

RICHESSE EN GENRES ET EN ESPÈCES DE PALMIERS DES FORÊTS AMAZONIENNES : PHYTOGÉOGRAPHIE, DIVERSITÉ ET ÉVOLUTION

F. KAHN

ORSTOM, CP 09747, 70001-970 Brasilia, Brésil

Résumé : Pourquoi les forêts de terre ferme sont-elles aussi riches en espèces végétales ? L'exemple des palmiers amazoniens corrobore l'idée que les hautes diversités des sous-bois résulteraient de la stabilité des conditions microclimatiques au cours du temps.

Cette stabilité est cependant plus ou moins marquée selon les types architecturaux forestiers. Elle sera d'autant moins affectée par les microperturbations sylvigénétiques que les arbres auront des dimensions plus modestes.

La constance du microclimat du sous-bois induit une évolution par divergence qui ne se déroule pas ou peu selon le mécanisme darwinien de sélection naturelle ; les espèces qui ne s'éliminent pas mutuellement deviennent fort nombreuses ; la diversité est élevée.

Dans les sites fortement perturbés, les contraintes écologiques entraînent la dominance de quelques espèces et la disparition des autres par le jeu de la sélection naturelle ; la diversité y reste modérée.

Les sites de plus haute diversité correspondraient aux forêts de terre ferme qui, depuis leur mise en place, ont été les moins soumises aux perturbations climatiques, géomorphologiques, écologiques et anthropiques, et dont la canopée, dominée par des méso-macrophanérophytes, maintient, par sa dynamique, des conditions microclimatiques stables dans le sous-bois.

Mots-clés : Palmae, Amazonie, forêts de terre ferme, forêts inondées, diversité biologique, évolution.

Abstract: Why are terra firme forests so rich in plant species? The case of Amazonian palms corroborates the idea that high diversities in tropical forest understory would arise from the microclimatic stability. This, however, is a function of forest structure and dynamics. Understory forest will be less disturbed if canopy is composed of small to medium-sized trees.

Microclimatic stability in the understory induces a divergent evolution which differs from natural selection, i.e. there is no exclusion of species. Plant diversity increases as a result.

The Darwinian mechanism works under high disturbance; some species become dominant, others are excluded as a result of competition due to extreme ecological constraints. Plant diversity remains low to medium.

The highest diversity should be found in the terra firme forests (1) located in regions which have been less disturbed (climatic, geomorphological change, human activities) since their installation, and (2) whose canopy structure, dominated by small to medium-sized trees, and dynamics maintain microclimatic stability in the understory.

Keywords: Palmae, Amazonia, terra firme forests, flooded forests, biodiversity, evolution.

Introduction

"...my impression is that Darwinian idea of competition, of survival of the fittest, as the mechanism of evolution, fades away in the tropical rain forest" (VAN STEENIS, 1969, p. 104).

Tous les inventaires floristiques dont nous disposons aujourd'hui montrent clairement que les forêts de terre ferme sont les sites de plus haute diversité en espèces végétales de l'Amazonie (voir entre autres : BLACK *et al.*, 1950 ; LECHTHALER, 1956; RODRIGUES, 1961 ; PRANCE *et al.*, 1976 ; REVILLA, 1981 ; CAMPBELL *et al.* 1986 ; GENTRY, 1986 ; BALSLEV *et al.*, 1987 ; VALENCIA *et al.*, 1994).

Les réflexions développées ici visent à répondre à cette question qui nous semble essentielle d'un point de vue évolutif : pourquoi les forêts de terre ferme sont-elles aussi riches en espèces végétales? La question a certes déjà été posée, plus largement pour la forêt tropicale, et ses implications ont été discutées par ASHTON (1969, 1977), RICHARDS (1969), VAN STEENIS (1969), OLDEMAN (1974).

Une synthèse publiée récemment (KAHN & GRANVILLE, 1992) compare la richesse en genres et en espèces, la densité, la distribution verticale et la diversité en formes biologiques des communautés de palmiers pour chaque écosystème forestier amazonien et dans diverses régions distribuées d'est en ouest et du nord au sud du bassin. Nous retiendrons ici quatre des principales conclusions pour amorcer une discussion sur les mécanismes évolutifs en forêt tropicale et leurs conséquences sur la diversité en plantes de ces végétations.

