

EXISTE-T-IL UNE DIVERGENCE DE FORMES ET DE PROCESSUS ENTRE L'ÉQUATEUR ET LES HAUTES LATITUDES ? REGARD SUR LA GÉOMORPHOLOGIE ET LA VÉGÉTATION DES MILIEUX ALLUVIAUX

S. LAMOTTE

Laboratoire de botanique, USTL Montpellier II, CNRS URA 327 - Institut de botanique,
163, rue Broussonnet - 34000 MONTPELLIER - FRANCE

Résumé : La spécificité des milieux inondables est envisagée dans la continuité d'une réflexion générale sur les systèmes alluviaux tropicaux et tempérés.

Les contraintes climatiques des hautes latitudes ont des conséquences sur la forêt comparables aux contraintes édaphiques et hydriques qui s'exercent sur la forêt tropicale humide.

On a privilégié la dimension longitudinale des cours d'eau dans l'analyse des systèmes alluviaux des hautes latitudes. L'étude des milieux alluviaux tropicaux montre au contraire une continuité entre la plaine et ses bordures, et des échanges écologiques constants entre les deux.

Les formes sont diverses et répondent, en fonction de rythmes climatiques, géodynamiques et biologiques variables et combinés, aux mêmes processus évolutifs fondamentaux.

Mots-clés : Ecologie, plaines alluviales, latitudes, dynamique fluviale, forêts inondées, cours d'eau, structure des végétations, biodiversité.

Abstract: Specificity of alluvial media is approached following a general reflexion about alluvial tropical and temperate systems.

Climatic constraints at high latitudes have consequences on forests which can be compared to edaphic and hydric constraints on tropical rain forest.

Longitudinal dimensions of streams have been emphasized in the analysis of alluvial systems at high latitudes. Studies of alluvial tropical media show a continuity between alluvial plains and their edges, and constant ecological exchanges between them.

Forms are varied, as a function of climatic, geodynamical and biological rhythms, which are variable and combined. These forms respond to the same fundamental evolutionary processes.

Keywords: Ecology, alluvial plains, latitudes, fluvial dynamics, wetlands, streams, vegetation structure, biodiversity.

Introduction

La spécificité écologique des milieux inondables (GOPAL *et al.*, 1980 ; DECAMPS & NAIMAN, 1989), périodiquement submergés ou saturés d'eau et situés à la frontière entre les milieux aquatiques et terrestres, par la rencontre qu'ils impliquent entre les méthodes et les concepts de la limnologie et de l'écologie terrestre, était soulignée par JUNK (1980, 1989), et perceptible notamment à travers les travaux de NOIRFALISE & SOUGNEZ (1961), HARTOG & SÉGAL (1964) pour les végétations alluviales de climat tempéré.

La spécificité des écosystèmes alluviaux amazoniens, par l'étendue des espaces géographiques qu'ils concernent, ont conduit à considérer ces zones inondables comme un écosystème spécifique, ni terrestre, ni aquatique, et à l'étudier en tant que tel (JUNK 1980, 1986, 1989). En réponse à une réflexion sur le continuum fluvial à propos des cours d'eau de climat tempéré (VANNOTE *et al.*, 1980) et sur les écosystèmes liés aux cours d'eaux en milieu tempéré et arctique (HYNES, 1975 ; MINSHALL *et al.*, 1985 ; NAIMAN *et al.*, 1987), JUNK *et al.* proposaient, à la lumière de leurs observations en milieu tropical mettant en relief les larges dimensions des reliefs «The flood-pulse concept in river-floodplain systems» (1989), basé sur l'idée d'un écosystème de transition entre le milieu aquatique et le milieu terrestre, et où la masse d'eau qui transite annuellement dans les artères du réseau hydrographique, serait la principale force contrôlant la vie des plaines alluviales inondables.

L'étude botanique et géomorphologique de la plaine alluviale de Haute Amazonie apporte quelques éléments de réflexion sur la spécificité de ce milieu, et sur le rôle joué par les contraintes annuelles, climatiques et hydriques, sur la dynamique et la structure de la végétation des plaines inondables.

Dynamique fluviale et successions de végétations

La géomorphologie des plaines alluviales se caractérise sous toutes les latitudes par l'existence de levées longitudinales relativement bien drainées parallèles au cours du fleuve, séparées par des dépressions argileuses plus longuement inondées et à drainage déficient (STERNBERG, 1957, 1960 ; MICHEL, 1963 ; HICKIN, 1974 ; HICKIN & NANSON, 1975 ; NANSON, 1980 ; MICHEL & SALL, 1984 ; KALLIOLA & PUHAKKA, 1988 ; LAMOTTE, 1990). Du fait de la migration latérale des méandres, les reliefs sont de plus en plus anciens au fur et à mesure que l'on pénètre à l'intérieur des terres le long de l'axe des méandres.

