

VARIATIONS SPATIALES DE LA RICHESSE ET DE LA DIVERSITÉ DU PEUPEMENT ARBORÉ EN FORÊT GUYANAISE

M-F. PRÉVOST* & D. SABATIER**

* Laboratoire d'Ecologie et de Botanique, centre ORSTOM, B.P. 165, F 97323 Cayenne Cedex.

** Laboratoire de Botanique tropicale, 163, rue A. Broussonnet F 34000 Montpellier.

Résumé : En forêt tropicale humide, richesse et diversité spécifiques sont presque toujours très élevées. Il n'en demeure pas moins que ces descripteurs prennent des valeurs très variables dans l'espace et dans le temps. Ces fluctuations ont été mises en relation soit avec la genèse des peuplements et donc la proximité des centres de dispersions (refuges, centres de spéciation), soit avec les facteurs écologiques, tels que : gradients climatiques, géographiques ou altitudinaux ; successions secondaires ; fertilité chimique ou physique des sols.

Grâce à une trentaine d'hectares d'inventaires que nous avons réalisés dans cinq stations de Guyane française et aux connaissances acquises dans une sixième (MORI & BOOM, 1987), nous montrons que le peuplement arboré présente des variations notables de ces descripteurs, tant à l'échelle régionale qu'à celle de la station. A chacun de ces niveaux de perception, la dynamique sylvigénétique peut rendre compte des fluctuations observées.

Mots-clés : Forêt tropicale, diversité spécifique, arbres, sylvigénèse.

Abstract: Species richness and diversity are almost always great in humid tropical forests. However, the values of these descriptors vary considerably in space and time. Fluctuations have been related either to the genesis of communities and hence the distance from centres of dispersion (refugia, centres of speciation) or to ecological factors such as climatic, geographical or altitudinal gradients, secondary successions and chemical or physical soil fertility. Data from the authors' inventory of some 30 hectares at five research stations in French Guiana and knowledge gained at a sixth one (MORI & BOOM, 1987) are used to show that there are considerable variations in these tree community descriptors at both regional and station scales. Tree fall gap dynamics might explain the fluctuations observed at each level of perception.

Keywords: Tropical forest, species diversity, trees, sylvigénesis.

Introduction

En forêt tropicale humide, richesse et diversité spécifiques sont toujours très élevées mais prennent des valeurs significativement différentes d'une région à l'autre, d'une station à l'autre et d'un échantillonnage à l'autre dans une même station.

Ces différentes échelles spatiales se doublent d'échelles temporelles, de celle de la spéciation à celle de la sylvigénèse en passant par celle des grands changements climatiques, comme ceux du Pléistocène. La variabilité de la richesse et de la diversité des peuplements forestiers tropicaux est loin d'être parfaitement explorée à ces différentes échelles.

Cependant, l'intérêt tant pratique que théorique ne manque pas. L'aménagement forestier souvent considéré comme une parade possible envers les destructions par surexploitation ou mauvaise exploitation nécessite, entre autre, une réduction locale de la diversité. A l'idée de remplacer le peuplement forestier par une culture monospécifique se substitue peu à peu celle de le densifier en essences commerciales.

A l'opposé, la conservation rend obligatoire le maintien d'une richesse et d'une diversité maximales après localisation des « gisements ».

L'existence de zones géographiques où la richesse floristique est très élevée, associée ou non à un taux d'endémisme important, a évoqué pour certains (PRANCE, 1982 ; GENTRY, 1982a ; GRANVILLE, 1982, pour l'Amazonie par exemple) les bouleversements climatiques du passé et leur écho dans la végétation actuelle sous forme d'anciens refuges.

Ces variations de richesse et de diversité en forêt tropicale ont tardé à être mesurées de manière intensive et homogène, cela en raison des difficultés matérielles que cela représente. C'est GENTRY (1982b, 1988,...) qui a le plus intensivement exploré les variations de richesse des peuplements végétaux tropicaux en fonction des grands gradients géographiques et des facteurs environnementaux (climatiques) à l'échelle continentale. Il dégage diverses tendances et, notamment, une relation nette mais non absolue entre augmentation des précipitations et augmentation de la richesse spécifique. Relation parfaitement mise en évidence à l'échelle régionale au Ghana (HALL & SWAINE, 1976).