Les palmiers dans les écosystèmes forestiers amazoniens

1) Les forêts de terre ferme sur sol bien drainés sont plus riches en genres et en espèces de palmiers que les forêts inondées (pour la définition des forêts inondées voir KLINGE *et al.*, 1990). Cette assertion est vraie pour une région donnée du bassin amazonien.

	OUEST CENTRE			EST					
	BU	BU	BRN	BT	MG	BW	P1	P2	S
(Ha)	0.71	0.5	0.72	3.84	1.26	0.18	0.5	0.25	1.5
Espèces	29	34	26	12	10	9	14	13	9
Genres	16	21	9	8	6	6	8	7	7

Tableau 1

Richesse en genres et en espèces de palmiers des forêts de terre ferme (voir sources *in* KAHN & GRANVILLE, 1992).

Ouest Amazonien - BU : Bas Ucayali, près de Jenaro Herrera, Pérou. Amazonie centrale - BRN : Bas Rio Negro, près de Manaus, Brésil. Est Amazonien - BT : Bas Tocantins, près de Tucuruí, Brésil ; MG : Mont Galbao, Guyane française; BW : Bas Waki, Guyane française ; P1, P2 : Piste de Saint Elie, Guyane française; S : Surinam.

2) Les forêts de terre ferme de la région orientale sont plus pauvres en espèces de palmiers que celles des régions centrale et occidentale (tableau 1). La grande majorité des espèces de terre ferme sont des petits palmiers du sous-bois (tableau 2).

3) La diversité en espèces de palmiers varie d'une forêt inondée à l'autre dans une même région (tableau 3). Elle est d'autant plus faible que les contraintes écologiques sont fortes. Les forêts périodiquement inondées par les eaux noires (igapos) sont plus pauvres que celles situées sur les dépôts alluvionnaires périodiquement inondés par les eaux blanches (varzeas) ou que les marécages d'inondation permanente ou temporaire.

4) Les forêts de terre ferme des régions orientale et centrale du bassin sont plus pauvres en genres de palmiers que celles de la région occidentale. Cela est également vrai pour les forêts marécageuses inondées temporairement.

La haute richesse générique des forêts de terre ferme de la région occidentale résulte du recouvrement des flores amazonienne et subandine. On y rencontre en effet des genres du domaine subandin, comme *Aiphanes*, *Ammandra*, *Aphandra*, *Catoblastus*, *Chamaedorea*, *Chelyocarpus*, *Dictyocaryum*, *Iriarteia*, *Wettinia*.

Ce dernier point trouvant réponse, il nous reste à discuter les trois premiers.

	Espèces du sous-bois (adultes < 10 m)	Espèces arborescentes (adultes > 10 m)
Est		
0,25 ha1	10	3
0,50 ha1	9	5
1,26 ha1	8	2
3,84 ha2	8	4
Centre 3		
0,12 ha	14-17	2-3
Ouest 4		
0,71 ha	26	3
0,50 ha	27	7

Tableau 2

Richesse en espèces de palmiers du sous-bois et en espèces arborescentes des forêts de terre ferme (voir sources in KAHN & GRANVILLE, 1992). 1. Guyane française ; 2. Bas Tocantins, Brésil ; 3. Bas Rio Negro, Brésil ; 4. Bas Ucayali, Pérou.

Forêts périodiquement inondées par les eaux noires (1 ha)	2-5 espèces	2 genres
Forêts périodiquement inondées par les eaux blanches (0,4 ha)	11-15 espèces	9-13 genres
Marécages d'inondation permanente (1 ha)	11 espèces	9 genres
Marécages d'inondation temporaire et irrégulière (0,8 à 1 ha)	15-18 espèces	11-12 genres

Tableau 3

Richesse en genres et espèces de palmiers des forêts inondées de l'ouest amazonien (KAHN & MEJIA, 1990).

Évolution dans les forêts amazoniennes

Les différences de richesse en espèces de palmiers qui existent entre les forêts inondées et les forêts de terre ferme peuvent s'expliquer par des mécanismes d'évolution différents.

