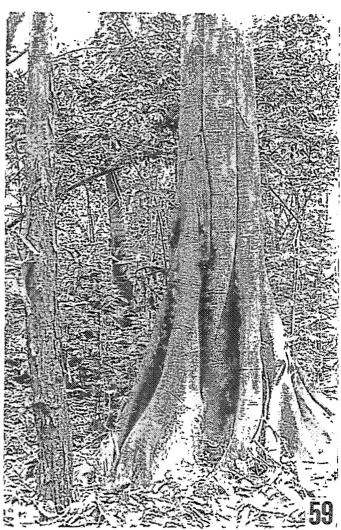
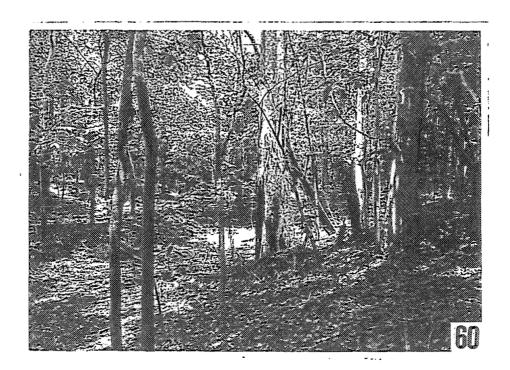


Photo 59. Calycophyllum spruceanum et Ficus insipida. Desquamation de l'écorce sur C. spruceanum et soudure entre deux F. insipida.



<u>Photos 60.</u> Calycophyllum spruceanum. Desquamation de l'écorce (au centre de la photo). Remarquer la différence de densité des ligneux, ainsi que d'éclairement entre la levée sur laquelle se trouve le Calycophyllum, et la dépression qui la borde.

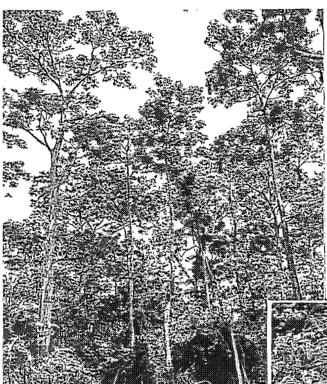


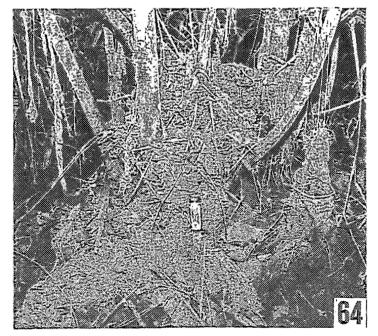
Photo 62. Pseudobombax munguba. Dense peuplement, ou "pungal".

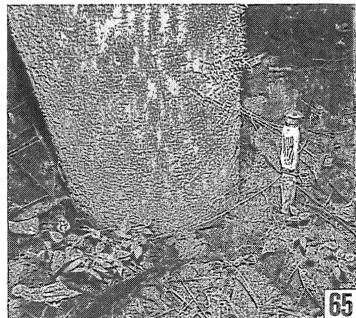
<u>Photo 63</u>. Développement pléthorique de lianes sous les <u>Pseudobombax munguba</u>, favorisé par l'éclairement important.



<u>Photo 64.</u> Accumulation de sédiments et débris de matière organique autour d'un pied de *Parinarium sp.*, favorisant la production racinaire entraînant à son tour l'accumulation.

Photo 65. Base d'un tronc de Pseudobombax munguba. Noter la fente de dessication le long du tronc dans les limons récemment déposés.





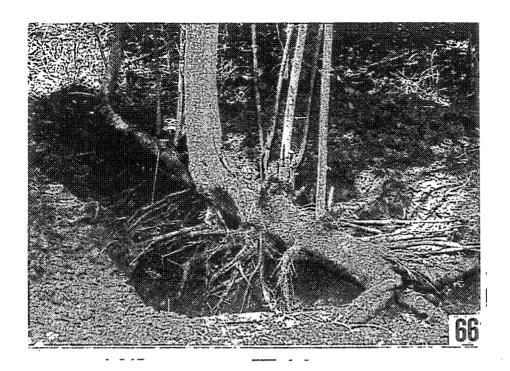
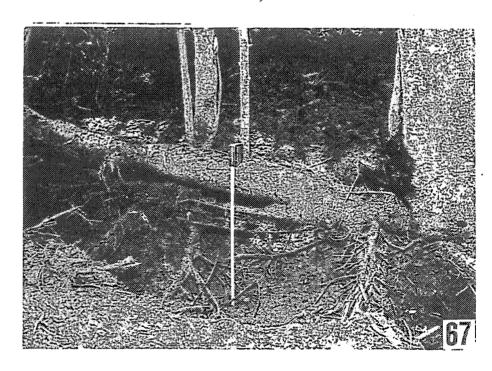


Photo 66. Maclura tinctoria. Arbre ayant chuté, dont le tronc enfoui a émis des racines et des tiges.

Photo 67. Maclura tinctoria. Tige d'un arbre tombé, émettant des racines, et pratiquement détachée du pied-père (l'échelle est de 50 cm).



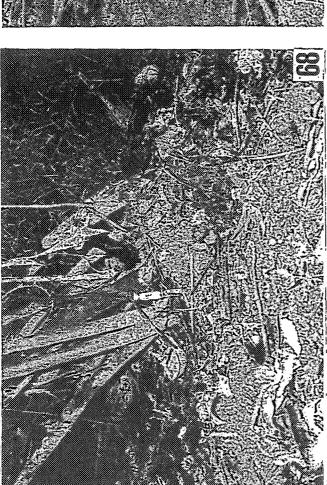


Photo 68. Annona hypoglauca. Arbre ayant chuté, dont le troncest enfoui, avant excavation.

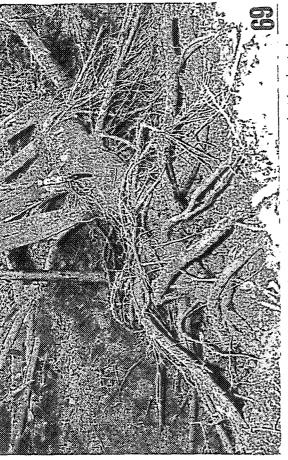


Photo 69. Annona hypoglauca. Arbre ayant chuté, dont le tronc enfoui a émis des racines et des tiges.



Photo 70. Annona hypoglauca. Branches courbées dans le sens du courant.

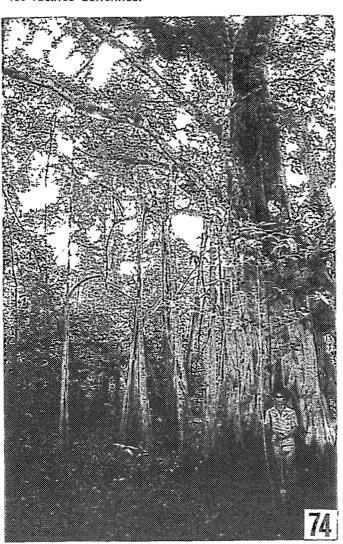


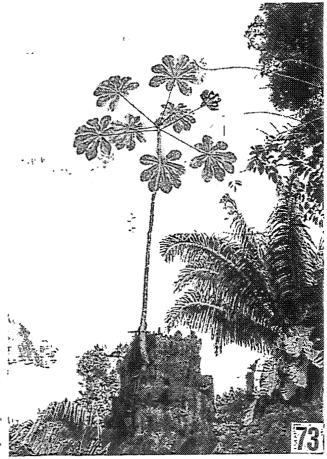
Photo 72. Nectandra inundabilis. Réitérations sur un tronc incliné par la solifluxion.

<u>Photo 73</u>. *Cecropia engleriana*. Germination sur une souche à plus de 2 m du sol.

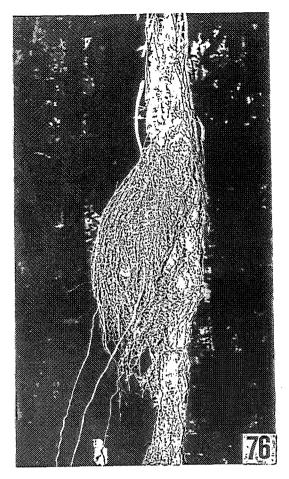
Photo 74. Ficus trigona.

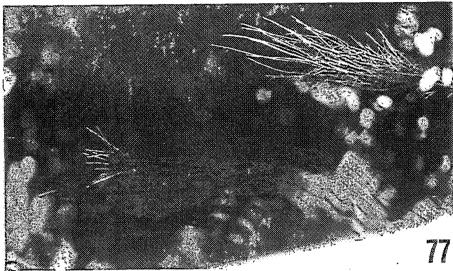
<u>Photo 75</u>. Coussapoa trinervia. Rétention des limons par les racines aériennes.











<u>Photo 76</u>. Flcus trigona. Rétention de débris et particules de sédiments par les racines aériennes pendant la crue.

<u>Photo 77.</u> Ficus trigona. Racines flottant dans les eaux noires.



Photo 78. Forêt ripicole. Calycophyllum spruceanum et Ficus insipida.

DISCUSSION GENERALE

### Introduction

Les forêts alluviales occasionnellement inondées ont fait l'objet de travaux auxquels il est possible de se référer concernant leur structure (voir plus loin), et leur écologie (HUBER 1906, 1910, AUBREVILLE 1961, FOSTER et al. 1986). Elles ont été brièvement décrites pour certaines régions d'Afrique (Zaïre -anc. Congo- : LEBRUN 1947, LOUIS 1947, GERMAIN 1952, LEBRUN & GILBERT 1954; Côte d'Ivoire : GUILLAUMET 1967; CAMEROUN: LETOUZEY 1968), plus longuement étudiées en Amazonie (HUBER 1910, DUCKE & BLACK 1953), et en Asie (CORNER 1978, LAUMONIER 1991), tandis que les végétations des zones alluviales basses, ne sont restées à ma connaissance que peu étudiées dans le détail en ce qui concerne leur écologie (CORNER 1978). La prise en compte, dans certains inventaires des ligneux, des diamètres exclusivement supérieurs à 20, voire 30 cm (FOSTER et al., op. cit.), exclut de l'analyse les ligneux des zones basses, dont les diamètres atteignent assez rarement ces valeurs. La diversité des végétations inondées amazoniennes (HUBER 1910, RIZZINI 1979, CASTRO 1981, ENCARNACION 1985, LOPEZ-PARODI & FREITAS 1990), également soulignée pour l'Afrique (LETOUZEY 1968) et l'Asie (CORNER 1978, LAUMONIER 1991), empêche une description générale. LEONARD (1947), SANTOS & GUILLAUMET (1988), les divisent en végétations d'eaux courantes et d'eaux calmes, et relèvent avec JUNK (1989) la continuité existant entre les végétations semiaquatiques et les végétations arborescentes périodiquement inondées, rendant complexe le projet de fixer des limites, spatiales ou conceptuelles, entre elles.

A ce stade de l'étude, il semble possible de comparer la structure de forêts alluviales peu inondées, souvent appelées "forêts périodiquement inondées" -je dirais, pour l'Amazonie : occasionnellement inondées-, avec des travaux existants pour d'autres régions, et d'énoncer des hypothèses sur le rôle de l'eau en ce qui concerne la structure des végétations ligneuses. Cela conduira à formuler des propositions de définition des deux grands types de végétation décrits pour la plaine alluviale amazonienne : la forêt de *várzea* et l'*igapó*, selon les termes brésiliens si souvent mentionnés dans la littérature scientifique.

Il s'agira ensuite de rechercher ce qui différencie fondamentalement la dynamique des végétations hors inondation ou peu inondées, de celle des végétations régulièrement et longuement inondées, et comment se traduit le gradient d'inondation sur leur développement respectif.

Les concepts de succession et de climax seront discutés en fonction des résultats

obtenus.

Je tenterai de montrer comment s'imbriquent les échelles spatiale et temporelle en ce qui concerne la dynamique des végétations et ces notions si débattues, et comment il est nécessaire de bien définir à quelle échelle on se place, en fonction de ce que l'on souhaite connaître.

# I.- LA STRUCTURE DES VEGETATIONS INONDABLES

### Stratification

L'étude et la comparaison de la structure de forêts primaires de diverses régions du monde (Guyane Anglaise, forêt à Dipterocarpaceae de Bornéo, forêt de la réserve Shasha au Nigéria...) a mis en évidence l'existence de trois strates arborescentes A, B et C (RICHARDS 1952). Ces données sont intéressantes, car elles tiennent compte de la co-existence des arbres du présent et des arbres d'avenir, termes définis ultérieurement par OLDEMAN (1974), et les strates dont il est question correspondent aux ensembles structuraux, qui sont les arbres du présent groupés par niveau de hauteur (OLDEMAN, op. cit.).

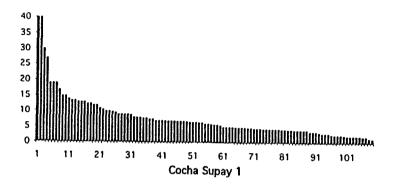
Dans deux cas où la strate A est nettement séparée de la strate B en hauteur (exemples de Bornéo et du Nigéria), elle est constituée d'un nombre restreint d'espèces, par rapport à la forêt où les strates sont peu distinctes (exemple de Guyane).

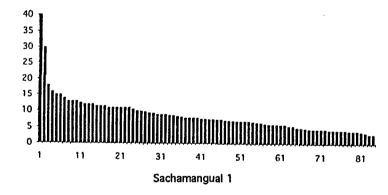
Dans le cas des forêts dominées par une seule espèce, la strate A est continue et particulièrement régulière, et la structure est clairement visible.

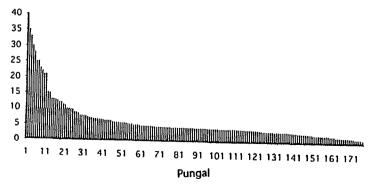
Il arrive cependant (Bornéo, Sumatra) que l'espèce dominante culmine dans la strate B, tandis que la strate A n'est représentée que par de rares individus et pratiquement absente.

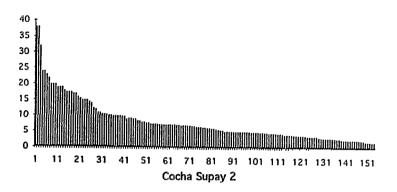
Hormis la constance de trois strates arborescentes principales, dont OLDEMAN (1974) confirme la variabilité des caractéristiques pour la seule Guyane française, selon les conditions édaphiques, topographiques, et énergétiques inhérentes à la forêt elle-même, la structure des forêts tropicales humides est donc variée. La hauteur et la densité de la strate supérieure varient selon les espèces dominantes et leur diversité. Elle est bien distincte de la strate B quand elle est constituée par des espèces peu nombreuses et à forts effectifs, ce qui correspond à des contraintes climatiques (saison sèche marquée par exemple) ou édaphiques (sols asphyxiques ou peu profonds), et moins visible lorsque les espèces sont nombreuses, chacune imprimant à la structure forestière son empreinte spécifique, dans un milieu ou le développement de la forêt n'est pas ou peu soumis à des contraintes abiotiques.

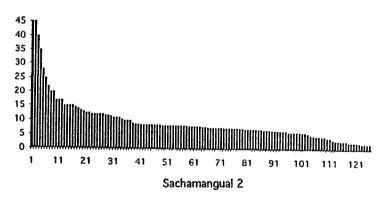
Dans les forêts des hautes latitudes, pauvres en espèces, il n'y a que deux

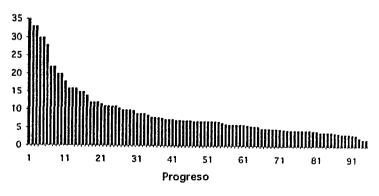












<u>Figure 82</u>. Classement des hauteurs dans quelques parcelles de forêt ripicole (voir aussi Fig. 83)

ensembles structuraux bien distincts, la strate arborescente étant constituée par un nombre restreint d'espèces, et RICHARDS (1952) associe par conséquent la structure de la forêt tropicale "mixte" (dont la strate dominante est constituée par des espèces variées) au climat.

L'analyse de la structure de la jeune forêt de levée (Deuxième partie) permet de prévoir une évolution vers la constitution de deux strates arborescentes principales: une strate éparse constituée d'émergents, et une strate dense située aux alentours d'une vingtaine de mètres de hauteur.

Des mesures effectuées en forêt alluviale plus âgée confirment cette interprétation. Le classement des diamètres en ordre décroissant montre un changement d'orientation des courbes à 20 ou 25 m de hauteur, au-dessus de laquelle s'étagent 2 à 6 arbres par parcelle, jusqu'à 40 m (*Fig.* 82).

La structure que nous observons dans la plaine alluviale de Haute Amazonie, à deux strates supérieures de hauteurs contrastées, la strate A étant éparse, est également décrite dans la littérature à travers la description des grands arbres caractéristiques de la forêt (HUBER 1906, 1910, DUCKE & BLACK 1953). La même structure semble se retrouver en forêt d'écologie comparable à Sumatra (LAUMONIER 1991) : dans cette forêt, développée sur des levées alluviales périodiquement inondées sur de courtes périodes, les émergents épars atteignent une cinquantaine de mètre en hauteur, au-dessus d'une strate dense à 20 ou 30 m de hauteur. On retrouve une physionomie similaire pour la forêt périodiquement inondée à *Hura crepitans* au Surinam (AUBREVILLE 1965).

Cette structure pourrait être l'expression d'un contexte écologique précis dans lequel les conditions édaphiques imposent des contraintes dont les conséquences seraient similaires à celles des contraintes induites par le climat, comme il est suggéré par RICHARDS.

La faible profondeur du sol et son engorgement périodique par l'eau peuvent limiter la croissance en hauteur d'un ensemble structural, et sa réalisation architecturale (OLDEMAN 1974); la diminution de la profondeur du sol en zone tempérée retentit sur la hauteur de la forêt (LAMOTTE 1984), ainsi que sur la hauteur de grands arbres d'Amazonie centrale (KAHN 1983); l'engorgement des horizons profonds favorise un enracinement superficiel (JENIK 1976), tandis que la production de racines absorbantes est fortement réduite (*ibid.*), et que la quantité d'eau utilisable par les plantes diminue dans un sol hydromorphe (PERRAUD &

SOUCHERE 1963, cités par GUILLAUMET 1967).

Nous avons pour notre part constaté une réduction de la croissance diamétrique chez Cecropia membranacea et Ficus insipida dans des conditions de longue inondation, la réalisation architecturale limitée chez Cecropia membranacea dans les zones longuement inondées, suggéré une relation entre l'enracinement superficiel de Ficus insipida et Maquira coriacea et leur tolérance à l'inondation, et mis en relation l'enracinement profond de Calycophyllum spruceanum et Pseudobombax munguba avec leur tolérance à l'inondation dans des conditions de drainage satisfaisantes.

Ces divers éléments suggèrent que l'inondation périodique des forêts alluviales joue un rôle important sur leur structure.

On peut en effet supposer qu'une inondation modérée ou occasionnelle affecte peu la croissance des grandes espèces arborescentes les plus tolérantes à l'inondation (*Photo.* 78), dont le nombre diminue au fur et à mesure que l'inondation s'allonge. Ces espèces constituent donc une strate d'émergents plus ou moins diversifiée et des populations plus ou moins denses, en fonction de leur tolérance aux conditions édaphiques asphyxiantes.

Lorsque l'inondation est plus accentuée, seuls quelques individus des espèces tolérantes arrivent à s'implanter, et ils disparaissent au-delà d'un seuil précis. C'est ce que nous avons observé par exemple à propos de *Calycophyllum spruceanum*, *Ficus insipida*, *Sloanea sp.*, c'est également le cas de *Pseudobombax munguba*. C'est ce qui motive la limite précise entre les végétations arborescentes des levées, et les végétations arbustives ou herbacées des dépressions que nous avons observées, et c'est ce qui contribue plus généralement à délimiter la structure horizontale des populations ligneuses, selon le dénivelé topographique et la qualité du drainage.

Avec un gradient croissant d'inondation, les ligneux sont de plus en plus traumatisés, constituant une végétation de moins en moins structurée verticalement, à l'aspect de plus en plus chaotique renforcé par la chute d'une partie d'entre eux et la forte capacité chez certaines espèces à émettre des réitérations traumatiques, ainsi que par la présence éventuelle de lianes abondantes. Ainsi les végétations longuement inondées se caractérisent par l'absence de stratification et de sous-bois, car les arbustes bas capables de résister à une longue submersion sont rares (RIZZINI 1979, JUNK 1989). La strate A, présente en forêt alluviale âgée occasionnellement inondée (Hura crepitans, Maquira coriacea, Calycophyllum spruceanum, Ficus insipida, Ceiba pentandra sont des émergents fréquents de cette forêt de Haute Amazonie), disparaît

des forêts inondées annuellement, tandis que la strate B, composée d'espèces arbustives ou arborescentes tolérantes à l'inondation, subsiste, se retrouvant en position dominante, et que le sous-bois (la strate C) s'éclaircit.

C'est peut-être ce qui distingue les "formations riveraines" des "formations alluviales" à Sumatra (LAUMONIER 1991), les "forêts riveraines ou périodiquement inondées" des "forêts marécageuses" au Cameroun (LETOUZEY 1968), la forêt de restingas de celle des tahuampas en Amazonie péruvienne, la forêt de várzea de l'igapó au Brésil (nous reviendrons plus loin sur les caractéristiques de la forêt de várzea et celles de l'igapó).

LAUMONIER (op. cit.) insiste sur "la grande diversité physionomique et structurale observée pour les formations inondées, essentiellement liée aux variations de l'intensité et de la durée de l'inondation. La structure varie considérablement depuis celle des forêts de stature comparable à la forêt drainée (...), à celle de formations plus ouvertes et basses en eau profonde".

C'est également ainsi que l'on pourrait évoquer la diversité des végétations inondées qui bordent l'Amazone et ses affluents, ainsi que les variations horizontales de structure que nous envisagerons plus précisément dans les paragraphes suivants.

#### Surface terrière et densité

Du fait de la jeunesse de la forêt de l'île Galán que nous avons étudiée (Deuxième partie), les données structurales dont nous disposons sur ce site sont insuffisantes pour la comparaison avec les rares valeurs que nous avons trouvées dans la littérature sur l'Amazonie, qui concernent des forêts âgées.

Nous disposons de mesures effectuées en parcelles de forêt âgée (*Tabl.* 24), dont nous avons évoqué plus haut la stratification pour quatre d'entre elles : Cocha Supay 1 et 2, et Sachamangual 1 et 2. Le Pungal concerne une zone basse portant une végétation particulière, et la parcelle Progreso est très probablement une forêt secondaire récente. Elles sont incluses ici à titre indicatif.

On constate une variabilité importante de la surface terrière, qui oscille entre 27,1 et 62,3 m2 par hectare pour l'ensemble des parcelles, soit un rapport de 1 à 2,3. Les valeurs par hectare pour la jeune forêt de l'île Galán étaient de 34,9 m2 sur la levée 7B, 40,5 m2 pour la levée 8 et 48,5 m2 pour la levée 9, et s'inscrivent donc entre les chiffres extrêmes relevés en forêt ripicole.

PARCELLES	Surface	Densité	Densité	Hauteur d'eau
(500 m2. Ø>2 cm)	Terrière.(m2/ha)	(Ø>10 cm)	(Ø>2 cm)	maxi. en 1986
COCHA SUPAY 1	36,2	18	5 1	2,30 m
COCHA SUPAY2	38,0	29	165	2,10 m
SACHAMANGUAL 1	27,1	27	89	2,70 m
SACHAMANGUAL2	51,2	29	140	2,70 m
PUNGAL	62,3	46	186	4,20 m
PROGRESO	36,2	16	55	2,30 m

Tableau 24. Surface terrière, densité et durée d'inondation de quelques parcelles de forêts ripicoles.

Cette variabilité existe également en plaine alluviale d'Amazonie Centrale, d'après le chiffre de 41,4 plus ou moins 26,1 m2/ha, donné par REVILLA (1989, cité par KLINGE et al. 1990) pour l'île de Marchantaria près de Manaus, ce qui donne des valeurs comprises entre 15,3 et 67,5 m2/ha pour la "forêt saisonnière de várzea ". BALSLEV et al. (1987) donnent un chiffre de 35,5 m2/ha en forêt inondée sur sols alluviaux d'Amazonie équatorienne. Les deux études indiquent une surface terrière plus importante en forêt de plaine alluviale qu'en forêt d'interfluve, ce qui ne semble pas confirmé par KAHN (1983), qui relève en forêt d'interfluve d'Amazonie centrale des valeurs de surface terrière comprises entre les valeurs citées pour la plaine alluviale (29 à 53 m2/ha). KAHN (op. cit.) explique cette variabilité par les diverses conditions de développement des ensembles arborescents supérieurs, liées notamment au modelé du relief.

La densité que nous observons est de 40, 32 et 37 individus sur les levées 7B, 8 et 9 respectivement, et 16 à 46 arbres dans les parcelles de forêt plus âgée, pour ce qui concerne les diamètres de plus de 10 cm. On peut souligner une forte densité dans les parcelles basses de la forêt jeune comme de la forêt âgée, principalement due à l'abondance de deux espèces : Ficus insipida et Calycophyllum spruceanum sur la levée 7B, F. insipida et Maquira coriacea sur les levées 8 et 9, Pseudobombax munguba et Dialium sp. pour la forêt à P. munguba ("pungal", voir plus loin).

Ces valeurs sont supérieures à celles observées par BALSLEV et al. (op. cit.), qui donnent une densité de 21 individus de diamètre supérieur à 10 cm sur 500 m2, tandis que KLINGE et al. (op. cit.) comptent 737 individus de plus de 5 cm de diamètre

par hectare, soit 37 pour 500 m2. La représentativité de ces chiffres serait, comme pour la surface terrière, à préciser en fonction du contexte écologique.

La comparaison des valeurs de surface terrière et de densité d'une forêt à l'autre, d'une région à l'autre, a fortiori d'un continent à l'autre, semblent difficiles à établir de manière significative, non seulement dans un milieu perturbé comme celui d'une plaine alluviale, mais également en forêt d'interfluves, sans une prise en considération précise de la dynamique forestière et des conditions écologiques de son développement. Les comptages sur de grandes surfaces donnent une estimation moyenne qui ne tient pas compte de la diversité écologique, structurale et floristique de la forêt.

Par contre, les comptages sur de petites surfaces, s'ils ne peuvent être représentatifs de la forêt échantillonnée, permettent, par la comparaison des valeurs à l'échelle locale ou régionale, de déceler des différences structurales, et de tenter d'en comprendre la signification écologique. La connaissance de la composition floristique spécifique ou par famille des ensembles arborescents et arbustifs vient compléter l'analyse et semble nécessaire, puisque la végétation, du point de vue structural et floristique, varie fortement d'une station à l'autre.

# Diversité structurale et floristique

Nous décrirons succintement quelques parcelles forestières, dont nous résumerons les principales caractéristiques à partir du comptage des arbres, de la mesure des circonférences et de la hauteur, et de la composition par famille.

Les parcelles de forêt que nous avons mesurées sont situées dans des milieux divers, de part et d'autre de la rivière Ucayali (Fig. 83). Les quatre premières supportent une végétation forestière haute et relativement peu inondée. La cinquième est couverte par une végétation fortement touchée par l'inondation et les courants, principalement scindée en deux ensembles, l'ensemble supérieur étant monospécifique.

Les parcelles "Cocha Supay" 1 et 2 sont situées en bordure d'un méandre mort (la Cocha Supay, ou "mare du diable"), à proximité de l'interfluve, et inondées alternativement par des eaux noires et blanches, plus longuement par les premières, peu agitées à stagnantes. Elles sont contiguës, la première étant située plus près du méandre, sur sol limoneux, et plus en hauteur que la deuxième (*Tabl.* 24). Le sol de

# Figure 83. CARTE DE LOCALISATION DE PARCELLES ET PRINCIPALES VEGETATIONS.

(légende)

	Eau
	Sédiments récents. Végétation annuelle.
\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\	Zones marécageuses. Végétation herbacée, enracinée ou flottante.
	Herbacées pérennes.
· · · ·	Arbustes pionniers. Végétation primaire ou secondaire.
	Forêt jeune.
	Forêt âgée.
* *	Palmeraies.
##########	Limite de la zone inondable
	SM = Sachamangual
	Pu = Pungal

["Cocha Supay" se trouve en dehors de l'image, au sud, sur la rive interne d'un méandre

(Image SPOT, 1987. Traitement d'image effectué par J.A. LLOSA, logiciels ORSTOM)

Pr = Progreso

abandonné. Cf. 1ère partie.]



cette dernière est de texture plus fine, plus humide que dans la parcelle précédente, et plus argileux en surface. Cette forêt, actuellement éloignée des voies de communication, est probablement relativement plus ancienne. On ne peut exclure qu'il s'agisse d'une forêt secondaire âgée, étant donnée sa situation en bordure de rivière dans le passé.

Cocha supay 1. Les proportions de surface terrière et de densité par famille pour les ligneux de diamètre supérieur à 2 cm sont données dans le *tableau* 25.

L'ensemble arborescent supérieur (40 à 20 m de hauteur) est constitué par Hura crepitans (Euphorbiaceae), Campsiandra sp. (Légumineuse), Minquartia sp. (Olacaceae) et Parinarium sp. (Chrysobalanaceae), quatre plantes représentant ensemble 63,7% de la surface terrière. Grias sp. (Lecythidaceae), Guarea sp. (Meliaceae) et Hura crepitans occupent l'espace entre 20 et 17 m. Des Lecythidaceae, Annonaceae, Sapotaceae, Olacaceae, Anacardiaceae et Elaeocarpaceae (Sloanea sp.) constituent les niveaux situés entre 17 et 11 m.

Les <u>Melastomaceae</u>, <u>Sapotaceae</u>, <u>Elaeocarpaceae</u> (*Sloanea sp.*), <u>Myrtaceae</u> et <u>Moraceae</u> sont les familles les plus représentées dans le sous-bois.

Les lianes sont peu représentées.

Cocha Supay 2. Les proportions de surface terrière et de densité par famille pour les ligneux de diamètre supérieur à 2 cm sont données dans le *tableau* 26.

Deux Maquira coriacea atteignent une quarantaine de mètres, au-dessus d'une strate entre 30 et 15 m, constituée principalement, pour les arbres les plus hauts, par M. coriacea, les genres Heisteria (Olacaceae), Hevea (Euphorbiaceae), Guarea (Meliaceae), puis entre 20 et 15 m par des Lauraceae, Légumineuses, Olacaceae (Minquartia), Annonaceae, Lecythidaceae (Grias), et Polygonaceae (Triplaris ?).

Les familles dominantes dans le sous-bois sont les <u>Meliaceae</u>, <u>Sapotaceae</u>, <u>Annonaceae</u> et <u>Lauraceae</u> pour leur surface terrière, et les <u>Melastomaceae</u>, <u>Annonaceae</u>, <u>Lauraceae</u> et <u>Elaeocarpaceae</u> (*Sloanea sp.*) pour leur densité.

Les lianes sont relativement nombreuses (8% de la densité), mais peu développées (moins de 1% de la surface terrière).

Ce qui différencie principalement ces deux parcelles, contiguës, mais d'altitude légèrement différente (mesurée au centre des parcelles), est la composition spécifique des ensembles arborescents supérieurs, dominés par *Hura crepitans* et plus diversifiés dans la parcelle la plus haute, et dominés par *Maquira coriacea* dans la parcelle plus basse. Les <u>Lauraceae</u> et <u>Annonaceae</u> représentent dans cette dernière une

Familles	% Surf. terr.	% Densité	
Euphorbiaceae	49,5	3,6	
Olacaceae	17,1	18,9	
Légumineuses	12,1	0,9	
Chrysobalanaceae	4,3	2,7	
Lecythidaceae	4,0	1,8	
Sapotaceae	2,2	7,2	
Melastomaceae	1,3	12,6	
Elaeocarpaceae	0,9	7,2	
Myrtaceae	0,6	6,3	
Clusiaceae	0,6	2,7	
Annonaceae	0,5	3,6	
Meliaceae	0,5	,9	
Anacardiaceae	0,3	0,9	
Moraceae	0,3	4,5	
Myristicaceae	_0,2	0,9	
Lauraceae	0,1	1,8	
Flacourtiaceae	0,1	0,9	
Indéterminés	4,1	19,8	
Lianes	0,7	2,7	

Tableau 25.
COCHA SUPAY 1.
Pourcentages de surface terrière et de densité par famille (les lianes sont comptées à part).

Tableau 26.
COCHA SUPAY 2.
Pourcentages de surface terrière et de densité par famille (les lianes sont comptées à part)

Familles	% Surf. terr.	% Densité
Moraceae	38,2	8,6
Olacaceae	15,5	15,2
Légumineuses	6,7	6,7
Euphorbiaceae	4,9	1,8
Meliaceae	4,8	3,0
Sapotaceae	4,5	1,8
Annonaceae	4,5	7,9
Lauraceae	2,4	6,1
Polygonaceae	1,0	10,3
Melastomaceae	0,9	7,9
Elaeocarpaceae	0,7	5,5
Lecythidaceae	0,7	0,6
Myristicaceae	0,4	1,8
Clusiaceae	0,4	1,8
Burseraceae	0,3	1,2
Sterculiaceae	0,2	1,2
Myrtaceae	0,1	1,8
Anacardiaceae	0,1	0,6
Indéterminés	12,7	15,8
Lianes	0,9	7,9

proportion relativement importante de la densité.

Les traits communs majeurs sont la présence des Sapotaceae ("Quinilla blanca") et l'abondance du genre *Sloanea* (Elaeocarpaceae) parmi les arbres d'avenir, l'importance des Olacaceae à tous les niveaux de hauteur jusqu'à 25 m, et la densité des Melastomaceae. Les familles dominantes communes aux deux parcelles dans le sousbois sont les Sapotaceae, Elaeocarpaceae, et Melastomaceae.

On constate ici que lorsque *Maquira coriacea* ne domine pas le groupe des plus grands arbres, les <u>Moraceae</u> se limitent à des arbustes ou arbres d'avenir dans le sous-bois. Les genres *Naucleopsis*, *Pseudomeldia*, *Trophis* et *Perebea* sont fréquents dans la forêt inondable.

Les parcelles "Sachamangual" 1 et 2 sont également contiguës, et situées à proximité du chenal principal de la rivière, dans une zone alternativement envahie par des eaux blanches et noires. Contrairement au cas des parcelles situées en bordure de la Cocha Supay, ce sont les eaux blanches, agitées de courants, qui inondent plus longuement la forêt. Le sol est limoneux. Le nom vient du fait que la densité est principalement assurée par le "sachamango", *Grias peruviana* Miers (Lecythidaceae), espèce dont le fruit est d'ailleurs savoureux et recherché. La surface terrière totalisée par les lianes de cette forêt comparativement aux trois parcelles précédentes, et malgré une inondation plus longue, est importante. Cet indicateur d'ancienneté de la forêt, ainsi que l'abondance des Lecythidaceae permettent de supposer qu'il s'agit d'une forêt relativement âgée.

Sachamangual 1. Les proportions de surface terrière et de densité par famille pour les ligneux de diamètre supérieur à 2 cm sont données dans le *tableau* 27.

Un *Maquira coriacea* de 40 m de hauteur domine un groupe de <u>Légumineuses</u>, palmiers (*Astrocaryum sp.* et *Socratea exorrhiza*), <u>Annonaceae</u>, <u>Lecythidaceae</u> (*Grias peruviana*), et <u>Anacardiaceae</u> entre 30 et 15 m de hauteur.

Les <u>Annonaceae</u> et <u>Lauraceae</u> sont abondantes, principalement entre 11 et 8 m, ainsi que <u>Grias peruviana</u>. On trouve également à ce niveau des <u>Elaeocarpaceae</u> (<u>Sloanea sp.</u>) et <u>Qlacaceae</u> (<u>Heisteria sp.</u>).

Hormis le *Maquira coriacea* qui domine la végétation en hauteur, les <u>Moraceae</u> sont regroupées entre 10 et 4 m de hauteur. Deux *Maclura tinctoria*, un *Ficus sp.*, et un *Porouma sp.* en font partie.

La végétation du sous-bois est diversifiée et inclue la majeure partie des 25% d'indéterminés.

Familles	% Surf. terr.	% Densité
Moraceae	32,2	12,4
Légumineuses	15,6	3,4
Annonaceae	9,7	12,4
Arecaceae	9,2	3,4
Lecythidaceae	7,7	12,4
Anacardiaceae	4,6	1,1
Elaeocarpaceae	2,6	2,0
Lauraceae	1,8	6,7
Chrysobalanaceae	0,9	2,2
Olacaceae	0,9	2,2
Myrtaceae	0,5	1,1
Myristicaceae	0,3	2,2
Apocynaceae	0,2	2,2
Rubiaceae	0,2	2,2
Capparidaceae	0,1	1,1
Bombacaceae	0,1	1,1
Indéterminés	9,7	25,8
Lianes	3,6	5,6

Tableau 27.
SACHAMANGUAL 1.
Pourcentages de surface terrière et de densité par famille (les lianes sont comptées à part).

Tableau 28.
SACHAMANGUAL 2.
Pourcentages de surface terrière et de densité par famille (les lianes sont comptées à part).

Familles	% Surf. terr.	% Densité		
Meliaceae	28,0	0,7		
Légumineuses	26,2	2,1		
Vochysiaceae	8,0	0,7		
Annonaceae	7,3	6,4		
Sterculiaceae	6,6	14,3		
Arecaceae	4,6	5,7		
Lecythidaceae	3,1	12,1		
Anacardiaceae	2,6	1,4		
Olacaceae	1,7	7,9		
Moraceae	0,8	5,7		
Sapotaceae	0,8	2,9		
Chrysobalanaceae	0,5	0,7		
Apocynaceae	0,5	5,7		
Myristicaceae	0,5	2,9		
Lauraceae	0,2	2,9		
Verbenaceae	0,1	0,7		
Clusiaceae	0,0	0,7		
Indéterminés	6,5	17,9		
Lianes	2,3	8,6		

Les familles dominantes sont les <u>Moraceae</u>, <u>Léqumineuses</u>, <u>Annonaceae</u> et <u>Palmiers</u> pour la surface terrière, et les <u>Annonaceae</u>, <u>Lecythidaceae</u> et <u>Lauraceae</u> pour la densité.

Les lianes sont assez peu nombreuses, mais de diamètres relativement importants atteignant 18,5 cm.

Sachamangual 2. Les proportions de surface terrière et de densité par famille pour les ligneux de diamètre supérieur à 2 cm sont données dans le *tableau* 28.

La parcelle est dominée par une Vochysiaceae (Qualea sp.), une Meliaceae (Guarea sp.) et deux <u>Légumineuses</u>, entre 45 et 35 m de hauteur.

Entre 30 et 20 m se côtoient Anacardiaceae et Annonaceae (Unonopsis floribunda notamment).

Entre 20 et 10 m, les arbres sont nombreux : <u>Palmiers</u> (*Oenocarpus multicaulis*, *Socratea exorrhiza*, *Astrocaryum sp.*) Annonaceae, <u>Lecythidaceae</u> (*Grias peruviana*), <u>Olacaceae</u> (*Heisteria caloneura*, *Minquartia sp.*), <u>Moraceae</u> (*Perebea longepedunculata*), <u>Sterculiaceae</u> (*Theobroma cacao*) principalement.

Dans le sous-bois , les <u>Sterculiaceae</u> occupent la plus forte densité du fait de la présence d'un *Theobroma sp.* ayant chuté et réitéré abondamment à partir du tronc enfoui sous les sédiments accumulés (Troisième partie). Les *Grias peruviana* sont nombreux, ainsi que les <u>Olacaceae</u>, <u>Moraceae</u> et <u>Apocynaceae</u>, du fait de l'abondance de *Bonafousia tetrastachya*. Les <u>Légumineuses</u>, <u>Myristicaceae</u>, <u>Lauraceae</u> et <u>Sapotaceae</u> sont également bien représentées.

Les lianes occupent une surface terrière relativement importante, avec un diamètre maximum de 14,5 cm.

Les <u>Légumineuses</u> représentent le deuxième rang en surface terrière, et sont présentes parmi les plus grands arbres dans les deux parcelles du Sachamangual. Les <u>Annonaceae</u>, <u>Palmiers</u>, et <u>Lecythidaceae</u> ont une place importante dans les deux parcelles.

La première parcelle se distingue par la présence d'Elaeocarpaceae, Bombacaceae et Sterculiaceae dans les niveaux moyens, et de Rubiaceae, Myrtaceae, et Capparidaceae dans les bas niveaux, tandis que l'on trouve dans la deuxième des Meliaceae et Vochysiaceae dans la canopée, et des Verbenaceae et Clusiaceae en sousbois. Les Lauraceae sont plus abondantes dans le sous-bois de la première parcelle, les Olacaceae dans la deuxième.

Par rapport à ce qui a été observé précédemment, les principaux traits qui se dégagent sont une augmentation de la diversité, et la présence de grands <u>Palmiers</u>. On remarque la présence, ici aussi, de <u>Maquira coriacea</u>, et la constance des <u>Moraceae</u>, <u>Léqumineuses</u> et <u>Annonaceae</u> sur toutes les parcelles observées, trait qui va se confirmer à l'examen de la dernière parcelle, cependant bien distincte des précédentes.

Elle est située sur l'île Galán, près de sa rive sud, dans une partie de l'île plus âgée que la zone où a été établi le transect étudié (Deuxièma partie). Elle est longuement inondée par des eaux chargées et courantes, et largement dominée en hauteur et en surface terrière par la "punga", *Pseudobombax munguba* (Mart. & Zucc.) Dugand (Bombacaceae), d'où son nom local de "Pungal".

**Pungal.** Les proportions de surface terrière et de densité par famille pour les ligneux de diamètre supérieur à 2 cm sont données dans le *tableau* 29.