A l'échelle d'un très grand bassin comme celui de l'Amazone, cette tendance se confirme mais avec une très importante variabilité (NELSON, 1992). Malgré des pluviométries et des situations édaphiques comparables, les stations de Manaus et Altamira montrent des richesses du peuplement arboré très différentes, nettement supérieures à Manaus.

Pour l'auteur, il faut ici prendre en considération l'histoire ancienne des peuplements, leur situation de part et d'autre du couloir sec amazonien qui limite fortement les possibilités de migration des espèces, de l'ouest, riche en espèces, vers l'est plus pauvre.

A une échelle locale, celle du volcan Barva au Costa Rica, (HEANEY & PROCTOR, 1990), les facteurs environnementaux et notamment l'étagement climatique ont une influence très marquée sur la richesse du peuplement. Celle-ci croît tout d'abord avec l'altitude, jusqu'à 500 m, puis diminue régulièrement.

A l'échelle de la station, les variations de la richesse et de la diversité du peuplement forestier sont rarement mesurées. Certaines méthodes d'évaluation visent même à s'affranchir des variations locales, comme par exemple le relevé par point quadrat (point centered quarter, COTTAM et CURTIS, 1956).

HUBBELL & FOSTER (1983), à Barro Colorado, calculent, pour un inventaire de 50 ha, une courbe de recrutement (aire/espèces) moyenne, attribuant à l'agrégativité les fortes différences entre variance observée et calculée, du nombre d'espèces par unité de surface.

Enfin, quelques auteurs, de BRÜNIG (1973) à SILDARRIAGA *et al.* (1988) par exemple, abordent l'échelle temporelle dans le cadre des successions secondaires montrant une variation du nombre d'espèces en relation avec l'âge du peuplement.

En Guyane française, nous étudions les variations de richesse et de diversité du peuplement arboré (diamètre à 1,3 m > 10 cm) à trois échelles spatiales :

- régionale, par le biais de quelques inventaires, encore trop peu nombreux pour constituer un échantillonnage des diverses situations climatiques, géologiques, pédologiques..., mais qui permettent, néanmoins, d'esquisser un premier tableau suivant un gradient nord-sud ;
- stationnelle par le biais d'un échantillonnage plus précis dans deux des stations étudiées ;
- de la parcelle dans l'une des stations où nous disposons d'inventaires de grandes dimensions (10 et 5 ha.)

NELSON *et al.* (1990), NELSON (1992) ont montré tout l'intérêt des mesures exactes de richesse et de diversité, notamment dans le contexte de la mise en évidence des refuges forestiers et des centres d'endémisme au Brésil. C'est dans le même état d'esprit que nous avons, depuis 1987, entrepris une campagne d'inventaires forestiers par transects de 20 x 500 m dans différentes stations en Guyane française.