1) Les forêts inondées sont des milieux où les conditions extrêmes sont imposées par des facteurs externes à la végétation (crues des rivières, pluies). Ces contraintes écologiques augmentent la pression de sélection. Le mécanisme évolutif est darwinien. Les contraintes imposées par le milieu sélectionnent les caractères les plus tolérants en favorisant la reproduction différentielle des individus qui les possèdent ; ceux qui ne les possèdent pas sont condamnés à disparaître à plus ou moins long terme. Il en résulte la dominance de quelques espèces et une diversité relativement faible.

2) Les forêts de terre ferme sont des milieux stables, résultat de leur dynamique interne qui régule les conditions microclimatiques du sous-bois et protège les végétaux des changements externes brutaux (voir la notion d'homéostasie in HALLÉ *et al.*, 1978). Les niches écologiques se multiplient à l'extrême. Les contraintes imposées par le milieu et la pression de sélection sont faibles.

VAN STEENIS (1969, p. 103) a largement disserté sur ce point ; son sous-titre reste éloquent : « The tropical rain forest, an environment of low competition intensity ». Toutes les potentialités génétiques de l'espèce s'expriment y compris les monstres comme l'a aussi souligné cet auteur ; elles ne sont plus filtrées par le jeu de la reproduction différentielle. Le milieu n'oriente plus la spéciation. Cette évolution divergente [au sens de LOEVTRUP (1988), lorsqu'il écrit (p. 53) «... ce n'est pas la pression de sélection mais le manque de celle-ci qui favorise la divergence taxonomique »] aboutit aux fortes diversités observées.

Les différences de richesse spécifique entre les forêts de terre ferme de l'Est et celles du centre et de l'Ouest du bassin peuvent être reliées aux variations climatiques ou autres perturbations de ces régions qui ont influé sur les mécanismes de l'évolution. Les sites de plus haute diversité correspondraient alors aux forêts de terre ferme qui ont été les moins perturbées depuis leur mise en place.

Sur la nature des perturbations et leur impact sur la diversité des forêts tropicales

Les perturbations du milieu forestier se produisent à différentes échelles d'espace et de temps. Nous distinguerons les macro des microperturbations.

Les macroperturbations

Les variations climatiques durant le Quaternaire ont particulièrement touché l'Est et le Sud du bassin amazonien durant le Pléistocène et l'Holocène (TRICART, 1974 ; SOUBIÈS, 1980 ; SERVANT *et al.*, 1981). Ces périodes sèches auraient transformé de vastes régions forestières en savanes. De là est née la théorie des refuges (HAFFER, 1969). CAMPBELL & FRAILEY (1984) et COLINVAUX *et al.* (1985) ont mis en relation les perturbations dues à des inondations catastrophiques de l'Ouest amazonien, durant l'Holocène, avec la diversité biologique de cette région. SALO *et al.* (1986) et RÄSÄNEN *et al.* (1987) attribuent les hautes diversités en espèces végétales de l'Ouest amazonien aux perturbations dues à la migration latérale des rivières.

Ces macroperturbations détruisent les écosystèmes en place, mais engendrent des mosaïques de nouveaux écosystèmes dont les évolutions propres et leurs interactions conduiraient à une augmentation de la diversité.

La macroperturbation du milieu forestier, si elle favorise la diversité en espèces végétales au niveau régional, en cumulant les diversités de chacun des écosystèmes, ne saurait expliquer les hautes diversités des forêts de terre ferme.

Par exemple, les végétations les plus diversifiées en espèces de l'Ouest amazonien sont les forêts de terre ferme de la bordure occidentale du craton brésilien; elles n'ont probablement pas été affectées par la migration latérale des rivières (DUMONT *et al.*, 1990).

De plus, la perturbation ne peut favoriser que l'apparition de taxons pionniers selon un mécanisme darwinien qui aboutira à un nombre réduit d'espèces très spécialisées et fort compétitives - la plante rudérale est l'achèvement d'une telle évolution (RICHARDS, 1969 ; PICKETT, 1976 ; KAHN, 1982). Force est de constater que les hautes diversités en plantes des forêts de terre ferme ne sont pas dues à leurs espèces pionnières.