La végétation est largement dominée par *Pseudobombax munguba*, qui occupe exclusivement l'espace entre 40 et 22 m de hauteur, relayé dans les niveaux immédiatement inférieurs, par *Dialium sp.* (Légumineuse), abondant et qui se mélange au-dessous de 10 m environ avec *Annona hypoglauca* (Annonaceae), *Cecropia latiloba* (Moraceae) et *Maclura tinctoria* (Moraceae) principalement. La canopée, ouverte, fait faiblement obstacle à la lumière, et les espèces ligneuses sont envahies de lianes par endroits, notamment des <u>Rubiaceae</u> (*Palicourea sp.*), <u>Vitaceae</u> (*Cissus erosa*), et <u>Urticaceae</u> (*Urera spp.*). Une partie des ligneux a chuté au sol, et leurs troncs sont à présent enfouis sous les sédiments (Troisième partie), émettant des réitérations : *Crescentia cujete* (<u>Bignoniaceae</u>), *Parinarium sp.* (Chrysobalanaceae), *Annona hypoglauca* sont dans ce cas pour une partie d'entre eux.

La structure des ligneux est contrastée entre le port droit des *Pseudobombax* et *Dialium*, qui atteignent respectivement les diamètres maxima de 88 et 27 cm, et le reste des ligneux, sans structure verticale aisément définissable.

Cette parcelle se distingue donc nettement des précédentes, qui supportent une forêt stratifiée et diversifiée, tandis que le développement de la végétation est ici sévèrement contraint par la dynamique fluviale, ce qui se traduit par une faible diversité spécifique et la forte abondance de quelques espèces, malgré les plus fortes valeurs de densité relevées aussi bien pour les arbres de plus de 10 cm de diamètre que pour l'ensemble des ligneux de plus de 2 cm.

La densité augmente, par manque de compétition interspécifique, dans des zones

Familles	% Surf. terr.	% Densité
Bombacaceae	67,0	7,5
Légumineuses	21,7	36,0
Annonaceae	2,1	5,4
Moraceae Bignoniaceae	1,6	14,0
	1,6	2,2
Lecythidaceae	1,1	1,6
Violaceae	1,0	1,6
Chrysobalanaceae	1,0	9,1
Myrtaceae	0,8	9,1
Polygonaceae	0,2	1,1
Rubiaceae	0,2	2,7
Apocynaceae	0,2	2,2
Melastomaceae	0,0	0,5
Indéterminés	1,2	4,3
Lianes	0,2	2,7

Tableau 29.

PUNGAL.

Pourcentages de surface terrière et de densité par famille (les lianes sont comptées à part).

Tableau 30.
PROGRESO.
Pourcentages de surface terrière et de densité par famille (les lianes sont comptées à part).

Familles	% Surf. terr.	% Densité
Meliaceae	35,8	2,9
Légumineuses	13,2	11,8
Annonaceae	12,2	10,8
Rubiaceae	10,1	4,9
Anacardiaceae	7,3	1,0
Moraceae	7,0	8,8
Euphorbiaceae	2,7	1,0
Arecaceae	1,3	1,0
Myrtaceae	1,2	7,8
Violaceae	1,1	2,9
Lauraceae	1,0	2,0
Sapindaceae	0,7	1,0
Clusiaceae	0,4	2,0
Melastomaceae	0,3	6,9
Myristicaceae	0,0	1,0
Indéterminés	5,2	26,5
Lianes	0,6	7,8

intermédiaires supportant une inondation trop importante pour la plupart des ligneux, mais encore supportable pour une partie d'entre eux, qui s'y développent alors de façon préférentielle. Nous avons évoqué ce comportement pour *Calycophyllum spruceanum* et l'observons ici chez *Pseudobombax munguba*. On retrouve sous celui-ci trois espèces que nous avions déjà observées dans la dépression E du transect (Deuxième partie) : *Cecropia latiloba*, *Annona hypoglauca* et *Maclura tinctoria*, qui résistent donc non seulement à une inondation longue, mais également à des conditions de forts courants et taux de sédimentation.

Comme dans les parcelles précédentes, les familles les mieux représentées, hormis les Bombacaceae (et 4,3 % d'indéterminés), sont les Légumineuses, Annonaceae et Moraceae, qui totalisent ensemble 50% de la densité, mais avec seulement deux espèces par famille.

Du point de vue de sa structure, cette végétation est intermédiaire entre la forêt stratifiée, telle que nous l'avons évoquée au début de ce chapître, dont elle se rapproche grâce à la physionomie des deux populations ligneuses dominantes, et une végétation arbustive où les plantes essayent de se maintenir debout, et en vie, dans un milieu annuellement et longuement inondé rendu d'autant plus instable que le taux de sédimentation est élevé. Sa structure n'est pas marquée par un contraste entre les plus grands arbres, et une strate moyenne dense. En effet, la strate supérieure est monospécifique, et composée de *Pseudobombax munguba* d'âges et de hauteurs divers.

Pour mémoire, nous décrirons rapidement la structure d'une parcelle de forêt secondaire.

La parcelle **Progreso**, du nom d'un village proche, est située en bordure du chenal principal de la rivière Ucayali au niveau de l'île Galán, sur la rive concave face au nord de l'île. L'inondation est le fait d'eaux exclusivement turbides, agitées par de forts courants. Le sol est sablo-limoneux. Il s'agit très probablement d'une forêt située sur une parcelle cultivée.

Les proportions de surface terrière et de densité par famille pour les ligneux de diamètre supérieur à 2 cm sont données dans le *tableau* 30.

L'ensemble arborescent supérieur (20 m et plus en hauteur) est constitué par Guarea guidonia (Meliaceae), Calycophyllum spruceanum (Rubiaceae), Spondias lutea (Anacardiaceae), Maquira coriacea (Moraceae), Unonopsis floribunda (Annonaceae) et un Inga sp. (Léqumineuse).

Les Maquira coriacea sont jeunes, étagés entre 3,5 et 22 m de hauteur. Un

Astrocaryum jauari atteint 18 m de hauteur.

Le sous-bois est principalement occupé par des <u>Myrtaceae</u>, <u>Melastomaceae</u> et <u>Violaceae</u> (*Leonia glycycarpa*). Les lianes sont relativement nombreuses, mais de faible diamètre (3 à 6 cm).

L'importance des <u>Moraceae</u>, <u>Annonaceae</u> et <u>Légumineuses</u>, relevée dans toutes les parcelles forestières déjà évoquées, se confirme pour la forêt secondaire jeune.

En conclusion, la diversité des végétations s'exprime à travers la composition spécifique non seulement des ensembles arborescents, mais également des ensembles d'avenir et des espèces de sous-bois, et ceci même entre deux parcelles contiguës de dimensions réduites. La moindre différence d'altitude ou de distance aux chenaux se répercute sur le développement de la végétation, ce qui était également souligné à propos des végétations inondables en Inde (GOPAL 1980), et dans la plaine alluviale du Mississipi (CONNER & DAY 1980, DEVALL 1990). JUNK (1989b) explique en partie cette diversité par le fait que les communautés de plantes constituant les forêts de plaine alluviale sont particulièrement affectées par les inondations annuelles extrêmes, ou même par des périodes d'années successives d'inondations fortes, qui peuvent survenir tous les 10, 20 ou 100 ans.

La forêt est l'expression d'une mosaïque complexe de milieux, le résultat des conditions observables à un moment donné ou de manière constante, mais aussi de l'histoire de chaque site et de ses infinies variations et irrégularités.

Les <u>Moraceae</u>, <u>Légumineuses</u> et <u>Annonaceae</u> sont les familles les plus représentées en nombre d'individus.

### La várzea et l'igapó

Ces deux termes de *várzea* et d'*igapó* sont fréquemment utilisés dans la littérature, sans qu'il soit précisément décrit à quoi ils se rattachent. Le premier est un terme portugais, le second est issu d'un dialecte indien, et ils sont tous deux utilisés au Brésil pour désigner des paysages de la plaine alluviale. Nos observations permettent d'apporter quelques précisions.

Les bordures des rivières d'eaux blanches sont plus élevées que les zones situées en contrebas et en arrière, du fait du dépôt de sédiments en bordure des chenaux (Première partie). Dans le cas du Río Negro, drainant des eaux non turbides, il n'y a pas de formation de levées, et "as margens são as partes mais baxas e

alagadiças, elevando-se o nível à medida que se aproxima a terra firme; então os igapós ficam junto à margem e as várzeas são mais distantes" (RIZZINI 1979).

RIZZINI (op. cit.) distingue par ailleurs la forêt de várzea de l'igapó, "mata baixa e pobre"<sup>2</sup>, par leur structure distincte, qu'il met en relation avec la durée de l'inondation, et non avec la qualité physico-chimique de l'affluent au bord duquel se trouve la végétation considérée comme cela fut proposé par ailleurs (PRANCE 1979, MURÇA PIRES & PRANCE 1985).

La comparaison des végétations de bordures accessibles, indépendamment du contexte géodynamique, a peut-être conduit à distinguer la forêt de *várzea* de l'*igapó* d'une façon arbitraire, sur le seul critère de la qualité des eaux : le Río Negro, et tous les cours d'eaux noires, seraient bordés par des *igapós*, tandis que les affluents d'eaux blanches, et l'Amazone seraient bordés par de la *várzea* (PRANCE, *op. cit.*).

Si la qualité des eaux semble bien influer sur la composition floristique (MURÇA PIRES 1979, PRANCE 1979, KLINGE *et al.* 1990), elle ne semble pas devoir être le seul critère de définition de l'*igapó*.

Les zones éloignées des chenaux où circulent les eaux turbides sont envahies par des eaux transparentes, qui ont déposé leur charge sédimentaire en bordure de chenal, et sont affectées par un taux de sédimentation faible à nul. Elle sont d'autre part susceptibles de recevoir des eaux noires en provenance des interfluves. Mais ce sont également les zones où l'inondation est la plus longue.

La seule prise en considération de la couleur de l'eau a conduit à décrire des végétations de structures similaires en les appelant *várzea* ou *igapó*, ou de structures distinctes sous la seule apellation d'*igapó* (KLINGE *et al.* 1990), tout en soulignant l'influence de la durée et de la hauteur des inondations sur la composition floristique de la végétation (REVILLA 1981, cité par KLINGE *et al.*, *op. cit.*).

Il faut donc essayer de préciser à quels domaines se rattachent ces deux termes. Nous avons vu que, littéralement, *várzea* est un terme portugais qui désigne la plaine alluviale d'une rivière ou d'un fleuve dont les eaux chargées en sédiments déposent ces derniers sur la surface du lit majeur. Cette signification ne semble pas avoir été modifiée par l'usage brésilien, qui désigne par ce terme les plaines alluviales de telles rivières dans l'ensemble du pays, quelle que soit la taille de la rivière, qu'elle soit amazonienne ou non (A. Carneiro, comm. pers.). L'utilisation raccourcie du terme

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>les marges sont les parties les plus plasses et inondées, la surface du sol s'élevant au fur et à mesure qu'on se rapproche de la *terre ferme*; par conséquent, les *igapós* se situent juste en bordure et les *várzeas* sont plus éloignées.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> forêt basse et pauvre

várzea pour désigner la forêt qui s'y développe en Amazonie est un abus de langage, une contraction verbale de l'expression "mata de várzea" (forêt de la plaine alluviale). Il faut donc bien distinguer la plaine alluviale de la végétation qui l'occupe dans l'usage du terme várzea, qui a une signification géomorphologique et non botanique, ainsi que l'ont déjà précisé SANTOS & GUILLAUMET (1988).

En ce qui concerne l'*igapó*, AUBREVILLE (1961) mentionne que ce terme est d'origine indienne, issu d'un dialecte dans lequel "ig" signifierait eau, et "apo", dormante, et qu'"il désigne la forêt marécageuse, <u>se présentant aussi bien dans la forêt de várzea que dans la forêt de terre ferme" (op. cit.).</u>

Le terme *igapó* sert donc actuellement à désigner un type de végétation qui se développe soit dans la plaine alluviale, soit sur les interfluves, et doit par conséquent être compris dans une acception botanique. C'est ainsi que l'expression "igapó de várzea" prend tout son sens, telle qu'on la trouve fréquemment dans la littérature (JUNK 1970, RIZZINI 1979, CASTRO 1981, etc...).

Les Amazoniens du Brésil divisent la végétation de la plaine alluviale en deux catégories : la forêt, et l'igapó, sur la base d'une différence structurale et floristique due à la durée de l'inondation et liée à la structure de la végétation. La forêt de várzea est une végétation constituée de plusieurs ensembles structuraux, dont un ensemble arborescent élevé, atteignant 40 à 50 m de hauteur en forêt âgée non perturbée par l'homme, qui s'apparente aux forêts ailleurs appelées riveraine ou alluviale (cf. p. 295), tandis que l'igapó, végétation longuement inondée par des eaux "dormantes", serait caractérisé par une structure et une composition floristique moins complexes, notamment l'absence d'arbres de plus de 20 m de hauteur Ce terme est précisément amazonien et lié à la particularité du milieu. Notons qu'il est possible, vue la signification étymologique du mot, que l'usage ait également orienté dans le cas de l'igapó comme dans le cas de la várzea une désignation mésologique vers une acception botanique.

Cette origine, de même que l'existence d'*igapós* de terre ferme, confirment néanmoins que le terme est à l'origine plus particulièrement lié à la présence prolongée de l'eau qu'à sa qualité ou à sa couleur.

Les *Igapós* sont donc des végétations liées à l'engorgement permanent des sols par l'eau (et non à une inondation permanente, comme on le voit souvent écrit, qui ne permettrait pas la germination des plantules), présents aussi bien dans la plaine alluviale que dans les bas-fonds d'interfluves, caractérisées par une structure et une composition floristique distinctes localement de celles des autres forêts : "zones de

terra firme ou de várzea où, par déficience du drainage naturel, les eaux provenant de petites crues ou des pluies locales sont retenues très longtemps, ou stagnent" (IBGE 1977).

# II.- PEUT-ON PARLER DE SUCCESSION?

Nous avons distingué dans la deuxième partie les végétations des levées et celles des dépressions, du point de vue structural, floristique et dynamique. Les deux types de végétation se situent en réalité sur un gradient lié à la durée d'inondation et aux caractéristiques édaphiques.

### Les levées : une dynamique successionnelle

L'observation des végétations des levées a permis de distinguer la juxtaposition, de la rive vers l'intérieur du méandre, de trois végétations distinctes -graminéenne, arbustive, arborescente-, marquées par une physionomie caractéristique. Les deux premières sont aisées à caractériser d'un point de vue structural, mais déjà la composition floristique et le comportement des espèces post-pionnières au sein du stade arbustif pionnier présentent une variation dans le plan horizontal, qui annonce l'organisation en mosaïque de la végétation. Cette organisation en mosaïque est confirmée par l'observation de la végétation arborescente post-pionnière, dont l'installation et le développement sont soumis aux conditions particulières du milieu alluvial inondé, mais également à la dynamique de la végétation elle-même, dont on observe la régénération par chablis sur les levées anciennes.

La succession de ces trois stades, observée dans l'espace, correspond à la succession temporelle décrite par SCHNELL (1976) et l'UNESCO (1979) pour l'ensemble des régions tropicales humides, et décrit par de nombreux auteurs dans des milieux non inondés (KENOYER 1929, AUBREVILLE 1947, RICHARDS 1952, ROSS 1954, BUDOWSKI 1963, NAMUR & GUILLAUMET 1978, UHL et al. 1981, ZWETSLOOT 1981, KAHN 1982, FORESTA 1983, LESCURE 1985, etc...) ou inondés (RICHARDS 1952, SALO et al. 1986).

Les variations de ce schéma successionnel sont attribuées dans la littérature à l'occurence de conditions particulières, édaphiques, climatiques ou historiques, qui interviennent soit sur la durée du déroulement des processus soit sur la composition floristique. Il peut s'agir de la qualité du drainage (FORESTA 1983, LESCURE & BOULET 1985), des conditions du défrichement initial (LARPIN 1988, FORESTA 1983), de

pratiques culturales différenciées... Elles se traduisent par l'invasion des sites par un stade graminéen persistant (EUSSEN & WIRJAHARDJA 1973, cités par EWEL 1975), la présence d'un stade arbustif bas (BOERBOOM 1974), "sous-ligneux" (KAHN 1982), l'abondance temporaire de lianes "bloquant" l'évolution de la succession, l'existence de deux stades arbustifs pionniers (KAHN, op. cit.), une structure et une composition floristique modifiées (LESCURE 1985), la destruction des semis dans le cas d'inondations (ZWESTLOOT 1981), etc...

Il apparaît en fait que le constat général de l'existence de tels stades successionnels masque l'existence d'une succession particulière à chaque site, ainsi d'ailleurs que la différence majeure entre les processus régissant le déroulement des successions primaires -sur un substrat n'ayant jamais porté de végétation- et secondaires -développement de végétations sur un substrat défriché ou perturbé-(GRAY et al. 1987). Cette différence essentielle réside notamment, pour les successions secondaires, dans la rapidité d'installation des ligneux dépendante du stock de graines présent dans le sol, phase suivie par un très fort ralentissement de l'arrivée de nouveaux arbres (RICHARDS 1955, BOOERBOOM 1974, DE FORESTA 1983, ZWESTLOOT 1981, UHL et al. 1981, GOMEZ POMPA & VASQUEZ-YANES 1983, MILES 1987). L'arrivée des espèces de successions primaires s'effectue progressivement, en fonction de la proximité des plantes productrices de graines, du mode de transport de ces dernières, et des caractéristiques du substrat sur lequel elles se déposent.

L'analyse des stades successionnels de végétation dans divers contextes écologiques révèle donc en fait que des influences locales de tous ordres s'exercent sur le développement des végétations, indépendamment du simple constat de l'existence de ces stades.

Le déroulement des successions est par ailleurs fonction de multiples interactions interspécifiques et interindividuelles, dont les contributions respectives au cours du développement de la végétation sont complexes et variées (LAWTON 1987, MILES 1987).

Les processus en jeu au sein de ces interactions biotiques peuvent se résumer en quatre principaux (LAWTON op. cit.) :

- la "facilitation" (néologisme anglais créé à partir du verbe "to facilitate", et que l'on peut reprendre en Français), par laquelle les espèces arrivant tôt dans la succession modifient les conditions écologiques, celles-ci leur devenant défavorables, mais favorisant l'installation de nouvelles espèces. C'est le phénomène que nous avons observé de façon spectaculaire à travers l'action des *Gynerium sagittatum*, dont le développement prépare littéralement le terrain à l'arrivée du stade pionnier à

Cecropia membranacea (Troisième partie, chapître II), ce dernier modifiant à son tour les conditions microclimatiques du sous-bois, ce qui favorise la croissance de semis moins héliophiles (Deuxième partie, chapître I).

- l'inhibition, par laquelle les espèces freinent l'invasion par les espèces suivantes de la succession, jusqu'à leur disparition. Nous avons souligné cet antagonisme entre espèces à propos des *Cecropia*, ainsi que de certaines espèces postpionnières, qui retardent le développement des jeunes semis d'espèces plus tardives.
- la tolérance, par laquelle des espèces tardives, mais compétitives, s'installent et se développent au sein des populations d'espèces plus précoces et à croissance rapide, en les excluant à partir d'un certain stade de leur développement. Nous l'avons observé à propos de Cecropia membranacea, Ficus insipida, Calycophyllum spruceanum, Maquira coriacea notamment.
- la colonisation au hasard, qui peut se traduire par l'exclusion d'une ou plusieurs espèces par une autre, déjà installée sur un site, qui ne "facilite" pas (cf. plus haut) l'arrivée d'autres espèces. Il n'y aurait pas d'interactions interspécifiques dans ce cas.

La colonisation "au hasard" peut faire intervenir les modes de dispersion aquatique, aérienne ou animale, la phénologie, l'exclusion d'une espèce par une autre d'exigences écologiques similaires, le "hasard" n'étant en fait qu'un ensemble de facteurs inconnus, ou de phénomènes inexpliqués, et qui sont nombreux en ce qui concerne les successions ainsi que l'ont souligné GRAY et al. (1987), malgré l'ancienneté du sujet pour lequel les premières préoccupations remontent à l'Antiquité (voir CLEMENTS 1904, MILES 1987). Il se trouve que certains phénomènes dûs au "hasard" ont un rôle particulièrement important dans la dynamique des végétations inondées : il s'agit notamment du rôle joué par le niveau de l'eau lors des crues successives sur la dissémination des graines et leur germination, et la plus ou moins grande tolérance à l'inondation des plantules (VAN DER VALK 1980, JUNK 1989). Nous en avons vu un exemple avec la répartition des jeunes Cecropia latiloba.

Cette succession à partir d'un substrat dépourvu de végétation vers des formations arborées est une succession progressive au sens de CLEMENTS (1904, 1916), caractérisée par le passage de formes biologiques basses à des formes hautes, une complexité structurale croissante, une dynamique de plus en plus lente, la diversification des espèces.

Cette dynamique, observée sur les reliefs peu inondés, est le résultat du développement des végétations peu affectées par les contraintes abiotiques du milieu.

### Les végétations des dépressions : zonation, mosaïque

On reconnaît les trois stades décrits sur les levées, relativement abritées des crues, dans les forêts de zones basses, mais ils se traduisent par une physionomie distincte dans le deuxième cas : les graminées sont plus basses, le stade post-pionnier reste arbustif. La succession de ces stades dans le temps reste fortement liée à l'évolution des conditions géomorphologiques : isolation du site vis-à-vis des courants, élévation de la surface du sol grâce à un taux de sédimentation plus ou moins important (Deuxième partie, Chapître II). Il s'agit d'une succession de végétations sur un même site, mais constituée de stades indépendants d'un point de vue biotique, car elle est subordonnée à l'évolution géomorphologique.

Dans certaines conditions intermédiaires entre les levées moins accessibles à l'inondation, et les dépressions boisées les plus basses, le stade pionnier à *Cecropia membranacea*, caractéristique des levées, ne se développe pas, ce qui favorise le développement d'un stade pionnier à *Ficus*. En d'autres endroits, on observe l'existence de forêts à deux strates, la strate supérieure composée d'une ou deux espèces arborescentes surcimant un ensemble peu diversifié de végétaux arbustifs en partie traumatisés. La dynamique successionnelle s'exprime de façon variée, proportionnelle à l'altitude et à la qualité du drainage, en fonction de la durée d'inondation et de la texture du sol.

Le gradient qui existe entre ces deux situations trouve ses limites extrêmes :

- dans les végétations des lacs permanents, pour lesquelles l'idée de succession devient caduque puisque les plantes dépendent des conditions inhérentes à la présence de l'eau pour leur subsistance et leur reproduction (RAYNAL-ROQUES 1981). Le rôle des végétaux sur les conditions du milieu devient alors pratiquement nul, les plantes sont soumises à leur environnement liquide.
- dans le cas des forêts non inondables au sein desquelles la succession de végétations s'exprime au mieux si des perturbations d'un autre ordre n'interviennent pas (voir plus loin).

Le développement de la végétation est donc particulier à chaque site, et, dans les conditions édaphiques hétérogènes qui caractérisent les zones basses, la répartition horizontale des végétations est intimement liée à la géomorphologie. Or, ce caractère est précisément celui qui caractérise au premier chef la dynamique des végétations de mangroves.

### La comparaison avec les mangroves est-elle justifiée ?

Dans le cas des mangroves, la dynamique successionnelle est supplantée par la géomorphologie dans son influence sur le développement des végétations, qui ne peuvent dépasser un stade peu avancé de diversité et de complexité structurale (GLEDHILL 1963, LUGO & SNEDACKER 1974, LUGO 1980, TOMLINSON 1976).

De même que dans les zones basses de la plaine alluviale de Haute Amazonie, la répartition spatiale des végétations dépend, quand l'altitude est basse, du rôle de l'eau et de la texture du sol (ainsi que sa teneur en sel dans le cas des mangroves). De même que pour les mangroves, où "the chief deficiency seems to be lack of a direct demonstration of real successional processes in time (rather than imaginary ones in space)" (TOMLINSON 1976), l'observation de la forêt qui se développe dans les zones boisées les plus basses de la plaine alluviale amazonienne, ne permet pas de dresser un schéma successionnel progressif autre que fortement hypothétique, voire hasardeux.

Ces deux types de végétations sont totalement distincts par leur composition floristique.

Mais en ce qui concerne la physiologie des plantes de mangrove, il a été démontré que certains Avicennia et Rhizophora n'étaient halophytes qu'occasionnellement, d'ailleurs désignés par le terme d'"halophytes facultatifs" par LINDEMAN (1953, cité par SCHNELL 1971) Il n'est peut-être pas exclu que leur implantation sur des sites soumis aux fluctuations quotidiennes des marées soit liée à leurs particularités de dissémination et de germination : le rôle de la viviparité chez les espèces de mangroves n'est pas encore bien compris (TOMLINSON op. cit.). Les modes de dispersion sont obligatoirement adaptés à une inondation de période courte. La différence entre les forêts périodiquement inondées et les mangroves ne réside peut-être pas seulement dans le taux de salinité des eaux, mais également dans le rythme des inondations qui les balayent.

# III.- DE LA SUCCESSION AU CLIMAX?

On ne peut donc parler de succession progressive en milieu longuement inondé que si l'on admet que l'évolution des conditions du milieu puisse être incluse dans le processus de la succession pour la considérer comme telle. Ceci nous rapproche de la proposition de VAN DER VALK (1980) qui considère la végétation comme le résultat de la perturbation éventuelle de son environnement. Les deux seraient en équilibre, y compris quand l'environnement est perturbé : "vegetation produced as a result of disturbance will persist if the disturbance persists" (*ibid.*). Ce qui signifie, dans le cas qui nous préoccupe, que si l'élévation de la surface du sol ne se produit pas, ou si l'influence des courants ne diminue pas, la végétation conserve ses caractéristiques floristiques et structurales, et que l'on peut considérer qu'elle est en équilibre avec le milieu. Elle ne peut cependant pas atteindre son climax, puisque son développement est stoppé par les contraintes du milieu.

Cette conception de la succession au sens de GLEASON implique que tout changement, structural ou floristique, progressif ou régressif, est un phénomène successionnel, et que toute végétation, telle qu'elle est observée, "peut être considérée comme un stade d'une succession, c'est-à-dire de la série des végétations qui se succèdent sur une station déterminée" (FLAHAULT 1910, cité par GLEASON 1927). Cette conception est plus large que celle de CLEMENTS, non seulement parce qu'elle englobe les évolutions progressive comme régressive, mais également parce qu'elle élargit considérablement l'échelle de temps qui est prise en compte. Elle considère a priori que toute végétation est en évolution, mais finalement aboutit à considérer qu'il n'y a pas de différence essentielle entre la succession et le climax, a fortiori dans un environnement instable.

CLEMENTS considère la végétation comme un organisme qui se développe indépendamment des interactions avec les autres paramètres écologiques, considérés comme statiques, tandis que GLEASON envisage la végétation comme un ensemble d'individus évoluant dans un contexte écologique dynamique. Ces deux points de vue ont fait l'objet de nombreux débats et critiques (voir les synthèses de MCINTOSH 1980 et MILES 1987).

L'étude des végétations perturbées par les inondations peut-elles apporter des éléments de discussion sur la notion de climax ?

### Les forêts inondables et la notion de climax

L'extrapolation du concept de succession à partir de la compréhension d'écosystèmes terrestres, appliquant à des phénomènes zonaux le concept de succession (VAN DER VALK 1980), a conduit à envisager les différentes végétations concentriques autour d'un lac par exemple (RICHARDS 1952), ou juxtaposées le long d'un rivage pour une forêt de mangrove (LUGO 1980), comme autant de stades successionnels. Cette extrapolation revient à réduire toute végétation inondable au statut de stade successionnel (VAN DER VALK, op. cit.), au sein d'une évolution tendant vers un climax terrestre.

Or, si cette évolution peut effectivement avoir lieu à l'échelle géologique lorsque des terrains alluviaux, fluviaux ou lacustres, deviennent terrestres par exhondation et consolidation (c'est le cas des blocs tertiaires soulevés de part et d'autre de la confluence Marañon-Ucayali en Haute Amazonie), elle est hors de proportion dans le temps avec la dynamique successionnelle d'une série de végétaux. La notion de climax, basée sur la stabilité des facteurs abiotiques, ne serait donc pas adaptée aux végétations dont la dynamique est conditionnée par ces facteurs.

Cela rejoint le point de vue proposé par ODUM (1969), qui définit la succession écologique comme un processus ordonné résultant de modifications de l'environnement physique par la communauté, aboutissant à un contrôle du milieu "in the sense of achieving maximum protection from its perturbations". Il donne par conséquent toute l'importance du rôle végétal dans le déroulement des successions.

Cette protection "maximum" ne peut être assurée dans les conditions géomorphologiques qui sont celles d'une plaine alluviale, et l'état climacique de la végétation pourrait être considéré soit comme purement théorique si l'on considère que la forêt ne peut jamais parvenir à un équilibre indépendamment du contexte fluvial, soit comme rapidement atteint si l'on considère la forêt détruite par l'érosion des rives concaves comme le stade ultime de son évolution.

ODUM (op. cit.) opte pour la première hypothèse : "A more or less regular but acute physical perturbation imposed from without can maintain an ecosystem at some intermediate point in the developmental sequence, resulting in, so to speak, a compromise between youth and maturity. What I could term 'fluctuating water level ecosystems' are good examples".

On pourrait cependant considérer une forêt alluviale détruite à l'occasion de la migration d'un méandre comme un climax édaphique extrême (le substrat-même est

détruit), reprenant la proposition faite de cette notion, après celle de climax climatique (SCHNELL 1976).

En fait, l'équilibre de la végétation ne peut être ici envisagé qu'en fonction de l'évolution géomorphologique à terme plus ou moins long. Dans ce cas, il ne peut exister de climax absolu, mais un climax relatif d'une part à la géomorphologie, et d'autre part à sa vitesse d'évolution.

Cet exemple montre que la notion de climax elle-même ne peut s'appliquer que par rapport à une échelle de temps parfois délicate à définir ou à appréhender, et ne peut en fait concerner la végétation que par rapport à l'une des autres composantes du milieu : le sol (climax édaphique, ou pédoclimax), le sol et l'homme (péniclimax), l'occurence de feux (pseudoclimax), le climat (polyclimax) etc..., au sein d'un milieu considéré comme stable par ailleurs. Il existe plus de vingt-cinq termes créés à partir du mot climax dans la littérature (M. GODRON, comm. pers.). Il apparaît ainsi que la notion de climax ne peut s'appliquer que relativement à un facteur écologique, ou à une échelle de temps (DAVIS 1986).

Par ailleurs, considérer une composante du milieu -la végétation- dans sa dimension évolutive, tandis que l'ensemble des autres facteurs du milieu serait stables, peut difficilement se concevoir comme une approche réaliste : "As conditions are ever changing, so are communities never stationary (...). Time scales are important. In the long run no community has been stable to evolutionary change" (WILLIAMSON 1987).

Les réserves que l'on peut émettre à propos de la notion de climax sont donc de ne considérer qu'une échelle de temps réduite, ou de considérer la végétation comme évolutive au sein d'un système statique, ce qui est contraire à la réalité telle nous l'observons.

La connaissance de plus en plus précise des fluctuations climatiques, des cycles d'érosion, des phénomènes d'eustasie, relativise de plus en plus des notions établies dans un contexte où ces phénomènes à long terme n'étaient encore perçus qu'intuitivement par quelques-uns (MILES 1987), et principalement basées sur la connaissance de végétations de climat tempéré (CLEMENTS 1904, 1916).

La notion de climax était aisément concevable dans le cas d'une hêtraiesapinière de montagne européenne ou d'une forêt de bouleaux sous de hautes latitudes : la végétation se développe jusqu'à l'établissement d'une forêt dominée par une ou deux espèces arborescentes, et ses caractéristiques structurales et floristiques se perpétuent dans la mesure où les conditions pédologiques et climatiques ne changent pas, et où l'homme n'intervient pas. Les conditions climatiques (températures, photopériode) et pédologiques sélectionnent les espèces ligneuses qui y sont adaptées. Ces espèces, parfois pionnières -dans le sens où elles dont les premières à s'installer : Betula spp. par exemple- se régénèrent donc sous elles-mêmes, puisqu'il n'existe pas de compétiteurs.

Mais l'évolution de la végétation peut être seulement considérée comme stoppée, faute de compétiteurs, de façon similaire à ce qui se produit dans le cas des végétations inondables, ou sous d'autres climats contraignants (secs, froids, à saisons très contrastées, etc...).

### Forêt perturbée - forêt stable ?

De même que la structure et la composition floristique des forêts de climat tempéré n'évoluent plus à partir d'un certain stade de leur développement en raison des contraintes climatiques, les forêts périodiquement inondées des régions tropicales humides, où le climat n'est pas un facteur contraignant, voient leur course vers un climax hypothétique freinée ou stoppée par les fluctuations du niveau de l'eau .

C'est le cas des végétations de la plaine alluviale amazonienne. C'est également celui des mangroves.

La végétation se "stabilise": les populations d'espèces se régénèrent dès les premiers stades du développement de la végétation, et une dynamique successionnelle ne peut s'exprimer.

Nos observations montrent un gradient parallèle à la durée d'inondation dans les caractéristiques des végétations alluviales. Plus l'inondation est longue, plus la structure se simplifie, la diversité spécifique s'amoindrit, la reproduction végétative devient prépondérante chez les graminées et l'ensemble des plantes non ligneuses (GOPAL 1980). Nous avons vu également qu'un potentiel de reproduction végétative s'exprime chez certaines espèces ligneuses dans des conditions d'inondation difficiles (Troisième partie).

Or, un gradient similaire existe des tropiques humides vers les tropiques sèches entre les espèces et communautés de ces régions, qui s'exprime par une moindre diversité, des taxons plus spécialisés, une reproduction végétative accrue, des bois plus denses, etc... (EWEL 1980).

Ce gradient est l'expression d'une atténuation des interactions biotiques entre les végétaux.

Or, le froid et le raccourcissement de la photopériode ont des conséquences similaires sur la végétation des zones tempérées. Il est intéressant de noter que cellesci ont en commun avec les végétations périodiquement inondées des zones alluviales une croissance annuellement rythmée induite par l'alternance de périodes végétatives et de périodes de repos, bien que la floraison et la fructification se fassent au début de la période végétative sous les hautes latitudes, tandis qu'elle a lieu à la fin de cette période pour les espèces adaptées au milieu alluvial.

La découverte des forêts tropicales humides par les chercheurs des pays tempérés, a modifié la perception de la dynamique forestière. Les interactions biotiques existant entre de nombreuses espèces de plantes seraient multipliées grâce au climat favorable -chaleur et humidité constantes et régulières-, non perturbées par des éléments abiotiques. La structure de la forêt est complexe, la diversité spécifique grande, la stabilité de la végétation ne se mesure plus par la dominance d'une ou quelques espèces (ASHTON 1969).

Mais l'échelle de temps sur laquelle se fonderait cette stabilité reste à établir. RICHARDS (1963) relevait l'extrême variation dans la composition floristique et la structure de la forêt tropicale humide d'un lieu à l'autre, qu'il attribuait notamment aux infinies variations de l'environnement à grande échelle, notamment la topographie et les sols (texture et profondeur), la disponibilité en eau, et les microclimats.

Cette variation infinie est particulièrement exprimée dans le cas des végétations inondables, où l'influence des agents externes à la végétation est particulièrement vive.

Mais le gradient entre ces deux situations est continu. Il n'y a pas de rupture, seulement une variation de l'échelle temporelle et spatiale à laquelle évoluent les divers éléments en présence.

# CONCLUSION & PERSPECTIVES

			E.

# CONCLUSION GENERALE

Tout au long de ce travail est apparue la nécessité de se fonder sur une définition précise des conditions écologiques, et particulièrement la durée d'inondation, les conditions édaphiques (principalement le drainage), et la proximité des chenaux, pour caractériser la structure des végétations alluviales, leur composition floristique et leur dynamique.

La plaine alluviale des rivières, tropicales, tempérées ou sub-polaires, apparaît comme une mosaïque complexe de milieux dont la variété est inféodée à l'infinité des combinaisons possibles entre la durée d'inondation, le drainage et la texture du sol, la proximité des chenaux, la force des courants, l'âge des reliefs etc..., reliés entre eux par des gradients imbriqués concernant chacun de ces facteurs.

La comparaison de situations extrêmes a permis de parvenir à quelques conclusions.

Dans le cas des végétations peu soumises aux inondations, la dynamique successionnelle, caractérisée par le remplacement progressif des espèces, peut s'exprimer largement, dans la limite des contraintes climatiques ou pédologiques. La dynamique des végétations est marquée par une composante en mosaïque à petite échelle (sols, climat), ou à grande échelle (régénération par chablis).

Dans le cas des végétations annuellement inondées sur de longues périodes, les plantes sont soumises à des contraintes externes qui conditionnent leur développement. La concurrence interspécifique est faible ou nulle. Il n'y a plus de dynamique successionnelle, mais une succession éventuelle de milieux écologiques différents, qui évoluent parallèlement aux conditions géomorphologiques, ces dernières conditionnant le développement de la végétation. La structure horizontale est une mosaïque dont l'échelle des mailles est proportionnelle aux dimensions réduites des unités géomorphologiques.

Entre ces deux schémas existe une infinité de situations intermédiaires.

Définir les conditions écologiques dans lesquelles se développent les végétations afin de comprendre l'origine de leurs caractéristiques sur un site précis est donc indispensable à l'étude des plaines alluviales sous toutes les latitudes.

Les vastes dimensions de la plaine alluviale amazonienne et l'absence de limite entre les forêts d'interfluves et de plaine alluviale, le long d'un gradient qui s'étend des forêts situées hors d'atteinte des crues jusqu'aux populations d'espèces étroitement liées dans leur écologie à la présence de l'eau, montrent que ce cours d'eau et ses bordures constituent un système ouvert et dépendant des échanges latéraux avec les milieux adjacents.

Cependant, l'extension latérale réduite des plaines alluviales dans les régions tempérées et froides a conduit à privilégier la dimension longitudinale des cours d'eau dans l'analyse de ces systèmes (VANNOTE et al. 1980, MINSHALL et al. 1985).

# Les Tropiques représentent-elles la norme <sup>1</sup> en biogéographie ?

L'évolution des paysages alluviaux sous climat tempéré et froid est freinée par le stockage saisonnier de l'eau sous forme de neige ou de glace, simultanément à la baisse des températures et au racourcissement de la photopériode. Bien que l'impact des changements climatiques s'avère avoir été plus fort sous les Tropiques qu'on ne l'a cru dans un premier temps (DOUGLAS, *in* WHITMORE 1982c), l'activité des rivières dans ces régions n'englobe pas, contrairement à ce qui se passe sous les hautes latitudes, le remaniement de dépôts glaciaires ou périglaciaires. Ces paysages tropicaux sont donc l'aboutissement d'une évolution ininterrompue de longue date, et les tropiques humides constituent un environnement au sein duquel l'action des eaux courantes sur le modelé du paysage atteint son développement maximal (*ibid.*).

La géodynamique des milieux alluviaux, si elle est fondamentalement générée par les mêmes lois physiques, se traduit sous climat tempéré ou froid par des dimensions spatiales réduites, et des dimensions temporelles élargies. Les précipitations limitées, le climat moins agressif, la charge sédimentaire et le volume des eaux en circulation relativement réduits, se combinent pour générer une dynamique fluviale relativement peu active. Les dimensions des fleuves à méandres tropicaux par rapport à ceux des hautes latitudes sont le reflet de ces contrastes. Dans le deuxième cas, les reliefs sont étroits, la durée de leur formation puis de leur évolution est longue, les différences d'altitude entre les levées et les dépressions sont faibles, et la durée d'inondation peu contrastée d'un site à l'autre.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> cf. WHITMORE, 1982. The Tropics as the Norm in Biogeography?. The Geogr. J., 148 (1): 8-21

La durée d'inondation, par son influence sur le développement des organismes fixés, est un élément fondamental du fonctionnement des milieux alluviaux, relevé par toutes les études s'y rapportant quelle que soit leur position géographique sur le globe (Première partie). La composition spécifique, la structure verticale et horizontale des végétations, ainsi que la répartition des populations de plantes et d'animaux, y sont étroitement liées (Deuxième partie).

D'autre part, et par rapport à la variabilité des contraintes géodynamiques dans leur fréquence, leur ampleur et leurs conséquences selon les latitudes, les plantes ligneuses ont des caractéristiques biologiques (dimensions, durée de vie par type biologique), voire une diversité spécifique qui, d'une région à l'autre, ne se distinguent que de façon quantitative (WHITMORE 1982 a & b). "The underlying process of forest growth is cosmopolitan. The differences are thus of degree" (WHITMORE 1982b).

En ce qui concerne les milieux alluviaux, ce qui différencie les plantes tropicales de celles des plus hautes latitudes n'est pas inhérent au climat et à ses conséquences, mais aux dimensions des reliefs. C'est pourquoi l'abondance des rhéophytes sur les bords des petits cours d'eau tropicaux sujets à des inondations de quelques heures ou quelques jours en raison de l'abondance ponctuelle dans le temps des précipitations (VAN STEENIS 1981), ne s'observe pas en zone tempérée, probablement en raison du climat dans ce cas, mais elle ne s'observe pas non plus sur les bords des grands fleuves tropicaux, cette fois en raison de l'amplitude de la courbe des crues liée aux dimensions des bassins-versants. Une partie des plantes caractéristiques de la plaine alluviale amazonienne sont adaptées à l'inondation périodique et prolongée, voire à la submersion pendant plusieurs mois, voire plusieurs années (Troisième partie, chapître I), dans leur physiologie, ainsi que dans leur écologie -dissémination des propagules par l'eau ou les poissons, et interdépendance entre ces derniers et certaines espèces végétales- (Troisième partie et Annexe II). Les conditions écologiques particulières aux plaines alluviales des grands fleuves tropicaux (Première partie) induisent la présence d'organismes adaptés aux contraintes du milieu (Deuxième et troisième parties) liées à leurs dimensions.