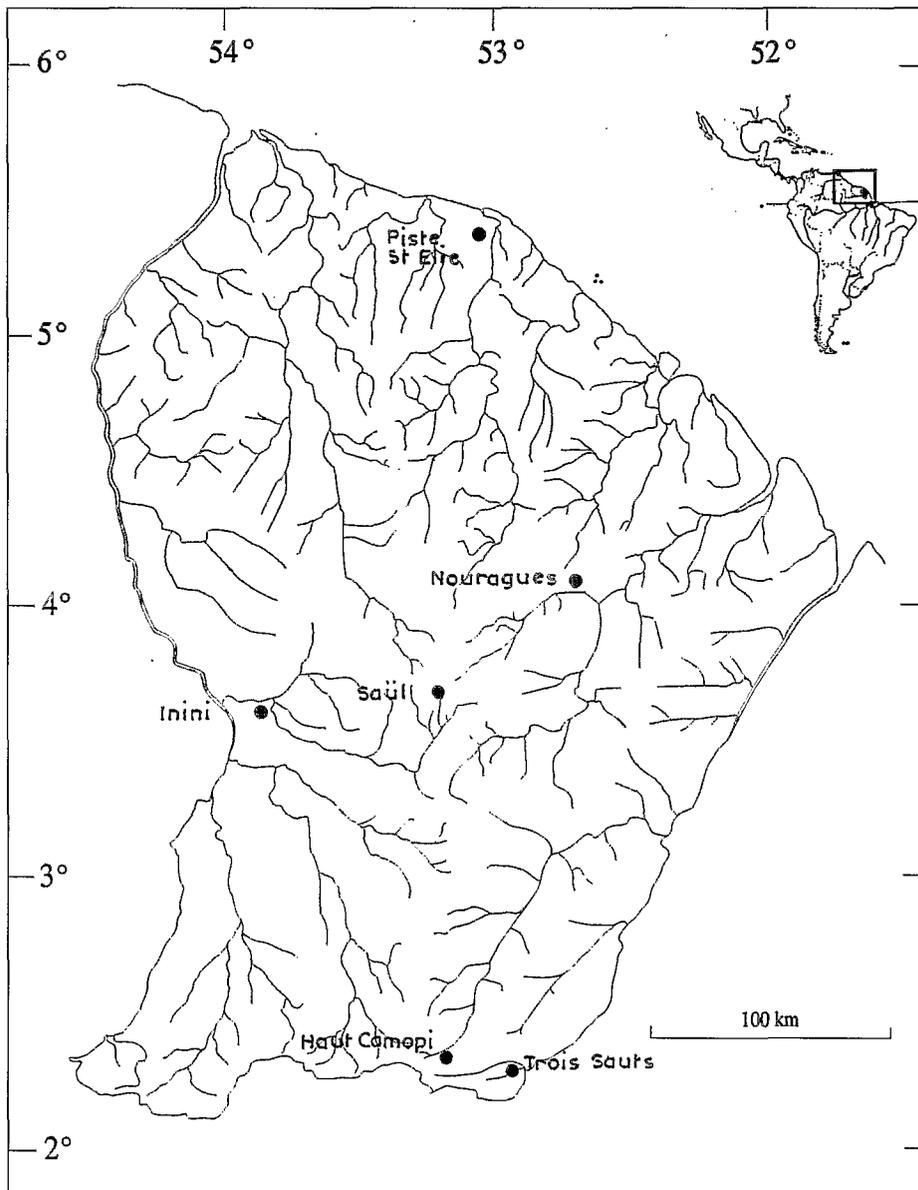


Figure 1

Carte des sites inventoriés en Guyane française.

Nous voulons ici, pour ce premier exposé sur l'ensemble des données récoltées en Guyane française, insister sur la variabilité des résultats obtenus. Nous pensons que cette variabilité inter et intra-stationnelle encore très peu étudiée ailleurs est riche en informations et souhaitons avant tout faire état de ces variations et de leur mise en évidence.

Nous n'aborderons donc pas de manière exhaustive les facteurs de ces variations qui sont fort nombreux (ZOBEL, 1992), mais évoquerons celui qui relie le plus simplement les observations à différentes échelles.

Les sites étudiés

Nous avons appliqué, dans chacune des cinq stations étudiées (Fig.1) la méthode du transect, de 20 m de large et si possible de 500 m de long, en positionnant celui-ci de sorte à minimiser les variations édaphiques. Ceci pose toutefois quelques problèmes lorsque le relief est disséqué, comme le sont les modelés en demi-orange. Les inventaires sur transects se répartissent comme suit :

HAUT CAMOPI	1,5 ha
ININI	2 ha
NOURAGUES	4,8 ha
PISTE DE ST ELIE	7 ha. (dont 6 inclus dans de plus vastes parcelles)
TROIS SAUTS	0,8 ha

L'une des stations (Piste de St Elie) a fait l'objet d'inventaires exhaustifs sur parcelles (1, 5, 10 ha) et d'un inventaire point quadrat de 4 000 m avec un pas de 20 m. La finalité des premiers est d'étudier les variations locales de composition, de richesse et de diversité du peuplement ainsi que le comportement des espèces vis-à-vis des facteurs édaphiques. Le second est un point de comparaison avec la station de Saül, étudiée par S. MORI du New-York Botanical Garden et qui se révèle être le site le plus riche de Guyane française (MORI & BOOM 1987).