Un antagonisme, source de confusion : microperturbations sylvigénétiques et stabilité micro-climatique des sous-bois

A considérer les palmiers, il est clair que les différences de diversité entre les forêts de terre ferme de l'Est amazonien et celles du Centre et de l'Ouest tiennent essentiellement au nombre des espèces du sous-bois, le nombre des espèces arborescentes restant faible dans tous les cas (tableau 2). D'une manière plus générale, les hautes diversités des forêts de terre ferme tiennent plus à la diversité de leurs arbustes ligneux qu'à celle de leurs arbres (CHRISTENSEN et BALSLEV, en préparation). La dynamique des forêts de terre ferme a été très étudiée dans les vingt dernières années (voir entre autres : OLDEMAN, 1974 ; HALLÉ *et al.*, 1978 ; HARTSHORN, 1978 ; DENSLOW, 1980 ; WHITMORE, 1982 ; BROKAW, 1985 a, b). Elle procède par chute d'arbres et cicatrization des trouées ainsi créées.

Selon la dimension des arbres de la canopée, elle conduit à des architectures très différentes qui, d'une forêt à l'autre, imposent des conditions microclimatiques bien contrastées dans les sous-bois.

Certaines forêts sont dominées par de très grands arbres qui dépassent fréquemment les cinquante mètres en hauteur. Dans d'autres, les arbres les plus hauts ne plafonnent qu'à une trentaine de mètres. Ces forêts qui développent des architectures bien différentes ont néanmoins des surfaces terrières similaires. Les grands arbres sont espacés et forment un voûte discontinue. Les arbres de dimensions moyennes sont en plus forte densité et forment une voûte continue (KAHN, 1986a).

La trouée créée par la chute d'un arbre est d'autant plus large que l'arbre est grand. De plus, la mort d'un grand arbre se traduit par une succession de chutes de branches puis finalement par celle du tronc. Le sous-bois est perturbé sur une longue période ; il est dominé par des plantes pionnières et des lianes héliophiles. Les espèces sciaphiles ne peuvent survivre. La diversité en espèces pionnières n'augmente pas pour autant puisqu'elles sont déjà présentes sous forme de semences dans le sol (PRÉVOST, 1981). La diversité globale chute.

La mort d'un arbre de dimensions moyennes perturbe relativement peu le sous-bois. La croissance des couronnes des arbres situés à la périphérie du chablis atténue l'effet de la perturbation en réduisant la surface de la trouée. Les conditions microclimatiques du sous-bois sont restituées par le rétablissement rapide d'une voûte forestière continue. Dans ce cas, seules sont affectées la régénération et la croissance des espèces du sous-bois qui conserve sa composition floristique (RICHARDS & WILLIAMSON, 1975 ; CHAZDON, 1986 ; DE STEVEN, 1986 ; PINERO *et al.*, 1986).

La dynamique forestière détruit et reconstruit. Par ses perturbations, elle n'accroît pas la diversité en espèces végétales ; elle peut même la diminuer. Par contre, son rôle dans le rétablissement rapide et le maintien des conditions microclimatiques du sous-bois est un facteur essentiel qui favorise la divergence taxonomique.

Les inventaires de palmiers de l'Est amazonien ont été effectués dans des forêts ouvertes à très grands arbres. Le nombre d'espèces du sous-bois y est faible. Ceux du Centre et de l'Ouest l'ont été dans des forêts fermées où les arbres ont des dimensions plus modestes. Le nombre d'espèces de palmiers y est considérablement plus élevé. Les types biologiques des palmiers du sous-bois diffèrent également en fonction de l'architecture forestière (KAHN, 1986b).

Les types architecturaux forestiers se transforment en fonction du type biologique des arbres les plus abondants (KAHN et GRANVILLE, 1992, pp. 111-114). La transformation d'un type architectural forestier en un autre s'effectuera par un nombre considérable de cycles sylvigénétiques. La durée d'une telle transformation - un ou plusieurs milliers d'années, en considérant que la longévité des grands arbres est de l'ordre du siècle ou plus - pourrait correspondre au temps nécessaire à la genèse d'un taxon. Le passage d'une forêt dominée par les mégaphanérophytes à une forêt dont la canopée est surtout composée de méso-macrophanérophytes se traduira, dans le sous-bois, par une plus grande stabilité microclimatique qui peut engendrer une divergence taxonomique, donc une augmentation de la diversité en espèces végétales. L'évolution inverse résulterait en une diminution de cette diversité.