Il y a donc superposition d'une composante climatique et géomorphologique, variable selon la latitude d'une part, et d'autre part d'une composante biologique qui s'exprime de façon similaire dans l'ensemble des régions concernées, bien que répondant à des conditions divergentes induites par le climat et la géodynamique, et se traduisant de ce fait différemment au niveau des formes de vie.

Des mesures permettraient probablement de confirmer que le rapport de l'extension latérale de la frange active des grands fleuves à méandres, sur l'ampleur des reliefs de leurs plaines alluviales, est plus important dans les régions proches de l'Equateur que dans les régions froides ou tempérées. Ce rapport peut revêtir une importance déterminante sur les gradients spatiaux d'inondation, dont la variation, sur une même distance, sera plus ténue aux basses latitudes. Cela peut permettre à la diversité biologique propre à ces régions de s'exprimer plus librement, même face aux conditions imposées par la dynamique fluviale, et expliquer que la limite des plaines alluviales perçue le long des cours d'eau des régions froides ou tempérées devienne indiscernable en milieu tropical à l'échelle de la végétation. Il s'agit d'une limite spatiale, et non conceptuelle, qui s'imprime dans le paysage à la faveur d'une rupture dans la topographie rendue perceptible par les dimensions réduites des reliefs sous les hautes latitudes.

"Are the differences in evolutionary and ecological processes and forms between the tropics and the extra-tropics differences of degree only, or are they differences in basic principles which must be of deep concern to all interested in biogeographical and ecological theory?" (WHITMORE, 1982 c).

Si l'on considère les milieux alluviaux en différentes régions du monde, on est amené à penser que leur diversité, plus ou moins exprimée selon la latitude et dépendante de cette dernière, n'est pas inhérente à l'essence des phénomènes en mouvement. Elle serait le résultat d'une gradation entre les dimensions spatiales et temporelles des phénomènes géodynamiques, combinée avec l'uniformité relative des caractères biologiques fondamentaux des plantes ligneuses.

### Stabilité, ou instabilité ?

L'observation des conditions écologiques, de leur influence sur le développement des végétations, a permis de faire un rapprochement entre les milieux longuement inondés de la plaine alluviale de Haute Amazonie et les mangroves, les communautés de plantes se développant dans les deux cas sur un substrat instable, au sein duquel une évolution pédologique n'a pas le temps de s'amorcer.

Les contraintes géomorphologiques et hydriques annuelles qui s'exercent sur les végétations alluviales des milieux tropicaux, tandis que la composante climatique

fluctue lentement, sont comparables, dans leurs conséquences sur la végétation, aux contraintes d'un climat sec ou tempéré au sein desquels l'irrégularité, la sécheresse, le froid, limitent le développement des végétations à un stade d'équilibre avec le milieu tandis que c'est la composante pédologique qui évolue lentement.

Cet état d'équilibre des végétations est plus ou moins durable, et peut se prolonger à une échelle de temps bien supérieure à l'échelle humaine. La végétation évolue, à des échelles de temps diverses, conjointement et en relation avec les autres composantes du milieu.

Plus le développement de la végétation est avancé, c'est-à-dire plus les interactions biotiques entre espèces ont eu la possibilité de s'exprimer, plus la végétation est indépendante de la géomorphologie, du sol, du climat, mais elle reste subordonnée à des évolutions à long terme, géologique et biologique, non directement perceptibles à l'échelle humaine.

La différence entre un milieu dit instable, et un milieu dit stable, n'apparaît donc pas comme une différence essentielle, mais relative à l'échelle de temps qui est considérée. L'équilibre est toujours remis en question par l'évolution de l'une ou l'autre des composantes du milieu, par le rythme d'évolution des divers éléments constitutifs des sphères.

.

p-

# **PERSPECTIVES**

Au cours de cette étude de la dynamique des végétations inondables sont naturellement apparues des lacunes dans la perception du milieu à l'état naturel, qui, si elles étaient comblées, permettraient d'une part d'en affiner la compréhension, et d'autre part de conduire à une meilleure gestion des ressources aux fins de leur préservation.

Afin d'être à l'affût des modifications imputables aux déséquilibres engendrés par l'homme, il faut bien connaître les écosystèmes à l'état naturel. Le degré de compréhension scientifique nécessaire à la mise en oeuvre de mesures conservatoires des ressources est loin d'être atteint en ce qui concerne la plaine alluviale des grands fleuves tropicaux, dont les déséquilibres ont eu dans certaines régions des conséquences tragiques (Introduction générale).

A cet égard, je mentionnerai quelques voies de recherche possibles, parmi d'autres, d'abord du point de vue de la compréhension écologique des phénomènes, puis du point de vue des applications vers lesquelles pourraient conduire les résultats obtenus.

#### A suivre...

Il est apparu que l'étude pluridisciplinaire des milieux alluviaux était nécessaire à la compréhension de leur écologie, par exemple en raison du rôle prépondérant joué en Amazonie par la tectonique et la géomorphologie sur la vie de ces milieux, aussi bien humaine qu'animale et végétale.

En ce qui concerne les végétations, l'étude dendrochronologique des ligneux en milieu inondable tropical représente une source d'information dont l'exploitation est à peine ébauchée, et qui viendrait en partie se substituer à la reconstitution déductive de la dynamique des végétations fondée sur le recoupement d'informations d'ordre floristique, physionomique et structural. Les témoins des inondations passées que sont les cernes de croissance des arbres sont une source d'information directe sur l'histoire des végétations, d'un intérêt majeur dans l'étude de leur développement et de leur évolution.

Nous avons évoqué quelques fois le rôle de l'eau en tant qu'agent disséminateur des graines, et mentionné le rythme des floraisons et fructifications particulier à la plaine alluviale amazonienne, car synchronisé avec les périodes des crues, contrairement au rythme saisonnier des forêts d'interfluves lié directement au climat. Les liens étroits entre la phénologie et le rythme des inondations, le rôle de la faune aquatique dans ces relations, sont des axes de recherche dont on commence à percevoir l'intérêt pour l'ensemble des plaines alluviales des grands fleuves tropicaux. La préservation des plantes permettra notamment la survie de l'ichtyofaune, les deux représentant une source de denrées naturelles inépuisable si leur exploitation est bien conduite.

Les inventaires floristiques sont rares en Haute Amazonie, et nous avons conscience d'avoir peu contribué à combler cette lacune. C'est un travail qui nécessite du temps, une bonne connaissance du terrain et de la systématique, et que nous aurions plaisir à approfondir dans l'avenir. L'étude floristique apporte sa contribution à une meilleure connaissance de l'écologie des milieux, grâce à l'existence de marqueurs spécifiques de certaines conditions, et il est intéressant de constater que certaines familles s'expriment de façon particulière dans des milieux difficiles.

La réaction morphologique des plantes aux conditions d'inondation est un thème qui semble nouveau, et se trouve ici ébauché. Il mériterait d'être traité en liaison avec des travaux sur le fonctionnement des plantes en réaction à la présence périodique et prolongée de l'eau, et notamment la caducité des feuilles chez de nombreuses espèces ligneuses, le potentiel de reproduction non sexuée chez les espèces pionnières, la production abondante de racines au contact de l'eau (et des susbstances qu'elle véhicule) chez certaines espèces (Moraceae notamment), etc...

Enfin, il semble qu'il existe peu de travaux sur la composition et le comportement de la faune des milieux inondables. Si certaines plantes présentent des adaptations particulières, la recherche d'adaptations chez les animaux semble séduisante. Elle est entamée en ce qui concerne les poissons, et la microfaune du sol. Qu'en est-il des mammifères, reptiles, insectes, mollusques ? Quelles sont les rapports entre ces animaux et la végétation ? Comment les premiers réagissent-ils au rythme des crues?

### Perspectives appliquées

Un inventaire global des ressources naturelles du Pérou a été mené à bien au début des années soixante-dix par l'ONERN (Oficina Nacional de Evaluación de los Recursos Naturales). Cet inventaire n'a pas été approfondi depuis.

La correspondance étroite entre la dynamique des végétations et les conditions géomorphologiques, et donc entre la géomorphologie et l'utilisation du milieu, que nous avons soulignée dans la première partie, est propice à l'analyse des correspondances entre les milieux écologiques inondés de la plaine alluviale amazonienne du Pérou, et les modes d'exploitation traditionnels utilisés par les populations locales, concernant les cultures et l'élevage.

Une typologie des milieux en correspondance avec les modes d'exploitation traditionnels s'insèrerait dans l'inventaire des ressources naturelles de la région. Elle est à proposer aux gestionnaires locaux de ces ressources, trop souvent influencés, dans la conception des projets de mise en valeur des terres sous climats tropicaux, par d'anciens clichés répandus par les études sous climat tempéré (intérêt supposé des techniques d'élevage extensif ou de mécanisation, fertilité des sols en milieu tropical humide par exemple).

Il est urgent et nécessaire de conduire des recherches sur les mises en valeur traditionnelles de ces milieux, qui se sont toujours avérées respectueuses de l'écologie, et garantes de leur pérennité sous les tropiques humides. Leur connaissance sera susceptible à court terme d'ouvrir de nouvelles perspectives vers la restauration des milieux appauvris par une exploitation intensive récente, mais irraisonnée et déjà destructrice.

Depuis les cultures annuelles en bordure de chenal, jusqu'aux systèmes agroforestiers en forêt d'interfluves, toute une gamme de systèmes d'exploitation est à mettre en relation avec l'ancienneté des parcelles et la proximité au fleuve, le mode et la durée d'inondation, les caractéristiques des sols, etc...

Plus la végétation naturelle est ancienne, plus elle se développe indépendamment de la géomorphologie et de la dynamique fluviale. Cette indépendance croissante doit s'observer également à travers le mode d'exploitation traditionnel des terres.

Les conditions dans lesquelles l'élevage est conduit sont à analyser : comment sont résolus -ou non- les problèmes posés par les crues, le transport de fourrage naturel jusqu'aux animaux, la production de lait et de fourrage cultivé, etc...Il s'agit de prendre en compte les alternatives possibles à l'élevage extensif de bétail sur les

interfluves, dans le prolongement des travaux déjà réalisés dans la région et comptetenu de l'importance particulière de la production de lait et de viande.

Par ailleurs, il faut rappeler que les forêt naturelles, non perturbées récemment (depuis un siècle environ) par l'homme, deviennent rares dans la plaine alluviale d'Amazonie, et il est impossible d'affirmer que les forêts décrites dans ce travail comme relativement âgées sont le résultat d'une évolution indépendante de la présence de l'homme. Les inventaires des ressources naturelles sont par conséquent urgents dans un milieu de plus en plus convoité par les populations locales, et menacé par la déforestation et l'érosion des sols en amont du bassin-versant de l'Amazone. Des mesures de l'érosion (installation de parcelles) en vue d'estimer les dégâts causés par le défrichement, la surveillance rigoureuse et attentive des variations du régime des eaux afin de discriminer l'influence tectonique de l'action anthropique, contribueront à la préservation de la faune et de la flore, pour lesquelles la création de réserves biologiques serait à préconiser avant que la culture de la coca n'entraîne une dévastation irréversible des terres. Vaste programme, mais pourtant si urgent...

Proposer aux décideurs et aménageurs locaux les moyens d'une gestion rationnelle des ressources qui ne mette pas en péril l'avenir écologique de l'Amazonie, la diversité de ses milieux et ressources, ni les potentialités économiques qu'elle représente, est de la première importance notamment au Pérou, économiquement et politiquement fragile. Rappelons que l'Amazonie couvre 60% de la superficie de ce pays, et que la plaine alluviale représente 40% des terres dans la région d'Iquitos. C'est dire l'étendue et l'importance de ces milieux, à la fois pour la région, et le pays.

Mais l'Amazonie est également le dernier grand bassin-versant tropical peutêtre encore préservé (on peut en tous cas l'espérer...) des désastres écologiques irrémédiables qui ont affecté d'autres Tropiques.

La plaine alluviale amazonienne est un milieu dont l'intérêt scientifique et agronomique est de mieux en mieux perçu, ce dernier récemment pour des raisons historiques et démographiques (cf. Introduction), mais dont l'équilibre est directement menacé par la déforestation des versants andins. C'est l'avenir agricole de l'Amazonie qui est en jeu.

La sensibilité de la plaine alluviale, de ses biotopes, donc de sa flore et de sa faune, au rythme et à la durée des inondations, permettent de prévoir des

perturbations graves en cas de changement brutal de la dynamique fluviale. Celui-ci ne manquera pas de se produire si la déforestation et l'érosion des sols en amont entraînent une amplification de la courbe des crues.

Par ailleurs, l'aggravation des inondations entraînerait immédiatement l'invasion des sols fragiles d'interfluves à des fins agricoles, dont les conséquences seraient destructrices et irrémédiables en raison de la pression démographique croissante.

La plaine alluviale de l'Amazone, comme celle de l'ensemble des grands fleuves tropicaux (Brahmapoutre, Ganges, Mékong, Zaïre...), est le milieu nourricier de l'homme qui les occupe. De la préservation des milieux alluviaux dépend aussi la survie des forêts d'interfluves.

.

**BIBLIOGRAPHIE** 

## REFERENCES CITEES

<u>ALMEIDA</u> V. J. de, 1980. Evolução dos meandros no Rio Purus na folha SC19 Rio Branco. R. Bras. Geogr., 43 (3): 638-645.

<u>ANAYA LANG</u> A.L., 1983. Consideraciones sobre el potencial alelopático de la vegetación secundaria. *In*: Regeneración de Selva, Gomez & Vasquez (Eds.): 428-446.

<u>APESTEGUY</u> C., <u>MARTINIERE</u> G., <u>THERY</u> H., 1979. Frontières en Amazonie. La politique du Brésil et l'intégration de l'Amérique du Sud. *In* : Problèmes d'Amérique Latine. La Documentation Française, 4533/4534 : 76-98.

<u>APPANAH</u> S., 1990. Plant-pollinator interactions in Malaysian Rain Forests. *In*: Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants, Bawa & Hadley (Eds.). UNESCO, MAB Series, Vol. 7: 85-101.

<u>ASHTON</u> P.S., 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. Biol. J. Linn. Soc., Vol. 1:155-196.

<u>ASHTON</u> P.S., 1978. The natural forest: plant biology, regeneration and tree growth. In: Tropical Forest Ecosystems. UNESCO (Ed.): 180-215.

<u>ATGER</u> C., 1991. L'architecture racinaire est-elle influencée par le milieu ? *In* : L'arbre, biologie et développement. Naturalia Monspeliensia, n° h.s. : 71-84.

ATGER C., 1992. Essai sur l'architecture racinaire des arbres. Thèse de Doctorat, USTL Montpellier II, 287 p.

<u>AUBLET</u> F., 1775. Histoire des plantes de la Guiane françoise. Ed. 1977, J. Cramer (Ed.) Vol. 1.

<u>AUBREVILLE</u> A., 1947. Les brousses secondaires en Afrique équatoriale. Côte d'Ivoire, Cameroun. A.E.F. Bois et Forêts des Tropiques, Vol. 2 : 24-49.

<u>AUBREVILLE</u> A., 1961. Etude écologique des principales formations végétales du Brésil. Contribution à la connaissance des forêts de l'Amazonie brésilienne. C.T.F.T., Nogent-sur-Marne, France, 265 p.

<u>AUBREVILLE</u> A., 1965. Principes d'une systématique des formations végétales tropicales. Adansonia, 5 (2) : 153-196.

<u>AUROI</u> C., 1988. Des Incas au Sentier Lumineux. L'histoire violente du Pérou. Georg (Ed.), 273 p.

<u>BAHRI</u> S., 1992 (en prép.). L'agroforesterie, une alternative pour le développement de la plaine alluviale de l'Amazone. L'exemple de l'île de Careiro. Thèse de Doctorat USTL Montpellier II.

BAHRI S., GRENAND F., GRENAND P., GUILLAUMET J.L., LOURD M., 1991. La várzea est-elle un don de l'Amazonie ? Les techniques traditionnelles de mise en valeur de la várzea face à la modernité. In : Sahel, Nordeste, Amazonie. Politiques d'aménagement et milieux fragiles. UNESCO, L'Harmattan (Ed.), Paris : 105-144.

BAILEY R.G., 1986. The Zaïre River System. In: The Ecology of River Systems. B.R. Davies & K.F. Walker (Eds.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht: 201-224.

<u>BAKER</u> H.G., 1973. Evolutionnary relationship between flowering plants and animals. *In*: : Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review. B.J. Meggers, E.S. Ayensu, W.D. Duckworth (Eds.), Smithonian Instit. Press, Washington: 145-159.

BALSLEV H., <u>LUTEYN J.</u>, <u>ØLLGAARD B.</u>, <u>HOLM-NIELSEN L.B.</u>, 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. Oper. Bot., Vol. 92: 37-57.

BERG C.C., 1972. Flora Neotropica. Monograph n° 7. Olmedieae, Brosimeae (Moraceae). Hafner Publ. Comp., New-York.

<u>BERG</u> C.C., 1977. The Castilleae, a tribe of the Moraceae, renamed and redefined due to the exclusion of the type genus *Olmedia* from the "Olmedieae". Acta Bot. Neerl. 26 (1): 73-82.

BERG C.C., 1978. Especies de Cecropia da Amazônia Brasileira. Acta Amazon., 8 (2): 149-182.

BERG C.C., 1984. Ficus species of Brazilian Amazonia and the Guianas. Acta Amazonica, Suppl. 14 (1/2): 159-194.

<u>BERG</u> C.C., 1986. The delimitation and subdivision of the genus *Maclura* (Moraceae). Proc. of the Konink. Nederl. Akad. van Wetenschappen. Repr. Ser. C, 89 (3): 241-247.

<u>BOERBOOM</u> J.H.A., 1974. Succession studies in the humid tropical lowlands of Surinam. Proc. of the 1st Internat. Congress of Ecology, La Hague, 8-14 sept.: 343-347.

<u>BOUILLENNE</u> R., 1930. Un voyage botanique dans le Bas Amazone. Archives de l'Inst. de Bot. de Liège, Vol. 8 : 19-185.

BRICE J.C., 1974. Evolution of meanders loops. Geol. Soc. Am. Bull., 85: 581-586.

BUDOWSKI G., 1963. Forest succession in tropical lowlands. Turrialba 13 (1): 42-44.

<u>BUDOWSKI</u> G., 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. Turrialba, 15 (1): 40-42.

<u>BUDOWSKI</u> G., 1970. The distinction between old secondary and climax species in tropical central american lowland forests. Tropical Ecology, 11: 44-48.

<u>BUDOWSKI</u> G., 1976. Why save tropical rain forests? Some arguments for compaigning conservationists. Amazoniana, 5 (4): 529-538.

<u>CAMARGO</u> F.C., 1958. Report on the Amazon Region. *In*: Problems of Humid Tropical Regions, UNESCO: 11-24.

CARLING P.A., PETTS G.E., 1992. Lowland floodplain rivers. Geomorphological Perspectives. Wiley (Publ.), 320 p.

<u>CARSON</u> H.L., 1986. Colonization and speciation. *In*: Colonization, Succession and Stability. Gray A.J., Crawley M.J. & Edwards P.J. (Eds.), Blackwell Sci. Publ., Oxford: 187-206

<u>CASTRO</u> M.P., 1981. A complexidade da vegetação amazônica. Rev. Bras. Geogr., Rio de Janeiro, 43 (2): 283-300.

CHARLES-DOMINIQUE P., ATRAMENTOWICZ M., CHARLES-DOMINIQUE M., GERARD H., HLADIK A., HLADIK C.M., PREVOST M.F., 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise : inter-relations plantes-animaux. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 35 (3) : 341-435.

CHIRIF TIRADO A., 1983. El colonialismo interno en un país colonizado : el caso de la Amazonia Peruana. *In* : Saqueo amazónico, CETA (Ed.), Iquitos, Pérou : 47-80.

<u>CLEMENTS</u> F.E., 1904. The development and structure of vegetation. The Woodruff-Collins Printing Comp., Lincoln, Nebraska, 175 p.

<u>CLEMENTS</u> F.E., 1916. Plant succession : an analysis of the develoment of vegetation. Carnegie Instit. of Washington Publ., n° 242, 512 p.

<u>CONNER</u> W.H., <u>DAY</u> J.W. Jr, 1980. The ecology of forested wetlands in the southeastern United States. *In*: Wetlands Ecology and Management. B. Gopal, R.E. Turner, R.G. Wetzel & D.F. Whigham (Eds.). NIE ISP, New-Delhi: 69-87.

<u>CORDELOR</u>, 1987. Programa de desarrollo de la ganadería vacuna de doble propósito en el Departamento de Loreto. Estudio de factibilidad. CORporación Departamental de DEsarrollo de LOReto, Gerencia de estudios y asesoría técnica, Iquitos, 130 p.

<u>CORNER</u> E.J.H., 1978. The freshwater swamp-forest of South Johore and Singapore. Gard. Bull. Singapore, Suppl. 1 : 1-266.

<u>CRAWFORD</u> R.M.M., 1976. Tolerance of anoxia and the regulation of glycosis in tree roots. *In*: Tree Physiology and Yield Improvement. M.G.R. Cannel & F.T. Last (Eds.). Academic Press, New York: 387-401.

CREVAUX J., 1879. Exploration de l'Iça et du Yapura. *In*: Le mendiant de l'El Dorado. De Cayenne aux Andes, 1876-1879. Phébus, Coll. D'ailleurs, Réed. 1987, Paris, 359 p.

<u>DAVIS</u> M.B., 1986. Climatic instability, time lags and community desequilibrium. *In*: Community Ecology. J. Diamond et T.J. Case (Eds.), Harper & Row (Publ.): 269-284.

<u>DAVIES</u> B.R., <u>WALKER</u> K.F. (Eds.), 1986. The Ecology of River Systems. W.J. Junk (Publ.), Dordrecht.

<u>DAY J.A., DAVIES B.R., 1986.</u> The Amazon river system. *In*: The Ecology of River Systems. B.R. Davies & K.F. Walker (Eds.), W.J. Junk (ubl.), Dordrecht: 289-318.

<u>DECAMPS</u> H., <u>NAIMAN</u> R.J., 1989. L'écologie des fleuves. La Recherche, 20 (208) : 310-319.

<u>DENEVAN</u> W.M., 1976. The native population of the Americas in 1492. The Univ. of Wisconsin Press, 353 p.

<u>DENEVAN</u> W.M., 1984. Ecological heterogeneity and horizontal zonation of agriculture in the Amazon floodplain. *In*: Frontier Expansion in Amazonia. M. Schmink & C.H. Wood (Eds.), Univ. of Florida Press, Gainsville: 311-335.

DENEVAN W., TREACY J.M., ALCORN J.B., PADOCH C., DENSLOW J., FLORES PAITAN S., 1986. Agricultura indígena en la Amazonía Peruana, 7 (13): 1-33.

<u>DEVALL</u> M.S., 1990. Cat Island Swamp: Window to a fading Louisiana ecology. For. Ecol. Manag. 33/34: 304-314.

<u>DICKSON R.F., HOSNER J.F., HOSLEY Y.W., 1965.</u> The effects of four water regimes upon the growth of four bottomland tree species. For. Sci., 11 (3): 299-305.

<u>DOBYNS</u> H.F., 1966. Estimating aboriginal American population. Current anthropology, 7: 395-416.

DOELL J.C., 1878. Martius' Flora brasiliensis. Vol II, part. III. Gramineae, II.

<u>DOUMENGE</u> Ch., 1990. Contribution à l'étude des structures de populations d'arbres des forêts d'Afrique centrale. Thèse de Doctorat USTL Montpellier II, 214 p.

<u>DOUROJEANNI</u> M., 1975. Una nueva alternativa para el desarrollo de la Amazonía Peruana. Revista For. del Perú. 6 : 1-2.

<u>DOUROJEANNI</u> M.J., 1982. Bosques amazónicos : ecología y desarrollo rural. Shupihui, Vol. 7 (21-24) : 251-267.

<u>DRIVJER</u> C.A., <u>MARCHAND</u> M., 1986. Maîtrise des crues contre les inondations : aspects écologiques de l'aménagement des plaines inondables en Afrique. Nat. et Ress., 22 (4) : 13-22.

<u>DUCKE</u> A., 1948. Arvores amazônicas e sua propagacão. Adaptacão de frutos ou sementes de árvores amazônicas a diversos meios de propagacão em espécies de estreita afinidade botânica, porém em condicões mesológicas diferentes. Bol. Mus. Para. E. Goeldi, Vol. 10: 81-92.

<u>DUCKE</u> A., <u>BLACK</u> G.A., 1953. Phytogeographical notes on the Brazilian Amazon. Anais Acad. Bras. Cienc. 25 (1): 1-46.

DUCHAUFOUR P., 1984. Pédologie. Masson (Ed.), 220 p.

<u>DUMONT</u> J.F., 1988. Importancia de las deformaciones recientes sobre la estructuración geográfica de la baja Amazonía peruana. Folia Amazónica, Iquitos, Pérou 1 (1): 63-70.

<u>DUMONT</u> J.F., 1989. Neotectonic of the Peruvian jungle as related to geomorphology and fluvial dynamics. *In*: Internat. Symp. on Global Changes in Southern America during the Quaternary: Past, Present, Future. Sao Paulo. Abstracts: 140-144.

<u>DUMONT J.F.</u>, 1991a. Active subsidence controlled by basement structures in the Marañon basin or Northeastern Peru. *In*: Land Subsidence. Proc. of the Fourth Internat. Symp. on Land Subsidence, May 1991: 343-350.

<u>DUMONT</u> J.F., 1991b. Cambio del curso de los ríos Marañon y Ucayali en la depresión Ucamara durante el Cuaternario reciente. VIImo Congr. Peruano de Geología, Lima: 483-487.

<u>DUMONT</u> J.F., <u>GARCIA</u> F., 1991. Active subsidence controlled by basement structures in the Marañon basin of Northeastern Peru. Proc. of the Fourth Internat. Symp. on Land Subsidence, LAHS Pub. 200: 343-350.

<u>DUMONT</u> J.F., <u>DEZA</u> E., <u>GARCIA</u> F., 1991. Morphostructural provinces and neotectonics in the Amazonian lowlands of Peru. J. of South Amer. Earth Sci. 4 (4): 373-381.

<u>DUMONT</u> J.F., <u>HERAIL</u> G., <u>GUYOT</u> J.L., 1991. Subsidencia, inestabilidad fluvial y repartición de los placeres distales de oro. El caso del río Beni (Bolivia). Symp.

Internat. sur les Gisements Alluviaux, La Paz, 3-5 juin 1991.

<u>DUMONT</u> J.F., <u>LAMOTTE</u> S., <u>FOURNIER</u> M., 1988. Neotectónica del arco de Iquitos (Jenaro Herrera, Perú). Bol. Soc. Geol. Perú, Vol. 77: 7-17.

<u>DUMONT J.F., LAMOTTE S., KAHN F., 1990.</u> Wetland and upland forest ecosystems in Peruvian Amazonia. Plant species diversity in the light of some geological and botanical evidence. Forest Ecology and Management, 33/34: 125-139.

<u>DUSTAN</u> Ph., 1987. Distribution and spatial structure of aquatic primary productivity of the Amazon River. *In*: Amazon expedition 1982-1983. The Cousteau Society, Gen. Report, Part 2, Vol. 4: 515-540.

EGLER F.E., 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition. A factor in old-field vegetation development. Vegetatio, 4 (6): 412-417.

<u>ENCARNACION</u> F., 1985. Introducción a la flora y vegetación de la Amazonía peruana: estado actual de los estudios, medio natural y ensayo de una clave de determinación de las formaciones vegetales en la llanura amazónica. Candollea, 40 : 237-252.

EUSSEN J.H., WIRJAHARDJA S., 1973. Studies on an ilang-ilang (Imperata cylindrica (L.) Beauv.) vegetation. Biotrop. Bull., Vol. 6: 1-24.

<u>EWEL</u> J., 1977. Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. Geo. Eco. Trop., 1 (2): 103-117.

EWEL J., 1980. Tropical succession. Manifold routes to maturity. Biotropica, Suppl. 12 (2): 2-7.

<u>EWEL</u> J., 1983. Succession. *In*: Ecosystems of the World. Tropical Rain Forest Ecosystems: Structure and Function. Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam: 217-223.

<u>FAO.</u> 1978. Tropical Forest Ecosystems. A state of Knowledge. Food and Agriculture Organization, 685 p.

<u>FAO</u> 1985. Latin America and the Carribean: Agroclimatological Data. Food and Agriculture Organization., Rome.

<u>FARRELL</u> K.M., 1987. Sedimentology and facies architecture of overbank deposits of the Mississippi river, False River region, Louisiana. Copyright of the Soc. of Economic Paleontologists and Mineralogists: 111-120.

<u>FENNER</u> M., 1987. Seed characteristics in relation to succession. *In*: Colonization, Succession and Stability. Gray A.J., Crawley M.J. & Edwards P.J. (Eds.), Blackwell Sci. Publ., Oxford: 103-114.

FISHER T.R., LESACK L.F.W., SMITH L.K. (in press). Input, recycling, and export of N

and P on the Amazon floodplain at Lake Calado. *In*: Phosphorus cycles in terrestrial and aquatic ecosystems. H. Tiessen, D. López-Hernandez & I.H. Salcedo (Eds.). SCOPE Regional Workshop Proc.

<u>FITTKAU</u> E.J., <u>IRMLER</u> U., <u>JUNK</u> W.J., <u>REISS</u> F., <u>SCHMIDT</u> G.W., 1975. Productivity, biomass, and population dynamics in Amazonian water bodies. *In*: Tropical Ecological Systems. F.B. Golley & E. Medina (Eds.), New-York: 289-311.

FITTKAU E.J., JUNK W., KLINGE H., SIOLI H., 1975. Substrate and vegetation in the Amazon region. Vegetation and Substrat, Rinteln, 31 (3-3): 73-90.

<u>FORESTA</u> H. de, 1983. Hétérogénéité de la végétation pionnière en forêt tropicale humide : exemple d'une coupe papetière en forêt guyanaise. Acta Oecologica, 4 (3) : 221-235.

<u>FORESTA</u> H. de, <u>CHARLES-DOMINIQUE</u> P., <u>ERARD</u> Ch., <u>PREVOST</u> M.F., 1984. Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt guyanaise. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 39 : 369-400.

<u>FOSTER</u> R.B., 1990a. The floristic composition of the Rio Manu Floodplain Forest. *In*: Four Neotropical Rainforests. A. Gentry (Ed.), Yale Univ. Press, New Haven: 99-111.

<u>FOSTER</u> R.B., 1990b. Long-term change in the successional forest community of the Rio Manu Floodplain. *In*: Four Neotropical Rainforests. A. Gentry (Ed.), Yale Univ. Press, New Haven: 566-572.

<u>FOSTER</u> R.B., <u>ARCE</u> J.B., <u>WACHTER</u> T.S., 1986. Dispersal and the sequential plant communities in Amazonian Peru floodplain. *In*: Frugivores and seed dispersal. Estrada A. & Fleming T.H. (Eds.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht: 357-370.

<u>FOURNET</u> J., 1978. Flore illustrée des phanérogames de Guadeloupe et de Martinique. INRA, Paris, 106 p.

<u>FRANKEN W, LEOPOLDO P.R.</u>, 1986. Relacões entre fluxos de agua subterranea e superficial em bacia hidrografica caracterizada por cobertura forestal amazônica. Acta Amazon., 16/17: 253-262.

FRANKEN W., LEOPOLDO P.R., MATSUI E., RIBEIRO M.N.G., 1982. Intercepcão das precipitações em floresta amazônica de terra firme. Acta Amazon., Suppl. 12 (3): 15-22

FRANKIE G.W., BAKER H.G., OPLER P.A., 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol., 62: 881-919.

FURCH K., JUNK W.J., KLINGE H., 1982. Unusual chemistry of natural waters from

the Amazon region. Acta Cient. Venezolana, 33: 269-273.

GARCIA SANCHEZ J., 1987. El río que se aleja. Cambio del curso del Amazonas. Historia y estudio técnico. CETA (Ed.), Iquitos, Pérou, 57 p.

GASHE J., CHIRIF A., LOPEZ PARODI J., 1982. Alienación y resistencia: reflexiones sobre una alternativa de desarrollo amazónico nativo. Shupihui, Vol. 7 (23-24): 283-312.

GAUTIER-HION A., MICHALOUD G., 1989. Are figs always keystone resources for tropical frugivorous vertebrates? A test in Gabon. Ecology 70 (6): 1826-1833.

GAUTIER L., SPICHIGER R., 1986. Ritmos de reproducción en el estrato arboreo del arboretum Jenaro Herrera. *In*: Contribución al estudio de la flora y de la vegetación de la Amazonía peruana. Conservatoire et Jardin Botanique de Genève (Publ.): 195-207.

GENTRY A;H., LOPEZ PARODI J., 1980. Deforestation and increased flooding of the Upper Amazon. Science, Vol. 210: 1354-1356.

GERMAIN R., 1952. Les associations végétales de la plaine de la Ruzizi (Congo belge) en relation avec le milieu. Pub. INEAC, Sér. Sci., n° 52 : 1-321.

GERY J., 1984. The fishes of Amazonia. In: The Amazon. H. Sioli (Ed.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht: 352-370.

GLEASON H.A., 1917. The structure and development of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club, 44 (10): 463-481.

<u>GLEASON</u> H.A., 1927. Further view on the succession-concept. Ecology, 8 (3): 299-326.

GLEDHILL D., 1963. The ecology of the Aberdeen Creek mangrove swamp. J. of Ecol., 51 (2): 693-703.

GODRON M., 1984. Ecologie de la végétation terrestre. Masson (Ed.), 196 p.

GOMEZ-POMPA A., VASQUEZ-YANES C., 1974. Studies on the secondary succession of tropical lowlands: the life cycle of secondary species. *In*: Proc. Internat. Congr. Ecology, La Hague, 8-14 sept.: 336-342.

<u>GOMEZ-POMPA</u> A., <u>VASQUEZ-YANES</u> C., 1976. Sucesión secundaria en los trópicos cálido-húmedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. *In*: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracrúz, México. Gomez-Pompa (Ed.), México: 579-593.

<u>GOMEZ-POMPA</u> A., <u>VASQUEZ-YANES</u>, 1983. Estudios sobre sucesión secundaria en los Trópicos cálido-húmedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. *In*: Regeneración de Selvas, Gomez-Pompa & Vasquez-Yanes (Eds.): 579-593.

GOMEZ POMPA A., VASQUEZ YANES C., GUEVARA SADA S., 1972. The Tropical Rain Forest: a nonrenewable resource. Science, 177 (4051): 762-765.

GOMEZ POMPA A., VASQUEZ YANES C., SARUKKAN J., 1964. Estudios ecológicos en las zonas tropicales cálido-húmedas de México. Pub. Esp. Inst. Nat. Invest. For., México, 3: 1-36.

GOPAL B., 1980. A survey of the Indian studies on ecology and production of wetland and shallow water communities. *In*: Wetlands Ecology and Management. B. Gopal, R.E. Turner, R.G. Wetzel & D.F. Whigham (Eds.). NIE ISP, New-Delhi

GOPAL B., TURNER R.E., WETZEL R.G., WHIGHAM D.F. (Eds.), 1980. Wetlands Ecology and Management, N.I.E., I.S.P., New Dehli.

<u>GOTTSBERGER</u> G., 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaíta, Amazonia. Biotropica, 10: 170-183.

GOULDING M., 1980. The fishes and the forest. Explorations in Amazonian natural history. Univ. of California Press, Berkeley, 280 p.

GOULDING M., 1983. The role of fishes in seed dispersal and plant distribution in Amazonian floodplain ecosystems. *In*: Sonderb. Naturwiss. Ver. Hamburg, 7: 271-283.

GOULDING M., 1985. Forest fishes of the Amazon. *In*: Amazonia. G.T. Prance & T.E. Lovejoy (Eds.), Pergamon press: 267-276.

GOULDING M., 1988. Ecology and management of migratory food fishes of the Amazon basin. *In*: Tropical Rain Forests: Diversity and Conservation. Almeida F.A. & Pringle C.M. (Eds.), California Academy of Sciences, San Francisco: 71-85.

GOUNOT M. 1969. Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Masson (Ed.), Paris, 314 p.

GRANVILLE J.J. de, 1978. Recherches sur la flore et la végétation guyanaise. Thèse d'Etat USTL Montpellier, 272 p.

GRANVILLE J.J. de, 1984. Monocotyledones and pteridophytes indicators of environmental constraints in the tropical vegetation. Candollea, 39: 265-269.

GREIG-SMITH P., 1952. Ecological observations on degraded and secondary forest in Trinidad, British West Indies, I and II. J. of Ecology, 40: 283-330.

<u>GRUBB P.J.</u>, 1987. Some generalizing ideas about colonization and succession in green plants and fungi. *In*: Colonization, Succession and Stability. Gray A.J., Crawley M.J. & Edwards P.J. (Eds.), Blackwell Sci. Publ., Oxford: 81-102.

<u>GUEVARA SADA S., GOMEZ POMPA A., 1972.</u> Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, Mexico. *In*: J. Arnold Arbor., 53 (3): 312-335.

GUIDON N., DELIBRIAS G., 1986. Carbon-14 dates point to man in the Americas 32000 years ago. Nature, Vol. 321: 769-771.

GUILLAUMET J.L., 1967. Recherches sur la végétation et la flore dans la région du Bas Cavally (Côte d'Ivoire). Mémoire ORSTOM n° 20, Paris, 249 p.

<u>GUILLAUMET</u> J.L., 1978. Observations sur les premiers stades de reconstitution de la forêt (Sud-ouest de la Côte d'Ivoire). 1. Présentation. *In* : Cah. ORSTOM, Sér. Biol., Vol 13 (3) : 189-190.

<u>GUILLAUMET</u> J.L., 1987. Some structural and floristic aspects of the forest. Experientia, 43: 241-251.

HALLE F., OLDEMAN R.A.A., 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Monographie n° 6, Masson (Ed.), Paris, 178 p.

HALLE F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B., 1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer Verlag (Ed.), New York, 441 p.

<u>HARTOG</u> G. den, SEGAL S., 1964. A new classification of the water-plant communities. Acta Bot. Neerl. 13: 367-393.

<u>HARTSHORN</u> G.S., 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. *In*: Tropical Trees as Living Systems. Tomlinson P.B. & Zimmermann M.H. (Eds.), Cambridge Univ. Press, Londres: 617-638.

<u>HARTSHORN</u> G.S., 1980. Neotropical Forest Dynamics. Biotropica, Suppl. 12 (2): 23-30.

<u>HECHT</u> S., 1984. Cattle ranching in Amazonia. Political and ecological considerations. *In*: Frontier Expansion in Amazonia. Schmink M. & Wood C.H. (Eds.), Univ. of Florida Press, Gainsville.

HECHT S., 1989. Luttes pour la survie en Amazonie. Le Monde Diplomatique, Juill. 89.

HICKIN E.J., 1974. The development of meanders in natural river-channels. *In*: Am. J. Sci., 274: 414-442.

HICKEY L.J., DOYLE J.A., 1977. Early cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. Bot. Rev., 43 (1): 3-104.

HICKIN E.J., NANSON G.C., 1975. The character of channel migration on the Beatton River, Northeast British Columbia, Canada. Geol. Soc. of Am. Bull., 86: 487-494.

<u>HIRAOKA</u> M., 1985. Changing floodplain livelihood patterns in the Peruvian Amazon. *In*: Tsukuba Studies in Human geography, 3: 242-275.

HIRAOKA M., 1985. Floodplain farming in the Peruvian Amazon. Geogr. Rev. of Japan, Vol. 58, Sér. B, n° 1: 1-23.

HIRAOKA M., 1986. Zonation of mestizo riverine farming system in Northeast Peru. Nat. Geogr. Res., 3 (3): 354-371.

<u>HIRAOKA</u> M., 1989. Patrones de subsistencia mestiza en las zonas ribereñas de la Amazonía Peruana. Amazonía indígena. Bol. de Análisis. COPAL. Solidaridad con los grupos nativos, Iquitos, nº 15: 17-25.

HOLTHUIJEN A.M.A., BOERBOOM J.H.A., 1982. The *Cecropia* seed bank in the Surinam lowland rain forest. Biotropica, 14: 62-68.

HOOK D.D., BROWN C.L., 1973. Root adaptations and relative flood tolerance of five hardwood species.For. Sci., 19 (3): 225-229.

HORN L.S., 1974. The ecology of secondary succession. Ann. Rev. Ecol. Syst., Vol. 5: 25-37.

HOSNER J.F., 1959. Survival, root and shoot growth of six bottomland tree species following flooding. J. For., 57: 927-928.

HOSNER J.F., BOYCE S.G., 1962. Relative tolerance to water saturated soil of various bottomland hardwoods. For. Sci., 8: 180-186.

HOWARD-WILLIAMS C., 1977. Swamp ecosystems. The Malay. Nat. J., 31 (2): 113-125.

<u>HOWARD-WILLIAMS</u> C., <u>JUNK</u> W.J., 1976. The decomposition of aquatic macrophytes in the floating meadows of a central amazonian *várzea* lake. Biogeographica, 7: 115-123.

<u>HOWARD-WILLIAMS</u> C., <u>JUNK</u> W.J., 1977. The chemical composition of central amazonian aquatic macrophytes with special reference to their role in the ecosystem. Arch. Hydrobiol., 79 (4): 446-464.

<u>HUBER</u> J., 1901. Arboretum amazonicum. Iconographie des plantes spontanées et cultivées les plus importantes de la région amazonienne, Para 1900. J. Huber (Ed.), Impr. en Suisse.

<u>HUBER</u> J., 1906. La végétation de la vallée du Río Purus (Amazone). Bull. de l'Herbier Boissier, 2e série, 6 (4) : 249-276.