Sous les hautes latitudes, les variations à grande échelle de la végétation sont également contrôlées par un complexe de gradients associés au temps et à l'élévation (KALLIOLA & PUHAKKA ⁽¹⁾ *op. cit.* citent plusieurs références à ce sujet). Les levées et les dépressions sont suffisamment contrastées pour donner lieu au développement en bandes distinctes de communautés de plantes repérables sur photographie aérienne. Cependant, la construction des levées est lente, les dépôts peu volumineux, et effectués au sein d'une dynamique fluviale peu active (courants et charge sédimentaire faibles). Les reliefs sont étroits, la durée de leur formation puis de leur évolution est longue, la durée d'inondation peu contrastée d'un site à l'autre. Ils sont progressivement masqués par le développement d'une végétation peu différenciable sur le terrain (NANSON, *op. cit.*). Les dépressions sont identifiées par leur drainage déficient caractéristique, mais les levées ne sont plus mentionnées en tant que telles, et seulement qualifiées de « well-drained floodplain areas » (KALLIOLA & PUHAKKA, *op. cit.*).

Le long d'un transect perpendiculaire à l'axe d'un méandre de la rivière Ucayali, à 200 km en amont d'Iquitos (Amazonie péruvienne), l'étude de la structure des végétations ligneuses montre l'existence sur les reliefs jeunes de deux grands types de végétations bien distincts structuralement et floristiquement, correspondant à l'alternance des levées et des dépressions (LAMOTTE, 1993).

(1) Laboratoire de Biologie, université de Turku, Finlande.

On rencontre, sur les jeunes levées inondées occasionnellement pendant une durée maximale de trois mois, la succession d'un stade graminéen à *Gynerium sagittatum* (Aubl.) Beauv. (Poaceae), d'un stade arbustif pionnier à *Cecropia membranacea* Trécul (Cecropiaceae), et d'un stade arborescent dominé par cinq espèces : *Ficus insipida* ssp. *insipida* Willd. (Moraceae), *Maquira coriacea* (Karst.) C.C. Berg (Moraceae), *Calycophyllum spruceanum* Benth. (Rubiaceae), *Guarea guidonia* (L.) Sleum. (Meliaceae), et *Sloanea* sp. (Elaeocarpaceae) (Fig.1). *F. insipida*, *C. spruceanum* et *M. coriacea* atteignent le statut d'émergents dans l'ensemble des forêts alluviales amazoniennes (HUBER, 1910 ; DUCKE & BLACK, 1953).

La durée d'inondation dans les dépressions oscille, pour la région considérée, entre 3 et 7 mois par an. Les dépressions profondes et parcourues de courants sont colonisées après chaque crue par *Paspalum fasciculatum* Willd. ex Flügge (Poaceae). La succession est stoppée dans le cas de forts courants car la végétation est déracinée chaque année par les eaux. *Cecropia latiloba* Miquel (Cecropiaceae) et *Echinochloa polystachya* (HBK) Hitchc. var. *spectabilis* (Poaceae) prospèrent dans les dépressions suffisamment profondes ou proches des chenaux principaux, où les courants sont modérés : les graines de ces deux espèces sont dispersées par l'eau, ainsi que par les poissons pour *C. latiloba* (RANKIN & MERONA, 1988 ; LAMOTTE, *op. cit.*). *Maclura tinctoria* (L.) D. Don ex Steud. s'installe conjointement avec *C. latiloba*, et ces deux espèces constituent une végétation ligneuse pionnière dans les dépressions anciennes isolées des courants. Si le taux de sédimentation est faible, l'évolution de la végétation est stoppée. Les populations pionnières se régénèrent alors sur place.

Ces arbres pionniers, par la prolifération de leurs axes due à la fois à une capacité réitérative marquée (LAMOTTE, 1993) et à la présence des racines-échasses chez *C. latiloba*, contribuent à la rétention des débris et sédiments transportés par les hautes eaux. Ils participent donc au processus de sédimentation, qui permet à long terme à des espèces moins tolérantes à l'inondation de s'implanter : *Annona hypoglauca* Mart. (Annonaceae), *Nectandra inundabilis* Rohwer (Lauraceae), *Laetia corymbulosa* Spruce ex Benth. (Flacourtiaceae)...