Conclusion

La richesse spécifique en palmiers dans les forêts de terre ferme - et nous avons vu qu'il s'agit essentiellement des espèces du sous-bois - est d'autant plus forte :

1) que ces forêts sont situées dans des régions où les perturbations climatiques du Pléistocène et de l'Holocène ont été moins sensibles - cas du Centre Nord et de l'Ouest du bassin ;

2) que ces forêts sont également situées dans des sites qui n'ont pas subi les perturbations dues à la migration latérale des rivières durant l'Holocène ;

3) que ces forêts sont dominées par des arbres de dimensions moyennes qui constituent une voûte dense et continue et dont la mort n'altère que peu le microclimat du sous-bois.

L'exemple des palmiers amazoniens corrobore l'idée que les hautes diversités des sous-bois des forêts de terre ferme résultent de la stabilité des conditions microclimatiques au cours du temps. Cette stabilité induit une évolution par divergence qui ne se déroule pas ou peu selon le mécanisme darwinien de sélection naturelle; les espèces qui ne s'éliminent pas mutuellement deviennent fort nombreuses. Dans les sites régulièrement perturbés, les contraintes écologiques entraînent la dominance de quelques espèces et la disparition des autres par le jeu de la sélection naturelle.

L'évolution par divergence dans un milieu stable sur une longue période engendre non seulement la haute diversité des sous-bois forestiers, mais aussi la débauche de formes et de stratégies de croissance qui les caractérise (VAN STEENIS, 1969 ; HALLÉ *et al.*, 1978 ; BLANC, 1989). A l'opposé, le mécanisme darwinien de sélection naturelle favorise la convergence des formes (STEBBINS, 1950); l'extravagance n'y a guère de place.

Combien de temps faut-il pour qu'apparaisse un nouveau taxon en forêt tropicale ? C'est là une question difficile. LOEVTRUP (1988, p. 53-54), défendant une théorie macromutationniste, en esquisse un élément de réponse : « Diverses sortes d'évidences, mais surtout des données paléontologiques ont montré que, quand une nouvelle forme apparaît qui peut coloniser une division majeure de la biosphère, alors elle se répandra, en occupant des compartiments mineurs de l'environnement par des formes supposées être spécialement adaptées à leur habitat particulier. Ce phénomène, nommé 'radiation adaptative' est ainsi associé à une divergence taxonomique considérable. L'évolution divergente associée à la radiation adaptative est souvent extraordinairement rapide, en termes géologiques du moins. Afin d'expliquer ce fait, les darwiniens invoquent habituellement une « pression de sélection » forte. Ceci est un expédient *ad hoc* pour lequel il n'y a aucun soutien du tout. »

L'isolement du taxon sur lequel LOEVTRUP (l.c.) fonde sa démarche, comme d'ailleurs VAN STEENIS (1969) l'a fait, est une condition *sine qua none* pour qu'une évolution divergente puisse se dérouler sans sélection naturelle. Il élimine toute compétition dans un milieu où la pression de sélection est faible.

VAN STEENIS (1969, p. 117) ne considère une telle évolution qu'au niveau supraspécifique. « The 'aleness' of so many tropical genera and species has led me to support the evolutionary theory of saltation, that is sudden changes by which plants attain another structure of supraspecific level ». Cela n'est certes pas contredit par les palmiers. Des 39 genres amazoniens, 6 sont monotypiques, 14 ne sont représentés que par une seule espèce dans la région et, au total, 25 genres ont 4 espèces au plus.

LOEVTRUP va plus loin ; il reste cependant ambigu : d'un côté il rejette la sélection naturelle comme source de la divergence taxonomique, de l'autre il en appelle à la radiation adaptative. Dans le sous-bois des forêts de terre ferme, la radiation n'est adaptative que dans certains cas qui doivent être minutieusement analysés (KAHN, 1986b, c). Il faut épurer le concept d'adaptation pour le ramener aux limites clairement définies par DARWIN, le résultat de la reproduction différentielle induite par le milieu. Il est préférable de ne parler que de divergence taxonomique.

Les considérations qui ont été développées ci-dessus sont fondées sur l'étude d'une seule famille, les palmiers, et ne valent que pour elle.