HUBER J., 1910. Mattas e madeiras amazônicas. Bol. Mus. Para. Hist. Nat. E. Goeldi, 6:

91-225.

<u>HUECK</u> K., 1957. Las regiones forestales de Sud América. Bol. IFL 2, Merida.

<u>HUMBEL</u> F.X., 1978. Caractérisation, par des mesures physiques, hydriques et d'enracinement, de sols de Guyane française à dynamique de l'eau superficielle. Bull. de l'A.F.E.S., n°2 : 83-93.

<u>HUTTEL</u> Ch., 1975. Root distribution and biomass in three Ivory Coast rain forest plots. *In*: Tropical Ecological Systems. Golley BF & Medina E. (Eds.), Springer Verlag, New York: 123-130.

HYNES H.B.S., 1975. The stream and its valley. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh., 19: 1-15.

<u>IBGE</u>, 1977. Geografia do Brasil. Tome 1. Região Norte, Inst. Bras. de Geogr. Estat., Río de Janeiro, 466 p.

IRION G., 1976. Quaternary sediments of the upper Amazon lowlands of Brazil. Biogeographica, 7: 163-167.

IRION G., 1984a. Clay minerals of Amazonian soils. *In*: The Amazon. H. Sioli (Ed.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht: 537-579.

IRION G., 1984b. Sedimentation and sediments of Amazonian rivers and evolution of the Amazonian landscape since Pliocene times. *In*: The Amazon, H. Sioli (Ed.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht: 201-214.

<u>IRION</u> G., 1989. Quaternary geological history of the Amazon lowlands. *In*: Tropical Forests. Botanical Dynamics: Speciation and Diversity. Academic Press: 23-33.

IRION G., ADIS J., JUNK W.J., WUNDERLICH F., 1983. Sedimentological studies of the "Ilha de Marchantaria" in the Solimões-Amazon river near Manaús. Amazoniana, 8 (1): 1-18.

IRMLER U., 1979. Considerations on structure and function of the "Central-Amazonian inundation forest ecosystem" with particular emphasis on selected soil animals. Oecologia (Berl.), 43: 1-18.

JACKSON R.G., 1976. Depositional model of point bars in the Lower Wabash River. J. of Sed. Petrol., 46 (3): 579-594.

<u>JANZEN</u> D.H., 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evol., 21: 620-637.

<u>JANZEN</u> D.H., 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as un allelopathic agent of *Cecropia*. Ecology, 50 (1): 147-153.

<u>JANZEN</u> D.H., 1973. Dissolution of mutualism between *Cecropia* and its *Azteca* ants. Biotropica, 5 (1): 15-28.

<u>JANZEN</u> D.H., 1974. Tropical blakwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. Biotropica 6 (2): 69-103.

<u>JENIK</u> J., 1976. Root and root systems in tropical trees: morphologic and ecologic aspects. *In*: Tropical trees as living systems. Tomlinson P.B. & Zimmermann M.H. (Eds.), Cambridge Univ. Press: 323-349.

<u>JESUS HOYOS</u> F.,1983. Guía de árboles de Venezuela, 1. Soc. Cienc. Nat. La Salle, Caracas, Monogr. n°32, 350 p.

JOLIVET P., 1986. Les fourmis et les plantes. Un exemple de coévolution. Barbée (Ed.), Paris, 250 p.

JORDAN C.F., 1982. Amazonian rain forests. The Amer. Scientist 70 (4): 394-401.

JORDAN C.F., 1982. Nutrient cycling index of an Amazonian rain forest. Acta Oecologica, Sér. Oecol. Gen., 3 (13): 393-400.

JORDAN C.F., 1982. The nutrient balance of an amazonian rain forest. Ecology, 63 (3): 647-654.

JORDAN C.F., 1989. An amazonian rain forest. The structure and function of a nutrient-stressed ecosystem and the impact of slash and burn agriculture. UNESCO, MAB Series, Vol. 2, 176 p.

JUNKJ W.J., 1970. Investigations on the ecology and production-biology of the "floating meadows" (Paspalo-Echinochloetum) on the Middle Amazon. I. The floating vegetation and its ecology. Amazoniana, 2 (4): 449-495.

<u>JUNK</u> W.J., 1979. Recursos hídricos da regiao amazônica: utilização e preservação. Supl. Acta Amaz., 9 (4): 37-51.

<u>JUNK</u> W.J., 1980. Areas inundáveis : um desafio para limnologia. Acta Amazonica, 10 (4) : 775-795.

<u>JUNK</u> W.J., 1982. Amazonian floodplains: their ecology, present and potential use. Rev. Hydrobiol Trop., 15 (4): 285-301.

JUNK W.J., 1983. Ecology of swamps on the Middle Amazon. *In*: Ecosystems of the world. Mires, swamp, bog, fen and moor. 3. Regional studies. A.J.P. Gore (Ed.). Elsevier Publ. Comp., Amsterdam: 269-293.

JUNK W.J., 1984a. Ecology of aquatic macrophytes in Amazonia. *In*: The Amazon, H. Sioli (Ed.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht: 269-293.

JUNK W.J., 1984b. Ecology of the *várzea* floodplain of amazonian white-water rivers. In: The Amazon. H. Sioli (Ed.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht: 215-243.

<u>JUNK</u> W.J., 1986. Aquatic plants of the Amazon system. *In*: The Ecology of River Systems. B.R. Davies & K.F. Walker (Eds.), W. Junk (Publ.), Dordrecht: 319-337.

<u>JUNK</u> W.J., 1989a. Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. *In*: Tropical forests: Botanical dynamics, Speciation and Diversity. L.B. Holm-Nielsen, I.C. Nielsen, H. Balslev (Eds.). Academic Press, 47-63.

<u>JUNK</u> W.J., 1989b. The use of Amazonian floodplains under an ecological perspective. Interciencia, 14 (6): 317-322.

JUNK W.J., <u>BAYLEY</u> P.B., <u>SPARKS</u> .E., 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *In*: D.P. Dodge (Ed.), Proc. Internat. Large River Symp., Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.: 110-127.

JUNK W.J., <u>FURCH</u> K., 1980. Química da água e macrófitas aquáticas de rios e igarapés na Bacia Amazônica e nas áreas adjacentes. Parte 1 : Trecho cuiabá, Porto Velho, Manaús. Acta Amazonica, 10 (3) : 611-633.

JUNK W.J., <u>FURCH</u> K., 1985. The physical and cheminal properties of Amazonian waters and their relationship with the biota. *In*: Amazonia. G.T. Prance & T.E. Lovejoy (Eds.), Pergamon Press: 3-17.

<u>KAHN</u> F., 1977. Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale dense humide. Candollea, 32 : 321-358.

KAHN F., 1978a. Evolution structurale du peuplement de *Macaranga hurifolia*. Cah. ORSTOM, Sér. Biol., 13 (3): 223-238.

KAHN F., 1978b. Occupation spatiale du sol par les peuplements de *Macaranga hurifolia*. Cah. ORSTOM, Sér. Biol., 13 (3): 239-254.

KAHN F., 1982. La reconstitution de la forêt tropicale humide. Sud-ouest de la Côte d'Ivoire. Mém. ORSTOM n° 97, 150 p.

<u>KAHN</u> F., 1983. Architecture comparée de forêts tropicales humides et dynamique de la rhizosphère. Thèse d'Etat USTL Montpellier II, 426 p.

KALLIOLA R., PUHAKKA M., 1988. River dynamics and vegetation mosaicism: a case study of the River Kamajohka, Northermost Finland. J. of Biogeogr., 15: 703-719.

KENOYER L.A., 1929. General and succession ecology in the lower Tropical Rain Forest at Barro Colorado Island, Panama. Ecol., 10: 201-221.

KLAMMER G., 1984. The relief of the extra-Andean Amazon basin. In: The Amazon, H.

Sioli (Ed.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht: 47-83.

KLINGE H., 1967. Podzol soils: a source of black-water rivers in Amazonia. Atas do Simposio sobre a biota amazônica, 3:117-125.

KLINGE H., JUNK W.J., REVILLA C.J., 1990. Status and distribution of forested wetlands in tropical South America. For. Ecol. Manag., 33/34: 81-101.

KROOK L., 1988. Heavy minerals of the Amazon river and their provenance. Chapman conference on the fate of particulate and dissolved components within the Amazon dispersed system: river and ocean. Wild Dunes Resort, Charleston, Feb. 29-Mar. 5.

KROOK L., 1990. Evidence of Amazon provenance of part of sandy sediments in the coastal and the shelf areas of the Guianas. Comm. PICG 274, Cavenne.

KUBITZKI K., 1985. The dispersal of forest plants. *In*: Amazonia. G.T. Prance & T.E. Lovejoy (Eds.), Pergamon Press: 192-206.

LAMOTTE S., 1984. Relations végétation-milieu et interférences humaines en montagne ariégeoise. Etude d'un peuplement de hêtres (*Fagus sylvatica* L.). Maîtrise de Géographie Physique, Univ. Paris VII, 249 P.

<u>LAMOTTE</u> S., 1990. Fluvial dynamics and succession in the Lower Ucayali River basin, Peruvian Amazonia. For. Ecol. Manag., 33/34: 141-156.

<u>LAMOTTE</u> S., 1991. Les végétations inondées de la région d'Iquitos (Jenaro Herrera), Amazonie péruvienne. *In* : L'Arbre, biologie et développement. Naturalia Monspeliensia, n° h.s. : 626-627.

<u>LATHRAP</u> D.W., 1966. The 'hunting" economies of the tropical zone of South America : an attemps at historical perspective. Unpubl. Univ. Illinois.

<u>LATHRAP</u> D.W., 1968. Aboriginal occupation and changes in river channel on the Central Ucayali, Peru. American Antiquity, Vol. 33: 62-79.

<u>LATHRAP</u> D.W.,1973. Gifts of the Cayman: Some thoughts on the subsistence basis of Chavín. *In*: Variation in Anthropology: Essays in honor of John C. Mc Gregor. D.W. Lathrap et J. Douglas (Eds.), Urbana, Illinois: 91-105.

<u>LAUMONIER</u> Y., 1991. Flore et biogéographie des forêts denses équatoriales de Sumatra. Thèse d'Etat, Univ. P. Sabatier (Sciences) Toulouse, 350 p.

<u>LAWTON</u> J.H., 1987. Are there assembly rules for successional communities? *In*: Colonization, Succession and Stability. Gray A.J., Crawley M.J. & Edwards P.J. (Eds.), Blackwell Sci. Publ., Oxford: 225-244.

<u>LAWTON</u> R.M., 1979. Aménagement et régénération dans quelques écosystèmes forestiers denses du Nigéria. *In* : Ecosystèmes forestiers tropicaux. UNESCO : 631-

640.

<u>LEBRUN</u> J., 1947. La végétation de la plaine alluviale au suc du lac Edouard. Inst. Parcs Nat. Congo Belge, n°1, Bruxelles.

<u>LEBRUN</u> J., <u>GILBERT</u>, 1954. Une classification écologique des forêts du Congo. Publ. INEAC, 63, 89 p.

<u>LEEDER M.R., ALEXANDER J., 1987.</u> The origin and tectonic significance of asymmetrical meander-belt. Sedimentol., 34: 217-226.

<u>LEMEE</u> G., 1959. Effets des caractéristiques du sol sur la localisation de la végétation en zones équatoriales et tropicales humides. *In* : Tropical Soils and Vegetation, UNESCO, Coll. d'Abidjan : 25-39.

<u>LEONARD</u> J., 1947. Contribution à l'étude des formations ripicoles arbustives et arborescentes de la région d'Eala. C.R. Sem. Agr. Yangambi, 2 : 863-877.

LEOPOLD L.B., LANGBEIN W.B., 1966. River meanders. Scientific American, 214 (6): 60-70.

LEOPOLDO P.R., FRANKEN W., SALATI E., RIBEIRO M.N., 1987. Towards a water balance in the central amazonian region. Experientia, n° 43: 222-233.

LESCURE J.P., 1985. La reconstitution du couvert végétal après agriculture sur brûlis chez les Wayāpi du Haut Oyapock (Guyane française). Thèse de Doctorat Univ. Paris VI, 147 p.

LESCURE J.P., BOULET R., 1985. Relationship between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. Biotropica, 17 (2): 155-164.

<u>LETOUZEY</u> R., 1968. Etude phytogéographique du Cameroun. P. Lechevalier (Ed.), 507 p.

<u>LOUIS</u> J., 1947. L'origine et la végétation des îles du fleuve de la région de Yangambi. C.R. Sem. Agr. Yangambi, 2 : 924-933.

LOPEZ PARODI J., 1987. Tecnología para la intensificación del uso de áreas colonizadas y periurbanas en la Selva Baja del Perú. *In*: Seminario sobre tecnologías para los asentamientos humanos en el trópico húmedo", Manaus, Brésil, 27-30 avril 1987. Comisión Económica para America Latina y el Caribe/Inst. de Planeamiento Econ. y Social, Manaus, 36 p.

<u>LOPEZ-PARODI</u> J., <u>FREITAS</u> D., 1990. Geographical aspects of forested wetlands in the Lower Ucayali, Peruvian Amazonia. For. Ecol. and Management, 33/34: 157-168.

LOUREIRO A.A., SILVA M.F. da, CRUZ ALENCAR J. da, 1979. Essências madereiras da Amazônia. Vol. 1 et 2, INPA (Publ.), Manaus, Brésil.

<u>LUGO</u> A.E., 1980. Mangrove ecosystems : successional or steady state ? Biotropica, suppl. 12 (2): 65-72.

<u>LUGO A.E., SNEDAKER S.C., 1974.</u> The ecology of mangroves. Ann. Rev. Ecol. System, Vol. 5: 39-64.

MACBRIDE J.F., 1936. Flora of Peru, Chicago, USA.

<u>MacINTOSH</u> R.P., 1980. The relationship between succession and the recovery process in ecosystems. *In*: The recovery Process in damages Ecosystems. J. Cairns (Ed.): 11-62.

MARCOY P., 1866. Voyage de l'Océan Pacifique à l'Océan Atlantique. 1848-1860. Onzième étape : de Nauta à Tabatinga. Texte et dessins inédits : 81-96.

MARENGO O.J.A., 1983. Estudio agroclimático en la zona de Jenaro Herera (Requena, Loreto) y climático en la Selva Baja Norte del Perú. Tesis Ing. Univ. Agraria La Molina, Lima, Pérou, 400 p.

MEGGERS B.J., 1971. Amazonia. Man and culture in a counterfeit paradise. Aldine, Atherton, Chicago, 182 p.

MEGGERS B.J., 1984. The indigenous peoples of Amazonia, their cultures, land use patterns and effects on the landscape and biota. *In*: The Amazon. H. Sioli (Ed.), W.J. Junk (Publ.): 627-648.

<u>MEGGERS</u> B.J., 1987. Amazônia. A ilusão de um paraíso. Ed. Itatiaia Limitada, Univ. Saő Paulo, 239 p.

MEGGERS B.J., 1988. The prehistory of Amazonia. *In*: People of the tropical rain forest. J.S. Denslow & C. Padoch (Eds.), Univ. of California press: 53-62.

METRAUX A., 1983. Les Incas. Complément d'Abdón Yaranga Valderrama. Seuil (Ed.), 191 p.

MICHALOUD G., MICHALOUD-PELLETIER S., 1987. Ficus hemi-epiphytes (Moraceae) et arbres supports. Biotropica, 19 (2): 125-136.

MICHEL P., 1963. Les bassins des fleuves Sénégal et Gambie. Etude géomorphologique. Thèse d'Etat, Univ. Strasbourg, 3 tomes.

MICHEL P., SALL M., 1984. Dynamique des paysages et aménagement de la vallée alluviale du Sénégal. *In*: Le Développement Rural en Question, ORSTOM (Ed.): 89-109.

MILES J., 1978. Vegetation dynamics. Cambridge Univ. Press. 80 p.

MILES J., 1987. Vegetation succession. Past and present perceptions. *In*: Colonization, Succession and Stability. Gray A.J., Crawley M.J. & Edwards P.J. (Eds.), Blackwell Sci. Publ., Oxford: 1-29.

MILTON K., WINDSOR D.M., MORRISON D.W., ESTRIBI M.A., 1982. Fruiting phenologies of two neotropical *Ficus* species. Ecology, 59: 752-762.

MINSHALL G.W., <u>CUMMINS</u> K.W., <u>PETERSEN</u> R.C., <u>CUSHING</u> C.E., <u>BRUNDS</u> D.A., <u>SEDELL</u> J.R., VANNOTE R.L., 1985. Developments in stream ecosystem theory. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 42: 1045-1055.

MOHANTY S.K., DASH R.N., 1980. The chemistry of waterlogged soils. *In*: Wetlands Ecology and Management. B. Gopal, R.E. Turner, R.G. Wetzel, D.F. Whigham (Eds.), NIE, ISP, New-Dehli: 389-396.

MORRISON D.W., 1975. The foraging behavior and feeding ecology of a neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. Directoral dissertation, Cornell Univ., Ithaca, New-York.

MORRISON D.W., 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. Ecology, 59 (4): 716-723.

MYERS J.G., 1935. Zonation of the vegetation along the river courses. J. of Ecol., 23: 356-360.

NAIMAN R.J., MELILLO J.M., LOCK M.A., FORD T.E., 1987. Longitudinal patterns of ecosystem processes and community structure in a subartic river continuum. Ecology, 68 (5): 1139-1156.

NAMUR Ch. DE, 1978. Etude floristique. In: Cah. ORSTOM, Sér. Biol., 13 (3): 203-210.

NAMUR Ch. DE, 1978. Quelques caractéristiques du développement d'un peuplement ligneux au cours d'une succession secondaire. Cah. ORSTOM, Sér. Biol., 13 (3): 211-221.

NAMUR Ch. DE, <u>GUILLAUMET</u> J.L., 1978. Les grands traits de la reconstitution dans le sud-ouest ivoirien. *In*: Cah. ORSTOM, Sér. Biol., 13 (3): 197-201.

NANSON G.C., 1980. A regional trend to meander migration. J. Geol., 88: 100-108.

NANSON G.C., 1980. Point bar and floodplain formation of the meandering Beatton River, Northeastern British Columbia, Canada. Sedimentol., 27: 3-29.

NICORA E.G., <u>RUGOLO DE AGRASAR</u> Z.E., 1987. Los géneros de gramineas de América austral. Argentina, Chile, Uruguay y áreas limítrofes de Bolivia, Paraguay y Brasil, Hemisferio Sur S.A.(Ed.).

NORDIN C.F., MEADE R.H., 1982. Deforestation and increased flooding of the Upper Amazon. Science, 215 (4531): 426-427.

NORTCLIFF S., <u>THORNES</u> J.B., 1988. The dynamics of a tropical floodplain environment with reference to forest ecology. J. of Biogeogr., 18: 49-59.

<u>ODUM</u> E.P., 1969 The strategy of ecosystem development. An understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature. Science, Vol. 164, 262-270.

OLDEMAN R.A.A., 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire ORSTOM n° 73, 204 p.

OLTMAN R.E., STERNBERG H. O'R., AMES F.C., DAVIS Jr L.C., 1964. Amazon river investigations, reconnaissance, measurements of July. US Geol. Surv. Circ. 486 p.

ONERN, 1975. Inventario, evaluación e integración de los recursos naturales de la zona Iquitos, Nauta, Requena y colonía Angamos. Informe, anexos y mapas. Oficina nacional de Evaluación de Recursos Naturales. Lima, Pérou, 270 p.

ONERN, 1976. Mapa ecológica del Perú. Guía explicativa. Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales. Lima, Pérou, 146 p.

ONERN, 1980. Inventario e evaluación nacional de aguas superficiales. Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales, Lima, Pérou, 90 p.

<u>OPLER P.A., BAKER H.G., FRANKIE G.W., 1980.</u> Plant reproductive characters during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems. Biotropica, Suppl. 12 (2): 40-46.

<u>OUCHI</u> S., 1985. Response of alluvial rivers to slow active tectonic movement. Geol. Soc. of Amer. Bull., 96: 504-515.

<u>PADOCH</u> C., <u>JONG</u> W. de, 1987. Traditional agroforestry practices of native and ribereño farmers in the lowland Peruvian Amazon. *In*: Agroforestry: Realities, Possibilities and Potentials. Gholz H.L. (Ed.), Nijhoff M. & Junk W.J. (Publ.), Dordrecht: 179-194.

PALEG L.G., ASPINALL D., 1981. Drought Resistance in Plants. Academic Press, 492p.

<u>PERERA</u> N.P., 1980. Ecological considerations in the management of the wetlands of Zambia. *In*: Wetlands Ecology and Management. B. Gopal, R.E. Turner, R.G. Wetzel & D.F. Whigham (Eds.). NIE ISP, New-Delhi: 21-30.

PEREZ ARBELAEZ E., 1947. Plantas utiles de Colombia. Bogota.

PERAUD A., SOUCHERE P., 1963. Etude pédologique des régions de Tabou et Bereby

(Sud-ouest de la Côte d'Ivoire). ORSTOM, Abidjan, multigr.

<u>PEZO PEREZ</u> R.H., 1989. Estudio preliminario de reproducción de Búfalo de Agua (*Bubalus bubalis*) en la zona alta de Jenaro Herrera. Tesis de Ing. Agrónomo, Univ. Nac. Amaz. Per., Iquitos, 108 p.

<u>PIJL</u> L. VAN DER, 1982. Principles of dispersal in higher plants. 3d revised and expanded Ed., Springer-Verlag, 214 p.

<u>PIO CORREA</u> M., 1978. Dicionário de plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas. Min. Agric., Inst. Brasil. Desenvolv. Florest., 6 volumes.

<u>PIRES</u> J.M., 1978. Les écosystèmes forestiers de l'Amazonie brésilienne : description, fonctionnement et les recherches nécessaires. *In* : Ecosystèmes forestiers tropicaux, UNESCO/FAO : 660-680.

<u>PIRES</u> J.M., <u>PRANCE</u> G.T., 1985. Notes on the vegetation types of the brazilian Amazon. *In*: Amazonia. Prance G.T. & Lovejoy T.E. (Eds.), Pergamon Press, Oxford: 109-145.

<u>PORRO</u> A., 1981. Os Omaguas do Alto Solimões : demografia e padrões de povoamento no século XVII. Coleção Museu Paulista. São Paulo, Serie Ensaios, nº 4 : 207-231.

<u>PRANCE</u> G.T., 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of amazonian forest types subject to inundation. Brittonia, 31 (1): 26-38.

<u>PREVOST M.F.</u>, 1983. Les fruits et les graines des espèces végétales pionnières de Guyane française. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 38 : 121-145.

PROUS A., 1986. L'archéologie au Brésil : 300 siècles d'occupation humaine. L'Anthropologie, 90 (2) : 257-306.

<u>PUITZER</u> H., 1984. The geological evolution of the Amazon basin and its mineral resources. *In*: The Amazon. H. Sioli (Ed.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht: 15-46.

<u>PUTZ</u> F.E., <u>HOLBROOK</u> N.M., 1986. Notes on the natural history of hemi-epiphytes. Selbyana, 9: 61-69.

RAI H., HILL G., 1984. Primary production in the amazonian aquatic ecosystem. *In*: The Amazon, H. Sioli (Ed.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht: 311-335.

RAMADE F., 1987. Les catastrophes écologiques. Mac Graw-Hill (Ed.).

RANKIN J., MERONA B. de, 1988. Conditions écologiques et économiques de la production d'une île de várzea : l'île de Careiro. ORSTOM/INPA, Rapport terminal, Janvier 1988 : 202-228.

RASANEN M.E., SALO J.S., KALLIOLA R.J., 1987. Fluvial perturbance in the western

Amazon river basin: Regulation by long-term sub-Andean tectonics. Science, 238: 1398-1401.

<u>RAY P.K.</u>, 1976. Structure and sedimentological history of the overbank deposit of a Mississippi river point-bar. J. of Sediment. Petrol, 46 (4): 788-801.

RAYNAL ROQUES A., 1981. Contribution à l'étude biomorphologique des angiospermes aquatiques tropicales. Thèse d'Etat USTL Montpellier II, 2 Vol.

REINECK H.E., SINGH I.B., 1980. Depositional sedimentary environments. Second revised and updated edition. Springer-Verlag, New-York, 549 p.

REIS N.R. dos, <u>GUILLAUMET</u> J.L., 1983. Les chauve-souris frugivores de la région de Manaús et leur rôle dans la dissémination des espèces végétales. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 38 : 147-169.

<u>REVILLA</u> J.D.R., 1981. Aspectos floristicos e fitossociologicos da floresta inundável (*Igapó*). Praia Grande, Rio Negro, Amazonas, Brazil. Tesis, Fundação Universidade Amazonas-INPA, 129 p.

RICHARDS P.W., 1952. The Tropical Rain Forest. Reprint 1981. Cambridge Univ. Press, Londres, 450 p.

RICHARDS P.W., 1952. What the tropics can contribute to ecology. J. Ecol., 51 (2): 231-241.

<u>RICHARDS</u> P.W., 1955. The secondary succession in the tropical rain forest. Sci. Progress, 43: 45-57.

RICO BERNAL M., GOMEZ POMPA A., 1983. Estudio de las primeras etapas sucesionales de una selva alta perenifolia en Veracruz, México. *In*: Regeneración de selvas. Gomez-Pompa A. et Vasquez-Yanes C. (Eds.): 112-202.

<u>RIZZINI</u> C.T., 1979. Arvores e madeiras úteis do Brasil. E. Blücher Ltda (Ed.), São Paulo, 296 p.

<u>RIZZINI</u> C.T., 1979. Tratado de fitogeografia do Brasil. Vol. 2. Aspectos sociológicos e florísticos. Univ. São Paulo, Hucitec (Publ.), Brésil.

<u>RIZZINI</u> C.T., <u>PINTO</u> H.M., 1964. Areas climático-vegetacionais do Brasil segundo os métodos de Thornwaite e de Mohr. Rev. Bras. Geogr., 26 (4): 523-547.

<u>ROBERTS</u> T.R., 1973. Ecology of fishes in the Amazon and Congo Basins. *In*: Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review. Meggers B.J., Ayensu E.S., Duckworth W.D. (Eds): 239-254.

RODRIGUEZ LIMA R., 1956. A agricultura nas várzeas do estuario do Amazonas. Bol. Téc. do Inst. Agronômico do Norte, nº 33, 164 p.

<u>ROLLET</u> B., 1974. L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine. C.T.F.T., Nogent-s/Marne, 298 p.

ROSS R., 1954. Ecological studies on the rain forest of Southern Nigeria. III. Secondary succession in the Shasha forest reserve. J. Ecol., 42 (2): 259-282.

<u>SABATIER</u> D. 1983. Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses. Thèse de 3e cycle, USTL Montpellier II, 238 p.

SAINT-BLANQUAT H. de, 1985. Des hommes en Amérique du Sud il y a 30 000 ans. Sciences et Avenir, 461 : 68-73.

<u>SALATI</u> E., 1985. The climatology and hydrology of Amazonia. *In*: Amazonia. G.T. Prance & T.E. Lovejoy (Eds.): 19-48.

SALATI E., MARQUES J., 1984. Climatology of the Amazon region. In: The Amazon, H. Sioli (Ed.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht: 85-126.

SALISBURY E.J., 1942. The Reproductive Capacity of Plants. G. Bells & Sons (Publ.), Londres, 244 p.

SALO J., KALLIOLA R., HAKKINEN I., MAKINEN Y., NIEMELA P., PUHAKKA M., COLEY P.D., 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. Nature, 322: 254-258.

SANOJA M., E.J., 1985. Contribution à la définition des arbres pionniers des tropiques humides. D.E.A. U.S.T.L. Montpellier II, 46 p.

<u>SANTOS</u> A. dos, <u>GUILLAUMET</u> J.L., 1988. Conditions écologiques et économiques de la production d'une île de várzea : l'île de Careiro, La végétation. ORSTOM/INPA, Rapport final Janv. 1988 : 184-200.

<u>SARUKKAN</u> J., 1964. Estudio sucesional de una área talada de Tuxtepec. Pub. Esp. Inst. Nat. Invest. For., México, 3: 107-172.

<u>SCHNELL</u> R., 1971. Introduction à la Phytogéographie des Pays Tropicaux. Vol. 2 : Les milieux. Les groupements végétaux. Gauthiers-Villars (Ed.), Paris.

<u>SCHNELL</u> R., 1976. Introduction à la Phytogéographie des Pays Tropicaux. Vol. 3 : La flore et la végétation de l'Afrique tropicale. Gauthiers-Villars (Ed.), Paris.

<u>SCHNELL</u> R., 1977. Introduction à la Phytogéographie des Pays Tropicaux. Vol. 4 : La flore et la végétation de l'Afrique tropicale. Gauthiers-Villars (Ed.), Paris.

<u>SCHNELL</u> R., 1987. Flore et Végétation de l'Amérique Tropicale. 2 tomes. Masson (Ed.), Paris.

SCHOLANDER P.F., OLIVEIRA PEREZ M., 1968. Sap tension in flooded trees and bushes of the Amazon. Plant Physiol, 43: 1870-1873.

<u>SCHULTZ</u> J.P., 1960. Ecological studies on rain forest in Northern Surinam. North Holland Pub. Comp., Amsterdam, 267 p.

<u>SCOTT</u> G.A.J., 1981. Cambios en el perfíl del suelo que resultan cuando la selva es convertida en sábana en Perú oriental. Rev. Geográfica, Pérou : 93-99.

<u>SCULTHORPE</u> C.D., 1967. The biology of aquatic vascular plants. E. Arnold Pub., Londres, 610 p.

SIOLI H., 1950. Das Wasser in Amazonasgebiet. Forsch. Fortschr., 26 (21/22): 274-280.

<u>SIOLI</u> H., 1951. Sobre a sedimentação na várzea do baixo Amazonas. Bol. Técn. do Inst. Agron. do Norte, 34, Belém, Brésil : 45-65.

<u>SIOLI</u> H., 1965. General features of limnology of Amazonia. Verh. Int. Ver. Limnol. 15 (2): 1053-1058.

<u>SIOLI</u> H., 1968. Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon Region. Amazoniana. 1: 267-277.

<u>SIOLI</u> H., 1975. Tropical rivers as expressions of their terrestrial environments. *In*: Tropical Ecological Systems. F.B. Golley & E. Medina (Eds.), Springer-Verlag, New-York: 275-288.

<u>SIOLI</u> H., 1983. Consecuencias previsibles e ideas alternativas de los actuales proyectos de desarrollo. *In*: Saqueo Amazónico, CETA (Ed.), Iquitos: 161-201.

<u>SIOLI</u> H., 1984a. Former and recent utilizations of Amazonia and their impact on the environment. *In*: The Amazon. H. Sioli (Ed.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht: 581-603.

<u>SIOLI</u> H., 1984b. The Amazon and its main affluents: hydrography, morphology of the river courses, and river types. *In*: The Amazon. H. Sioli (Ed.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht: 127-165.

<u>SIOLI</u> H., 1984c. Unifying principles of Amazonian landscape ecology and their implications. *In*: The Amazon. H. Sioli (Ed.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht: 615-625.

SLAVIK B., 1963. Water Stress in Plants. Proc. of a Symp. Held in Prague, 322 p.

SMITH L.B., WASHAUSEN D.C., KLEIN R.M., 1981. Flora ilustrada catarinense. Reitz (Ed.), Itaja, Sta Catarina, Brasil.

SMITH N.J.H., 1981. Man, fishes and the Amazon. New-York Columbia Univ. Press.

<u>SMITH</u> R.C., 1981. Amazonía. Paraíso agropecuario o desastre ecológico? Amazonía Indigena, 1 (3): 6-8.

<u>SOMBROEK</u> W.G., 1984. Soils of the amazon region. *In*: The Amazon. H. Sioli (Ed.), W. Junk (Publ.), Dordrecht: 521-535.

<u>SOUKUP J.</u>, 1987. Vocabulario de los nombres vulgares de la flora peruana y catálogo de los géneros. Salesiana Editorial, Lima, 436p.

<u>SOURDAT</u> M., 1986. Análisis pedológicos en algunos suelos del Perú, Amazonas. ORSTOM, Doc. interne, 7 p.

<u>SOURDAT</u> M., 1987. Reconnaissances pédologiques en Amazonie péruvienne. Cah. ORSTOM, Sér. Pédol., 23 (2): 95-109.

<u>SPICHIGER</u> T., <u>MEROZ J., LOIZEAU P.A., STUTZ DE ORTEGA</u> L., 1989. Contribución a la flora de la Amazonía Peruana, Vol. 1 et 2. Conservatoire & Jardin Botanique de Genève (Publ.), COTESU (Berne), IIAP (Iquitos).

STEENIS C.G.G.J. VAN, 1981. Rheophytes of the world. An account of the flood-resistant flowering plants and the theory of autonomous evolution. Sijthoff & Noordhoff (Eds.), 407 P.

STERNBERG H. O'R., 1955. Séismicité et morphologie en Amazonie brésilienne. Ann. de Géogr., 342 : 97-105.

<u>STERNBERG</u> H. O'R., 1956. A áqua e o homem na várzea do Careiro. Tesis, Fac. nac. Filosofía, Río de Janeiro, 229 p.

STERNBERG H. O'R., 1957. A propósito de meandros. Rev. Bras. Geogr., 4: 477-499.

STERNBERG H. O'R., 1960. Radiocarbon dating as applied to a problem of amazonian morphology. C.R. du 18e Congrès Internat. de Géogr., Río de Janeiro, 1956 : 399-424.

STERNBERG H. O'R., 1975. The Amazon River of Brazil. F. Steiner-Verlag GMBH (Publ.), Wiesbaden, 70 p.

STERNBERG, 1968. Man and environmental change in South America. *In*: Biogeography and Ecology in South America. Fittkau E.J., Illies J., Klinge H., Schwabe G.H., Sioli H. (Eds), Junk W.J. (Publ.), The Hague: 413-445.

STERNBERG H. O'R., 1987. Aggravation of floods in the Amazon river as a consequence of deforestation? Geografiska Annaler, 69 A (1): 201-219.

<u>STERNBERG</u> H. O'R., 1988. Exacerbacão das enchentes do río Amazonas em consequencia de desmatamento ? 46e Congr. Internat. des Américanistes, 4-8 Juill. 1988, Amsterdam.

<u>STERNBERG</u> H. O'R., 1990. Amazon Water and Wetlands: An Uncertain Future. Internat. Symp. on "The Fragile Tropics of Latin America: Changing Environments and their Sustainable Management", Tsukuba, Japan May 29-31, 1990. Program and Abstracts, p. 6-7.

STOCKER G.C., 1981. Regeneration of a north Queensland rain forest, following felling and burning. Biotropica, 13 (2): 86-92.

<u>SUNDBORG</u> A., 1983. Les problèmes de sédimentation dans les bassins fluviaux. Nature et Ressources, 19 (2) : 10-21.

<u>SWAINE M.D., HALL J.B., 1983.</u> Early succession on cleared forest land in Ghana.J. of Ecol., 71: 601-628.

<u>SWALLEN</u> J.R., 1955. Flora of Guatemala, part II. Grasses of Guatemala. Fieldiana: Botany, Vol 24, part. III, 390 p.

SYMINGTON C.F., 1933. The study of secondary growth on rain forest sites in Malaya. Malay. For., 2: 107-117.

<u>TEUNISSEN</u> P.A., 1976. Notes on the vegetation of Suriname. Acta Amazonica, 6 (2): 117-150.

<u>THOMAS</u> D.W., 1988. The influence of aggressive ants on fruit removal in the tropical tree. *Ficus capensis* (Moraceae). Biotropica, 20 (1): 49-53.

<u>TOKY O.P.</u>, <u>RAMAKRISHNAN P.S.</u>, 1983. Secondary succession following slash and burn agriculture in North-Eastern India. J. of Ecol., 71: 735-745.

TOMLINSON P.B., 1986. The Botany of Mangroves. Cambridge Univ. Press, Londres, 413 p.

TRICART J., 1977. Types de lits fluviaux en Amazonie brésilienne. Ann. de Géogr., 473 : 1-54.

TRICART J., 1978. Ecologie et développement : l'exemple amazonien. Ann. Géogr., 87 (481) : 257-293.

TURNER R.E., 1980. Protein yields from wetlands. *In*: Wetlands Ecology and Management, B.P. Gopal, R.E. Turner, R.G. Wetzel, D.F. Whigham (Eds.), NIE ISP, New Dehli: 405-415.

UHL C., CLARK H., CLARK K., MURPHY P., 1981. Early plant succession after cutting

and burning in the upper Río Negro region of the Amazon basin. J. of Ecology, 69: 631-649.

UNESCO, 1979. Ecosystèmes forestiers tropicaux, UNESCO, PNUE, FAO, 740 p.

<u>UNESCO</u>, 1980. Ecosistemas de los bosques tropicales. UNESCO/CIFCA, UNESCO/PNUMA/FAO.

<u>UNESCO</u>, 1982. Investigación y utilización racional de la fauna silvestre del bosque tropical húmedo. Informe final. Comite Nacional del programa "El hombre y la biósfera", UNESCO-MAB, Pérou, 241 p.

<u>VALK</u> A.G. VAN DER, 1980. Succession in temperate North American wetlands. *In*: Wetlands Ecology and Management. B. Gopal, R.E. Turner, R.G. Wetzel & D.F. Whigham (Eds.). NIE ISP, New-Delhi.: 169-179.

VANNOTE R.L. MINSHALL G.M., CUMMINS K.W., SEDELL J.R., CUSHING C.E., 1980. The river continuum concept. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37: 130-137.

<u>VASQUEZ</u> R., 1992. Sistemática de las plantas medicinales de uso frecuente en el área de lquitos. Folia amazónica, 4 (1): 61-76.

<u>VASQUEZ-YANES</u> C., 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. Trop. Ecol., 21 : 103-112.

<u>VASQUEZ-YANES</u> C., 1983. Estudios sobre ecofisiología de la germinación en una zona cálido-húmeda de México. *In*: Regeneración de selvas. A. Gomez-Pompa & C. Vasquez-Yanes (Eds.): 279-385.

<u>VASQUEZ-YANES</u> C., <u>OROZCO</u> A., <u>FRANCOIS</u> G., <u>TREJO</u> L., 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, Mexico. Biotropica, 7 (2): 73-76.

<u>VEILLON</u> L., <u>SORIA-SOLANO</u> B., 1988. Transition sol ferrallitique-podzol : cas d'une terrasse sédimentaire de l'Ucayali (Pérou). Cah. ORSTOM, Sér. Pédol., 24 (2) : 97-113.

<u>VEILLON</u> L., 1990. Sols ferrallitiques et podzols en Guyane septentrionale. Relations entre systèmes de transformations pédologiques et évolution historique d'un milieu tropical humide et forestier. Thèse de Doctorat, Univ. Paris VI, 191 p. + annexes.

<u>VERISSIMO</u> J., 1895. A pesca na Amazônia. Rio de Janeiro : Livraria clássica de Alves & C. Republ. 1970, Univ. Federal do Pará, Belém.

WALKER R.G., CANT D.J., 1979. Sandy fluvial systems. *In*: Facies Models. R.G. Walker (Ed.), Geoscience, Canada, Reprint Series 1: 23-31.

WALTER J.M., 1974. Les dernières forêts alluviales rhénanes en Alsace-Bade. Bull.

Assoc. Philomatique d'Alsace et de Lorraine, 15 : 101-112.

<u>WALLACE</u> A.R., 1853. A narrative of travels on the Amazon and Río Negro. Reeve & Comp. (Publ.), Londres.

WEBB L.J., TRACEY J.E., WILLIAMS W.T., 1976. The value of structural features in tropical forest typology. Austr. J. Ecol., 1: 3-28.

<u>WELCOMME</u> R.L., 1986. Fish of the Niger system *In*: The Ecology of River Systems. B.R. Davies & K.F. Walker (Eds.), W. Junk (Pub.), Dordrecht: 25-48.

<u>WHITMORE</u> T.C., 1975. Tropical rain forests of the far east. Clarendon Press, Oxford, 282 p.

<u>WHITMORE</u> T.C., 1978. Gaps in the forest canopy. *In*: Tropical Trees as Living Systems. P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds.), Cambridge Univ. Press: 635-656.

WHITMORE T.C., 1982a. On pattern and process in forests. *In*: The Plant Community as a working Mechanism. E.I. Newman (Ed.), British Ecol. Soc. (Publ.): 45-59.

WHITMORE T.C., 1982b. Pattern and process in tropical forests. The Geographical J., 148 (1): 9-21

WHITMORE T.C., FLENLEY J.R., HARRIS D.R. 1982. The tropics as a norm in biogeography? The Geographical J., 148 (1): 8-9.

<u>WHITMORE</u> T.C., 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forests. Forestr., 44 (12): 767-779.

<u>WILLIAMS</u> L., 1936. Woods of Northeastern Peru. Botanical Series, Field Mus. Nat. Hist., Chicago, 587 p.

<u>WILLIAMSON</u> M., 1987. Are communities ever stables ? *In*: Colonization, Succession and Stability. Gray A.J., Crawley M.J. & Edwards P.J. (Eds.), Blackwell Sci. Publ., Oxford: 353-371.

<u>WORBES</u> M., 1985. Structural and other adaptations to long-term flooding by trees in Central Amazonia. Amazoniana, 9 (3): 459-484.

<u>WORBES</u> M., 1986. Site conditions and tree growth of Central Amazonian inundation forests. Scripta Geobot., 17: 1-112.

<u>WORBES</u> M., 1989. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the Neotropics. IAWA Bull., 10 (2): 109-122.

<u>WORBES M., LEUSCHNER H.H., 1987. Annual rings of trees from central Amazonian inundation forests. Proc. Internat. Symp. Ecol. Aspects tree-rings analysis, New-</u>

York, 1986: 272-280.

ZWESLOOT H., 1981. Forest succession on a deforested area in Suriname. Turrialba, 31 (4): 369-379.