Dans les zones d'inondation annuelle et moyenne (3 à 5 mois), le schéma successional est divers en fonction des conditions du drainage. *Gynerium sagittatum* se développe dans les dépressions peu profondes isolées des courants, où le drainage est suffisant. L'espèce n'est remplacée ni par *C. membranacea*, dont les semis ne résistent pas à la submersion et ne subsistent pas sur les sites d'inondation annuelle, ni par *C. latiloba*, qui ne s'implante que là où les poissons disséminateurs peuvent circuler. Elle peut être remplacée par un stade de Graminées semi-aquatiques : *Echinochloa polystachya* et *Paspalum fasciculatum*. La dégénérescence du stade graminéen laisse place au développement de semis héliophiles variés, parmi lesquels les plus nombreux sont *Ficus insipida*, *Annona hypoglauca*, *Nectandra inundabilis*, *Laetia corymbulosa*, *Maquira coriacea*, et *Maclura tinctoria*. *Ficus insipida*, grégaire et de croissance rapide, constitue ensuite un stade pionnier arborescent. Si le drainage interne est bon, *Calycophyllum spruceanum* s'installe abondamment sous le couvert des *Ficus*. Si le drainage interne est déficient, *F. insipida* se développe avec *Maquira coriacea*. En outre, *Guarea guidonia*, *Sloanea* sp., et *Pseudobombax munguba* (Mart. & Zucc.) Dugand sont présentes ponctuellement.

La colonisation, puis le développement de la végétation dans les zones d'inondation annuelle sont donc soumis à l'influence des facteurs hydro-géomorphologiques suivants : durée d'inondation, circulation des courants, drainage, taux de sédimentation.

Structure verticale des forêts alluviales en milieu tropical humide

L'observation des végétations alluviales de Haute Amazonie (LAMOTTE, *op. cit.*) permet de mettre en relief trois situations caractéristiques (Fig.1).

1. Les processus successionnels, dans les végétations des levées occasionnellement inondées, aboutissent à la constitution d'une forêt stratifiée composée d'émergents (jusqu'à 45-50 m dans les forêts âgées), d'une strate moyenne dense (20-30 m), et d'un sous-bois.

2. Ces processus sont perturbés pour les levées basses inondées chaque année, où ils se traduisent notamment par le caractère compétitif et grégaire d'espèces arborescentes par ailleurs

émergentes dans les forêts anciennes de la plaine alluviale amazonienne. Ces espèces jouent le rôle de pionniers par leur abondance et leur compétitivité. Il n'y a pas d'émurgents dans ce type de forêt, dont la canopée est une strate continue de hauteur moyenne (20-30 m).

3. Les processus successionnels sont ralentis, voire indiscernables dans les zones longuement inondées. Les espèces pionnières se régénèrent faute de compétiteurs à croissance suffisamment rapide. Les émergents sont absents, le sous-bois est inexistant. La hauteur est réduite à moins de 20 m.

En résumé, suivant un gradient d'inondation parallèle au gradient d'intensité des facteurs abiotiques, les grandes espèces arborescentes disparaissent, supplantées par des forêts de plus en plus basses, où les niveaux du sous-bois sont de moins en moins fournis, puis enfin la végétation ligneuse ne se développe plus (Fig. 2).

La différenciation structurale des forêts en fonction de conditions édaphiques et hydriques contraignantes est confirmée par les travaux d'OLDEMAN (1974), JENIK (1976), KAHN (1983) et LAUMONIER (1991) pour les Tropiques humides, et peut être interprétée comme l'expression d'un contexte écologique précis (LAMOTTE, *op. cit.*) dans lequel les contraintes édaphiques entraînent une simplification de la structure et la réduction de la biodiversité, d'une façon comparable au rôle des contraintes climatiques sur les forêts des hautes latitudes (RICHARDS, 1952).

Structure horizontale des forêts amazoniennes

La dynamique fluviale est particulièrement active en Haute Amazonie du fait de sa position au pied des Andes, et du fait de la pulsation annuelle, unique et concentrée dans le temps des eaux drainées sur un bassin-versant situé dans l'hémisphère sud mais proche de l'Equateur. Le milieu est une mosaïque d'unités géomorphologiques, tributaire des dimensions des reliefs, dont l'organisation est subordonnée à la combinaison de divers facteurs : direction et force des courants, rythme et ampleur des crues, drainage, nature et répartition des dépôts sédimentaires, proximité des chenaux.