Notre approche de l'évolution en forêt amazonienne et de ses implications sur la diversité, qui procède par l'inventaire systématique de tous les représentants d'une même famille dans tous les écosystèmes forestiers sur l'ensemble du bassin, prendra tout son relief lorsque nous disposerons d'études similaires, aussi complètes, pour d'autres familles végétales. Que ces études confirment les tendances observées chez les palmiers ou bien qu'elles révèlent des tendances opposées ou différentes, nous aurons enfin des éléments pour analyser, par la comparaison des divergences taxonomiques, les mécanismes évolutifs qui ont conduit aux hautes diversités en espèces végétales des forêts de terre ferme, en particulier de leur sous-bois. Nous pourrions alors tenter l'ébauche d'une théorie.

Remerciements : Je tiens à remercier Jean-Paul LESCURE pour ses critiques et commentaires qui m'ont permis d'améliorer la présentation de ces idées.

BIBLIOGRAPHIE

- ASHTON P.S. - 1969 - Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* 1 : 155-196.
- ASHTON P.S. - 1977 - A contribution of rain forest research to evolutionary theory. *An. Mis. Bot. Gard.* 64: 694-705.
- BALSLEV H., LUTEYN J., OLLGAARD B., HOLM-NIELSEN L.B. - 1987 - Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Bot.* 92 : 37-57.
- BLACK G.A., DOBZHANSKY T., PAVAN C. - 1950 - Some attempts to estimate species diversity and population density of trees in Amazonian forests. *Bot. Gaz.* 111 : 413-425.
- BLANC P. - 1989 - Biologie des plantes de sous-bois tropicaux. Thèse d'Etat, univ. Pierre et Marie Curie, Paris.
- BROKAW N.V.L. - 1985a. - Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: Pickett S.T.A., White P.S. (eds) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York, pp. 53-69.
- BROKAW N.V.L. - 1985b - Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66 : 682-687.
- CAMPBELL D.G., DALY D.C., PRANCE G.T., MACIEL U.N. - 1986 - Quantitative ecological inventory of terra firme and varzea tropical forest on the Rio Xingù, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38 : 369-393.
- CAMPBELL K. Jr., FRAILEY C.D. - 1984 - Holocene flooding and species diversity in southwestern Amazon. *Quat. Res.* 21 : 369-375.
- CHAZDON R.L. - 1986 - Physiological and morphological basis of shade tolerance in rain forest understory palms. *Principes* 30 : 92-99.
- COLINVAUX P.A., MILLER M.C., LIU K., STEINITZ-KANNAN M., FROST I. - 1985 - Discovery of permanent Amazon lakes and hydraulic disturbance in the upper Amazon basin. *Nature* 313 : 42-45.
- DE STEVEN D. - 1986 - Comparative demography of a clonal palm (*Oenocarpus mapora* subsp. *mapora*) in Panama. *Principes* 30: 100-104.
- DENSLOW J.S. - 1980 - Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica suppl.* 12 : 47-55.
- DUMONT J-F, LAMOTTE S., KAHN F. - 1990 - Wetland and upland forest ecosystems in Peruvian Amazonia: Plant species diversity in the light of some geological and botanical evidence. *For. Ecol. Manage.*, 33/34 (1-4): 125-139.
- GENTRY A.H. - 1986 - Sumario de patrones fitogeográficos neotropicales y sus implicaciones para el desarrollo de la Amazonia. *Rev. Acad. Colombiana Ciencias Exactas Físicas y Natur.* Vol. XVI 61 : 101-116.
- HAFFER J. - 1969 - Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165 : 131-137.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B. - 1978 - Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- HARTSHORN G.S. - 1978 - Tree falls and tropical forest dynamics. In: TOMLINSON P.B., ZIMMERMANN M.H. (eds) Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 617-638.
- KAHN F. - 1982 - La reconstitution de la forêt tropicale humide (S-O Côte d'Ivoire). Mémoires 97, ORSTOM, Paris.
- KAHN F. - 1986a - L'organisation comparée de deux forêts d'Amazonie brésilienne. *Mém. Mus. hist. nat., N.S., sér., A, Zool.*, Tome 132 : 19-24.
- KAHN F. - 1986b - Life forms of Amazonian palms in relation to forest structure & dynamics. *Biotropica* 18: 214-218.
- KAHN F. - 1986c - Adaptation en forêt tropicale humide : le cas des palmiers amazoniens. *Naturalia monspeliensia* n° HS - colloque international sur l'arbre : 171-189.
- KAHN F., GRANVILLE J.J. de - 1992 - Palms in forest ecosystems of Amazonia. Springer Verlag, Ecological studies 95, Berlin, Heidelberg, New York.
- KAHN F., MEJIA K. - 1990 - Palm communities in wetland forest ecosystems of Peruvian Amazonia. *For. Ecol. Manage.* 33/34 : 169-179.
- KLINGE H., JUNK W.J., REVILLA C.J. - 1990 - Status and distribution of forested wetlands in tropical South America. *For. Ecol. Manage.* 33/34 : 81-101.
- LECHTHALER R. - 1956 - Inventário das arvores de um hectare de terra firme da Reserva Florestal Ducke, Município de Manaus, Amazonia. *Rio de Janeiro Bot.* 3 : 1-10.
- LOEVTRUP S. - 1988 - La systématique et l'évolution. De Lamarck aux théoriciens modernes (Conférences données en automne 1987 au Muséum national d'histoire naturelle). *Biosystema* 3, Soc. fra. Systé. Paris.
- OLDEMAN R.A.A. - 1974 - L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoires 73, ORSTOM, Paris.
- PICKETT, S.T.A. - 1976 - Succession: an evolutionary interpretation. *Am. Nat.* 110 : 107-119.
- PIIERO D., MARTINEZ-RAMOS M., MENDOZA A., ALVAREZ-BUYLLA E., SARUKHĀN J. - 1986 - Demographic studies in *Astrocaryum mexicanum* and their use in understanding community dynamics. *Principes* 30 : 108-116.