## BIBLIOGRAPHIE<sup>1</sup>

AB'SABER A., 1977. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na américa do sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. Univ. de São Paulo, Inst. de Geografía, 19 p.

ADIS J., 1984. "Seasonal-Igapó" forest of Central Amazonian black-water rivers and their terrestrial arthropod fauna. *In*: The Amazon. H. Sioli (Ed.), W. Junk (Publ.), Dordrecht: 245-268.

ALEXANDRE D., 1982. Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. Candollea, 37 : 579-588.

ANALA LANG A.L., ROVALO M., 1983. Alelopatía en plantas superiores : diferencias entre el efecto de la presión osmótica y los alelopáticos sobre la germinación y crecimiento de algunas especies de la vegetación secundaria de una zona cálido-húmeda de Mexico. *In* : Regeneración de Selvas, Gomez & Vasquez (Eds.) : 388-427.

ANDERSON A.B., 1988. Influencias de inundacões e luz sobre a estructura e funcionamento de uma mata de várzea no estuario amazônico. Plano maestre de pesquisa. Mus. Para. E. Goeldi, Divisão de Botânica econômica, Belem, Brésil, 27 p.

ANDRADE, G. OSORIO de, 1960. Furos, paranás e Igarapés. Análise genética de alguns elementos do sistema potamográfico amazônico. C.R. du 18e Congrès Internat. de Géogr., Río de Janeiro, Brésil, 1956 : 15-50.

ANONYME, 1975. Projeto Radambrasil. Programa de integração nacional. Levantamento de recursos naturais. Vol.8. Ministério das minas et energia. Departamento nacional da produção mineral.

ASHTON P.S., 1964. Ecological Studies in the Mixed Dipterocarp Forests of Brunei State. Clarendon Press, Oxford, 75 p.

BALIK M.J., 1985. Useful plants of Amazonia: a resource of global importance. *In*: Amazonia, G.T. Prance & T.E. Lovejoy (Eds.), Pergamon Press: 339-368.

BANISTER K.E., 1986. Fish of the Zaïre system. In: Ecology of River Systems. B.R. Davies & K.F. Walker (Eds.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht 215-224.

BAWA K.S., OPLER P.A., 1974. Dioecism in tropical forest trees. Evolution, 29:

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>Certaines références ont été utiles pour la rédaction bien qu'elles n'aient pas été citées, d'autres n'ont pas été analysées. Cette liste est présentée à titre de source d'information documentaire sur l'Amazonie, ou pour des recherches futures.

167-179.

BAZZAZ F.A., 1986. Experimental studies on the evolution of niche in successional plant populations. *In*: Colonization, Succession and Stability. Gray A.J., Crawley M.J. & Edwards P.J. (Eds.), Blackwell Sci. Publ., Oxford: 245-272.

BEARD J.S., 1944. Climax vegetation in tropical america. Ecology, 57:127-158.

BENDALI F., 1987. Dynamique de la végétation et mobilité du sable en Jeffara tunisienne. Thèse de Doctorat USTL Montpellier, 1987, 241 p.

BIGARELLA J.J., FERREIRA M.M.A., 1985. Amazonian geology and the Pelistocene and the Cenozoic environments and paleoclimates. *In*: Amazonia. G.T. Prance & T.E. Lovejoy (Eds.), Pergamon Press: 49-71.

BLACK H.L., HARPER H.T., 1979. The adaptive value of buttresses to tropical trees: additional hupothesis. Biotropica, 11 (3): 240.

BOURGERON P.S., 1983. Spatial aspects of vegetation structure. *In*: Ecosystems of the world. Tropical rain forest ecosystems, Structure and function. Elsevier Publ. Comp., Amsterdam: 29-47.

BROWN S., LUGO A.E., 1980 A comparison of structural and functional characteristics of saltwater\_and freshwater forested wetlands. *In*: Wetlands ecology and management. Proc. of the 1st Internat. Wetlands Conference, New-Delhi, 10-17 sept. 1980. B. Gopal, R.E. Turner, R.G. Wetzel & D.F. Whigham (Eds.). NIE ISP, New-Delhi: 109-130.

CAMPBELL K.E.Jr, FRAILEY D., 1984. Holocene flooding and species diversity in southwestern Amazonia. Quat. Res. USA, 31(3): 369-375.

CARAGLIO Y., 1985. Architecture de quelques espèces du genre *Ficus* L. DEA d'Ecologie, USTL Montpellier, 74 p.

CASTRO ACUNA R., GUEVARA SADA S., 1983. Viabilidad de semillas en muestras de suelo almacenado de "Los Tuxtlas", Veracruz. *In* : Regeneración de selvas. Gomez Pompa & Vasquez Yanes (Eds.), México : 233-249.

COLINVAUX P., 1979. The Ice-Age Amazon. Nature, Vol. 278: 399-400.

COLINVAUX P.A., 1987. Amazon diversity in light of the paleoecological record. Quaternary Sci. Rev., 6: 95-114.

COLLINSON J.D., 1986. Alluvial sediments. *In*: Sedimentary Environments and Facies. H.G. Reading (Ed.), Blackwell Sci. Pub.: 21-62

COOK C.D.K., 1968. Phenotypic plasticity with particular reference to three amphibious plant species. *In*: Modern Methods in Plant Taxonomy. Heywood V.H. (Ed.).

Academic Press, Londres: 97-111.

CORNER E.J.H., 1978. The freshwater swamp-forest of South Johore and Singapore. Gard. Bull. Singapore, Suppl. 1: 1-266.

CROAT T.B., 1969. Seasonal flowering behavior in Central Panama. Ann. Missouri Bot. Gard., 56: 295-307.

CRUZ ALENCAR J. da, ALMEIRA R.A. de, FERNANDEZ N.P., 1979. Fenología de especies florestais em floresta tropical umida de Terra firme na Amazônia Central. Acta Amazonica 9 (1): 163-198.

DAGET Ph., GODRON M., 1974. Vocabulaire d'Ecologie. Hachette (Ed.), Paris, 273 p.

DAGET Ph., GODRON M., 1982. Analyse de l'Ecologie des espèces dans les communautés. Masson (Ed.), Paris, 163 p.

DAVIES B.R., WALKER K.F. (Eds.), 1986. The Ecology of River Systems. W.J. Junk (Publ.), Dordrecht, 793 p.

DENSLOW J.S., 1978. Mechanisms of succession in a tropical rain forest- A contribution from Mexico. Ecology, 59 (4): 862.

DENEVAN W., TREACY J.M., ALCORN J.B., PADOCH C., DENSLOW J., FLORES PAITAN S., 1984. Indigenous agroforestry in the Peruvian Amazon: Bora Indian management of swidden fallows. Interciencia, 9: 346-357.

DEVINEAU J.L., 1975. Etude quantitative des forêts-galeries de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire). Thèse 3e cycle, Univ. PARIS VII, 188 p.

DOBZHANSKY T., MURCA PIRES J., 1957. Strangler trees. Sci. Amer. :131-137.

DOELL J.C., 1878. Martius' Flora brasiliensis. Vol II, part. III. Gramineae, II.

DOUROJEANNI M.J., 1983. El desarrollo rural amazónico. Socialismo y participación, nº 23 : 15-30.

DOUROJEANNI M.J., 1985. Over-exploited and under-used animals in the Amazon Region. *In*: Amazonia. G.T. Prance & T.E. Lovejoy (Eds.), Pergamon Press: 419-433.

DOYLE J.A., HICKEY L.J., 1976. Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous Potomac group and their bearing on early angiosperm evolution. *In*: Origin and Early Evolution of Angiosperms. Columbia Univ. Press, New-York: 139-20.

EGLER F.E., 1942. The vegetation as an object of study. Philosophy of sciences, n° 9: 245-260.

FEARNSIDE P.M., 1985. Agriculture in Amazonia. *In*: Amazonia. G.T. Prance, T.E. Lovejoy (Eds.), Pergamon Press: 393-418.

FISHER T.R., MELACK J.M., ROBERTSON B., HARDY E.R., ALVES L.F., 1983. Vertical distribution of zooplankton and physico-chemical conditions during a 24-hour period in an Amazon floodplain lake. Lago Calado, Brazil. Acta Amazonica, 13 (3/4): 475-487.

FISHER T.R., MORRISSEY K.M., CARLSON P.R., ALVES L.F., MELACK J.M., 1988. Nitrate and ammonium uptake by plankton in an Amazon river floodplain lake. J. of Plankton Research 10 (1): 7-29.

FITTKAU E.J., 1971. Okologische Gliederung des Amazonas Gebietes auf geochemister Grundlage. Münster Forsch. Geol. Palaontol., 20-21: 35-50.

FORESTA H. de, 1981. Premier temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide. Arbocel, Guyane Française. Thèse 3e cycle, USTL Montpellier II, 124 p.

FOSTER R.B., 1980. Heterogeneity and disturbance in tropical vegetation. *In*: Soule M.E. & Wilcox B.A. (Eds.): Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective. Senauer Assoc. Inc. Sunderland, USA: 75-92.

FOSTER R.B., 1990. The floristic composition of the rio Manu floodplain forest. *In*: Four Neotropical Rainforests. A. Gentry (Ed.), Yale Univ. PRess, New Haven: 99-111.

FOSTER R.B;, 1990. Long-term change in the successional forest community of the rio Manu floodplain. *In*: Four Neotropical Rainforests. A. Gentry (Ed.), Yale Univ. Press, New Haven, 566-572.

FURCH B. VON, 1984a. Investigations concerning the inundation tolerance of trees in the várzea and the igapó. Leaf chlorophyll contents. Biogeographica Band., 19: 77-83.

FURCH K., 1984b. Water chemistry of the Amazon Basin: the distribution of chemical elements among freshwaters. *In*: The Amazon. H. Sioli (Ed.), W.J. Junk (Publ.), Dordrecht: 167-199.

FURCH K., JUNK W.J., CAMPOS Z., 1988. Release of major ions and nutrients by decomposing leaves of *Pseudobombax munguba*, a common tree in the Amazonian floodplain. Vehr. Internat. Verein. Limnol., 23: 642-646.

FURCH K., JUNK W.J., CAMPOS Z., 1989. Nutrient dynamics of decomposing leaves from Amazonian floodplain forest species in water. Amazoniana, 11(1): 91-116.

GARNER H.F., 1967. Rivers in the making. Scientific American, Vol. 216 nº 4:84-

94.

GENTRY A.H., 1983. Dispersal ecology and diversity in neotropical forest communities. Sonderb Naturwiss. Ver. Hamburg, 7: 303-314.

GENTRY A. (ed.), 1990. Four Neotropical Rainforests. Yale Univ. Press, New haven.

GENTRY A.H., LOPEZ PARODI J., 1983. Deforestación e incremento de las inundaciones del alto Amazonas. Amazonía indígena, 4 (7) : 20-22.

GOLLEY F.B., 1974. Structural and functional properties as they influence ecosystem stability. Proc. of the 1st Internat. Congress of Ecology, The Hague, The Netherlands, 8-14 sept. 1974, 97-101.

GOMEZ-POMPA A., 1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. Biotropica, 3 (2): 125-135.

GRENANT P. MORETTI C., JACQUEMIN H., 1987. Pharmacopées traditionnelles en Guyane. Créoles, Palikur, Wyapi. ORSTOM (Ed.), 569 p.

GRIME J.P., 1987. Dominant and subordinate components of plant communities: implications for succession, stability and diversity. *In*: Colonization, Succession and Stability, A.J. Gray, M.J. Crawley, P.J. Edwards (Eds.), Blackwell Sci. Publ.: 413-428.

GUILLAUMET J.L., GRENAND P., BAHRI S., GRENAND F., LOURD M., SANTOS A. dos, GELY A., 1990. Les jardins-vergers familiaux d'Amazonie centrale : un exemple d'utilisation de l'espace. Turrialba, 40 (1) : 63-81.

HAFFER J., 1969. Speciation in Amazonian forest birds. Science, 165: 131-137.

HALLE F., 1979. Architecture of tropical forest trees. *In*: Training Course in Forest Ecology, II, Biotrop. Bogor: 1-74.

HALLE F., EDELIN C., 1986. L'analyse architecturale des arbres. 6e Colloque sur les recherches fruitières, Bordeaux, 10-11 décembre 1986, 18 p.

HALLE F., NG (F.S.P.), 1981. Crown construction in mature Dipterocarp trees. Malay. For., 44 (223) : 222-233.

HANAGARTH W., 1985. FFloodplains in the Peruvian region of the Amazon as a source of the fauna found in agricultural areas. Plant Res. and Development, Vol. 21: 27-44.

HARTSHORN G.S., 1975. A matrix model of tree population dynamics. *In*: Tropical ecological systems: Trends in terrestrial and aquatic research. Golley F.B. & Medina E. (Eds), Springer Verlag, New-York: 41-51.

HERRERA R., 1985. Nutrient cycling in Amazonian forests. In: Amazonia. G.T. Prance

& T.E. Lovejoy (Eds.): 95-105.

HERVIEU J., 1968. Contribution à l'étude de l'alluvionnement en milieu tropical. Mém. ORSTOM n° 24, ORSTOM (Ed.), Paris, 465 p.

HOLDRIDGE L.R., GRENCK W.C., HATHEWAY W.H., LIANG T., TESI J.A. JR, 1971. Forest environments in Tropical life Zones: A Pilot Study. Pergamon Press, Oxford, 747 p.

HSU K.J., 1986. Darwin's three mistakes. Geology, 14: 532-534.

HUBBELL S.P., FOSTER R.B., 1986. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. *In*: Community Ecology, T.J. Case & J. Diamond Eds, Harper & Row publ.: 314-329.

HUBBELL S.P., FOSTER R.B., 1987. The spatial context of regeneration in a neotropical forest. *In*: Colonization, Succession and Stability. A.J. Gray, M.J. Crawley & P.J. Edwards (Eds), Blackwell scientific publ. : 395-412.

HUBER J., 1903. Contribução a geographia physica dos Furos de Breves e da parte occidental de Marajó. Bol. Mus. Paraense Hist. Nat., 3: 447-498.

I.G.A.C. Atlas Regional Orinoquia-Amazonia. Inst. Geográfico Agustín Codazzi, Min. de Hacienda y Credito Público, Colombie, 162 p.

IRION G., ADIS J., 1979. Evolução de florestas amazônicas inundadas de igapó - um exemplo do rio Tarumã-Mirim. Acta Amazonica, 9 (2): 299-303.

IRION G., 1976. Die Entwickling des zentral und oberamazonischen Tieflandes in Spät-Pleistozän und im Holozän. Amazoniana, 6: 67-79.

IRMLER U., 1977. Inundation forest types in the vicinity of Manaus. Biogeographica, 8: 17-29.

IRMLER U., 1978. Matas de inundação da Amazônia central em comparação entre aquas branças e pretas. Ciencia e cultura, 30 (7) : 813-821.

IRMLER U., FURCH K., 1980. Weight, energy and nutrient changes during the decomposition of leaves in the emersion phase of Central-Amazonian inundation forests. Pedobiol., 20: 118-130.

ISHWARAN N., 1992. Diversité biologique, zones protégées et développement viable. Nat. & Ressources, 28 (1) : 18-25.

JACKSON J.F., 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in neotropical forest. Biotropica, 13: 121-130.

JACOBS M. 1988. The Tropical Rain Forest. A first Encounter. Kruk et al. (Eds.),

Springer-Verlag, New-York, 295 p.

JANZEN D.H., 1985. Plant defenses against animals in the Amazonian rainforest. *In*: Amazonia. G.T. Prance & T.E. Lovejoy (Eds.), Pergamon Press: 207-217.

JORDAN C.F., 1985. Soils of the Amazon Rainforest. *In*: Amazonia. G.T. Prance & T.E. Lovejoy (Eds.), Pergamon Press: 83-94.

JUNK W.J., 1989. The use of Amazonian floodplains under an ecological perspective. Interciencia, 14 (6): 317-322.

KAHN F., MEJIA K., 1991. The Palm communities of two "terra firme" forests in Peruvian Amazonia. Principes, 35 (1): 22-26.

KAPIL R.N., RUSTAGI P.N., 1966. Anatomy of the aerial and terrestrial roots of *Ficus benghalensis* L. Phytomorphol., 16: 382-386.

KEEL S.H., PRANCE G.T., 1979. Studies of the vegetation of a white-sand black-water igapó (Río Negro, Brazil). Acta Amazonica, 9 (4): 645-655.

KIRA T., 1978. Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forest of south-est Asia with special reference to Pasoh forest, West Malaysia. *In*: Tropical trees as living systems, Tomlinson P.B. & Zimmermann M.H. (Eds.), Cambridge Univ. Press: 561-590.

KLINGE H., 1984. Lowland amazon forests, bio-elements and biochemistry. Proc. 1° Simp. Tropico Umido, Belém, 1: 333-346.

KLINGE H., FURCH K., HARMS E., 1984. Selected bioelements in bark and wood of native tree species from Central-Amazonian inundation forests. Amazoniana, 9 (1): 105-117.

KLINGE H., FURCH K., HARMS E., REVILLA J., 1983. Foliar nutrient level of native tree species from Central Amazonia. 1. Inundation forests. Amazoniana 8 (1): 19-45.

KLINGE H., FURCH K., IRMLER U., JUNK W.J., 1981. Fundamental ecological parameters in Amazonia, in relation to the potential development of the region. *In*: Tropical Agricultural Hydrology, Lal R. & Russel E.W. (Eds.), John Wiley & Sons Ltd: 19-36.

KNIGHT D.H., 1975. An analysis of late secondary succession in species-rich tropical forest. *In*: Tropical Ecological Systems. Trends in terrestrial and aquatic research. F.G. Golley & E. Medina (Eds.), Springer-Verlag, New-York: 53-59.

KOCHUMMEN K.M., NG F.S.P., 1977. Natural plant succession after farming in Kepong. Malay Forest. 40(1): 61-78.

KRAMER D.L., McCLURE M., 1982. Aquatic surface respiration, a widespread

adaptation to hypoxia in tropical freshwater fishes. Envir. Biol. Fishes, 7: 47-55.

LAMOTTE M., Méthodes statistiques en biologie. Masson (Ed.), Paris, 144 p.

LARPIN D., 1988. Evolution d'un recrû forestier en Guyane française. DEA Univ. Paris VI, 63 p.

LARSON J.S., 1980. Wetland value assessment-state of the art. *In*: Wetlands ecology and management, B. Gopal, R.E. Turner, R.G. Wetzel & D.F. Whigham (Eds.), Proc. Intern. Wetlands Conf., NIE, ISP, New-Dehli: 417-424.

LATHRAP D.W., 1970. The Upper Amazon. Praeger Publ., New-York.

LATHRAP D.W., 1972. Alternative models of population movement in the tropical lowlands of South America. 39th Congr. Internac. de Americanistas, Lima. Actas y Memorias, 4: 13-23.

LAVELLE P.., 1992. La recherche française en écologie forestière tropicale. Eclairages scientifiques autour de "Rio". Recherches, Etudes, Environnement, Développement, Oct. 92 : 3-4.

LAWRENCE G.H.M., 1955. An introduction to Plant Taxonomy. The Macmillan Comp. (Ed.), New-York, 179 p.

LEBRON M.L., 1980. Physiological plant ecology: some contributions to the understanding of secondary succession in Tropical Lowland Rainforest. Biotropica, Suppl. 12 (2): 31-33.

LE COINTE P., 1903. Le Bas Amazone. Ann. de Géographie, 12:54-66.

LE COINTE M., 1922. L'Amazonie brésilienne. A. Challamel (Ed.), Paris, 2 vol.

LE COINTE P., 1935. Les crues annuelles de l'Amazone et les récentes modifications de leur régime. Ann. de Géographie, 44 : 614-619.

LENA P., MARTINET F., RICHARD J.F., SCHWARTZ A., 1976. Effets de l'accroissement des activités humaines sur la forêt du Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire. Projet Tai. Rapport intérimaire, ORSTOM, 70 p.

LENZ PH., MELAC T.M., ROBERTSON B., HARDY E., 1986. Ammonium & phosphate regeneration by the zooplankton of an Amazon floodplain lake. Freshwater Biology, 16: 821-830.

LESCURE J.P., 1978. An architectural study of the vegetation regeneration in French Guyana. Vegetatio, 37 (1): 53-60.

LESCURE J.P., 1978. La mangrove guyanaise : Architecture des jeunes stades et vie aérienne. Cah. ORSTOM, Sér. Biol., 12 (4) : 361-376.

LESCURE J.P., 1980. Aperçu architectural de la mangrove guadeloupéenne. Acta Oecologica, 1 (3): 249-265.

LESCURE J.P., CASTRO A. de, 1992. L'extractivisme en Amazonie centrale. Bois et For. des Tropiques, 231 : 35-51.

LEWIS W.M., 1970. Morphological adaptations of cyprinodonts for inhabiting oxygen deficient waters. Copeia, 1970: 319-326.

LIU K. B., COLINVAUX P.A., 1988. A 5200-year history of Amazon rain forest. J. of Biogeography, 15: 231-248.

LOVEJOY T.E., 1985. Amazonia, people and today. *In*: Amazonia. G.T. Prance & T.E. Lovejoy (Eds.), Pergamon Press: 328)338.

LUGO A.E., 1974. The ecology of mangroves. Ann. Rev. Ecol. System., Johnston, Frank & Michener (Eds.), Vol 5: 39-64.

MANGENOT G., 1969. Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires. Candollea, 25 (2): 279-294.

MARGALEF R., 1958. Information theory in ecology. General Systems, 3:36-71.

MARGALEF. R., 1974. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. Proc. Internat. Congr. Ecol., La Hague, 8-14 sept. 1974: 66.

MARIUS C., TURENNE J.F., 1968. Problèmes de classification et de caractérisation des sols formés sur alluvions marines récentes dans les Guyanes. Cah. ORSTOM, sér. Pédol., 6(2): 151-200.

MARLIER G., 1967. Hydrobiology in the Amazon Region. Atas Simpósio Biota Amaz., Rio de Janeiro, Conselho Nacional de Pesquisas, 3:1-7.

MARTIN S., 1992. L'observation des systèmes écologiques. Recherches, Etudes, Environnement, Développement, Oct. 92 : 17-18.

MASSART J., 1902. L'accomodation individuelle chez le *Polygonum amphibium*. Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles, 1:73-88.

MASSART, 1907. L'inégale croissance en épaisseur des *Ficus* grimpants et de quelques autres plantes. Mém. Acad. Roy. Belg., 62 (605) : 35-60.

MENSAH K.O.A., JENIK J., 1968. Root system of tropical trees. 2. Features of the rood system of Iroko (*Chlorophora excelsa* Benth. & Hook). Preslia, 40: 21-27.

MERTES L.A.K., 1985. Floodplain development and sediment transport in the Solimões-Amazon river, Brazil. Master of Science, Univ. of Washington, 108 p.

MERTES L.A.K., DUNNET Th., 1988. Morphology and construction of the Solimões-Amazon River Floodplain. Chapman Conf. on the Fate of Particulate and Dissolved Components within the Amazon Dispersal System: River and Ocean. Wild Dunes Resort Charleston, South Carolina.

MOHANTY S.K., DASH R.N., 1980. The chemistry of waterlogged soils. *In*: Wetlands Ecology and Management. B. Gopal, R.E. Turner, R.G. Wetzel, D.F. Whigham (Eds.). Proc. Internat. Wetlands Conf., New-Dehli, 10-17 sept. 1980. NIE, ISP, New-Dehli: 389-396.

MOORE D.M. (Ed.), 1982. Green Planet. The Story of Plant Life on Earth. Cambridge Univ. Press, Londres, 288 p.

NICHOLAIDES J.J., BANDY D.E., SANCHEZ P.A., VILLACHICA J.H., COUTU A.J., VALVERDE C.S., 1980. Continuous cropping potential in the Upper Amazon basin. *In*: Frontier and Expansion in Amazonia. S. Marionne, C.H. Wood (Eds.), Univ. of Florida Press, Gainsville, 1984.

NOIRFALISE A., SOUGNEZ N.,1961. Les forêts riveraines de Belgique. Bull. J. Bot. Bruxelles, 31: 199-287.

OLDEMAN R.A.A., 1972. L'architecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et criques guyanais. Adansonia, Série 2, 12 (2) : 253-265.

OLDEMAN R.A.A., 1974. Ecotope des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. Rev. Ecol. (Terre et Vie); 28 : 487-520.

OLDEMAN R.A.A., 1979. Field Guide for the Research Group. "Scale Drawing and Architectural Analysis of Vegetations". Univ. of Bandung (Indonesia), Univ. of Wageningen (Netherlands). Bandung, March 1979, 42 p.

PEREZ C.M., GENTRY A.H., MENDELSOHN R.O., 1989. Valuation of an Amazonian Rainforest. Nature, Vol. 339: 655-656.

PETERS Ch., VASQUEZ A., 1987. Estudios ecológicos de Camu-=camu (*Myrciaria dubia* H.B.K.). 1. Producción de frutos en poblaciones naturales. Acta Amazonica, 16/17: 161-174.

PFEIFFER E., 1974. Le visage de la Terre. Triades (Ed.), Paris, 216 p.

PIAGET J., 1968. Le structuralisme. P.U.F. (Ed.), Paris, 125 p.

PINEDO WASQUEZ M., ZARIN D., JIPP P., CHOTA INUMA J., 1990. Tree species in a communal forest reserve of Northeast Peru. Conservation Biol., 4 (4): 405-415.

PIRES J.M., 1976. Aspectos ecológicos da floresta amazônica. Anais do II Congr. Bras. Florestas Tropicais. Coleção Mossoroense, Vol. 65, Mossoro.

PIRES J.M., 1984. The Amazonian Forest. *In*: The Amazon. H. Sioli (Ed.), W.J. Junk (Publ.): 581-602.

PIRES J.M., DOBZHANSKY T. H., BLACK A., 1953. An estimate of the number of species of trees in an amazonian forest community. Bot. Gazette 114: 467-477.

PIRES J.M., DOBZHANSKY T. H., PAVAN C., 1980. Some attempt to estimate species diversity and population density of trees in Amazonian forest. Bot. Gaz, 111: 413-425.

PIRES J.M., KOURY H.M., 1979. Estudo de um trecho de mata de várzea próximo a Belém. Bol. Tec. Inst. Agron. Norte. 36: 3-44.

POUYLLAU D., POUYLLAU M., 1984. Environnement et développement dans le sud vénézuélien. L'exemple du Territorio Federal Amazonas. *In* : L'Aménagement du territoire en Amérique Latine. Cah. 8 de l'Aménagement du Territoire, Presses Univ. de Grenoble, Grenoble : 99-118.

PRANCE G.T., 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. Interciencia, 3 (4): 207-222.

PRANCE G.T., 1980. A terminologia dos tipos de florestas amazónicas sujeitas a inundacaó. Acta Amazonica, 10 (3): 499-504.

PREVOST M.F., 1967. Architecture de quelques Apocynaceae ligneuses. Mém. Soc. Bot. Fr., 114 : 23-36.

PUIG H., LESCURE J.P., 1981. Etude de la variabilité floristique dans la région de la piste de St-Elie. Bull. ECEREX, 3 : 26-29.

PULGAR VIDAL J., 1976. Geografía del Perú. Las ocho regiones naturales del Perú. Editorial Universo S.A., Lima, 7e Ed., 256 p.

RANKIN J. McK., 1985. Forestry in the Brazilian Amazon. *In*: Amazonia. G.T. Prance & T.E. Lovejoy (Eds.), Pergamon press: 369-392.

RAO A.N., 1966. Developmental anatomy of natural root grafts in *Ficus globosa*. Austr. J. of Bot., 14: 269-276.

RASANEN M., SALO J., KALLIOLA R., 1987. Fluvial perturbance in the Western Amazon basin: regulation by long-term sub-Andean tectonics. The Amer. Assoc. for the Advancement of Science. Reprint Ser., 238: 1398-1401.

REYNEL C., 1986. Arboles en la lengua Cauya-Ashaninca. Bol. de Lima, Vol. 6, nº 36.

RICHARD J.F., 1974. Cartographie du paysage. Cop. ORSTOM, Adiopodoumé, Labo. de Géogr. Phys., 21 p.

RICHARD J.F., FILLERON J.C., 1974. Description méthodique du paysage. Formulaires simplifiés de relevé de géofaciès et des géosystèmes. ORSTOM (Ed.), Adiopodoumé, Labo. de Géogr. Phys., 31 p.

RICHARDS P.W., 1963. What the Tropics can contribute to ecology. J. of Ecology, 51 (2): 231-241.

ROOSEVELT A.C., 1980. Parmana: prehistoric maize and manioc subsistence along the Amazon and Orinoco. Academic Press, New-York.

ROOSEVELT A.C., HOUSLEY R.A., SILVEIRA M.I., MARANCA S., JOHNSON R., 1991. Eighth millenium pottery from a prehistoric shell midden in the Brazilian Amazon. Science, 254: 1621-1624.

ROWE J., 1962. Chavin art: an inquiry in its form and meaning. The Museum of Primitive Art (Publ.), New-York.

ROWE J., 1967. Form and meaning in Chavin art. *In*: Peruvian Archaeology: Selected readings. Rowe & Menzel (Eds.). Palo Alto, Peek Publ.: 72-103.

SACHS I., 1992. Stratégies de transition pour le 21e siècle. Nat. & Ressources, 28 (1) : 4-17.

SALO J., 1987. Pleistocene forest refuges in the Amazon: evaluation of the biostratigraphical, lithostratigraphical and geomorphological data. Ann. Zol. Fennici, 24: 203-211.

SANTOS A.C., 1980. Tentative de classification des arbres selon leur capacité de réitération. Biotropica, 12 (3) : 187-194.

SANTOS A.C., 1981. L'appareil végétatif des Monocotylédones. Thèse 3e cycle, USTL Montpellier II, 249 p.

SASTRE C., 1980. Fragilité des écosystèmes guyanais : quelques exemples. Adansonia, Sér. 2, 19 (4) : 435-449.

SHAFI M.I., YARRANTON G.A., 1973. Diversity, floristic richness and species everness during a secondary (post-fire) succession. Ecology, 54 (4): 897-902

SINGER R., 1984. The role of fungi in Amazonian forests and in reforestation. *In*: The Amazon, H. Sioli (Ed.), W.J. Junk (publ.), Dordrecht: 603-614.

SIOLI H., 1984. Present 'development' of Amazonia in the light of the ecological aspect of life, and alternative concepts. *In*: The Amazon, H. Sioli (Ed.), W. Junk (Publ.), Dordrecht: 735-747.

SPICHIGER R., 1982. Prueba de clave para reconocer, a partir de los órganos

vegetativos, las principales familias de árboles de una reserva natural de la Amazonía Peruana. Saussurea, 13 : 1-16.

SPICHIGER R., ENCARNACION F., CHOTA M., 1985. Catálogo de los nombres vernaculares de los arboles del Arboretum Jenaro Herrera y alrededores. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación amazónica peruana. Vol. 9:595-629.

STEENIS C.G.C.J. VAN, 1958. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory. *In*: Study of Tropical Vegetation. Proc. of the Kandy Symposium (1956). Humid Tropic Research, UNESCO, Paris: 212-215.

STERNBERG H. O'R., 1952. Fracture patterns in the Amazon and Mississippi Valleys. Proc. 8th Gen. Assembly, 17th Congr. Internat. Geographical Union, Washington: 380-385.

STERNBERG H. O'R., 1968. Man and environmental change in South America. *In*: Biogeography and Ecology in South america. Fittkau E.J., Illies J., Klinge H., Schwabe G.H., Sioli H. (Eds.), W.J. Junk (Publ.), The Hague, 413-445.

STERNBERG H. O'R., 1968. Pioneer settlements in Northwestern Mato Grosso, Brazil. In: 21st Internat. Geographical Congr., India, Section: Settlement Geography. National Committe for Geography, Calcutta: 250-251.

STERNBERG H. O'R., 1981. Frentes pioneiras contemporâneas na Amazônia brasileira: alguns aspectos ecológicos. Espaço e conjuntura, Inst. de Geogr. (Publ.), Univ. Sao Paulo, Vol. 6, 38 p.

STERNBERG H. O'R., 1981. The "green lung". In: Assoc. of Amer. Geogr. Program Abstracts, Ph. Kane & D. Hornbeck (Eds.), Washington D.C.

STERNBERG H. O'R., 1982. Refugial theory and amazonian environment. *In*: Evolution and environment. V.J.A. Novák & J. Mlíkovsky (Eds.), pp. 997.

STERNBERG H. O'R., 1983. Mineral and energy "poles of growth" in the Brazilian Amazon - Environmental and social aspects. *In*: Assoc. Amer. Geogr. Program Abstracts, M.M. Swann, P.L. Swann, R.E. Lonsdale (Eds.), Washington D.C.

STERNBERG H. O'R., 1986. Desenvolvimento e conservação. Espaço, Ambiente e Planejamento, 1 (5), 40 p.

STERNBERG H. O'R., 1986. Transformações ambientais e culturais na Amazônia : algumas repercussões sobre os recursos alimentares da região. Anais do 1° Simp. do Trópico Umido, Vol. 6 : 43-61.

STERNBERG H. O'R., 1987. "Manifest destiny" and the Brazilian Amazon: a backfrop to contemporary security and development issues. Proc. of the 1987 Conf. of Latin

American Geographers. CLAG Yearbook, Vol. 13: 25-35...

STERNBERG H. O'R., 1987. O Pulmão Verde. Lat. Amer. Reg. Conf., IBGE, Rio de Janeiro, Vol. 3: 1-9.

STERNBERG H. O'R., 1987. Reflexões sobre desenvolvimento e o futuro da Amazônia. Homen e Naturaleza na Amazônia. Tübingen Geographische Studien, 95: 463-477.

STERNBERG H. O'R., 1988. Tentativas expansionistas belgas no Brasil : o caso "Descalvados". Homenagem a O. Ribeiro, Vol. 2, Ctro de Estudos Geográficos, Lisbonne : 655-667.

STERNBERG H. O'R., 1991. Paleoclimatic significance of charcoal in amazon forests? A.A.G. annual meeting, Miami, Avril 1991.

TAKEUCHI M., 1962. The structure of the Amazonian vegetation. IV. Igapó. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot, 8 (7): 297-304.

TANSLEY A.G., 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology, 16 (3): 284-307.

TENHUNEN J.D. (Ed.), 1987. Plant Response to Stress. San Diego State Univ., San Diego, California, 668 p.

TERBORGH J., 1985. The ecology of Amazonian primates. *In*: Amazonia. G.T. Prance & T.E. Lovejoy (Eds.), Pergamon Press: 284-304.

THERY H., 1989. Le Brésil. Masson (Ed.), Paris, 244 p.

TILMAN D., 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton Univ. Press, Princeton, 360 p.

TORQUEBIAU E., 1981. Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Veracruz), Mexique. Thèse de Doctorat Univ. Montpellier, 185 p.

TORQUEBIAU E., 1984. Tropical rain forest regeneration patterns as recognized by laying down forest mosaïc maps. Symp. Biotrop on forest regeneration in South-East Asia.

TRAMER E.J., 1975. The regulation of plant species diversity on an early successional old-field. Ecology, 56: 905-914.

TREJO P.L., 1983. Diseminación de semillas por aves en "Los Tuxtlas", Veracruz, México. În : Regeneración de selvas, Gomez-Pompa A. & Vasquez-Yanes C. (Eds.) : 447-470.

TRICART J., 1966. Paléoclimats et terrasses quaternaires. Extrait du C.R. sommaire des Séances de la Soc. Géol. de France, Fasc. 5 : 202-203.

TRICART J., 1974. Existence de périodes sèches au Quaternaire en Amazonie et dans les régions voisines. Ann. Géogr., 23 : 145-158.

TRICART J., 1975. Influence des oscillations climatiques récentes sur le modelé en Amazonie orientale (région de Santarém) d'après les images de Radar latéral. 2. Géomorphologie. Z. für Geom., 19 - 140-163.

TRICART J., 1981. La relation coût-bénéfice de la gestion des ressources naturelles. In: Travaux de l'Inst. de Géogr., Reims, 45/46: 45-56.

TRICART J., 1984. Quelques réflexions écogéographiques sur le développement rural. In : Le Développement Rural en Question. ORSTOM (Ed.) : 1-14.

TRICART J., VOGT G., 1976. Quelques aspects du transport des alluvions grossières et du façonnement des lits fluviaux. Geografiska Annaler, Vol. 49, Sér. A: 2-4.

TROCHAIN J.L., 1955. Nomenclature et classification des milieux végétaux en Afrique Noire française. Coll. sur les Rég. Ecologiques du globe, Paris, Juillet 1954. Ann. Biol., 31(5-6): 73-93.

TROCHAIN J.L., 1980. Ecologie végétale de la zone intertropicale non désertique. Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 468 p.

UGENT D., DILLEHAY T., RAMIREZ C., 1987. Potato remains from a late Pleistocene settlement in Southcentral Chile. Economic Botany 41 (1): 17-27.

UNTAWALE A.G., WAFAR S., JAGTAP T.G., 1980. Application of remote sensing technics to study the distribution of mangroves along the estuaries of Goa. *In*: Wetlands Ecosystems and Management. B. Gopal, R.E. Turner, R.G. Wetzel, D.F. Whigham (Eds.), NIE ISP, New Dehli: 51-67.

VASQUEZ-YANES C., OROZCO-SEGOVIA A., 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. Physiol. Plant., 56: 295-298.

VASQUEZ-YANES C., OROZCO-SEGOVIA A., 1990. Seed dormancy in the tropical rain forest. *In*: Reproductive ecology of tropical forest plants, K.S. Bawa & M. Hadley (Eds.), UNESCO, MAB Series, Vol. 7: 247-259.

VILLIERS J.F., 1973. Etude floristique et phytosociologique d'une mangrove atlantique sur substrat rocheux du littoral gabonais. Ann. Fac. Sci. du Cameroun, 14: 3-46.

VITOUSEK P.M., WALKER L.R., 1987. Colonization, succession and resource availability ecosystem-level interactions. *In*: Colonization, Succession and Stability. 26th Symp. of the British Bot. Soc., Blakewell Sci. Publ.: 207-223.

WALKER I., 1986. Sobre a ecologia e biologia da decomposição da materia orgânica em

aguas amazônicas. Acta Limnol., Vol. 1:557-573.

WATT A.S., 1947. Pattern and process in the plant community. J. of Ecol., Vol. 35: 1-22.

WEBB L.J., 1959. A physionomic classification of Australian rain forest. J. Ecol., 47: 551-570.

WHEELER W.M., BEQUAERT J.C., 1929. Amazonian myrmecophytes and their ants. Zool. Amaz., 82: 10-39.

WHITTAKER R.H., 1953. A consideration of climax theory. The climax as a population and pattern. Ecol. Monogr., 23: 41-78.

WHITTAKER R.H., 1972. Evolution and measurements of species diversity. Taxon., 21: 217-251.

WHITTAKER R.H., 1974. 'Stability' in plant communities. Proc. Internat. Congr. Ecol., La Hague, 8-14 sept. 1974: 68.

WILLIAMS W.T., LANCE G.N., WEBB L.J., TRACEY J.G., DALE M.B., 1969. Studies in the numerical analysis of complex rain-forest communities. III. The analysis of successional data. J. of Ecology, 57: 515-535.

WORBES M., 1983. Vegetationskundliche Untersuchungenzwier Uberschwemmungswälder in Zentralamazonien-vorläufige Ergebnisse. Amazoniana, 8 (1): 47-65.

ZIMMERMANN M.H., WARDROP A.B., TOMLINSON P.B., 1974. Tension wood in aerial roots of *Ficus benjamina* L. Wood Sci. Technol., 2: 95-105.