Il y a théoriquement autant de successions possibles que de situations géomorphologiques et historiques différentes, et l'influence de la dynamique fluviale, qui se fait d'autant plus sentir que les reliefs sont jeunes et proches des axes de passage des courants, exerce une pression sur la diversité spécifique et structurale des végétations.

Par contre, les forêts d'interfluves sont organisées en une mosaïque forestière gouvernée par les processus dynamiques inhérents à la forêt elle-même. La maille de cette mosaïque est relative à la dimension des chablis (OLDEMAN, *op. cit.* ; HALLÉ *et al.*, 1978 ; TORQUEBIAU, 1985). C'est également dans ces forêts, au développement principalement contrôlé par des interactions biotiques librement exprimées, que la diversité spécifique est la plus importante, comme cela a été démontré par l'ensemble des inventaires floristiques comparatifs entre les zones non inondables, et inondables, y compris les végétations inondables d'interfluves (DUMONT *et al.*, 1990 ; KAHN, ce vol.).

Entre ces deux schémas existe une infinité de situations possibles.

Forêt alluviale - Forêt d'interfluve

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 germent à la faveur d'une succession d'années « sèches » dans des secteurs d'où elles seraient absentes en cas d'inondation régulière, tandis que des plantes disséminées par l'eau sont absentes de ces sites où leurs graines n'ont pu être déposées. Il existe de ce fait un gradient dans la répartition des espèces, parmi lesquelles il est bien difficile de séparer nettement les espèces d'affinité ripicole des autres. HUBER (1910), DUCKE & BLACK (1953), AUBREVILLE (1965), séparaient nettement la flore alluviale de la

flore d'interfluves, tandis que GENTRY (1986, 1992) démontre un net clivage entre les flores par type d'habitat (forte diversité β), et que certains inventaires recensent des espèces communes aux interfluves et à la plaine inondable (PIRES, 1978 ; KLINGE *et al.*, 1990).

Le système fluvial : gradient linéaire ou aréolaire ?

L'extension latérale généralement réduite des plaines alluviales sous les hautes latitudes 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). L'évolution des paysages alluviaux y est freinée par le stockage saisonnier de l'eau sous forme de neige ou de glace, simultanément à la baisse des températures et au raccourcissement de la photopériode. Le climat peu agressif pour les sols, la charge sédimentaire et le volume des eaux en circulation généralement relativement réduits, se combinent pour engendrer une dynamique fluviale comparativement peu active. Par contre, la géodynamique des milieux alluviaux se traduit dans le cas des grands fleuves tropicaux par des reliefs de dimensions plus importantes, naturellement engendrée par les mêmes lois physiques que sous les hautes latitudes (LEOPOLD & LANGBEIN, 1966 ; STERNBERG, 1957).