- PRANCE G.T., RODRIGUES W.A., SILVA M.F. - 1976 - Inventário florestal de um hectare de mata de terra firme km 30 da Estrada Manaus-Itacoatiara. *Acta Amazonica* 6 : 9-35.
- PRÉVOST, M.F. - 1981 - Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire en Guyane. *Turrialba* 31 : 121-127.
- RÄSÄNEN M.E., SALO J.S., KALLIOLA R.J. - 1987 - Fluvial perturbation in the western Amazon river basin: Regulation by long-term sub-Andean tectonics. *Science* 238: 1398-1401.
- REVILLA J.C. - 1981 - Aspectos florísticos e fitossocioecológicos da floresta inundável (igapo) Praia Grande, Rio Negro, Amazônia, Brasil. Thesis INPA-FUA, Manaus.
- RICHARDS P.W. - 1969 - Speciation in the tropical rain forest and the concept of the niche. *Biol. J. Linn. Soc.* 1 : 149-153.
- RICHARDS P., WILLIAMSON G.B. - 1975 - Treefalls and patterns of understory species in a wet lowland tropical forest. *Ecology* 56: 1226-1229.
- RODRIGUES W.A. - 1961 - Estudio preliminar de mata de várzea alta de um ilha do baixo Rio Negro de solo argiloso e umido. *INPA (Botánica)* 10: 1-50.
- SALO J., KALLIOLA R., HÄKKINEN I., MÄKINEN Y., NIEMELA P., PUHAKKA M., COLEY P.D. - 1986 - River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* 322 : 254-258.
- SERVANT M., FONTES J-C., RIEU M, SALIÈGE J-F - 1981 - Phases climatiques arides holocènes dans le Sud-Ouest de l'Amazonie (Bolivie). *C.R. Acad. Sci. Paris* 292 : 1295-1297.
- SOUBIÉS F. - 1980 - Existence d'une phase sèche en Amazonie brésilienne datée par la présence de charbon dans les sols (6000-3000 ans BP). *Cah. ORSTOM, sér. Géol.* 2 : 133-148.
- STEBBINS G.L. - 1950 - Variation and evolution in plants. Columbia University press, New York.
- TRICART J. - 1974 - Existence de périodes sèches au Quaternaire en Amazonie et dans les régions voisines. *Rev. Géomorphol. Dyn.* 223 : 145-158.
- VALENCIA, R., BALSLEV, H., PAZ Y Mio, G. - 1994 - High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3(1): 21-29.
- VAN STEENIS C.G.G.J. - 1969 - Plant speciation in Malesia, with special reference to the theory of non-adaptative saltatory evolution. *Biol. J. Linn. Soc.* 1 : 97-133.
- WHITMORE T.C. - 1982 - On pattern and process in forests. In: Newman E.I. (Ed) The plant community as a working mechanism. Blackwell Scient. Publ., Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, pp. 45-59.