## Liste des espèces et genres cités (plantes uniquement, noms latins et vernaculaires)

```
Aegiphila 111; 114; 144; 171
aguaje 39; 40; 42
Alchornea 119
  castanaefolia 278
  triplinervia 95; 114; 122; 124; 142; 144; 171; 200
Allophylus 160; 163; 166
amasisa 182
Annona 119
  hypoglauca 90; 119; 122; 124; 142; 144; 160; 200; 205; 206; 207; 210;
  218; 226; 264; 267; 270; 273; 274; 277; 278; 306; 308
anonilla 270
Arachis hypogea 49
Artocarpus altilis 171
assacú rana 182
Astrocaryum 303; 305
  jauari 122; 142; 160; 161; 163; 164; 166; 171; 257; 278; 309
Avicennia 316
Axonopus scoparius 48
ayahuma 45
Bactris 122; 160; 206
  maraja 160; 166; 206; 218
Bonafousia tetrastachya 103; 119; 122; 144; 160; 161; 164; 166; 171; 202; 205;
206; 216; 279; 305
Brachiaria decumbens 48
Broussonetia
  plumierii 267
  tinctoria 267
Calathea 90; 111; 119; 122; 143; 200
Calophyllum brasiliense 171; 278
Calycophyllum spruceanum 40; 98; 103; 110; 111; 114; 115; 119; 120; 121;
122; 124; 125; 132; 141; 142; 144; 146; 147; 149; 153; 160; 161; 162; 163;
164; 168; 169; 170; 171; 173; 174; 175; 178; 179; 185; 186; 188; 191; 193;
225; 239; 255; 257; 258; 261; 262; 263; 266; 275; 278; 294; 296; 308; 314
Campsiandra 301
```

```
caña brava 84
canarana fluvial 227
canna de frecha 84
canna frecha 231
canne flèche 231
caña brava 231
caña de flecha 231
cañaflecha 231
capim 227
capim gengibre 229
capinurí 187; 258
capinurí de altura 262
capirona 40; 185; 255
Cecropia 263; 205; 226; 231; 242; 245; 246; 247; 248; 255; 281
  bifurcata 237
  concolor 277
  engleriana 281; 283
  ficifolia 277
  laetevirens 237
  latiloba 138; 166; 196; 197; 200; 203; 205; 206; 210; 212; 215; 216; 217;
  218; 225; 237; 240; 245; 246; 248; 249; 250; 269; 270; 273; 276; 277;
  278; 280; 281; 282; 283; 285; 306; 308; 314
  membranacea 83; 87; 89; 90; 92; 93; 94; 95; 98; 103; 110; 111; 114; 115;
  118; 119; 120; 121; 122; 124; 125; 127; 128; 132; 133; 134; 135; 137;
  138; 140; 141; 142; 143; 144; 145; 146; 147; 150; 151; 152; 153; 154;
  157; 160; 161; 162; 179; 181; 182; 183; 184; 185; 192; 193; 200; 202;
  212; 216; 218; 219; 225; 230; 233; 237; 239; 242; 245; 246; 248; 249;
  251; 258; 262; 277; 278; 280; 281; 282; 283; 285; 288; 294; 314; 315
  obtusa 250; 277
  paraensis 245
  peltata 139
  robusta 237
  stenostachya 245
Cedrelinga catanaeformis 28
Ceiba pentandra 28; 40; 164; 166; 171; 174; 278; 294
cepanchina 163; 189
```

cetico blanco del bajo 94; 237

```
cetico negro del bajo 245
Chlorophora tinctoria 267
Cissus erosa 202; 205; 206; 271; 306
Citrullus vulgaris 49
Clarisia
  biflora 261
  nitida 261
  racemosa 262
Costus 90; 111; 119; 122; 143; 171; 200
  arabicus 103
  spiralis 103
Couroupita 45; 279
Coussapoa trinervia 282; 283; 285
Crescentia cujete 274; 306
cuaxinguba 183; 251
cunshi moena 271
Cymbosema roseum 166
Cyphomandra crassicaulis 111; 114; 119; 122; 144
Dialium 171; 274; 296; 306
Dichorisandra hexandra 114; 119; 239; 246
Echinochloa
  polystachya 83; 196; 197; 200; 203; 215; 216; 217; 225; 227; 228; 229;
  230; 237; 247
  spectabilis 227
Erythrina glauca 90; 98; 103; 110; 111; 115; 118; 119; 120; 121; 122; 124;
125; 131; 141; 142; 143; 144; 145; 146; 147; 148; 150; 151; 152; 153; 154;
157; 164; 171; 182; 183
Ficus 303: 315
  anthelmintica 251
  capensis 253
  insipida ssp. insipida 90; 95; 98; 103; 110; 111; 114; 115; 119; 120; 121;
  122; 124; 125; 131; 141; 142; 144; 145; 146; 147; 148; 150; 152; 153;
  157; 160; 161; 163; 164; 166; 168; 169; 170; 171; 173; 174; 175; 177;
  178; 179; 183; 184; 185; 188; 191; 193; 225; 239; 251; 253; 254; 255;
  261; 262; 266; 278; 282; 283; 285
  maxima 111; 114; 119; 142; 144; 164; 171; 200; 294; 296; 314
  trigona 39; 248; 282; 283; 285
```

Fraxinus pennsylvanica 248 frecheira 231 gramalote 227; 229 Grias 301 peruviana 303; 305 Guarea 301; 305 Guarea guidonia 90; 103; 111; 114; 115; 119; 121; 122; 124; 125; 142; 144; 147; 149; 164; 166; 168; 170; 171; 173; 175; 178; 179; 188; 193; 278; 308 Gynerium sagittatum 83; 84; 86; 87; 89; 90; 92; 93; 94; 95; 98; 103; 114; 128; 137; 140; 143; 151; 182; 193; 196; 197; 200; 201; 202; 216; 218; 225; 230; 231; 236; 237; 239; 240; 242; 249; 255; 278; 282 saccharoïdes 231 Heisteria 171; 301; 303 caloneura 305 Heliconia 103; 122; 142; 278 rostrata 90; 103; 111; 119; 141; 143; 153; 160; 166; 171; 200; 206 Hevea 166; 171; 301 brasiliensis 27: 46 huimba 28; 40 Hura crepitans 293; 294; 301 insira 267 imbaúba das praias 94; 237; 245 Inga 171; 279; 308 Laetia corymbulosa 95; 103; 114; 119; 122; 144; 153; 160; 166; 200; 202; 206; 216; 218 Leonia glycycarpa 103; 122; 144; 164; 171; 206; 279; 309 Licania 103; 119; 122; 124; 142; 144; 166; 171 loro micuna 160: 164: 171 Luehea 160; 163; 171 tessmannii 122; 124; 144; 164; 205; 206; 274 Lycopersicon esculentum 49 Macaranga hurifolia 136 machimango 166; 171 Maclura tinctoria 90; 95; 103; 119; 153; 160; 164; 166; 196; 197; 200; 203; 205;

206; 207; 212; 216; 218; 226; 246; 264; 267; 271; 273; 274; 277; 278;

```
281; 282; 283; 285; 303; 306; 308
     ssp. mora 269
     ssp. tinctoria 269
  xanthoxyloïdes 267
  xanthoxylon 267
Manihot esculenta 49
Maquira coriacea 103; 111; 114; 115; 119; 122; 124; 142; 145; 146; 147; 149;
160; 164; 166; 168; 169; 170; 171; 173; 174; 175; 177; 178; 179; 184; 186;
187; 188; 189; 193; 200; 206; 225; 242; 251; 258; 261; 262; 266; 275; 278;
282; 283; 285; 294; 296; 301; 303; 306; 308; 314
Mauritia flexuosa 39; 40; 42; 278
moena amarilla 274
moena negra 273
Momordica charantia 202
monguba 262
mungubeira 262
moreira 267
Morus tinctoria 267
muiratinga 258; 261; 287
Muntingia calabura 236
Musa paradisiaca 49
Naucleopsis 303
Nectandra 111; 114; 119; 142; 144; 166; 171
  amazonum 278
  inundabilis 90; 95; 103; 114; 119; 122; 124; 141; 142; 144; 160; 171; 200;
  202; 205; 206; 207; 210; 212; 216; 218; 226; 270; 271; 273
  membranacea 273
Oenocarpus multicaulis 305
ojé 39; 183
Olmedia
  maxima 258
  obliqua 258
Olmediophaena
  coriacea 258
  maxima 174; 258
  obliqua 258
```

Oplismenus polystachus 227

```
Ormosia 160; 163; 171
Oryza
  grandiglumis 196; 197; 202; 247
  sativa 49
Palicourea 122; 160; 166; 171; 205; 206
Parinarium 301; 306
pao amarelo 267
pao mulato 185; 255
Panicum
  crus-galli 227
  spectabile 227
Parinarium 274
Paspalum 206
  conjugatum 48
  delochei 229
  fasciculatum 83; 86; 87; 196; 197; 202; 203; 216; 217; 225; 227; 229; 230;
  237; 247
  repens 217
Passiflora quadriglandulosa 122; 200
Paullinia alata 205
Perebea 303
Perebea longepedunculata 305
Phytelephas macrocarpa 163
Phytolacca rivinoïdes 200; 202
Piper 90; 95; 103; 114; 119; 200; 202; 278
Piptadenia pteroclada 90; 122; 144; 153; 164; 166; 171
Pistia stratiotes 203
Platanus occidentalis 248
porotillo 202
Porouma 303
Pseudobombax munguba 103; 119; 122; 124; 142; 144; 153; 160; 164; 171;
202; 205; 206; 219; 226; 262; 264; 266; 278; 282; 294; 296; 306; 308
Pseudolmedia 303
  coriacea 258
  obliqua 258
Psidium 144; 166; 171; 202
Pterocarpus 103; 114; 122; 124; 144, 171
```

punga 262; 306

Qualea 305

quinilla blanca 303

Renealmia 171

requia colorada 188

Rheedia 279

Rhizophora 316

Saccharum sagittatum 231

sacha limón 166; 171; 202

sachamango 303

Salix humboldtiana 236; 278; 282

Sapium 122; 124; 144; 166; 171; 202; 278

Scleria 206; 247

Senna 114; 144; 171

Sloanea 163; 164; 168; 170; 171; 173; 174; 175; 178; 179; 189; 193; 294;

301; 303

Socratea exorrhiza 303; 305

Solanum 139

Spondias lutea 171; 174; 308

Tessaria integrifolia 236; 278; 282

Theobroma 274; 305

cacao 305

tornillo 28

torouco 48

Trichilia pallida 111; 142; 144; 145; 278

Triplaris 166; 301

Trophis 303

tupamaki 171

Unonopsis floribunda 279; 305; 308

Urera 306

caracasana 114

Vigna 49

Virola 122; 124; 144; 171

Xylopia 119; 278; 279

yahuarachi caspi 171

yarina 163

zapallito 200;202

Zea maïs 49

			•	
			•	
	•			
				·

## Liste des tableaux

- Tableau 1. Caractéristiques d'altitude, durée d'inondation et distance à la rive des unités géomorphologiques du transect relevé sur l'île Galán.
- Tableau 2. Levées. Valeurs absolues de surface terrière (m2/ha) et de densité (500 m2).
- Tableau 3. Levées. Valeurs relatives (%) de surface terrière (m2/ha) et de densité (500 m2).
- Tableau 4. Cecropia membranacea. Corrélation négative entre la hauteur du peuplement pionnier et l'altitude des parcelles.
- Tableau 5. Cecropia membranacea. Valeurs absolues de surface terrière (m2/ha) : arbres vivants.
- Tableau 6. Cecropia membranacea. Valeurs absolues de surface terrière (m2/ha) : arbres vivants + arbres morts.
- Tableau 7. Cecropia membranacea, Ficus insipida et Erythrina glauca. Valeurs relatives (en %) de surface terrière (m2/ha) dans le peuplement pionnier de Cecropia.
- Tableau 8. Cecropia membranacea. Valeurs absolues de densité sur les levées (500 m2).
- Tableau 9. Cecropia membranacea. Position des classes modales dans les effectifs par classes de diamètres.
- Tableau 10. Cecropia membranacea. Distribution des diamètres par classes sur les levées 5, 6 et 7A en fonction de l'altitude.
- Tableau 11. Cecropia membranacea. Variances de la distribution des diamètres par classes de 5 et 10 cm.
- Tableau 12. Cecropia membranacea. Densité absolue et relative des Cecropia morts dans le peuplement pionnier.
- Tableau 13. Cecropia membranacea. Caractéristiques du peuplement.
- Tableau 14. Cecropia membranacea, Erythrina glauca et Ficus insipida. Valeurs absolues de surface terrière (m2/ha).
- Tableau 15. Erythrina glauca, Cecropia membranacea, Ficus insipida, Calycophyllum spruceanum. Valeurs absolues de densité (sur 500 m2).
- Tableau 16. Erythrina glauca, Cecropia membranacea, Ficus insipida, Calycophyllum spruceanum. Valeurs absolues et relatives de densité (sur 500 m2).
- Tableau 17. Espèces diverses. Valeurs absolues de densité par classes de diamètres (sur 500 m2).
- Tableau 18. Levées 3 à 7A. Surface terrière relative, hors Cecropia et Erythrina.

Tableau 19. Espèces diverses. Pourcentages et valeurs absolues des effectifs de diamètres de moins de 10 cm.

Tableau 20. Espèces diverses. Répartition des effectifs par classes de diamètres (pour 500 m2).

Tableau 21. Evolution de la densité des chaumes de Gynerium sagittatum sur deux années consécutives.

Tableau 22. Dépression E. Valeurs absolues et relatives (%) de surface terrière (m2/ha) et de densité (500 m2).

Tableau 23. Dépression E. Comparaison des moyennes diamétriques des quatre espèces dominantes.

Tableau 24. Surface terrière, densité et durée d'inondation de quelques parcelles de forêt ripicole.

Tableau 25. Cocha Supay 1. Pourcentages de surface terrière et densité par famille.

Tableau 26. Cocha Supay 2. Pourcentages de surface terrière et densité par famille.

Tableau 27. Sachamangual 1. Pourcentages de surface terrière et densité par famille.

Tableau 28. Sachamangual 2. Pourcentages de surface terrière et densité par famille.

Tableau 29. Pungal. Pourcentages de surface terrière et densité par famille.

Tableau 30. Progreso. Pourcentages de surface terrière et densité par famille.

## Liste des figures

- Figure 1. Le réseau hydrographique amazonien.
- Figure 2. Pérou : limites de la forêt tropicale humide de plaine (Selva Baja) et principaux affluents de l'Amazone.
- Figure 3. Schéma structural de la zone subsidente Marañon-Ucayali. 1. Zone inondable. 2. Terrasses quaternaires. 3. Terrains tertiaires soulevés.
- Figure 4. Les régions écologiques du bassin amazonien. 1. Régions drainées par des cours d'eaux turbides (eaux blanches). 2. Amazonie centrale, drainée par des cours d'eaux noires. 3. Régions périphériques nord et sud, drainées par des cours d'eaux claires.
- Figure 5. Schéma de la plaine alluviale d'une rivière à méandres. 1. Levées/levees; restingas altas). 2. Levées/dépressions ; ridges/swales; restingas bajas/bajeales. 3. Plaine alluviale. 4. Dépôts anciens. 5. Dépôts récents
- Figure 6. Schéma de succession de levées sur la rivière Beatton (Colombie britannique).
- Figure 7. Schéma de la circulation des courants et contre-courants de surface, sur une portion droite de cours d'eau, et dans un méandre.
- Figure 8. Schéma de succession des végétations sur les îles du fleuve Congo (Zaïre).
- Figure 9. Carte de situation régionale. La confluence Ucayali-Marañon : limites de la zone inondable.
- Figure 10. Répartition géographique et annuelle des précipitations dans le bassinversant de l'Ucayali.
- Figure 11. Courbe des crues sur trois années consécutives à Jenaro Herrera.
- Figure 12. La plaine alluviale dans la région de Jenaro Herrera : limites d'inondation par les eaux noires.
- Figure 13. Profil topographique et géomorphologique de la zone d'étude.
- Figure 14. Mouvements migratoires de la rivière Ucayali dans la région de Jenaro Herrera entre 1976 et 1983 (à partir des images Landsat). Echelle : 1/100 000e. 1. Aterrissement, 2. Erosion.
- Figure 15. Durée d'inondation et altitude, de Septembre 1984 à Août 1987 (trois crues annuelles successives).
- Figure 16. Altitude des parcelles et distance à la rive.
- Figure 17. Schéma chronologique de la formation des reliefs sur l'île Galán.
- Figure 18. Profils sédimentologiques des levées.
- Figure 19. Levée 1. Profil de végétation.

Figure 20. Densité des chaumes de Gynerium sagittatum (9 m2).

Figure 21. Levée 2. Profil de végétation.

Figure 22. Cecropia membranacea. Réitération traumatique.

Figure 23. Ficus insipida. Réitération traumatique.

Figure 24. Levée 3. Profil de végétation.

Figure 25. Levées 3 à 9. Structure diamétrique toutes espèces confondues (classes de 5 cm).

Figure 26. Levées 3 à 9. Structure diamétrique toutes espèces confondues (classes de 10 cm).

Figure 27. Levées 3 à 7B .Structure diamétrique. Cecropia membranacea / autres espèces (classes de 5 cm).

Figure 28. Levées 3 à 7B .Structure diamétrique. Cecropia membranacea / autres espèces (classes de 10 cm).

Figure 29. Levée 4. Profil de végétation.

Figure 30. Clône de Heliconia rostrata.

Figure 31. Levées 4 à 9. Structure diamétrique. Calycophyllum spruceanum / autres espèces (classes de 5 cm).

Figure 32. Levées 4 à 9. Structure diamétrique. Calycophyllum spruceanum / autres espèces (classes de 10 cm).

Figure 33. Levées 3 à 9. Structure diamétrique : Ficus insipida / autres espèces (classes de 5 cm).

Figure 34. Levées 3 à 9. Structure diamétrique : Ficus insipida / autres espèces (classes de 10 cm).

Figure 35. Levées 4 à 7A. Structure diamétrique : Erythrina glauca / autres espèces (classes de 5 cm).

Figure 36. Levée 5. Profil de végétation.

Figure 37. Levée 6. Profil de végétation.

Figure 38. Levées 3 à 9. Courbes de fréquence par classes de diamètres : espèces pionnières / espèces diverses.

Figure 39. Levée 7A. Profil de végétation.

Figure 40. Cecropia membranacea. Valeurs relatives de densité et de surface terrière.

Figure 41. Levées 7A et 7B. Courbes granulométriques.

Figure 42. Levée 7B. Profil de végétation.

- Figure 43. Levée 8. Profil de végétation.
- Figure 44. Levées 5 à 9. Structure diamétrique: Maquira coriacea / autres espèces. Classes de 5 cm.
- Figure 45. Levée 9. Profil de végétation.
- Figure 46. Levées 7B à 9. Stratification arborescente et arbustive.
- Figure 47. Levées 7B et 8. Structure diamétrique : espèces diverses.
- Figure 48. Erythrina glauca. Valeurs relatives de densité et de surface terrière.
- Figure 49. Ficus insipida. Valeurs relatives de densité et de surface terrière.
- Figure 50. Calycophyllum spruceanum. Valeurs relatives de densité et de surface terrière.
- Figure 51. Maquira coriacea. Valeurs relatives de densité et de surface terrière.
- Figure 52. Guarea guidonia. Valeurs relatives de densité et de surface terrière.
- Figure 53. Sloanea sp.. Valeurs relatives de densité et de surface terrière.
- Figure 54. Erythrina glauca. Valeurs relatives de densité et de surface terrière.
- Figure 55. Profils sédimentologiques : dépressions.
- Figure 56. Dépression C. Profil de végétation.
- Figure 57. Dépression D. Profil de végétation.
- Figure 58. Dépression E. Structure diamétrique. Toutes espèces.
- Figure 59. Dépression E. Structure diamétrique. Cecropia latiloba / autres espèces. Classes de 5 cm.
- Figure 60. Dépression E. Structure diamétrique. Maclura tinctoria / autres espèces. Classes de 5 cm.
- Figure 61. Dépression E. Structure diamétrique. Histogramme cumulé par espèces.
- Figure 60. Dépression E. Structure diamétrique. Maclura tinctoria / autres espèces. Classes de 5 cm.
- Figure 62. Dépression E. Profils de végétations.
- Figure 63. Gynerium sagittatum. Tige et rhizome.
- Figure 64. Cecropia membranacea. Feuille et fleurs.
- Figure 65. Cecropia membranacea. Systèmes racinaires (vues de profil).
- Figure 66. Cecropia membranacea. Système racinaire (vue de profil).
- Figure 67. Cecropia membranacea. Système racinaire (vue de profil).

- Figure 68. Cecropia membranacea. Système racinaire (vue en plan).
- Figure 69. Ficus insipida.
- Figure 70. Ficus insipida. Système racinaire.
- Figure 71. Calycophyllum spruceanum.
- Figure 72. Calycophyllum spruceanum. Système racinaire.
- Figure 73. Maquira coriacea.
- Figure 74. Maquira coriacea. Système racinaire.
- Figure 75. Pseudobombax munguba. Système racinaire.
- Figure 76. Schéma physionomique de Ficus insipida, Maquira coriacea, Calycophyllum spruceanum, Pseudobombax munguba.
- Figure 77. Maclura tinctoria.
- Figure 78. Maclura tinctoria. Système racinaire.
- Figure 79. Annona hypoglauca. Système racinaire.
- Figure 80. Nectandra inundabilis. Système racinaire.
- Figure 81. Ficus trigona.
- Figure 82. Classement des hauteurs dans quelques parcelles de forêt ripicole.
- Figure 83. Cartographie des végétations dans la région de Jenaro Herrera, et localisation des parcelles de forêt ripicole.

## Index général

```
adaptations
   des plantes 21; 30; 163; 225; 236; 237; 245; 247; 249; 253; 267; 274; 281;
   321; 329; 334
   des animaux 334
Afrique 29; 137
agriculture 27; 46; 47; 56; 335
agriculture
  commerciale 47
   sédentaire 45
   itinérante 47
agroforesterie 28; 47; 335
agroforêt 48
aires de répartition (des espèces) 30; 225; 228; 230; 232; 236; 240; 246; 254;
257; 263; 269; 270; 273
Algérie 29
Allemagne 29
allélopathie 240
altitude 188
altura 280
Atlantique 43
Amazone 29; 42; 43; 44; 51; 63; 240; 246; 261; 280; 281; 295; 310
  : affluents 54; 281; 295
     (grands) 22; 23; 35
  : bassin hydrographique 35; 52; 54
  : bassin-versant 254; 336
  : charge sédimentaire 51
  : cours principal 54
  : débit 36
  : dimensions 36
  : estuaire 51
  : plaine alluviale 22; 23
     : dimensions 37
     : importance économique 26
  : source 37
Amazone (Haut) 228
Amazones (mythe) 35
Amazonie 21; 35; 47; 230; 232; 236; 253; 269; 270; 273; 279; 282
  : avenir
     agricole 336
```

```
écologique 336
   : climat 38
   : extension 24
   : forêt 22; 37
   : géomorphologie 39
   : interfluves 23
     : sols 26
   : milieux aquatiques 21
   : milieux inondables 22; 23; 24; 37
   : plaine alluviale 23; 320; 328; 329; 330; 334; 335; 336; 337
   : réseau hydrographique 51
  : unités physiographiques 35
   : végétations-sols 40
   : zonation agricole 49
Amazonie (Basse) 51; 261; 263; 264
Amazonie Centrale 41; 51; 52; 58; 63; 134; 237; 240; 245; 263; 293; 296
Amazonie équatorienne 296
Amazonie (Haute) 41; 51; 177; 231; 232; 236; 254; 257; 261; 262; 263; 264;
277; 293; 294; 316; 318; 334
  : spécificité 54
Amazonie occidentale 232
Amazonie péruvienne 37; 46; 59; 295; 336
Amérique 137
Amérique centrale 254
Amérique du Nord 53; 232
Amérique du Sud 29; 35
Amérique tropicale 228; 230; 269
Andes 35; 39; 41; 42; 44; 45; 47; 236
  : climat 54
  : piémont
     déforestation 28
angiospermes 282
angiospermes primitives 286
anthropologie 23
Antilles 232; 254
Apurimac 60
Argentine 45; 228; 230; 232; 254
Asie 137
Asie du Sud-Est 29; 44
associations (de plantes) 24
Atlantique 36; 257
  : côte 232
```

Azteca 239

backswamps 52; 59

bajiales 59; 63

bajo 280

banane 48

barriales 52; 59

Barro Colorado Island 253

bassins fluviaux

: aménagement 29

: projets de mise en valeur 335

bassins-versants

: dimensions 329

bassins-versants tropicaux 336

Beatton (rivière) 53

Belize 44

Bolivie 38

biogéographie 330

Bornéo 44; 292

botanique 23

Brahmapoutre 28; 29; 65; 337

Branco (Río) 44

Brésil 23; 27; 37; 39; 48; 232; 236; 240; 246; 254; 268; 280; 295; 309; 311

caducité (feuilles) 334

calendrier agricole 26

caoutchouc 27; 46

Cameroun 295

campesinos 46

campina 41

campos 52; 217

Canada 52

canaviais 232

canopée 94; 98; 111; 114; 115; 118; 119; 121; 122; 132; 141; 142; 143; 153;

160; 164; 166; 171; 175; 183; 251; 262; 275; 279; 306

cañabraval 232

capironal 257; 258

Careiro 52

Cecropia membranacea

: durée d'installation 128; 152

: durée d'inondation et hauteur du peuplement 153

: structure du peuplement 127

: taux de croissance 128

cernes de croissance 52; 130; 239; 333

```
cetical 217
chablis 162; 184; 255; 278; 288; 312; 327
chamisal 41
Chili 232
Chine 44
climat
  froid 44; 328
  sec 331
  tempéré 44; 328; 331; 335
  tropical 29; 44; 335
climat 319; 320; 321; 327; 328; 329; 330; 331; 334
  : évapo-transpiration 38
  : fluctuations 319; 328
  : humidité relative 38
  : influence sur les sols 53
  : météorisation des roches 44
  : photopériode 134; 320; 321; 328
  : précipitations 38; 44; 45; 53; 328
  : températures 38; 44; 320; 328
climatologie 23
climax 30; 317; 318; 319; 320
  climatique 319
  édaphique 318; 319
  terrestre 318
climax
  : pédoclimax 319
  : péniclimax 319
  : polyclimax 319
  : pseudoclimax 319
clônes 86; 103; 233; 236
coca 336
cochas 52
Cocha Supay 45; 295; 297; 301; 303
coévolution 239
Colombie 38: 261
colonisation (végétations) 49; 54; 92; 129; 138; 139; 141; 151; 169; 189; 192;
203; 215; 217; 218; 228; 232; 233; 236; 237; 240; 242; 246; 247; 249; 269;
281
Colossoma sp. 247
communautés (de plantes) 22; 26; 309; 318; 319; 320; 330
compétition
  interindividuelle 136; 313
```

```
interspécifique 145; 150; 178; 277; 306; 313; 314; 320; 327
  intraspécifique 136; 140; 235
  pour l'espace 179; 192; 242
  pour la lumière 151; 179; 183; 192; 239
compétitivité 163; 281; 287; 316
composition floristique 147; 161; 168; 169; 177; 178; 181; 188; 212; 218; 221;
297; 301; 309; 310; 311; 312; 313; 316; 317; 319; 320; 321; 327; 329;
conditions
  anaérobies 250
  édaphiques 92; 93; 141; 149; 153; 177; 183; 186; 212; 216; 225; 232; 233;
  236; 237; 249; 253; 277; 282; 287; 288; 291; 293; 294; 313; 316; 321;
  327
     drainage 179; 186; 188; 192; 193; 216; 221; 253; 258; 264; 266; 294;
     312; 313; 315; 327
     -physionomie des végétations 130
     : sécheresse 237
  pédologiques 319
Congo 36: 44: 58
confluences
  : Amazone/Itaya
  : Amazone/Nanav
  : Amazone/Río Negro
  : Ucayali/Tapiche
  : conditions écologiques 43
contraintes 317
  abiotiques 250; 291; 315; 318
  climatiques 291; 293; 320; 327
  édaphiques 291
  géodynamiques 329
  géomorphologiques 331
  hydriques 26; 30; 212; 274; 282; 331
  mécaniques 274
  pédologiques 327
Cook (modèle de) 261
Côte d'Ivoire 253; 254
croissance
  : période végétative 130; 228; 321
  : période de repos 321
croissance 228; 233; 237; 240; 242; 249; 255; 261; 262; 264; 267; 275; 294;
321
  cambiale 130; 239
  diamétrique 140; 145; 185; 294
```

```
en hauteur 140; 141; 143
  végétative 229; 230; 237
croissance (modèles de) 237; 245
culture itinérante 26
cultures 49
cultures annuelles 335
cycle de l'eau 23; 53
   : régularisation des flux 53
dendrochronologie 23; 52; 130; 333
densité (bois) 320
dicotylédones 237
dissémination 23; 138; 192; 216; 221; 228; 247; 249; 258; 276; 278; 279;
281; 313; 314; 316; 329
  anémochore 266; 278; 314
  aquatique 24; 25; 137; 222; 278; 279; 280; 282; 314; 329; 334
  avichore 137; 139; 200; ; 253; 266; 278
  barochore 138
  chiroptérochore 137; 138; 251; 266; 278
  ichtyochore 137; 216; 282; 276; 329
  zoochore 137; 139; 140; 279; 314
diversité
  biologique 21; 330; 333; 336
  écologique 297
  physionomique 295
  spécifique (plantes) 181; 189; 190; 192; 281; 291; 297; 306; 315; 316; 320;
  321; 329
  structurale 295; 297
dureté (bois) 182; 255; 261; 263; 266; 267
dynamique des végétations 22; 25; 29; 32; 183; 193; 212; 221; 225; 250; 297;
315: 316: 318: 320: 321: 327: 333: 336
dynamique fluviale 22; 25; 28; 29; 51; 53; 225; 236; 306; 338; 330; 336
  : charge sédimentaire 28; 328
  courants 49; 87; 128; 138; 140; 169; 191; 193; 197; 200; 203; 213; 215;
  216; 217; 218; 225; 227; 230; 236; 242; 245; 247; 249; 264; 269; 274;
  287; 297; 303; 308; 315; 317; 327
  : expérimentation 55
  : forces en présence 55
  : méandres 24; 51; 71; 328
     : migrations 24; 51; 52; 181; 318
     : recoupements 51; 52; 60
  : séquences de sédimentation 63
  : sinuosité 55
```

```
eaux .
  : acides humiques 41
  : biochimie 23
  : composés phénoliques 44
  : hétérogénéité géochimique 42
  : nutriments 43
  : pH 41; 42; 43
  : phytoplancton 43
  : qualités physico-chimiques 41; 43; 63; 310
     : gradients 43
  : stockage
     : glace 328
     : neige 328
  : température 43
  : teneur en minéraux 41
  : teneur en sel 316
eaux
  blanches 39; 41; 42; 51; 63; 227; 240; 258; 261; 283; 297; 303; 309; 310
  bleues 41
  brunes 44
  calmes 246
  claires 41; 42
  courantes 25; 27; 230; 328
  "dormantes" 311
  (hautes) 140; 213; 216; 217; 247; 255; 262; 282
  noires 39; 41; 44: 63; 283; 297; 303; 310
  stagnantes 27; 297
     productivité primaire 27
  transparentes 310
  turbides 28; 41; 42; 74; 318; 310; 327
écologie
  : continuum fluvial 24; 25
  : déséquilibres 27; 28; 333
  : dimensions 25
  : échelles de temps 30; 275; 319; 321; 330; 331
  : échelle humaine 331
  : échelles spatiales 321; 327
  : équilibre 331
  : exigences des plantes 275
  : flood-pulse concept 24
  : gradient 276; 312; 315; 320; 321; 327; 328
     aréolaire 25
```

d'inondation 222; 266; 282; 294; 330

floristique 221; 280

linéaire 25

morphologique 283

temporel 53

topographique 53

spatial 53; 152

structural 221

: homogénéité 138

: instabilité 330

: interactions biotiques 313; 320; 321; 327; 331

: milieux

alluviaux 254; 282; 318; 328; 329; 330; 333

aquatiques 22; 137; 227; 282; 286

: production primaire 23; 27

dégradés 335

fluviaux 24; 318

fragiles 336

inondables 21; 22; 283; 287; 312; 333; 334

: spécificité 24

instables 30; 225; 226; 288; 317; 331

lacustres 315; 318

marginaux 237; 287

naturels 333

non inondables 312

palustres 254

perturbés 288; 317; 320

ripicoles 282; 286

stables 287; 288; 319; 320; 331

terrestres 22; 137; 227

: rythmes 25

: rythmes biologiques 27

: stabilité 30; 318; 321; 330; 331

: systèmes fluviaux 22; 24

: systèmes ouverts 328

: systèmes statiques 319

: théorie

écologie terrestre 24

économie de subsistance 26; 27; 28

Eiffel 46

élevage 27; 48; 335

: animaux de basse-cour 48

```
: bétail 229
  : bovins 228
  : buffles d'eau 48; 228
  : fourrage naturel 228; 335
   : fourrage cultivé 48; 335
  : pâturage 48
  : production laitière 335
  : vaches 48; 228
  : zébus 48; 228
élevage
  extensif 47; 335
  intensif 47
enfouissement (plantes) 215; 242; 264; 269; 271; 274; 306
ensoleillement 183; 184; 185; 186; 191; 193; 200; 205; 218; 230; 233; 247;
258; 264; 275; 306
   -tolérance à l'inondation 193
environnement (menaces sur l')
  : action anthropique 29; 336
  : amplification de la courbe des crues 28; 337
  : déboisement 28; 44; 48; 313; 336; 337
     : conséquences
         écologiques 28
         économiques 28
         sociales 28
     : régime des eaux 28
        : dynamique fluviale
           : charge sédimentaire 28
           : courbe des crues 28
  : dégradation des sols 27; 29; 48
  : dégradation des terres 336
  : destruction des ressources 335
  : érosion des sols 26; 27; 47; 336; 337
  : exploitation
     de la faune 27
     du bois 29; 280
     pétrolière 27
  : inondations
     : aggravations 337
  : terres agricoles
     : dégradation 29
  : régime des eaux (modifications) 336; 337
```

Equateur (pays) 38; 45

```
Equateur (latitude) 330
Espagne 46
Espagnol (langue) 45; 59
espèces
  abondantes 81; 187; 226; 246; 254; 263; 296; 306
  arborescentes 206; 212; 222; 251; 258; 266; 275; 282; 294; 295; 315
  arbustives 49; 122; 166; 206; 213; 226; 264; 267; 270; 271; 274; 275; 287;
  295
  caractéristiques 218; 225; 254; 293; 329
  climaciques 275; 276
  dominantes 175; 178; 180; 181; 185; 186; 187; 206; 216; 291; 319; 321
  erratiques 266
  forestières 255; 275
  fréquentes 226; 257; 294
  grégaires 193; 212; 255; 257; 266; 282; 287
  héliophiles 185; 186; 191; 192
  ligneuses 231; 237; 242; 251; 255; 279; 306; 320; 334
  longévives 258; 278
  pionnières 157; 225; 237; 266; 274; 275; 276; 277; 278; 320; 334
  post-pionnières 179; 192; 262; 266; 275; 278; 312; 314
  précoces 179; 189; 275; 314
  spécialisées 181; 192; 282
  ripicoles 280
  tardives 181: 314
Etats-Unis 29
Europe 47; 232
Evolution 281; 285; 319; 331
  processus 330
Extrême Orient 232
faune 28; 334
  : agoutis 28
  : Arapaimas gigas 28
  : cervidés 28
  : communautés animales 22
  : félins 28
  : fourmis 239; 240; 246; 253
  : ichtyofaune 334
  : insectes 334
  : mammifères 279; 334
     aquatiques 23
     terrestres 23
```

: microfaune 334

```
: mollusques 334
  : paiche 28
  : passereaux 139
  : reptiles 334
   : rongeurs 28
faune aquatique 282; 334
faune du sol 23
fleuves tropicaux 21; 53; 328; 329; 333; 334; 337
  : à méandres 330
     : frange active 330
  : plaines alluviales 21
  : régime des eaux 21
flore ripicole
  : origines 281
floristique 143; 334
  : marqueurs spécifiques 334
  : inventaires 39; 334; 335; 336
forêt 65; 213; 217; 297
  âgée 254; 275; 279; 295
  alluviale 275; 280; 293; 294; 295; 296; 309; 311; 328
  d'interfluves 280; 296; 297; 328; 334; 335; 337
  de bouleaux 319
  de restinga 295
  de várzea 295; 296; 310; 311
  équatoriale 27; 37
  guyanaise 32; 162; 279
  inondable 261; 293; 318
  marécageuse 254; 278; 295; 311; 316; 320
  primaire 254; 255; 269; 275; 291; 336
  ripicole 255; 258; 261; 273; 278; 279; 295
  riveraine 295; 311
  secondaire 254; 269; 275; 295; 301; 308
  tropicale humide 26; 29; 269; 291; 321
  tropicale mixte 293
  "vierge" 27
forêts-galeries 236; 253
```

: banyans 283

formes biologiques 315; 329; 330

: contreforts 31; 153; 160; 178; 251; 253; 261; 263; 266; 283

: émergents 174; 177; 178; 181; 225; 258; 261; 266; 275; 278; 279; 282;

293; 294

: étrangleurs 283

```
: hémi-épiphytes 254; 283
   : lianes 49; 86; 87; 89; 90; 114; 122; 160; 166; 171; 196; 200; 202; 205;
   206; 218; 239; 246; 264; 271; 294; 301; 303; 305; 306; 309; 313
   : monocotylédones herbacées 90; 103; 110; 111; 114; 115; 119; 120; 121;
   124; 171; 143; 152; 154; 161; 171; 237; 278
fourré 213
France 29
Gabon 254
Galán (île) 30; 60; 67; 236; 295; 306; 308
   : dynamique fluviale
     : évolution 67
  : topographie 67
     -durée d'inondation 70
     -végétation 70
Gambie 42
gamitana 247
Ganges 28; 29; 337
géodynamique 54; 80; 310; 328; 330
géographie 23; 29
géologie 23; 29
  eustasie 319
  Quaternaire 39
  Tertiaire 39
géomorphogenèse 222
géomorphologie 23; 25; 29; 30; 47; 51; 52; 93; 163; 181; 192; 215; 219; 250;
316; 319; 331; 333; 336
  : amplitude des reliefs 52; 53
  : aterrissement 52; 55; 74
  : bancs de sable 57
  : cordons littoraux 57
  : cuvettes de décantation 57
  : cycles d'érosion 319
  : cycles d'évolution 73
  : dépôts
     glaciaires 328
     périglaciaires 328
     pléistocènes 41
     post-glaciaires 28; 51
     remaniés 41
     tertiaires 41
  : dépressions 53; 63
  : dimensions des reliefs 329
```

```
: érosion
     des rives 30: 318
     des roches (Andes) 36; 42; 44
  : évolution 217; 287
  : fixation des dunes 232
  : fixation des sédiments 26; 215; 222; 227; 230; 236; 242; 248; 264; 274;
  285; 287
  : formations superficielles 31; 80; 84; 89; 94; 98; 111; 118; 121; 157; 164;
  170; 196; 197; 201; 202; 205
  : érosion 51; 54; 55
  : hauts-fonds 57
  : influence sur les végétations 22
  : levées alluviales 52; 53; 57; 63; 178; 293
  : lit majeur 25
  : mobilité des reliefs 54
  : plages 57; 83; 87; 232
  : reliefs montagneux 44
  : ruptures de pentes 92; 183
  : solifluxion 271; 273
  : stabilité 63
  : unités géomorphologiques 152; 231; 327
  : variations dans l'espace 52
géomorphologie fluviale 25
  chenal principal 217; 225; 227; 246; 303; 308
  chenal secondaire 134; 203; 227; 247
  chenaux 49; 141; 168; 169; 190; 222; 242; 287; 309; 310; 327; 335
  tracé des méandres 39
germination 90; 92; 95; 119; 135; 139; 140; 141; 162; 168; 169; 170; 179;
186; 187; 200; 216; 228; 232; 236; 237; 242; 249; 250; 273; 276; 278; 280;
282; 283; 311; 314; 316
graines 83; 89; 92; 93; 138; 139; 140; 141; 152; 203; 217
graminées 197; 200; 202; 203; 215; 217; 218; 225; 226; 227; 240; 247; 287;
315; 320
graminées semi-aquatiques 22; 49; 216; 222; 230
granulométrie 31; 56; 58; 63
Guatemala 44; 230
Guayabamba 61
Guyane anglaise 291
Guyane française 37; 44; 232; 291
Gynerium sagittatum
  : altitude-hauteur des tiges 152
haricot sec 31
```

```
hasard 314
héliophilie 150; 153; 162; 179; 212; 237; 239; 255; 262; 264; 267; 274; 314
hêtraie-sapinière 319
Himalaya 44
histoire
  : Conquête 27
  : Pérou 46
  : 16e siècle 45
  : 18e siècle 46
  : 19e siècle 27; 46
histoire des végétations 333
Huang-Ho 28; 29; 44
hydrographie 25; 59
hydrologie 23; 25; 41
  : ampleur des crues 63
  : crues 29; 49; 83; 128; 133; 139; 140; 187; 189; 193; 200; 203; 216; 217;
  221; 226; 230; 232; 233; 237; 239; 247; 314; 315; 328; 334; 335
  : crues exceptionnelles 59
  : cycle de l'eau 23; 53
  : étiage 230; 232; 237; 247
  : fluctuations
     des marées 316
     du niveau des eaux 229; 287; 314; 320
```

: inondations 26; 30; 53; 93; 95; 114; 129; 130; 133; 134; 134; 135; 140; 145; 149; 153; 160; 162; 166; 169; 177; 178; 181; 183; 187; 189; 191; 200; 212; 216; 217; 218; 225; 237; 239; 246; 247; 248; 249; 250; 253; 255; 257; 262; 266; 267; 276; 278; 280; 282; 283; 287; 294; 297; 303; 308; 309; 310; 313; 317; 329; 333; 334
: conséquences à long terme 221

: durée 26; 31; 181; 184; 185; 186; 190; 193; 221; 225; 231; 245; 255; 264; 277; 285; 287; 291; 294; 295; 308; 310; 311; 315; 320; 327; 329; 335; 336

-structure diamétrique 140

: fréquence 277

-physionomie des plantes 140

: rythme 316; 334; 336

: seuils 132; 192; 218; 294

-structure des végétations 140

: intensité des crues 55

: nappe d'eau 42; 242; 246; 250

: nappa phréatique 80; 216; 236

: niveau des eaux 31

```
: périodicité des inondations 23: 60
   : précipitations-régime des crues 61
   : régime des eaux 60
   : rivières subandines 51
   : rythme d'écoulement des flux 53; 54; 55
Ica 35
ichtyologie 23
igapós 281; 295; 309; 310; 311
   de várzea 311
igarapés 42
incas 35; 45
Inde 309
Indus 65
Insulinde 44
interfluves 30; 39; 46; 237; 240; 246; 248; 257; 261; 262; 274; 275; 279;
280; 285; 310; 311; 336; 337
  : bas-fonds 40; 42; 311
  : flore 40
  : sols 47
Iquitos 28; 32; 35; 37; 41; 43; 46; 47; 51; 60; 61; 246; 254; 261; 269; 270;
336
Itaya 43
irrigation 27
jachère 48
Jamaïque 268
Japura 35
Javary 35; 39
Jenaro Herrera 28; 30; 31; 32; 39; 45; 54; 60; 61; 67; 231; 237; 239; 245; 257
Jurua 35; 39
kapok 263
Kenya 29
lacs 24; 31; 43; 56; 217
Lasius sp. 246
latex 254; 267; 268
latitudes (basses) 44; 330
latitudes (hautes) 25; 291; 319; 321; 328; 329; 330
Leporinus sp. 247
levees 58; 59
Lima 32: 47
limnologie 23; 24
lisa 247
lithographie 41
```

lithologie 42 littoral mobile 280 llanos (Vénézuela) 269 lisières 278; 279 longévité(plantes) 275; 276 Loreto 237: 245 Madeira 35 Madre de Dios 39; 236 Malaya 42; 65 Manaus 43; 44; 52; 63; 296 mangroves 277; 278; 287; 316; 318; 320; 330 manioc 48: 49 Maraio 35 Marañon 35; 37; 39; 42; 51; 60 Marañon-Ucayali (confluence) 51; 60; 318 Marchantaria (île de) 296 marécages 24 Maroc 29 Mato Grosso 254 mécanisation 335 Mekong 337 mestizos 46 méthode 30 : échelles de perception 25; 36 : échelles d'étude 80 : études intégrées 23; 29 : parcelles : histoire 31; 309 : perspectives de recherche 30; 333 : recherches appliquées 30; 333; 335 : travaux pluridisciplinaires 23; 29; 333 Métis 47 Mexique 228; 230 microclimat 153; 168; 192; 212; 233; 236; 249; 287; 314; 321 micro-organismes 92 Mississippi 36; 42; 309 morphologie des plantes 21; 26; 145; 226; 334 des racines 191 mosaïques 49; 155; 200; 288; 309; 312; 315; 327 Moyen-Orient 29