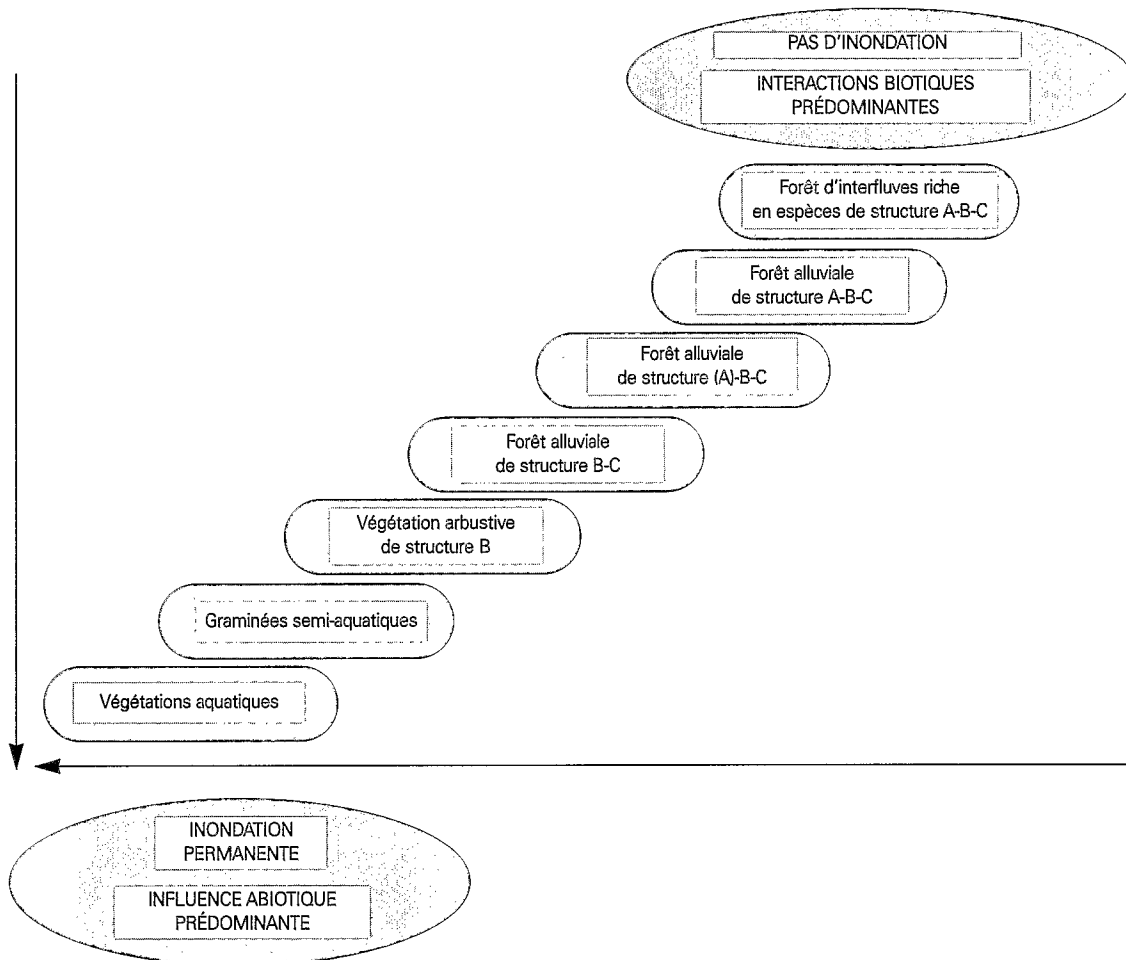


Figure 1

Schémas successionnels variables selon les conditions du drainage et la durée d'inondation. Les noms soulignés correspondent aux espèces particulièrement tolérantes à l'inondation.

Les vastes dimensions de la plaine alluviale amazonienne et l'absence de limite entre les forêts d'interfluves et les végétations alluviales, le long d'un gradient qui s'étend des forêts non inondables jusqu'aux populations d'espèces dont l'écologie est étroitement liée à la présence de l'eau, tendent à montrer que ce cours d'eau et ses bordures constituent un système ouvert et dépendant des échanges latéraux avec les milieux adjacents. La forte productivité primaire des eaux stagnantes (FITTKAU *et al.*, 1975 ; HOWARDS-WILLIAMS & JUNK, 1976, 1977 ; RAI & HILL, 1984 ; FISHER *et al.*, 1991), et les échanges constants qui ont lieu entre ces dernières et les eaux courantes (IRMLER, 1979 ; NORTCLIFF & THORNES, 1988) renforcent l'idée d'une continuité entre les deux types de milieux.

Contraintes abiotiques et biodiversité

Des mesures permettraient probablement de montrer 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 sous les hautes latitudes. 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, et susceptible de favoriser la diversité biologique propre à ces régions, même face aux conditions imposées par la dynamique fluviale. En outre, l'amplitude des reliefs alluviaux des grands fleuves tropicaux permet l'existence d'habitats divers colonisés par des espèces qui leur sont adaptées, soit qu'elles aient évolué au sein de ce milieu, soit qu'elles se soient introduites à partir de biotopes extérieurs aux bassins-versants (LAMOTTE, *op. cit.*).

La limite des plaines alluviales perçue le long des cours d'eau sous les hautes latitudes devient indiscernable en milieu tropical. 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, tandis que les dimensions des végétaux restent globalement constantes.

Contrairement à ce qui se passe sous les hautes latitudes, l'activité des rivières tropicales n'englobe pas le remaniement de dépôts glaciaires ou périglaciaires. Les paysages tropicaux sont 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 (DOUGLAS, *in* WHITMORE *et al.*, 1982).

On peut cependant émettre l'hypothèse que les contraintes géomorphologiques et hydriques annuelles qui s'exercent sur les végétations alluviales des milieux tropicaux, tandis que la composante climatique à long terme fluctue lentement, soient comparables dans leurs conséquences aux contraintes d'un climat sec ou tempéré au sein duquel la sécheresse, le froid, ou les contrastes de température et de photopériode, limitent le développement des végétations à un stade d'équilibre avec le milieu, tandis que c'est la composante pédologique qui évolue lentement.