Moyobamba 61

```
multiplication végétative 200; 228; 233; 248; 270; 283; 320; 334
myrmécophilie 239; 246; 253
Nanay 43
Napo 35; 51
Nauta 39
néotectonique 29; 71
  failles 54
Negro (Río) 37; 41; 43; 44; 309
Niger 29; 54
Nigéria 44; 275; 291
Nil 29; 37
Nil Blanc 44
Nil Bleu 44
Nordeste (Brésil) 46
Nouvelle Guinée 42
ojé 251
ombrage 233; 247
Orénoque 261
organismes fixés 329
oxbow-lakes 52
Pacifique (côte) 232
Pahang 42; 65
paléobotanique 286
Panama 251; 253; 254
Paraguay 254; 261
Paraná 232
Paspalo-Echinochloetum 227
pays en voie de développement 29
paysages 309; 328; 330
  tropicaux 328
péninsule malaise 44
Pérou 45; 46; 57; 163; 232; 236; 237; 240; 245; 280; 335; 336
  : Côte 47; 236
phase
  aquatique 24; 203
  émergée 21
  terrestre 24
phénologie 23; 192; 253; 274; 314; 334
  caducité (feuilles) 334
  floraison 23; 228; 230; 231; 233; 237; 255; 262; 321
  fructification 23; 216; 253; 321
  rythmes 334
```

```
rythme saisonnier 334
physiologie 21; 316; 329
pisciculture 28
plaines alluviales 23; 177; 226; 257; 261; 269; 277; 280; 281; 282; 320; 328;
329; 330; 334; 335; 336; 337
   : démographie 336
   : dimensions 328
   : flore 40
   : histoire 336
   : intérêt agronomique 336
   : intérêt scientifique 336
   : lacs 43
   : limites 39; 330
plantes
   aquatiques 21; 23; 203
   dissophytiques 237
   enracinées 21
   flottantes 21
  fourragères 232
   halophytes 316
  herbacées 83
  ligneuses 21; 90; 93; 200; 202; 212; 215; 216; 217; 218; 245; 275; 294;
  301; 303; 305; 306; 308; 313; 333; 329
     : caractères biologiques 329; 330
  pionnières 255; 276; 287; 288
  semi-aquatiques 21; 23; 49; 225; 227; 230
  terrestres 21; 225
  tropicales 329
plantules 90; 95; 103; 115; 120; 128; 138; 142; 141; 144; 147; 150; 160; 162;
183; 187; 188; 200; 203; 206; 216; 230; 232; 240; 247; 249; 258; 264; 311;
314
plasticité
  écologique 183; 225; 237
  morphologique 285
plavas 57
poissons 247; 249; 270; 278; 279; 282
  : écologie 21; 23; 24; 43
  : migrations 282
  : reproduction 282
politiques agricoles 26
populations animales
  répartition 329
```

```
: commerce 26; 27; 46; 47; 48
      : importations 46
   : agglomérations 28; 43; 46
   : alimentation 27; 48
   : autochtones 21; 27; 45
   : communautés villageoises 28
   : concentration 46
   : densité 46
   : Européens 45
   : histoire 27; 52
      patronymes 46
   : Indiens 46; 47
   : migrations 27: 46
   : origines 45
   : pression démographique 26; 27; 47; 337
   : répartition 46
   : sédentarité 47
   : villes
     localisation 43
populations végétales 210; 212; 230; 266; 280; 294; 328
   répartition 329
Portugais (langue) 309; 310
prairies 217
pratiques culturales 26; 27; 79; 313
productivité agricole 26
Progreso 295; 308
Pucalipa 61
pungal 295; 296; 306
Purus 35; 39; 232
quebradas 42; 280
Quechua (culture) 45
Quechua (langue) 45
Quistococha 61
racines 90; 92; 119; 131; 136; 151; 152; 173; 178; 179; 184; 186; 188; 192;
197; 210; 227; ; 228; 229; 232; 233; 237; 240; 242; 248; 264; 283; 285;
294; 334
  : compétition pour l'espace 93; 145; 152; 240
  : densité 53; 192
  : mode d'enracinement 187; 203; 217; 237; 239; 240; 242; 246; 247; 249;
  250; 253; 255; 261; 263; 264; 266; 268; 269; 270; 271; 276; 285
```

populations humaines 23; 26; 45; 46; 335

: activités 47

```
: morphologie 258
  : réseau 242
  : respiration 248
racines
  adventives 21; 248; 250; 293
  absorbantes 283
  aériennes 237
  échasses 31; 90; 114; 237; 239; 240; 246; 248; 249; 283; 287
  pivotantes 239; 242; 247; 250; 253; 255; 261; 263; 264; 268; 271
Rauh (modèle de) 237; 245
récits de voyages 23
régénération 87; 110; 142; 148; 161; 162; 169; 173; 175; 206; 210; 212; 218;
250; 253; 255; 277; 288; 312; 320; 327
régions
  froides 44; 52; 327; 328; 330
  écologiques 41
  tempérées 21; 44; 52; 134; 248; 293; 319; 320; 321; 327; 328; 330
  tropicales 21; 52; 312; 320; 327; 331; 335
réitérations 231; 234; 248; 273; 306
  adaptatives 237
  traumatiques 87; 90; 145; 213; 237; 247; 249; 264; 273; 274; 276; 287;
  294
reproduction (plantes) 277
Requena 28; 43; 47; 54; 61
réserves biologiques 336
ressources naturelles
  : bois 28; 280
  : chasse 48
  : destruction 335
  : exploitation 28; 334
     commerciale 26; 27
     traditionnelle 335
  : exportation 232
  : gestion 333; 335; 336
  : pêche 43; 48; 282
  : potentialités économiques 336
  : préservation 27; 29; 333; 336; 335; 337
  : restauration 335
restingas 52; 57; 59
  altas 59
  bajas 59; 63
rhéophytes 329
```

```
rhizomes 92; 103; 140; 141; 142; 232
ribereños 46; 47
ridges 57; 59
riz 26; 27; 31; 56
sachamangual 295; 303; 305
Sarawak 44
Saint-Laurent 53
Santa catarina (état de-, Brésil) 232; 254
scroll-bars 57; 58; 59; 63
sédimentation 49; 51; 54; 87
   processus 25
sédiments 213
   texture 49; 218; 225
sédiments post-glaciaires 51
sédimentologie 23
Seine et Oise 46
Selva Alta 26
Selva Baja 26
semenciers 138
semis 83; 87; 92; 93; 95; 103; 110; 114; 119; 122; 124; 131; 139; 140; 141;
147; 154; 162; 163; 166; 168; 169; 171; 179; 184; 185; 187; 188; 200; 216;
218; 219; 232; 240; 247; 255; 264; 313; 314
Sénégal 29: 42
sève 232
séries de végétations 318
Solimões 37; 44; 240
sols 321; 327
  : fertilité 47; 335
  : podzols 41; 280
  : sables blancs 41
sols alluviaux 70; 80
  : caractères physico-chimiques 25; 26
  : drainage 53; 65; 74; 80
  : fertilisation naturelle 27
  : granulométrie 80
  : hydromorphie 65; 293
     -systèmes racinaires 131
  : texture 65; 132; 177; 181; 315; 316; 327
sols ferrallitiques 240; 280
Soudan 29
sous-bois 94; 98; 103; 110; 111; 114; 118; 119; 122; 124; 141; 142; 143;
144; 154; 160; 161; 163; 164; 166; 168; 175; 179; 183; 187; 190; 192; 206;
```

```
218; 278; 279; 281; 294; 295; 303; 309; 314
sphères 331
  atmo- 331
  bio- 331
  hydro- 331
  litho- 331
stades successionnels 150; 151; 181; 183; 185; 192; 193; 218; 255; 286; 287;
313; 314; 315; 317; 318; 320
  arbustif 313
  arbustif pionnier 312
  graminéen 151; 249; 313
  ligneux pionnier 151; 249
  pionnier 149; 314; 315
  post-pionnier 315
stades successionnels
  : dépérissement 92; 93; 95; 119; 121; 128; 130; 136; 231
stock de graines 138; 139; 313
stolons 90: 229: 232: 233
strates 31; 114; 121; 142; 291; 293; 294; 315
stratification (végétations) 32; 95; 124; 140; 141; 143; 168; 171; 175; 178;
181; 291; 294; 295; 306; 308
stratigraphie 56
stress 21
structure
  des populations 53; 81; 181; 266; 276; 282; 287
  des végétations 25; 26; 30; 31; 80; 34; 160; 161; 175; 177; 178; 179; 181;
  184; 190; 192; 221; 225; 274; 276; 281; 291; 293; 294; 306; 308; 310;
  311; 313; 315; 316; 317; 319; 320; 321; 327; 329
     -altitude 151
     -topographie 154
  diamétrique 31; 94; 95; 110; 114; 120; 124; 132; 134; 140; 147; 148; 161;
  168; 173; 180; 185; 206; 207; 210; 212; 210; 247; 264; 293
  horizontale 151; 152; 154; 155; 181; 192; 287; 288; 294; 295; 327
  verticale 177; 178; 181; 306
structure
  : densité 31; 178; 182; 183; 185; 186; 188; 189; 190; 191; 192; 206; 210;
  254; 282; 295; 296; 301; 303; 305; 306; 308
  : hauteur 127; 128; 237; 245; 247; 251; 258; 261; 262; 264; 291; 293; 311
  : surface terrière 31; 95; 114; 120; 121; 124; 129; 130; 141; 144; 145; 146;
  147; 150; 161; 166; 173; 175; 178; 179; 182; 183; 186; 188; 190; 206;
  210; 295; 296; 297; 301; 303; 305; 306; 308
submersion (plantes) 21; 83; 92; 162; 163; 200; 217; 218; 232; 237; 249; 258;
```

```
274; 294; 329
successions (végétations) 21; 22; 24; 30; 32; 79; 143; 147; 151; 152; 185; 192;
193; 215; 216; 217; 218; 225; 237; 249; 258; 275; 276; 277; 288; 312; 313;
314; 315; 316; 317; 318
  primaires 139; 313
  primaires progressives 218; 275; 314; 317
  secondaires 313
succession
  : processus 317; 318
     : colonisation au hasard 314
     : facilitation 314
     : inhibition 314
     : tolérance 314
Sumatra 44; 178; 291; 293; 295
Surinam 37; 44; 246; 293
swales 59; 63
systématique 334
systèmes d'exploitation 335
  traditionnels 335
tahuampas 295
Tanzanie 29
Tapiche 43
Tarapoto 61
taux
  de croissance 129; 132; 135; 141; 142; 144; 145; 162; 163; 179; 182; 184;
  212; 250; 262; 275; 314
  de germination 135; 179
  de reproduction 230
  de sédimentation 169; 213; 221; 225; 247; 248; 250; 308; 310; 315
tectonique 39; 333; 336
  failles 39
tempérament
  héliophile 141; 162; 163
  pionnier 21
  spécifique 162; 181
terminologie 59
  indien (dialecte) 45; 309
  noms vernaculaires 45
terra firme 281; 310; 311; 312
tolérance à l'inondation 21; 154; 162; 169; 179; 185; 192; 193; 218; 245; 249;
255; 258; 264; 266; 274; 280; 282; 287; 288; 294; 295; 314; 329
Tomlinson (modèle de) 233
```

```
topographie 31; 52; 59; 87; 93; 94; 131; 153; 161; 181; 200; 215; 216; 217;
221; 231; 280; 288; 291; 294; 296; 315; 317; 321; 330
toxicité (plantes) 254; 261
transport du bois 280
transports fluviaux 27; 48
traumatismes 90; 269; 283; 294; 315
  : chandelles 166: 173
  : chutes 264; 271; 274; 294; 306
Troll (modèle de) 267; 270; 285
Trombetas (río) 232
Tropiques 236; 328; 330
Tropiques humides 21; 44; 276; 320; 328; 335
  : forêts "vierges" 27
Tropiques sèches 320
typologie des milieux 22; 335
Ubangi 44
Ucamara (dépression) 39: 60
Ucayali 35; 37; 39; 40; 42; 43; 45; 48; 51; 52; 53; 54; 56; 60; 65; 232; 236;
245; 254; 280; 282; 297; 308
Ucayali (Bas) 63; 228
Urubamba 37
utilisation des plantes 225; 228; 229; 231; 240; 246; 254; 257; 260; 263; 268;
utilisation du milieu 26; 47; 335
  traditionnelle 335
vallées sèches 236
várzea 42; 51; 280; 281; 309; 310; 312
végétations
  alluviales 327; 331
  amazoniennes 261
  aquatiques 222
  arbustives 294; 308; 312; 315
  boisées 215
  graminéennes 84; 215; 312
  herbacées 294
  inondées 21; 30; 134; 226; 248; 275; 276; 281; 291; 309; 314; 320; 321
     : caractéristiques 30
     : structure 30
  ligneuses 236; 266; 294; 308
  monospécifiques 227; 246
  naturelles 49; 335
  pionnières 22; 25; 30; 63; 79; 84; 236; 242; 253; 254; 262; 274
```

```
post-pionnières 157; 175; 178; 312
  ripicoles 236; 273
  secondaires 255
  tropicales 53
  xérophytiques 41
végétations
  : développement 30; 213; 218; 225; 230; 233; 258; 275; 277; 316; 330; 333
  : rythmes d'évolution 22; 331
Vénézuela 38; 139; 230; 246
vent 139; 160; 166; 197; 258
viviparité 316
voies de communication 43; 46; 301
  aériennes 47
  fluviales 26; 46
Volta Blanche 44
Volta Noire 44
Volta Rouge 44
xérophytes 237
Yanallpa 28
Yang Tse Kiang 44
Yangambi 58
Zaïre 36; 44; 337
Zambie 29
zonation
  des activités agricoles49
  des végétations 287; 288; 315
zoologie 23
```

**ANNEXES** 

# **ANNEXE I**

## Analyses granulométriques

(Arg.: argile (<2 $\nu$ ; L.f. : limons fins (2-20  $\nu$ ) ; L.g. : limons grossiers (20-50  $\nu$ ) ; S.f. : sable fin (50-200  $\nu$ ) ; S.g. : sable grossier (200  $\nu$  - 2 mm) ; Fr. dom. : fraction dominante

	Niveau	ARG.	L. f.	L. g.	S. f.	S. g.	Fr. dom.
LEVEE 2 (1)	surface	23,75	57,41	18,62	0,08	0,14	LA
	34.1435	20,10		10,02	0,00	<u> </u>	
LEVEE 2 (2)	surface	26,32	59,89	13,67	0,08	0,04	LA
	70 cm	5,92	3,19	0,28	67,02	23,59	S(A)
						-,,	
DEPRESS. A	surface	20,97	76,89	2	0,05	0,09	LA
-	25 cm	37,41	57,86	4,48	0,16	0,09	LA
	70 cm	40,95	55,92	2,99	0,09	0,05	LA
	100 cm	18,51	22,94	20,46	37,98	0,12	LSA
LEVEE 3	30 cm	37,7	58,26	3,91	0,08	0,04	LA
	70 cm	34,97	56,94	7,99	0,04	0,04	LA
	105 cm	25,42	42,68	22,69	9,1	0,12	LA(S)
DEPRESS. B	15 cm	39,28	58,91	1,58	0,13	0,09	LA
	50 cm	33,21	43,99	13,41	9,23	0,16	LA
	70 cm	5,92	3,19	0,28	67,02	23,59	S(A)
	95 cm	5,45	5,88	2,52	63,16	22,99	S(LA)
	120 cm	13,81	13,81	12,59	59,76	0,01	SLA
							······
LEVEE 4	15 cm	38,3	57,71	3,24	0,69	0,07	LA
	60 cm	14,52	22,3	15,04	48,03	0,11	SLA
	75 cm	7,92	17,71	11,68	62,64	0,06	SL(A)
DEDDEGG 0		40.00					<del></del> ;,,
DEPRESS. C	20 cm	40,96	53,96	4,99	0,04	0,04	LA
	50 cm	9,69	16,43	16	57,84	0,04	SL(A)
	100 cm	2,57	2,7	1,01	86,7	7,01	S S
	115 cm	4,43	4,04	0,22	91,26	0,05	
LEVEE 5	surface	50,71	40 E0	0,92	7,42	0,38	AL (C)
LEVEE 3	15 cm	13,45	40,58 21,9	28,25	7,42 36,13	0,38	AL(S) LSA
	85 cm	4,65	4,71	26,23 2,6	87,78	0,26	
	90 cm	8,39	20,2	16,78	54,57	0,26	S(L) SL(A)
	100 cm	8,04	7,5	2,74	81,62	0,00	
	TOO CIII	0,04	1,3	۷,/4	01,02	0,1	S(LA)
LEVEE 6	20 cm	28,45	59,82	9,8	1,85	0,08	LA
	40 cm	22,91	41,53	31,03	4,46	0,07	ΙΑ
	70 cm	13,96	20,11	16,83	49,02	0,08	SLA
	L			,		- 3,33	

						SLA
	cm 67,3	7 31,43		0,15	0,05	AL
20	cm 22,7		11,66	44,07	0,41	SLA
i i	cm 12,3	•	•	55,12	0,11	SLA
45	cm 17,5	7 14,59	0,99	61,02	5,84	SAL
80	cm 38,2	9 53,03	6,88	1,72	0,09	LA
100	cm 16,7	4 22,79	17,03	43,36	0,08	SLA
منيعدي	<del></del>					
Niv	veau ARC	<u>6. L. f.</u>	L. g.	S. f.	S. g.	Fr. dom.
15)/55 3A	6	2 52.4	2.07	0.00	0.10	
3	face 42,5	•		0,99	0,13	LA
	cm 36,9			13,35	0,18	LAS
i i	cm 25,9			13,5	0,08	LAS
	cm 15,7	<del>-</del>	•	34,82	0,05	LSA
120	cm 34,3	5 44,55	13,93	7,1	0,08	LA(S)
LEVEE 7B surf	face 43,	1 52,51	3,96	0,15	0,28	LA
	cm 19,1			0,13	0,28	LA
	•	•	•	49,43	•	SLA
	cm 15,1	5 16,41	18,94	43,43	0,06	JLA]
DEPRESS. E sur	face 71,8	8 26,97	1	0,1	0,05	AL
40	cm 49,9			0,14	0,05	AL
	cm 28,6	•		1,17	0,13	LA
85	cm 15,2			31,38	0,04	LSA
120	cm 16,			38,94	0,27	LSA
LEVEE 8 surf	face 57,8	6 26,77	15,07	0,19	0,11	AL
40	cm 22,9	9 47,94	24,95	4,04	0,08	LA
50	cm 15,8	6 17,19	11,02	55,59	0,33	SLA
70	cm 8,	2 9,54	6,4	75,79	0,07	SL(A)
120	cm 9,4	4 11,53	18,24	59,43	1,3	SL(A)
	face 47,		-	0,68	0,15	LA
	cm 18,2	=	-	28,23	0,08	LSA
i i	cm 18,2	•	-	23,82	0,12	LSA
	cm 21,2			12,79	0,08	LAS
<b>i</b>	cm 23,0			3,45	0,33	LA
<b>1</b>	cm 9,8	-	•	50,76	32,55	S(AL)
110	cm 6,6	9 4,56	0,69	17,67	70,39	S(A)

# <u>ANNEXE II</u>

# Dissémination des plantes dans la plaine alluviale amazonienne (synthèse bibliographique)

ESPECE OU GENRE <sup>1</sup>	NOM VERNACULAIRE	FAMILLE	MODE DE DISSEMINATION	SOURCE D'INFORMATION
Alchomea castaneifolia HBK	Brésil, <u>Pérou</u> oeirana	Euphorbiaceae	Eau (graines, tiges)	Foster <i>et al.</i> ,1986
Alchomea castaneifolia HBK	oeirana	Euphorbiaceae	Eau (poissons?)	Huber, 1909
Aldina latifolia Spruce ex Benth.		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Allantoma spp. (cf. Cariniana )		Lecythidaceae	Eau	Ducke, 1948
Allophylus spp.		Sapindaceae	Oiseaux	Foster <i>et al.</i> ,1986
Anacardium microsepalum Loes		Anacardiaceae	Eau	Ducke, 1948
Anacardium microsepalum Loes	cajuí	Anacardiaceae	Eau (graines détruites par les poissons)	Gottsberger, 1978
Andira inermis * (Wright) HBK		Fabaceae	Chauve-souris	Foster <i>et al.</i> ,1986
Annona hypoglauca Mart.	biribá <u>anonilla</u>	Annonaceae	Poissons? (fruit)	Gottsberger, 1978
Aspidosperma * aquaticum Ducke	carapanaúba	Apocynaceae	Eau	Ducke, 1948
Asteranthus brasiliensis Desf.		Lecythidaceae	Eau	Ducke, 1948
Astrocaryum jauari Mart.	jauari, <u>huiririma</u>	Arecaceae	Poissons? (fruit)	Gottsberger, 1978
Astrocaryum jauari Mart.	jauari, <u>huiririma</u>	Arecaceae	Poissons? (fruit)	Smith, 1981
Astrocaryum murumuru Mart.	murumuru huicungo	Arecaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
Bonafousia sp.		Apocynaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
Bonafousia tetrastachya	<u>sanango</u>	Apocynaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster <i>et al.</i> ,1986
Brosimum alicastrum		Moraceae	Chauve-souris	Foster et al.,1986
Calophyllum brasiliense Camb.	<u>lagarto caspi</u>	Clusiaceae	Chauve-souris	Foster <i>et al.</i> ,1986
Calycophyllum spruceanum Benth.	paú mulatto <u>capirona</u>	Rubiaceae	Vent	Foster <i>et al.</i> ,1986 Huber, 1909
Calyptranthes spp.		Myrtaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Caraipa laurifolia S.	uaracú-tamacoarí	Clusiaseae	Poissons? (fruits)	Spruce, 1908, cité par Gottsberger, 1978

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>Les astérisques renvoient à une espèce proche ou à un genre également mentionné pour les interfluves.

Carapa cf. guianensis Aubl.	andiroba	Meliaceae	Eau? (graines	Gottsberger, 1978
3			détruites par les	
			poissons)	
Carapa guianensis Aubl.	andiroba	Meliaceae	Eau	Huber, 1909
Casearia spp.		Flacourtiaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Cassia spinescens Vog.		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Cassia spp.		Fabaceae	Eau	Gottsberger, 1978
Cecropia *latiloba Miq.	imbaúba, <u>cetico</u>	Moraceae	Eau (Poissons ?)	
	negro del bajo			
Cecropia *membranacea	imbaúba, cetico	Moraceae	Chauve-souris	Foster et al.,1986
Trécul	blanco del bajo			·
Cecropia *membranacea	imbaúba, cetico	Moraceae	Poissons? (fruit)	Gottsberger, 1978
Trécul	blanco del bajo			
Cecropia * membranacea	imbaúba, <u>cetico</u>	Moraceae	Oiseaux, chauve-	Huber, 1909
Trécul	blanco del bajo	1010100000	souris	11000
Cecropia *sciadophylla	imbaúba, <u>cetico</u>	Moraceae	Chauve-souris	Foster <i>et al.</i> ,1986
Cecropia *sp. "de l'igapó	imbaúba, <u>cetico</u>	Moraceae	Poissons? (fruits)	Rankin de Merona
bas" (C. latiloba Miq.?)	imbauba, <u>cetico</u>	Moraceae	Poissons: (nuits)	& Merona, 1988
Cecropia *sp.	imbaúba, <u>cetico</u>	Moraceae	Poissons? (fruit)	Smith, 1981
	·	<del></del>	<del></del>	Huber, 1909
Cecropia *spp.	imbaúba, <u>cetico</u>	Moraceae	Oiseaux	
Cecropia *spp.	imbaúba, <u>cetico</u>	Moraceae	Eau	Huber, 1909
Cedrela * odorata L.	<u>cedro</u>	Meliaceae	Vent '	Foster et al.,1986
Ceiba pentandra (L.)	samaúmeira	Bombacaceae	Vent	Huber, 1909
Gaertn.	<u>huimba</u>			Foster et al. 1986
Ceiba samauma (Mart.)Schum.		Bombacaceae	Vent	Foster <i>et al.</i> ,1986
Chromolucuma rubriflora		Sapotaceae	Eau	Ducke, 1948
Ducke		• • • • • • • • • • • • • • • • • • • •		,
Cissus pseudosicyoides		Vitaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Cissus sp.		Vitaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Coccoloba lehmanii	huituto (?)	Polygonaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Combretum *cacoucia Exell	rabo de arará	Combretaceae	Eau	Ducke, 1948
Couepia *spp.		Rosaceae	Singes	Huber, 1909
Couratari oligantha		Lecythidaceae	Vent	Kubitski, 1985
Crataeva benthami	catauari	Capparidaceae	Poissons? (fruit)	Smith, 1981
Crudya spp.		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Crudya spp.	ipés	Fabaceae	Eau	Huber, 1909
Cupania spp.		Sapindaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Cynometra spp.		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Cynometra spp.		Fabaceae	Eau	Huber, 1909
Dalbergia *monetaria	veronica	Fabaceae	Eau	Huber, 1909
Pers				
Dalbergia *spp.		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Derris * discolor Hub.		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Derris* glabrescens		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
(Benth.) Macbr.				
Derris* negrensis Benth.		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Diplotropis martiusii Benth.	sapupira	Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Duguetia marcgraviana	envira surucucu	Annonaceae	Poissons? (fruit),	Gottsberger, 1978
Mart.				
Duguetia quitarensis		Annonaceae	Mammifères et	Foster et al.,1986
			grands oiseaux	
Duroia genipoides	guruí	Rubiaceae	Poissons? (appât)	Smith, 1981

Elvasia *host mannia Planch		Ochnaceae	Eau	Ducke, 1948
<i>Erisma *calcaratum</i> (Link) Warm,	jaboti	Vochysiaceae	Eau	Ducke, 1948
Erisma *calcaratum Warm.	yerga de jaboty	Vochysiaceae	Eau	Huber, 1909
Erythrina spp.	amasisa	Fabaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Eugenia mirobalana		Myrtaceae	Mammifères et	Foster et al.,1986
		,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,	grands oiseaux	, , , , , , , , , , , , , , , , , , , ,
Eugenia sp.	goiaba-araça	Myrtaceae	Poissons? (fruit)	Smith, 1981
Eugenia spp.		Myrtaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Euterpe oleracea Mart.	assahy, <u>huasaí</u>	Arecaceae	Eau (poissons?)	Huber, 1909
Euterpe oleracea	assahy, <u>huasaí</u>	Arecaceae	Oiseaux	Huber, 1909
Ficus *erythrosticta		Moraceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Ficus* insipida Willd.	<u>ojé</u>	Moraceae	Chauve-souris	Foster et al.,1986
Ficus *maxima	ojecillo	Moraceae	Chauve-souris	Foster et al.,1986
Ficus *sp.	figueira, <u>ojé</u>	Moraceae	Poissons? (fruit)	Gottsberger, 1978
Ficus *sp.	apuizero	Moraceae	Poissons? (fruit)	Smith, 1981
Ficus *spp.	apaizero	Moraceae	Chauve-souris	Foster et al.,1986
Gallesia integrifolia		Phytolaccaceae	Vent	Foster et al.,1986
Genipa americana L.	huito	Rubiaceae	Mammifères et	Foster <i>et al.</i> ,1986
	<u>Indico</u>		grands oiseaux	
Guarea guidonia	<u>requia</u>	Meliaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Guarea spp.		Meliaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Guatteria spp.		Annonaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Guazuma crinita		Sterculiaceae	Vent	Foster et al.,1986
Gymnoluma glabrescens	cramuri	Sapotaceae	Poissons? (appât)	Smith, 1981
Gynerium sagittatum	canna de frecha caña brava	Poaceae	Vent	Foster et al.,1986
Heisteria acuminata	<u>yutubanco</u>	Olacaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
Heliconia sp.	situlle	Heliconiaceae	Oiseaux(	Foster et al.,1986
Hemandia guianensis Aubl.		Hernandiaceae	Eau	Ducke, 1948
Hevea *brasiliensis	seringueira branca	Euphorbiaceae	Poissons (détruisen	tGottsberger, 1978
(Willd.)Arg.	<u>shiringa</u>	•	les graines)	
Hevea *brasiliensis (Willd.)Arg.	seringueira branca shiringa	Euphorbiaceae	Eau	Huber, 1909
Hevea * brasiliensis (Willd.) Arg.	seringa <u>shiringa</u>	Euphorbiaceae	Poissons? (appât)	Smith, 1981
Hippocratea *sp.	fava de arara	Hippocrateaceae	Eau	Ducke, 1948
Hymenolobium *		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
heterocarpus Ducke				
Inga *edulis	<u>Guaba</u>	Fabaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
<i>Inga *meissneriana</i> Miq.		Fabaceae	Eau?	Ducke, 1948
Inga *spp.	<u>Shimbillo</u>	Fabaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
lpomoea spp.		Convolvulaceae	Eau?	Foster et al.,1986
<i>Iriartea exorrhiza</i> * Mart.	<u>cashapona</u>	Arecaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
Iriartea exorrhiza Mart.	paxiuba <u>cashapona</u>	Arecaceae	Poissons?	Gottsberger, 1978
Iryanthera juruensis	Paviana casilahoila	Myristicaceae	Mammifères et	Foster et al.,1986
n yanichici a juluciisis		Hyristicaceae	grands oiseaux	103ter et al., 1300

Lacistema aggregatum		Lacistemaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Leonia glycycarpa R.&P.	sacha tamara	Violaceae	Mammifères et	Foster et al.,1986
			grands oiseaux	
Licania britteniana Fritsch		Chrysobalanaceae	Chauve-souris	Foster et al.,1986
Licania cf. apetala (Mey)	uchirana	Chrysobalanaceae	Poissons (fruit)	Gottsberger, 1978
Fritsch				
Licania macrophylla Benth.		Chrysobalanaceae	Eau (poissons?)	Huber, 1909
Licania sp.	caraipé, <u>loro</u>	Chrysobalanaceae	Poissons? (fruit)	Gottsberger, 1978
	micuna			
Lonchocarpus spiciflorus		Fabaceae	Vent	Foster et al.,1986
Lophostoma spp. (lianes de rives)		Thymeleaceae	Eau	Ducke, 1948
Lucuma cf. dissepala Ducke	guajará	Sapotaceae	Poissons (graines)	Gottsberger, 1978
Lucuma spp.		Sapotaceae	Eau (poissons)	Huber, 1909
Luehea sp.		Tiliaceae	Vent	Foster et al.,1986
Mabea nitida Spr.	taquari	Euphorbiaceae	Eau (poissons détruisent les graines)	Gottsberger, 1978
<i>Maclura tinctoria</i> (Standl.)C.C. Berg	<u>Insira</u>	Moraceae	Poissons ? (fruits)	
Macrolobium * acaciaefolium Benth.	arapari	Fabaceae	Poissons? (fruit)	Smith, 1981
Macrolobium * acaciaefolium Benth.	arapari	Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Macrolobium * multijugum Benth.		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Macrolobium * spp	ipés	Fabaceae	Eau	Huber, 1909
Malmea sp.		Annonaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
Martiusia * excelsa Benth.		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Mauritia flexuosa L. f.	mirity <u>aguaje</u>	Arecaceae	Eau (poissons?)	Huber, 1909
Miconia aulocalyx		Melastomaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Montrichardia arborescens	aninga	Araceae	Eau	Huber, 1909
Mouriria cf. ulei	sorocó	Melastomaceae	Poissons? (fruit)	Smith, 1981
Muellera moniliformis L.f. (cf. Derris )		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Muntingia calabura L.	yumanasa	Elaeocarpaceae	Chauve-souris	Foster et al.,1986
Myrciaria amazonica	<del></del>	Myrtaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Myrcia fallax	araçá	Myrtaceae	Poissons? (appât)	Smith, 1981
Nectandra amazonum Nees	louro da várzea	Lauraceae	Eau? (graines détruites par les poissons)	Gottsberger, 1978
Neolabatia cuprea (Huber) Pires & Rodrigues	abiurana	Sapotaceae	Poissons (fruits)	Gottsberger, 1978
Neolabatia cuprea	abiuarana	Sapotaceae	Poissons? (appât)	Smith, 1981
Ochroma pyramidale	<u>balsa</u>	Bombacaceae	Vent	Foster et al.,1986
(Cav.ex Urb.) Urban				
Ormosia *coutinhoi Ducke	buiussú	Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Ormosia *excelsa Benth.	tento amarelo	Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Ormosia *sp.	tento <u>Huayruro</u>	Fabaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Pachira aquatica Aubl.	mamorana	Bombacaceae	Eau	Huber, 1909
Pachira spp. (cf. Bombax).		Bombacaceae	Eau	Ducke, 1948
Panopsis *rubescens		Proteaceae	Eau	Ducke, 1948
(Pohl) Pittier	<u> </u>			

Parinarium sp.		Chrysobalanaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
Parkia auriculata Spruce ex Benth.		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Parkia discolor Benth.		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Peltogyne densiflora Spruce ex Benth.		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Peltogyne spp.		Fabaceae	Eau	Huber, 1909
Perebea humilis	shimicua	Moraceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Piper arboreum		Piperaceae	Chauve-souris	Foster et al.,1986
Piper spp.	cordoncillo	Piperaceae	Chauve-souris	Foster et al.,1986
Piranhea trifoliata Baill.	piranheira	Euphorbiaceae	Eau (graines détruites par les poissons)	Gottsberger, 1978
Piranhea trifoliata	piranheira	Euphorbiaceae	Poissons (graine)	Smith, 1981
Pithecellobium spp. Mart.		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Pithecelobium spp. Mart.		Fabaceae	Eau	Huber, 1909
Porocystis toulicioides Raldk. (cf Toulicia)		Sapindaceae	Eau	Dücke, 1948
Pouteria spp. spp.		Sapotaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
Protium * sp.	sucuriúa	Burseraceae	Poissons? (fruit), Homme	Gottsberger, 1978
Protium *sp.		Burseraceae	Eau (poissons?)	Ducke, 1948
Protium *spp.		Burseraceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
Pseudobombax munguba (Mart. & Zucc.) Dugand.	<u>punga</u>	Bombacaceae	Vent, eau	Huber, 1909
Pseudomeldia laevis (R.&P.) Macbr.	<u>shimicua</u>	Moraceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
Pterocarpus *amazonicus Hub.	mututí	Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Pterocarpus *amazonicus Hub.	mututy	Fabaceae	Eau	Huber, 1909
Pterocarpus draco L.	mututy	Fabaceae	Eau	Huber, 1909
Pyrenoglyphis maraja	marajá	Arecaceae	Poissons? (fruit)	Smith, 1981
Rheedia spp.	<u>charichuelo</u>	Clusiaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
Rollinia spp.		Annonaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
Ruprechtia cf. brachysepala	sardinheira	Polygonaceae	Poissons (fruit)	Smith, 1981
Sacoglottis *amazonica Mart.	uchi-rana	Linaceae	Eau	Ducke, 1948
Sacoglottis *cuspidata (Benth.) Urb.	achuá-rana do igapó	Linaceae	Eau	Ducke, 1948
Sacoglottis * macrophylla Urb.		Linaceae	Eau (poissons?)	Ducke, 1948
Sapium marmieri		Euphorbiaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Sapium spp.		Euphorbiaceae	Oiseaux	Foster <i>et al.</i> ,1986
Scheelea sp.	<u>shapaja</u>	Arecaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster <i>et al.</i> ,1986
Senna ruiziana		Fabaceae	Chauve-souris	Foster et al.,1986
Senna spp.		Fabaceae	Chauve-souris	Foster <i>et al.</i> ,1986

Simaba cf. guianensis (Aubl.) Engl.	cajurana	Simaroubaceae	Poissons? (fruit)	Gottsberger, 1978
Simaba guianensis	cajurana	Simaroubaceae	Poissons? (fruit)	Smith, 1981
Sloanea spp.	cepanshina	Elaeocarpaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Sorocea duckei Burg.	lixeira	Moraceae	Eau? (graines détruites par les poissons)	Gottsberger, 1978
Sorocea duckei	caiembé	Moraceae	Poissons ? (fruit)	Smith, 1981
Sorocea spp.		Moraceae	Oiseaux	Foster <i>et al.</i> ,1986
Spondias lutea L.	taperebá <u>uvos</u>	Anacardiaceae		
Spondias mombin L.	<u>taperiba</u>	Anacardiaceae	Chauve-souris	Foster et al.,1986
Swartzia *acuminata Willd.	paracutáca, pitaica	Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Swartzia *racemosa Benth.	pacapeuá	Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Symeria paniculata Benth.	acarauaçu-zeiro	Polygonaceae	Eau (graines détruites par les poissons)	Gottsberger, 1978
Tabebuia *aquatilis (Mey.)Sprague & Sandw.		Bignoniaceae	Eau	Ducke, 1948
<i>Tabebuia *barbata</i> (Mey) Sandw.	capitarizeiro	Bignoniaceae	Eau (graines détruites par les poissons)	Gottsberger, 1978
Tabebuia *barbata E. Mey	capitarí, pau d'arco de igapó	Bignoniaceae	Eau	Huber, 1909
Tabebuia *barbata	capitari	Bignoniaceae	Poissons? (fruit)	Smith, 1981
Tabernaemontana sananho		Apocynaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster <i>et al.</i> ,1986
Terminalia oblonga		Combretaceae	Vent	Foster et al.,1986
Tessaria integrifolia	pájaro bobo	Asteraceae	Vent	Foster et al.,1986
Theobroma cacao	cacao	Sterculiaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
Trema micrantha		Ulmaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986
Trichilia spp. (8)		Meliaceae	Oiseaux	Foster <i>et al.</i> ,1986
Triplaris americana		Polygonaceae	Vent	Foster et al.,1986
Triplaris surinamensis	<u>tangarana</u>	Polygonaceae	Vent	Huber, 1909
Unonopsis floribunda		Annonaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
Unonopsis matthewsii (Benth.) Fries	envira preta	Annonaceae	Poissons? (fruit)	Gottsberger, 1978
Urera caracasana	ishanga	Urticaceae	Chauve-souris	Foster et al.,1986
Vatairea * guianensis Aubl.		Fabaceae	Eau	Ducke, 1948
Vatairea * guyanensis Aubl.	fava de empigem	Fabaceae	Eau	Huber, 1909
Virola spp.	<u>cumala</u>	Myristicaceae	Mammifères et grands oiseaux	Foster et al.,1986
Vitex calothyrsa Sandw.		Verbenaceae	Eau	Ducke, 1948
Vitex cymosa	taruma	Verbenaceae	Poissons? (fruit)	Smith, 1981
Vitex spongiocarpa Ducke		Verbenaceae	Eau	Ducke, 1948
Xylopia sp.		Annonaceae	Oiseaux	Foster et al.,1986

Ce tableau concerne principalement des arborescentes et arbustives, et secondairement des espèces lianescentes et herbacées, et n'est donné qu'à titre indicatif. En effet, les modes de dispersion peuvent être multiples. Les informations dans ce domaine sont rares, et mériteraient d'être amplement appronfondies.

Par exemple, le mode de dispersion par l'eau n'exclut pas le rôle des poissons, qui reste hypothétique. L'indication "poissons" signifie qu'une partie de la plante est ingérée ou supposée telle par ces animaux (fruits acides par ex.), sans que leur rôle dans la dissémination de l'espèce soit certain. D'autre part, même dans le cas de graines ou de fruits flottants, on ne peut exclure un mode de dissémination multiple, par exemple par des animaux autres que les poissons, qui s'alimenteraient à la maturité, mais avant la chute des fruits dans l'eau (singes, chauve-souris, oiseaux).

Huber (1909) dans sa longue description des végétations amazoniennes, signale déjà un mode de dissémination aquatiques pour plusieurs espèces.

Les espèces mentionnées par Ducke, 1948 et que nous avons retenues sont caractéristiques de la plaine alluviale ou de l'estuaire de l'Amazone, mais comprennent également des espèces "de terra firme", qui se développent au bord de petits cours d'eau ('cachoeiras', 'riachos') dont les fruits ou les graines sont adaptés à une dissémination aquatique. La plupart des genres ou espèces cités ayant son ou ses espèces correspondantes d'interfluves non inondables "ou de várzeas pouco inundáveis" non adaptées à ce mode de dissémination (mentionné: 'non aquatique').

Gottsberger (1978) donne une liste d'espèces dont les fruits ou les graines sont consommés par les poissons, en mentionnant si ceux-ci sont ou non détruits à cette occasion. Dans ce dernier cas, la dissémination serait plutôt aquatique.

Smith (1980) s'intéresse à l'alimentation des poissons, et donne quelques indications supplémentaires sur leur rôle dans la dissémination de certaines espèces de plantes. Foster et al.(1986) étudient les modes de dissémination d'espèces de la plaine alluviale péruvienne en haut du bassin-versant du río Madre de Dios.

Rankin et Merona (1988) donnent quelques éléments d'information sur les relations entre les poissons et quelques espèces végétales.