L'influence de contraintes rythmées annuelles conditionnerait dans les deux cas l'existence d'une moindre diversité spécifique, de taxons plus spécialisés, d'un mode végétatif de reproduction plus fréquent, etc. Il est intéressant de noter que les forêts périodiquement inondées des plaines alluviales tropicales ont une croissance annuellement rythmée induite par l'alternance de périodes végétatives et de périodes de repos, qui se traduit, comme pour les arbres des hautes latitudes, par la présence de cernes de croissance chez les espèces ligneuses (WORRES, 1985 ; 1986, 1989).

Conclusion

"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 *et al.*, 1982).

Depuis les zones équatoriales jusqu'aux latitudes élevées, les phénomènes géodynamiques et biologiques se déroulent à des échelles de temps et d'espace différentes : dimensions spatiales réduites et lente évolution pour les premiers sous les hautes latitudes, vitesse d'évolution accélérée

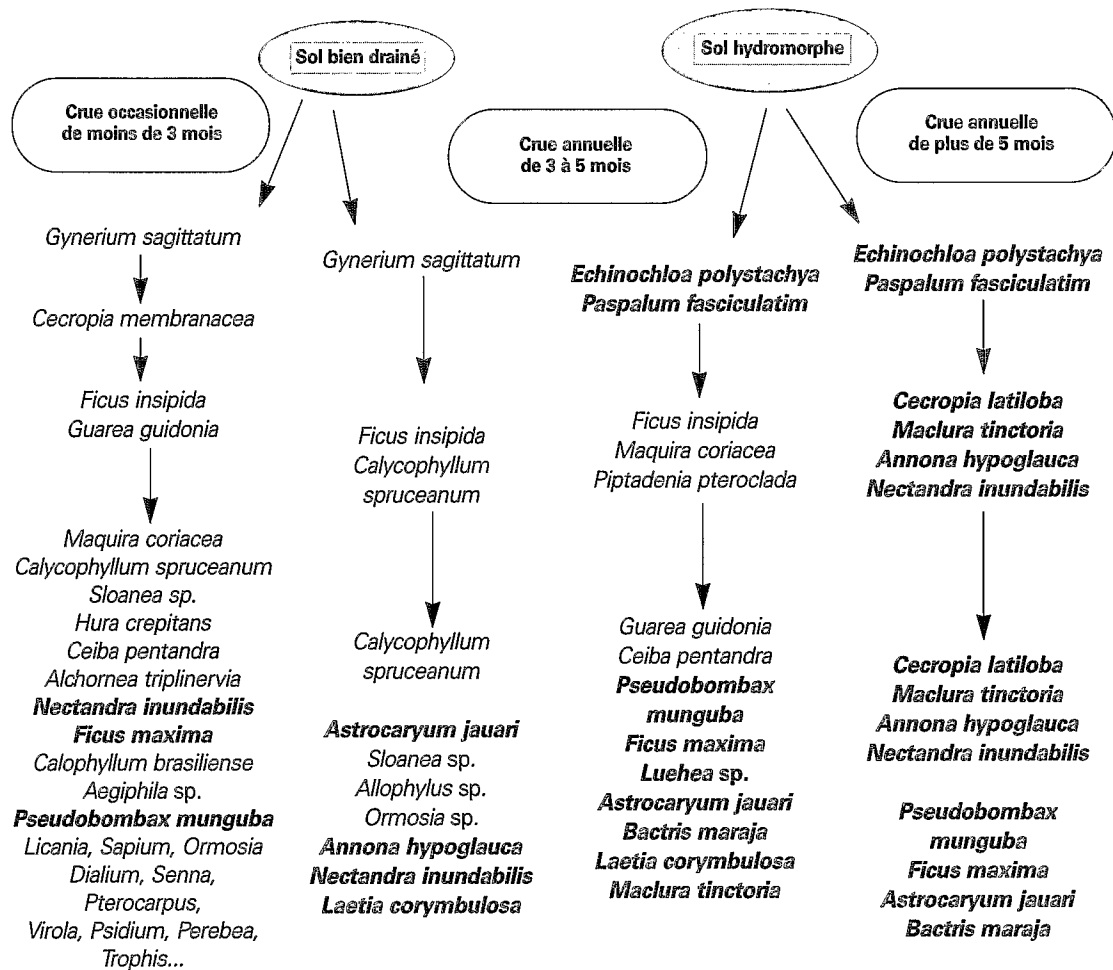


Figure 2

Structure des végétations alluviales, conditionnée par l'intensité des contraintes abiotiques. A : canopée 30-50 m, B : strate arborescente 20-30 m, C : strate arbustive de sous-bois.

pour les seconds en climat équatorial. Ce gradient latitudinal se traduit sur la diversité, la structure et le mode de reproduction des végétaux. Or, s'il varie avec la distance à l'Equateur, il s'exprime aussi sous les tropiques humides depuis la forêt tropicale dense jusqu'aux végétations alluviales inondées annuellement. Il n'est donc pas inhérent à la latitude.