Pour les noms vernaculaires péruviens, il s'agit de ceux dont nous avons observé l'emploi dans la région d'Iquitos (voir aussi Soukup, 1987).

Naturellement, ce tableau mériterait d'être complété. Une recherche plus précise sur les modes de dispersion (animaux) et des informations plus complètes sur la consommation par l'homme seraient intéressantes. Il faudrait aussi se pencher sur l'origine de certaines espèces de plantes, et mieux cerner le rôle de l'homme comme espèce disséminatrice d'une région tropicale à l'autre...

Il faudrait, dans un autre registre, replacer les espèces dans les successions de végétation, ou dans les phases sylvigénétiques qui les abritent. Il est probable que les modes de dissémination donnent des informations sur ce point, qui semble être en relation avec la position de l'espèce par rapport à de l'eau circulante : distance, durée d'inondation, mais aussi avec sa position dans la forêt par rapport à la périphérie aérienne de celle-ci : canopée, lisière (cf. 3e partie). Il existe indubitablement des correspondances entre le mode de dispersion et la forme biologique, la taille des espèces, leur position dans le profil forestier, la phase sylvigénétique où elles jouent pleinement leur rôle, l' architecture, les successions de végétation. Il y a là une dynamique complexe, où tout est imbriqué, dont une meilleure connaissance viendrait préciser la compréhension des milieux.

## **ANNEXE III**

## Liste des plantes collectées et milieu de récolte

Nom	N° de collecte	Forme biologique	Famille	Milieu d'observation
Acacia cf. <u>kuhlmanii</u> Ducke "Pashaco"	SL 511	Arbuste	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale <sup>1</sup>
Acacia loretensis Marcbr. "Pashaco"	SL 406	Arbuste	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale ou Végétation boisée de zones basses
Acalypha sp (?)	SL 618	Arbuste	Euphorbiaceae	Forêt de la plaine alluviale
Acalypha sp. "Yanavara"	SL 644	Arbuste	Euphorbiaceae	Forêt de la plaine alluviale
Aegiphila sp. "Arco sacha"	SL 071, 193	Arbuste	Verbenaceae	Forêt de la plaine alluviale
"Aguano pashaco"	SL 022	Arbre <sup>2</sup>	Indét.	Forêt de la plaine alluviale
Alchomea sp. "Zancudo caspi"	SL 065	Arbuste ou arbre	Euphorbiaceae.	Forêt de la plaine alluviale
Alchornea triplinervia (?) (Spreng.) Arg. "Zancudo caspi"	SL 014	Euphorbiaceae	Arbre	Forêt de la plaine alluviale
Alchornea triplinervia (Spreng.) Arg. "Zancudo caspi"	SL 155	Arbre	Euphorbiaceae	Interfluves <sup>3</sup>
Alchornea triplinervia (Spreng.) Arg. "Zancudo caspi"	SL 220, 628	Arbre	Euphorbiaceae	Forêt de la plaine alluviale
Allophylus sp. "shitari caspi"	SL 203	Arbre	Sapindaceae	Forêt de la plaine alluviale
Aniba guianensis Aubl.	SL 518	Arbuste	Lauraceae	Forêt de la plaine alluviale
Annona hypoglauca Mart. "Annona"	SL 013, 217, 408, 481	Arbuste	Annonaceae	Végétation boisée de zones basses

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>ou forêt de "bajo" (Pérou, de "várzea" -Brésil). Les espèces des successions de levées aboutissant à la forêt, et celles de la plaine alluviale de cours d'eau secondaires sont incluses (sauf celles des berges, essentiellement des graminées.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>Pour la végétation forestière, plante ligneuse susceptible d'atteindre une hauteur d'au moins 20 mètres, par opposition aux arbustes, dont la croissance en hauteur est limitée aux niveaux inférieurs du sous-bois. Pour certaines plantes, rencontrées à l'état jeune et/ou stériles, et non connues, nous tenons nos informations des habitants. Pour d'autres, nous n'avons pu déterminer si elles deviendraient "arbuste ou arbre". Les mêmes références de hauteur ont été appliquées aux plantes de milieux anthropisés.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Forêt, végétation secondaire, ou milieu cultivé d'altura" (Pérou), de "terra firme" (Brésil).

<del></del>				
"Anona"	SL 216	Arbre	Annonaceae	Forêt de la plaine alluviale
"Anona"	SL 219	Arbre	Annonaceae	Végétation boisée de zones basses
"Anonilla"	SL 013 bis	Arbuste ou arbre	Annonaceae	Forêt de la plaine alluviale
"Anonilla"	SL 081, 083	Arbuste ou arbre	Annonaceae	Végétation boisée de zones basses
"Anonilla"	SL 082	Liane ligneuse	Annonaceae	Végétation boisée de zones basses
Astrocaryum jauari Mart. "Huiririma"	SL 261, 262	Palmier	Arecaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Bactris maraja</u> Mart. "Ñejilla"	SL 260	Palmier	Arecaceae	Forêt de la plaine alluviale/Végétation boisée de zones basses
<u>Bactris</u> sp. "Pijuahillo"	SL 264	Palmier	Arecaceae	Végétation boisée de zones basses
"Balsa huatama"	SL 501	Liane ligneuse	Indét.	Forêt de la plaine alluviale
Bignoniaceae	SL 330	Liane ligneuse	Bignoniaceae	Lisière de forêt
"Binohuayo"	SL 528	Arbuste	Indét.	Forêt de la plaine alluviale
Bonafousia tetrastachya HBK "Sanango"	SL 171, 302, 370, 611	Arbuste	Apocynaceae	Forêt de la plaine alluviale/Végétation boisée de zones basses
Brosimum guianense (Aubl.) Huber "Palisangre"	SL 609, 617	Arbre	Moraceae	Forêt de la plaine alluviale
Calathea sp. "Bijáo"	SL 146	Herbacée	Marantaceae	Interfluves
<u>Calathea</u> sp. "Bijáo"	SL 277, 278	Herbacée	Marantaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Calathea</u> sp.	SL 352, 353	Herbacée	Marantaeae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Calathea</u> sp.	SL 492	Herbacée	Marantaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Calophyllum brasiliense</u> Cambes. "Lagarto caspi"	SL 068, 088, 212	Arbre	Clusiaceae	Forêt de la plaine alluviale/Végétation boisée de zones basses
<u>Calycophyllum</u> <u>spruceanum</u> Benth. "Capirona"	SL 003, 179, 285, 319, 392	Arbre	Rubiaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Campsiandra angustifolia</u> Spruce ex Benth. "Huacapurana"	SL 194, 333, 407	Arbre	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale/Végétation boisée de zones basses
<u>Cassia leiandra</u> Benth. "Mari-mari"	SL 012, 188	Arbuste ou arbre	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Cassia macrophylla</u> Kunth. "Retama"	SL 218, 467	Arbuste	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale

<u>Cassia</u> sp.	SL 044	Arbuste ou arbre	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale
Cecropia of distachya Huber"Cetico"	SL 346	Arbre	Moraceae	Interfluves
Cecropia cf. membranacea Trécul. "Cetico"	SL 227	Arbuste	Moraceae	Forêt de la plaine alluviale/Végétation boisée de zones basses
<u>Cecropia distachya</u> Huber "Cetico"	SL 119 à 123, 129, 132 à 135, 248, 335, 377, 393, 397	Arbre	Moraceae	Interfluves
<u>Cecropia engleriana</u> Snethlage "Cetico del bajo"	SL 325, 326, 375, 399, 619	Arbre	Moraceae	Végét. secondaire <sup>4</sup>
Cecropia ficifolia Snethlage "Cetico"	SL 102, 110, 113, 115, 124, 125, 128, 136 à 141, 247, 344, 345, 347, 395	Arbuste	Moraceae	Interfluves
<u>Cecropia latiloba</u> Miq. "Cetico negro del bajo"	SL 040, 042, 095, 106, 161, 162, 164 à 168, 175, 176, 190, 231, 236, 255, 300, 473	Arbuste	Moraceae	Forêt de la plaine alluviale/Végétation boisée de zones basses
Cecropia membranacea Trécul "Cetico blanco del bajo"	SL 041, 105,	Arbuste	Moraceae	Forêt de la plaine alluviale
Cecropia sciadophylla Mart. "Cetico"	SL 114	Arbre	Moraceae	Interfluves
Cecropia sciadophylla Mart. "Cetico"	SL 116, 127, 130, 131	Arbre	Moraceae	Interfluves
Cecropia sp. (?)	SL 117	Arbuste	Moraceae	Interfluves
Cecropia sp. "Cetico"	SL 112	Arbuste	Moraceae	Interfluves
<u>Cedrelinga</u> <u>catenaeformis</u> Ducke "Cedro"	SL 159	Arbre	Fabaceae	Interfluves
<u>Ceiba pentandra</u> Gaertn. "Huimba"	SL 063 bis	Arbre	Bombacaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Celtis iguanaea</u> (Jacq.)Sarg.	SL 612	Arbuste	Ulmaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Cephalis tomentosa</u> (Aubl.) Vahl.	SL 348	Arbuste	Rubiaceae	Interfluves
<u>Chelonanthus alatus</u> (Aubl.) Pulle	SL 350	Herbacée	Gentianaceae	Interfluves
<u>Cinchona</u> sp. (?) "Cascarilla verde"	SL 010	Arbuste	Rubiaceae	Forêt de la plaine alluviale

<sup>&</sup>lt;sup>4</sup>de plaine alluviale

Cianus anna Biah	CL 272 452 517	Linna limpana	Vitagona	Forêt de la misina
<u>Cissus erosa</u> Rich.	SL 273 453, 517	Liane ligneuse	Vitaceae	Forêt de la plaine
"Palometa huayo"				alluviale/Végétation boisée de zones
				1
Chair an Unanasall	CL OFO	Friedrich die die de la constant	Chusianan	basses
Clusia sp. "Renaco"	SL 059	Epiphyte ligneux	Clusiaceae	Végétation boisée de zones basses
<u>Clusia</u> sp. "Renaco"	SL 403	Hémi-épiphyte	Clusiaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Coccoloba</u> sp. "Tangarana de hoja menuda"	SL 522	Arbre	Polygonaceae	Forêt de la plaine alluviale
Costus arabicus "Sacha huiro"	SL 286	Herbacée	Zingiberaceae	Forêt de la plaine alluviale
Costus spiralis. "Sacha huiro"	SL 287, 288, 469	Herbacée	Zingiberaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Couroupita</u> sp. "Aya uma"	SL 636	Arbre	Sterculiaceae	Forêt de la plaine alluviale
Coussapoa asperifolia	SL 580	Arbuste	Moraceae	Interfluves (sable
Trécul ssp. <u>magnifolia</u> (Trécul) Akkermans & C.C. Berg				blanc)
Coussapoa asperifolia Trécul	CCB 1577	Arbuste	Moraceae	Interfluves (sable blanc)
Coussapoa trinervia	SL 368, 577,613	Hémi-épiphyte	Moraceae	FOrêt de la plaine
Spruce ex Mildbr.			]	alluviale/Végétation
"Renaco Oje"				boisée de zones
				basses/Interfluves (sable blanc)
<u>Coussapoa villosa</u> P. & E.	SL 570	Arbuste	Moraceae	Interfluves (sable blanc)
<u>Crataeva tapia</u> L. "Tamara"	SL 039	Arbuste	Capparidaceae	Végétation boisée de zones basses
<u>Cucumis</u> sp. (?) "Pepinillo"	SL 072	Liane herbacée	Cucurbitaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Cupania</u> sp. "Huapina legítima"	SL 018	Arbre	Sapindaceae	Forêt de la plaine alluviale
Cyclanthus sp.	SL 103	Herbacée	Cyclanthaceae	Interfluves
Cymbosema roseum Benth.	SL 026, 050, 362, 477	Liane ligneuse	Fabaceae	Végétation boisée de zones basses
Cyphomandra	SL 037, 079, 090	Arbuste	Solanaceae	Forêt de la plaine
<u>crassicaulis</u> (Ortega)				alluviale
Kuntze "Gallinazo panga"			1	
Cyphomandra sp.	SL 323	Arbuste	Solanaceae	Végét. secondaire
"Gallinazo panga"				. 0300. 0000.100.10
Desmoncus cf	SL 523	Liane ligneuse	Arecaceae	Végét. secondaire
polyacantha.				
Desmoncus sp.	SL 560	Liane ligneuse	Arecaceae	Interfluves
Dichorisandra hexandra	SL 281, 356, 465	Liane herbacée	Commelinaceae	Forêt de la plaine
(Aubl.) Standl.				alluviale
<u>Dichorisandra ulei</u> <u>Macbr.</u>	SL 316	Liane herbacée	Commelinaceae	Végét. secondaire

Forêt de la plaine alluviale
Berges, chenal
secondaire
Interfluves, forêt de la plaine alluviale
Forêt de la plaine alluviale
Interfluves
Forêt de la plaine alluviale
Forêt de la plaine
alluviale ou
Végétation boisée de
zones basses
Forêt de la plaine
alluviale
Forêt de la plaine
alluviale ou
Végétation boisée de
zones basses
Forêt de la plaine
alluviale
interfluves (sable
blanc)
Forêt de la plaine alluviale
Interfluves (sable blanc)
Interfluves (sable blanc)
<u> </u>
Interfluves (sable
blanc)
Forêt de la plaine
alluviale
· • • • • • • • • • • • • • • • • • • •
Forêt de la plaine
alluviale
Interfluves
Interfluves (sable
Internatos (sabio
blanc)
blanc)
-
blanc) Interfluves (sable

<u>Ficus nymphaeifolia</u> P. Miller	SL 581	Arbuste	Moraceae	Interfluves (sable blanc)
Ficus obtusifolia HBK	CCB <sup>5</sup> 1572	Arbuste	Moraceae	Interfluves (sable blanc)
<u>Ficus paraensiis</u> (Miq.) Miq.	SL 623	Arbre	Moraceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Ficus paraensis</u> (Miq.) Miq. "Ojecillo"	CCB 1580	Arbre	Moraceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Ficus schultesii</u> Dugand	SL 655	Arbre	Moraceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Ficus sphenophylla</u> Standl.	CCB 1581	Arbuste	Moraceae	Interfluves
<u>Ficus trigona</u> L.f. "Renaco"	SL 108, 494	Hémi-épiphyte étrangleur, banyan	Moraceae	Végétation boisée de zones basses
<u>Ficus</u> vs. <u>hebetifolia</u> Dugand	CCB 1593	Arbuste	Moraceae	Interfluves
<u>Ficus vs. schultesii</u> Dugand	SL 632	Arbre	Moraceae	Forêt de la plaine alluviale
Genipa americana L. "Huito"	SL 317	Arbuste	Rubiaceae	Végét, secondaire
Geonoma cf. acaulis	SL 378	Palmier	Arecaceae	Forêt de la plaine alluviale
Geonoma cf. acaulis	SL 608	Palmier	Arecaceae	Forêt de la plaine alluviale
Gloespermum sphaerocarpa T.&P. "Arco sacha"	SL 192	Arbuste	Violaceae	Forêt de la plaine alluviale ou Végétation boisée de zones basses
Grias sp. (?)	SL 589	Arbuste	Lecythidaceae	Interfluves
Guarea quentheri Harms sp. aff. "Requia"	SL 209	Arbre	Meliaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Guarea guidonia</u> (L.) Sleum."Reguia colorada"	SL 189, 371	Arbre	Meliaceae	Végét. secondaire
Guatteria alata	SL 154	Arbre	Annonaceae	Interfluves
Guatteria hyposericea Diels "Yana huasca"	SL 160	Arbre	Annonaceae	Interfluves
Guazuma sp. (?) "Bolaína"	SL 531	Arbre	Sterculiaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Guazuma</u> sp. "Bolaína"	SL 314	Arbre	Sterculiaceae	Végét. secondaire
Gurania sp. (?) "Zapallito"	SL 092	Liane herbacée	Cucurbitaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Gurania</u> sp. (?)"Zapallito"	SL 358	Liane herbacée	Cucurbitaceae	Végétation boisée de zones basses
Gustavia angusta L. "Sacha chope"	SL 366, 412	Arbuste	Lecythidaceae	Végétation boisée de zones basses
Gynerium sagittatum (Aubl.) Beauv. "Caña brava"	SL 077, 177, 259, 305, 389, 390, 460 à 464	Herbacée	Poaceae	Berges/Végétation secondaire

<sup>&</sup>lt;sup>5</sup>C.C. Berg & S. Lamotte, Dét. C.C. Berg

Gynerium?"Chicosa"	SL 305	Herbacée	Poaceae	Forêt de la plaine
				alluviale
Gynerium sp. (?) "Bolsa pinta"	SL 306	Herbacée	Poaceae	Végét. secondaire
Gynerium sp. (?) "Bolsa pinta"	SL 391	Herbacée	Poaceae	Végét. secondaire
Heisteria sp. "Yutubancu"	SL 089, 607, 621	Arbre	Olacaceae	Forêt de la plaine alluviale
Heliconia cf. acuminata L.C. Rich. "Situlle"	SL 374	Herbacée	Heliconiaceae	Forêt de la plaine alluviale
Heliconia episcopalis Vell. "Situlle"	SL 373	Herbacée	Heliconiaceae	Végét. secondaire
Heliconia rostrata R. & P. "Situlle"	SL 275	Herbacée	Heliconiaceae	Forêt de la plaine alluviale ou Végétation boisée de zones basses
Heliconia sp. "Situlle"	SL 601	Herbacée	Heliconiaceae	Forêt de la plaine alluviale
Heliconia wagneriana "Situlle"	SL 274, 493	Herbacée	Heliconiaceae	Forêt de la plaine alluviale
Hevea sp. "Shiringa"	SL 100	Arbre	Euphorbiaceae	Interfluves
Hevea sp. "Shiringa"	SL 101	Arbre	Euphorbiaceae	Interfluves
Hevea sp. "Shiringa"	SL 324	Arbre	Euphorbiaceae	Végét. secondaire
Hevea sp. "Shiringa"	SL 638	Arbre	Euphorbiaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Hibiscus</u> sp.	SL 641	Arbuste	Malvaceae	Forêt de la plaine alluviale
Hisbiscus sp. "Michuisma"	SL 313	Arbuste	Malvaceae	Végét. secondaire
Homolepis aturensis (HBK) Chase "Pasto amargo"	SL 341	Herbacée	Poaceae	Interfluves
"Huacamayo caspi"	SL 055, 500	Arbuste	Indét.	Forêt de la plaine alluviale
Hura crepitans L. "Catahua"	SL 530	Arbre	Euphorbiaceae	Forêt de la plaine alluviale
"Icoja"	SL 502	Arbre	Annonaceae	Forêt de la plaine alluviale
Inga chartacea Poeppig. & Endl. "Shimbillo"	SL 507	Arbuste	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Inga ingoïdes</u> (Rich.) Willd. "Shimbillo"	SL 357	Arbuste	Fabaceae	Végét. secondaire
Inga marginata Willd.	SL 409	Arbuste	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale ou Végétation boisée de zones basses
<u>Inga nobilis</u> Benth. "Shimbillo"	SL 487	Arbuste	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale
l <u>nga ruiziana</u> Don "Shimbillo"	SL 331	Arbuste	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale ou Végétation boisée de zones basses

Ipomoea aff.	SL 271	Liane herbacée	Convolvulaceae	I Campa
ramosissima (Poir.)	SL 27 1	Liane nerbacee	Convolvulaceae	Campo
Choisy "Camotillo"				
"Ipururo"	SL 038	Arbuste ou arbre	Indét.	Forêt de la plaine
	OE 030	Albuste ou albie	muce.	alluviale
Jacaranda copaia (Aubl.)	SL 143	Arbre	Interfluves	ana viaro
D. Don "Human-samana"				
Laetia corymbulosa	SL 015, 033,	Arbre	Flacourtiaceae	Végétation boisée de
Spruce ex Benth.	307, 355			zones basses
"Timareo"				
<u>Laplacea pubescens</u>	SL 147	Arbre	Theaceae	Interfluves
Leonia glycycarpa R.&P.	SL 009, 070,	Arbuste	Violaceae	Végétation boisée de
"Sacha tamara"	087, 213			zones basses
Leonia sp. "Sacha	SL 606	Arbuste	Violaceae	Forêt de la plaine
tamara"				alluviale
<u>Licania</u> sp. "Loro	SL 207 & SL 208	Arbuste	Chrysobalanaceae	Végétation boisée de
micuna"				zones basses
<u>Luehea tessmannii</u>	SL 061, 201	Arbre	Tiliaceae	Végétation boisée de
Burret "Bolaína"				zones basses
<u>Lycopodium</u> sp.	SL 534	Herbacée		Interfluves
"Machimango"	SL 215	Arbre	Lecythidaceae	Forêt de la plaine
				alluviale
Maclura tinctoria	SL 023, 030,	Arbre	Moraceae	Végétation boisée de
(Standl.) C.C. Berg	450, 470,			zones basses
"Insira"				
Maquira coriacea	SL 008	Arbre	Moraceae	Forêt de la plaine
(Karst) C.C.Berg				alluviale
"Capinurí"	0. 000 000			
Maquira coriacea	SL 032, 032,	Arbre	Moraceae	Forêt de la plaine
(Karst.) C.C. Berg "Capinurí"	178, 222			alluviale
	SL 339	Eninheta	Marcgraviaceae	Interfluves
Marcgravia sp.  Marcgravia sp.	SL 539	Epiphyte	Marcgraviaceae Marcgraviaceae	Interfluves
<del></del>	<del> </del>	Liane ligneuse	<del> </del>	<del> </del>
Markia sp. (?)	SL 142	Liane ligneuse	Cucurbitaceae	Interfluves
Markia sp. (?)	SL 583	Liane ligneuse	Cucurbitaceae	Interfluves (sable blanc)
Miconia sp. "Rifari"	SL 149	Arbuste	Melastomaceae	Interfluves
Mimosa pigra L.	SL 334	Arbuste	Fabaceae	Forêt de la plaine
"Pashaquilla"				alluviale ou
				Végétation boisée de
		ļ	_	zones basses
"Moena de hoja grande"	SL 084	Arbuste	Lauraceae	Végétation boisée de
"Manne"	CL 210	Aubicat	1	zones basses
"Moena"	SL 210	Arbuste ou arbre	Lauraceae	Forêt de la plaine alluviale
Momordica charantia L.	SL 284, 563	Herbacée	Cucurbitaceae	Forêt de la plaine
"Papayillo"	JL 204, 303	nerbacee	Cucurbitaceae	alluviale/Végétation
ι αραγιίο				boisée de zones
		.		basses
"Muesca huayo"	SL 021	Herbacée	Indét.	Forêt de la plaine
-				alluviale .

"Mullaca"	SL 468	Liane herbacée	Solanaceae	Végétation boisée de zones basses
Muntingia calabura L. "Yumanasa"	SL 006, 296, 386, 400	Arbuste	Elaeocarpaceae	Forêt de la plaine alluviale
Naucleopsis glabra Spruce ex Baill.	SL 541	Arbre	Moraceae	Interfluves
Naucleopsis sp. (?) "Llanchamillo"	SL 229	Arbre	Moraceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Naucleopsis</u> sp. "Llanchamillo"	SL 221	Arbre	Moraceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Naucleopsis</u> vs. <u>amara</u> Ducke	CCB 1592	Arbre	Moraceae	Interfluves
Nectandra inundabilis Rohwer "Cunchi moena"	SL 005, 031, 036, 060, 062, 086, 180, 183, 206, 354, 475	Arbuste	Lauraceae	Végétation boisée de zones basses
Nectandra membranacea (Sw.) Griseb.	SL 384	Arbuste	Lauraceae	Forêt de la plaine alluviale
Nectandra sp. "Moena"	SL 172	Arbuste	Lauraceae	Végétation boisée de zones basses
<u>Nectandra</u> sp. "Moena"	SL 181	Arbuste ou arbre	Lauraceae	Forêt de la plaine alluviale/Végétation boisée de zones basses
<u>Nectandra</u> sp. "Moena"	SL 182	Arbuste ou arbre	Lauraceae	Forêt de la plaine alluviale/Végétation boisée de zones basses
"Ocuera"	SL 034	Arbuste ou arbre	Indét.	Forêt de la plaine alluviale
Ormosia sp. "Huayruro"	SL 190	Arbre	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale
Oryza grandiglumis (?)	SL 294	Herbacée	Poaceae	Végétation boisée de zones basses ou Campo
Oryza grandiglumis (Doell.) Prod. "Arrozquillo"	SL 258, 290, 292, 455	Herbacée	Poaceae	Végétation boisée de zones basses, <i>campo</i> ou berge
<u>Oryza</u> sp. (?) "Arrozquito"	SL 308	Herbacée	Poaceae	Végétation boisée de zones basses
<u>Palicourea</u> cf. <u>condensata</u> Standl.	SL 396	Arbuste	Rubiaceae	Interfluves
<u>Palicourea</u> sp. "Sachatoe"	SL 191, 272, 479, 610	Liane ligneuse	Rubiaceae	Forêt de la plaine alluviale/Végétation boisée de zones basses
<u>Panicum mertensii</u> Roth.	SL 380, 484	Herbacée	Poaceae	Végét. secondaire, chenal secondaire
"Pashaco"	SL 498	Arbre	Fabaceae	Végétation boisée de zones basses
"Pashaquillo"	SL 057	Arbre	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale

Paspalum fasciculatum	SL 405	Herbacée	Poaceae	Berges
Willd. ex Flugge	1 52 405.	Ticibaccc	Toaccac	Doi gos
Paspalum repens Berg	SL 269, 456, 496	Herbacée	Poaceae	Berges ou Campo
"Carriso gramalote"				
Passiflora biflora Lam.	SL 025, 508	Liane ligneuse	Passifloraceae	Forêt de la plaine
"Granadilla"		_		alluviale .
Passiflora	SL 069, 404	Liane ligneuse	Passifloraceae	Forêt de la plaine
quadriglandulosa		•		alluviale/Végétation
Radsch."Granadilla"				boisée de zone basse
Passiflora serrato-	SL 312, 327	Liane sub-	Passifloraceae	Végét, secondaire
digitata L. "Granadilla"	·	ligneuse <sup>6</sup>		
Passiflora	SL 049	Liane herbacée	Passifloraceae	Forêt de la plaine
sp."Granadilla"				alluviale ou
1 '				Végétation boisée de
				zones basses
Passiflora sp.	SL 118	Liane ligneuse	Passifloraceae	Interfluves
"Granadilla"			<b></b>	
Passiflora sp.	SL 576	Liane ligneuse	Passifloraceae	Interfluves (sable
				blanc)
Paullinia alata (R. &P.)	SL 499	Liane ligneuse	Sapindaceae	Forêt de la plaine
Don ssp. alata "Azucar				alluviale
huayo"				
Paullinia elegans	SL 483	Liane ligneuse	Sapindaceae	Végétation boisée de
Cambesi ssp. <u>elegans</u>				zones basses
"Azucar huayo"				
Paullinia sp. "Azucar	SL 056	Liane ligneuse	Sapindaceae	Végétation boisée de
huayo"			<u> </u>	zones basses
Paullinia sp. "Azucar	SL 310	Liane ligneuse	Sapindaceae	Végétation boisée de
huayo"	21 74 0			zones basses
Paullinia sp. "Azucar	SL 516	Liane ligneuse	Sapindaceae	Forêt de la plaine
huayo"	01.000	A.1	1,,	alluviale
Perebea guianensis Aubl.	SL 680	Arbuste	Moraceae	Interfluves
ssp. guianensis			1	
Perebea guianensis Aubl.	CCB 1602	Arbuste	Moraceae	Interfluves
ssp. guianensis			1	
<u>Perebea</u>	SL 602, 603	Arbuste	Moraceae	Forêt de la plaine
longepedunculata C.C.				alluviale
Berg	000 4 500	A		E
Perebea	CCB 1583	Arbuste	Moraceae	Forêt de la plaine
longepedunculata C.C.				alluviale
Berg	CL 007 204	Harba - 4 -	Colone	\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\\
Physalis angulata L. "Mullaca"	SL 007, 291	Herbacée	Solanaceae	Végétation boisée de zones basses ou
Mullaca				
Phytolacca rivinoïdes	SI 004 067	Liane herbacée	Phytolaccaceae	
	, ,	LIGHT HEIDAVEE	i ny colaccaceae	•
4	.51, 151			
, dilibo				
Phytolacca rivinoïdes Kunth & Bouché "Airambo"	SL 004, 067, 151, 491	Liane herbacée	Phytolaccaceae	Campo Forêt de la plaine alluviale/Végétation boisée de zones basses

<sup>&</sup>lt;sup>6</sup>La base de la liane est ligneuse, mais les tiges sont herbacées, au moins pendant les premières années de la croissance. La lignification semble se faire très lentement (O.DELANOE, comm. pers.)

Phytolacca rivinoïdes	SL 074	Liane herbacée	Phytolaccaceae	Interfluves
Kunth & Bouché				
"Airambo"				
<u>Picramnia</u> sp.	SL 681	Arbuste	Simaroubaceae	Interfluves
Piper sp. "Cordoncillo"	SL 001	Arbuste	Piperaceae	Forêt de la plaine alluviale
Piper sp. "Cordoncillo	SL 199	Arbuste	Piperaceae	Forêt de la plaine alluviale
Piper sp. "Cordoncillo"	SL 289	Arbuste	Piperaceae	Forêt de la plaine alluviale
Piper sp.	SL 387	Liane ligneuse	Piperaceae	Végét. secondaire
Piper sp. "Cordoncillo"	SL 540	Arbuste	Piperaceae	Interfluves
Piper sp. "Cordoncillo"	SL 542	Arbuste	Piperacea	Interfluves
Piper sp. "Cordoncillo"	SL 586	Arbuste	Piperaceae	Interfluves (bas-fond)
Piptadenia pteroclada Benth. "Pashaco"	SL 029, 413	Arbre	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale
Pithecellobium aff. juruanum Harms "Shimbillo rana"	SL 369	Arbuste	Fabaceae	Végétation boisée de zones basses
Pleurothyrium parviflorum Ducke "Moena de hoja menuda"	SL 085, 200	Arbuste	Lauraceae	Végétation boisée de zones basses
Plumeria sp. (?) "Bellaco caspi"	SL 635	Arbre	Apocynaceae	Forêt de la plaine alluviale
Porouma bicolor Mart. ssp. bicolor	CCB 1595	Arbre	Moraceae	interfluves
Porouma ovata Trécul	SL 573	Arbuste	Moraceae	Interfluves
Porouma sp.	SL 538	Arbuste	Moraceae	Interfluves
Porouma sp.	SL 539	Arbuste	Moraceae	Interfluves
Pothomorphe peltata L. (Miq.) "Cordoncillo"	SL 318	Arbuste	Piperaceae	Végét. secondaire
Pothomorphe sp.	SL 282	Liane	Piperaceae	Forêt de la plaine alluviale
Pothomorphe sp. "Cordoncillo"	SL 466	Liane	Piperaceae	Forêt de la plaine alluviale
Pseudobombax munguba (Mart.& Zucc.) Dugand "Punga"	SL 035, 204, 497, 519	Arbre	Bombacaceae	Forêt de la plaine alluviale/Végétation boisée de zone basse
Pseudomeldia laevis R. & P.	SL 572	Arbre	Moraceae	interfluves
Pseudomeldia longipediculata C.C. Berg	SL 315	Arbre	Moraceae	Végét. secondaire
Psidium guajava L. "Guayava legítima"	SL 197	Arbuste	Myrtaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Psidium</u> sp. "Sacha	SL 043	Arbuste	Myrtaceae	Forêt de la plaine alluviale
guayava" <u>Psychotria</u> sp. (?).  "Tupamold"	SL 642	Arbuste	Rubiaceae	Forêt de la plaine
"Tupamaki"  Pterocarpus amazonum  (Mart.) Amsh. "Maria buena"	SL 367	Arbuste	Fabaceae	alluviale Végétation boisée de zones basses

<u>Pterocarpus</u> sp. "Maria buena"	SL 063	Arbuste	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale
Pterocarpus sp. "Maria buena"	SL 214	Arbuste ou arbre	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale ou Végétation boisée de zones basses
<u>Pterocarpus</u> sp. "Maria buena"	SL 525	Arbuste	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale
Qualea paraensis Ducke "Yesca caspi"	SL 157	Arbre	Vochysiaceae	Interfluves
<u>Qualea</u> sp.	SL 073	Arbuste ou arbre	Vochysiaceae	Forêt de la plaine alluviale
Renealmia sp. "Mishqui panga"	SL 351	Herbacée	Zingiberaceae	Forêt de la plaine alluviale
Renealmia sp. "Mishqui panga"	SL 276	Herbacée	Zingiberaceae	Forêt de la plaine alluviale
"Retamillo"	SL 270	Arbuste	Fabaceae	Campo
Rheedia sp. "Charichuelo"	SL 524	Arbuste	Clusiaceae	Forêt de la plaine alluviale
"Sacha limón"	SL 364, 474	Arbuste	Indét.	Végétation boisée de zones basses
"Sacha sanango"	SL 478, 652	Arbuste	Rubiaceae	Forêt de la plaine alluviale/Végétation boisée de zones basses
Sapium sp. "Shiringa rana"	SL 066	Arbre	Euphorbiaceae	Forêt de la plaine alluviale
Senna sp. "Mataro"	SL 011	Arbuste ou arbre	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale
Senna sp. "Retama"	SL 080	Arbuste ou arbre	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale
Senna sp. "Retama"	SL 202	Arbuste ou arbre	Fabaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Simarouba amara</u> Aubl. "Marupa"	SL 145	Arbre	Simaroubaceae	Interfluves
Sloanea sp. "Cepanchina"	SL 195	Arbre	Elaeocarpaceae	Forêt de la plaine alluviale
Solanum sp.	SL 486	Arbuste	Solanaceae	Forêt de la plaine alluviale
Sorghum vulgare Pers. "Sorgo"	SL 304	Herbacée	Poaceae	Milieu cultivé
Sorocea steinbachii CC Berg	CCB 1591	Arbuste	Moraceae	Interfluves
Spondias lutea L. "Uvos"	SL 076	Arbre	Anacardiaceae	Forêt de la plaine alluviale
Swartzia (?)	SL 584	Arbuste	Fabaceae	Interfluves
Tessaria integrifolia R.&P. "Pájaro bobo"	SL 075, 298	Arbuste	Asteraceae	Berges
Theobroma cacao L. "Cacao"	SL 311	Arbuste	Sterculiaceae	Végét. secondaire
Trema micrantha (L.) Blume "Atadijo"	SL 320, 620	Arbuste	Ulmaceae	Végét. secondaire/Forêt de la plaine alluviale

<u>Triplaris</u> sp. "tangarana"	SL 093	Arbre	Polygonaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Triplaris</u> sp.	SL 656	Arbuste	Polygonaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Triquilia pallida</u> Sw. "Requia blanca"	SL 616	Arbre	Meliaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Trophis racemosa</u> (L.) Urban	CCB 1584	Arbuste	Moraceae	Forêt de la plaine alluviale
Trophis racemosa (L.) Urban	CCB 1585	Arbuste	Moraceae	Forêt de la plaine alluviale
Trophis racemosa L. "Sacha vaca micuna"	SL 604, 605	Arbuste	Moraceae	Forêt de la plaine alluviale
"Tupamaki"	SL 196, 225	Arbuste	Rubiaceae (?)	Forêt de la plaine alluviale ou Végétation boisée de zones basses
<u>Unonopsis floribunda</u> Diels. "Tortuga caspi"	SL 506	Arbre	Annonaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Urera caracasana</u> (Jacq.) Gaud."Ishanga blanca"	SL 495	Liane	Urticaceae	Végétation boisée de zones basses
<u>Urera caracasana</u> (Jacq.) Gaud. "Ishanga blanca"	SL 024, 490	Liane	Urticaceae	Forêt de la plaine alluviale ou Végétation boisée de zones basses
<u>Urera</u> sp. "Ishanga"	SL 472	Liane	Urticaceae	Végétation boisée de zones basses
<u>Vanilla</u> sp.	SL 582	Liane ligneuse	Orchidaceae	Interfluves (sable blanc)
<u>Virola</u> sp. ?."Cumala blanca"	SL 529	Arbre	Myristicaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Virola</u> sp. "Cumala"	SL 051	Arbre	Myristicaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Virola</u> sp. "Cumala"	SL 267	Arbre	Myristicaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Virola</u> sp. "Puma sacha"	SL 187	Arbre	Myristicaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>Vismia</u> sp. "Pichirina"	SL 158	Arbuste	Clusiaceae	Interfluves
<u>Xylopia</u> sp. "Espintana"	SL 078	Arbre	Annonaceae	Forêt de la plaine alluviale
<u>ΧγΙορία</u> sp. "Espintana"	SL 185	Arbre	Annonaceae	Forêt de la plaine alluviale
"Yahuarachi caspi"	SL 064	Arbre	Annonaceae (?)	Forêt de la plaine alluviale
"Zapallito"	SL 379	Liane herbacée	Cucurbitaceae	Végét, secondaire

#### THESE Sandrine LAMOTTE

Essai d'interprétation dynamique des végétations en milieu tropical inondable. La Plaine alluviale de Haute Amazonie.

### RESUME EN ESPAGNOL

Les tierras agrícolas más productivas de Amazonía se ubican en la llanura aluvial del río Amazonas, y de sus afluentes de aguas turbias (*aguas blancas*). El estudio géomorfológico y botánico de la parte alta de la cuenca amazónica (Amazonía Peruana) demuestra como el desarrollo del bosque natural y de las vegetaciones herbáceas, su estructura vertical y horizontal, su composición florística, y su dinámica, son dependientes de los mecanismos de la dinámica fluvial.

El desarrollo de las sucesiones de vegetación esta bajo la influencia de las condiciones ecológicas de cada unidad geomorfológica : duración de la creciente, drenaje interno, distancia hasta los canales, dispersión aquática de las semillas.

El estatuto sucesional de las especies, la importancia del agua en la dispersión de las semillas, el origen de la flora, las capacidades adaptativas particulares de las Moraceae son algunos de los aspectos discutidos.

Las Moraceae, Annonaceae, Leguminoseae son las familias más representadas en el bosque ribereño de la alta cuenca amazónica.

Se propone una definición de los términos várzea e igapó.

La sensibilidad del medio ambiente con respeto a la duración, la frecuencia y la periodicidad de la inundación permite prever perturbaciones serias en el caso de un cambio de la dinámica fluvial.

Si las actividades humanas provocan una modificación del régimen de laz aguas, una agravación de las inundaciones resultaría en una invasión de los suelos frágiles de altura por asuntos agrícolas. Las consecuencias serían destructivas e irreversibles, mayormente por el aumento demográfico de las poblaciones humanas.

La llanura aluvial es un medio básico para la vida del hombre amazónico. De su protección depende también la sobrevivencia de las tierras de altura.

Les terres agricoles les plus productives d'Amazonie se situent dans la plaine alluviale de l'Amazone et de ses affluents chargés en sédiments. L'étude géomorphologique et botanique de la plaine de Haute Amazonie montre comment les mécanismes fondamentaux de la dynamique fluviale conditionnent le développement des végétations forestières et herbacées, leur structure verticale et horizontale, ainsi que leur composition spécifique et leur dynamique.

Le déroulement des successions est subordonné aux conditions écologiques prévalant sur chaque unité géomorphologique: durée d'inondation, qualité du drainage, proximité des chenaux, dissémination des graines par l'eau.

Le statut des espèces dans les successions, le rôle de l'eau en tant qu'agent disséminateur, l'origine de la flore ripicole, l'adaptation particulière des Moraceae sont discutés. Les Moraceae, Annonaceae et Légumineuses sont les familles les plus représentées dans la forêt ripicole. Une définition de la várzea et de l'igapó est proposée.

La sensibilité des milieux à la durée, la fréquence et la périodicité des inondations, permet de prévoir des perturbations graves en cas de changement brutal de la dynamique fluviale. Si les activités humaines entraînent une amplification de la courbe des crues, l'aggravation des inondations entraînerait immédiatement l'invasion des sols fragiles d'interfluves à des fins agricoles. Les conséquences seraient destructrices et irrémédiables en raison de la pression démographique croissante. La plaine alluviale est le milieu nourricier de l'homme amazonien. De sa préservation dépend aussi la survie de la forêt d'interfluves.

## **MOTS-CLÉS**

Amazonie péruvienne, Écologie forestière tropicale, Phytogéographie, Écosystèmes inondables, Dynamique fluviale, Structure forestière, Climax, Successions, Adaptation des plantes, Terres agricoles, Conservation des ressources naturelles. The most productive agricultural lands in Amazonia are located in the alluvial plain of the Amazon River and its turbid tributaries. Geomorphological and botanical study shows how the natural forest and herbaceous vegetation development, their vertical and horizontal structure, floristic composition and dynamics, depend upon mechanisms of fluvial dynamics.

Successional development is subordinate to the ecological conditions prevailing on every geomorphological unit: flood duration, Internal draining quality, distance to the channels, aquatic dispersal of seeds.

Successional status of the species, importance of water in dispersal, origin of the flora, peculiar adaptive ability of the Moraceae are discussed. Moraceae, Annonaceae, Leguminosae are families most represented in the riparian forest of High Amazonia. A várzea and igapó definition is proposed.

Sensitivity of the medium with regard to duration, frequency and periodicity of flooding allows the prediction of serious perturbations with an eventual evolution of fluvial dynamics. If human activities provoke a modification of the water regime, an aggravation of flooding will result in an invasion of the upland weak soils for agricultural purposes. The consequences will be destructive and irreversible, the main reason being the demographic increase of the human populations. The alluvial plain is the foster land of the amazonian peoples. Survival of the upland forest also depends upon its preservation.

#### KEYWORDS

Peruvian Amazonia, Tropical forest ecology, Phytogeography, Flooded ecosystems, Fluvial dynamics, Forest structure, Climax, Successions, Plant adaptation, Agricultural lands, Forest conservation.