Par ailleurs, la disparité des dimensions des reliefs alluviaux entre basses et hautes latitudes n'existe peut-être pas chez les végétaux : les plantes n'ont-elles pas des caractéristiques biologiques (dimensions, durée de vie par type biologique) généralement comparables d'une région à l'autre ?

La disparité des milieux alluviaux en fonction de la latitude ne serait pas inhérente à l'essence des phénomènes en mouvement, mais résulterait de la variabilité des dimensions spatiales et temporelles des phénomènes géodynamiques, combinée avec l'uniformité relative des caractères biologiques fondamentaux.

Les formes, diverses, répondraient en fonction de rythmes climatiques, géodynamiques et biologiques variables et combinés, aux mêmes processus évolutifs.

Remerciements : Ministère de la Recherche et de la Technologie (France), ORSTOM-MAA, IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana, Iquitos, Pérou), laboratoire de Botanique USTL Montpellier, laboratoire de Biotechnologie ORSTOM-Montpellier. Je remercie vivement Michel GODRON, Francis HALLÉ et Sevastianos Roussos pour leurs critiques et suggestions.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBRÉVILLE A. - 1965 - Principes d'une systématique des formations végétales tropicales. *Adansonia*, 5 (2) : 153-169.
- DECAMPS H., NAIMAN R.J. - 1989 - L'écologie des fleuves. *La Recherche*, 20 (208) : 310-319.
- DUCKE A., BLACK G.A. - 1953 - Phytogeographical notes on the Brazilian Amazon. *Anais Acad. Bras. Cienc.*, 25 (1) : 1-46.
- 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. *Forest Ecology and Management*, 33/34 : 125-139.
- FISHER T.R., LESACK L.F.W., SMITH L.K., - 1991 - Input, recycling, and export of N and P on the Amazon floodplain at Lake Calado. *In: Phosphorus cycles in terrestrial and aquatic ecosystems*. H. TESSEN, D. LÓPEZ-HERNANDEZ & I.H. SALCEDO (eds.). Scope Reg. Workshop Proc.
- FITTKAU E.J., IRMLER U., JUNK W.J., REISS F., SCHMIDT 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.
- GENTRY A. H. - 1986 - An overview of neotropical phytogeographic patterns with an emphasis on Amazonia. 1° Simp. do Trópico Umido, Belém, 12-17 Nov. 1984, vol. II : 19-35.
- GENTRY A.H. - 1992 - Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos*, 63 : 19-28.
- GOPAL B., TURNER R.E., WETZEL R.G., WHIGHAM D.F. - 1980 - (EDS.) - *Wetlands Ecology and Management*, N.I.E., I.S.P., New-Dehli.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B. - 1978 - *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer Verlag (ed.), 441 p.
- HARTOG G. DEN, SEGAL S. - 1964 - A new classification of the water-plant communities. *Acta Bot. Neerl.*, 13 : 367-393.
- HICKIN E.J. - 1974 - The development of meanders in natural river-channels. *Amer. J. of Sciences*, 274 : 414-442.
- 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.
- HOWARDS-WILLIAMS C., JUNK W.J. - 1976 - The decomposition of aquatic macrophytes in the floating meadows of a Central Amazonian várzea lake. *Biogeographica*, 7 : 115-123.
- HOWARDS-WILLIAMS C., JUNK 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.
- HUBER J. - 1910 - Mattas e madeiras amazônicas. *Bol. Mus. Para. Hist. Nat. E. Goeldi*, 6 : 91-225.
- HYNES H.B.S. - 1975 - The stream and its valley. *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh.*, 19 : 1-15.
- 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.
- JENIK 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.
- JUNK W.J. - 1980 - Areas inundáveis : Um desafio para limnologia. *Acta Amazonica*, 10 (4) : 775-795.
- JUNK 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.
- JUNK W.J. - 1989 - Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. *In: Tropical Forests : Botanical dynamics, Speciation and Diversity*. M.B. HOLM-NIELSEN, I.C. NIELSEN, H. BALSLEV (eds.), Academic Press : 47-63.
- JUNK W.J., BAILEY P.B., SPARKS 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.
- KAHN F. - 1983 - Architecture comparée de forêts tropicales humides et dynamique de la rhizosphère. Thèse d'Etat USTL Montpellier II, 426 p.
- KAHN F. - 1996 - Richesse en genres et en espèces de Palmiers des forêts amazoniennes : phytogéographie, diversité et évolution. Act. Coll. Internat. Phytogéo. Trop. Paris, juin 1993. (le présent volume).
- KALLIOLA R., PUHAKKA M. - 1988 - River dynamics and vegetation mosaicism: a case study of the River Kamajohka, Northernmost Finland. *J. of Biogeography*, 15 : 703-719.
- 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.
- LAMOTTE S. - 1990 - Fluvial dynamics and succession in the Lower Ucayali River Basin. *Forest Ecology and Management*, 33/34 : 141-156.
- LAMOTTE S. - 1993 - Essai d'interprétation dynamique des végétations en milieu tropical inondable : la plaine alluviale de Haute Amazonie. Doctorat, USTL Montpellier II, Orstom (publ.), Coll. TDM, 423 p.
- LAUMONIER Y. - 1991 - Flore et biogéographie des forêts denses équatoriales de Sumatra. Thèse d'Etat univ. P. Sabatier Toulouse, 350 p.
- LEOPOLD L.B., LANGBEIN W.B. - 1966 - River meanders. *Scientific American*, 214 (6) : 60-70.
- MICHEL P. - 1963 - Les bassins des fleuves Sénégal et Gambie. Etude géomorphologique. Thèse d'Etat, univ. de 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.

- MINSHALL G.W., CUMMINS K.W., PETERSEN R.C., CUSHING C.E., BRUNDS D.A., SEDELL J.R., VANNOTE R.L. - 1985 - Developments in stream ecosystem theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42 : 1045-1055.
- NAIMAN R.J., MELILLO J.M., LOCK M.A., FORD T.E. - 1987 - Longitudinal patterns of ecosystem processes and community structure in a subarctic river continuum. *Ecology*, 68 (5) : 1139-1156.
- NANSON G.C. - 1980 - Point-bar and floodplain formation of the meandering Beatton River, Northeastern British Columbia, Canada. *Sedimentol.*, 27 : 3-29.
- NOIRFALISE A., SOUGNEZ N. - 1961 - Les forêts riveraines de Belgique. *Bull. J. Bot. Bruxelles*, 31 : 199-287.
- NORTCLIFF S., THORNES J.B. - 1988 - The dynamics of a tropical floodplain environment with reference to forest ecology. *J. of Biogeography*, 18 : 49-59.
- OLDEMAN R.A.A. - 1974 - L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire Orstom n° 73, 204 p.
- PIRES J.M. - 1978 - Les écosystèmes forestiers de l'Amazonie brésilienne : description, fonctionnement et les recherches nécessaires. In: Ecosystèmes forestiers tropicaux, Unesco/Fao : 660-680.
- RAI H., HILL G. - 1984 - Primary production in the Amazonian aquatic ecosystem. In: The Amazon. H. SIOLI (ed.), W.J. JUNK (publ.), Dordrecht : 15-46.
- 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 : 202-228.
- RICHARDS P.W. - 1952 - The tropical rain forest. Reprint 1981. Cambridge Univ. Press, Londres, 450 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. 18^e congrès international de Géographie, Rio de Janeiro, 1956 : 399-424.
- TORQUEBAU E. - 1985 - The tropical rain forest mosaic pattern with special reference to Indonesia. Tropical Forest Biology Program, Biotrop, 68 p.
- 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.
- 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.
- WHITMORE T.C., FLENLEY J.R., HARRIS D.R. - 1982 - The Tropics as a norm in Biogeography? *The Geographical J.*, 148 (1) : 8-9.
- WORBES M., 1985. Structural and other adaptations to long-term flooding by trees in Central Amazonia. *Amazoniana*, 9 (3) : 459-484.
- WORBES M. - 1986 - Site conditions and growth of Central Amazonian inundation forests. *Scripta Geobot.*, 17 : 1-112.
- WORBES M. - 1989. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the Neotropics. *IAVA Bull.*, 10 (2) : 109-122.