La richesse des sites étudiés

En Guyane française, les variations à l'échelle régionale sont encore mal documentées, compte tenu de la variété des substrats, d'un net mais complexe gradient climatique nord-sud (4 000 mm de pluie au nord-est et guère plus de 2 000 mm au sud), de la topographie et de la pédologie.

Les données disponibles (Fig. 2a et 2b) permettent d'envisager les grandes lignes de ces variations :

- une zone centrale (Saül) où la forêt est très riche en espèces arborescentes ;
- une zone sud relativement plus pauvre que partout ailleurs, (Haut-Camopi, Trois-Sauts) ;
- le Nord, l'Est et l'Ouest présentant une richesse moyenne (Inini, Nouragues, Piste de St Elie).

Ce type de comparaison, souvent rencontré dans la littérature présente plusieurs faiblesses :

- la méthode du transect et plus encore celle du point quadrat, par son échantillonnage sur de grandes distances, enregistrent une part de diversité (entre communautés) et, de ce fait, rendent les comparaisons délicates. Les différences entre sites pourraient n'être fonction que de la diversité des biotopes, et non de celle des communautés occupant ces biotopes. Il semble que cette restriction ne remette pas en cause le résultat de la comparaison des richesses entre Saül et Piste de St Elie ; les deux inventaires par point quadrat interceptent des situations édaphiques comparables.
- le faible nombre de mesures ne permet pas de tester la variabilité du phénomène.

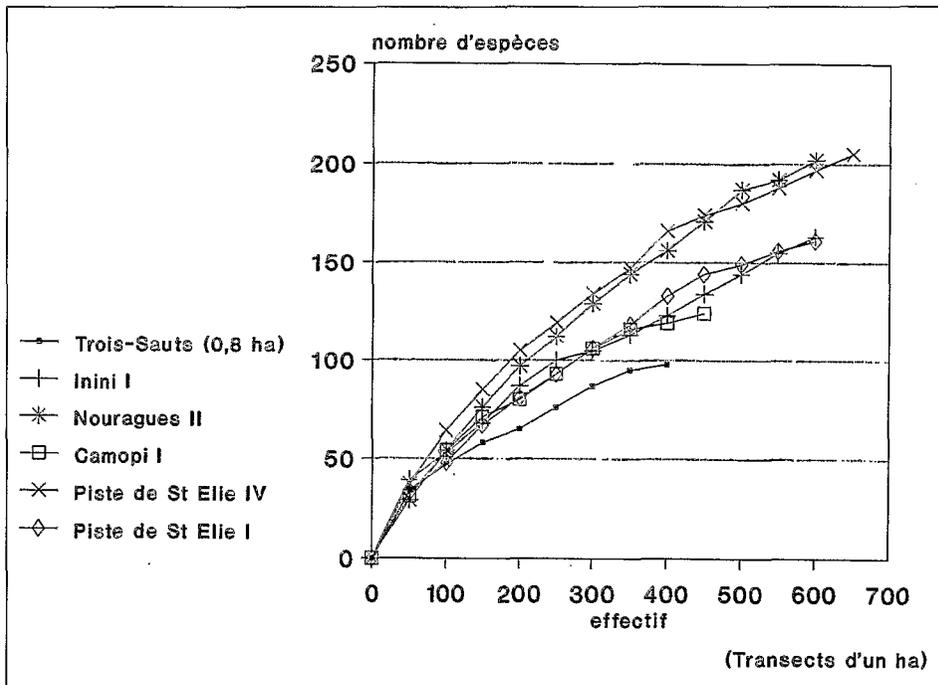


Figure 2a
 Comparaison des richesses stationnelles, courbes de recrutement sur transects.

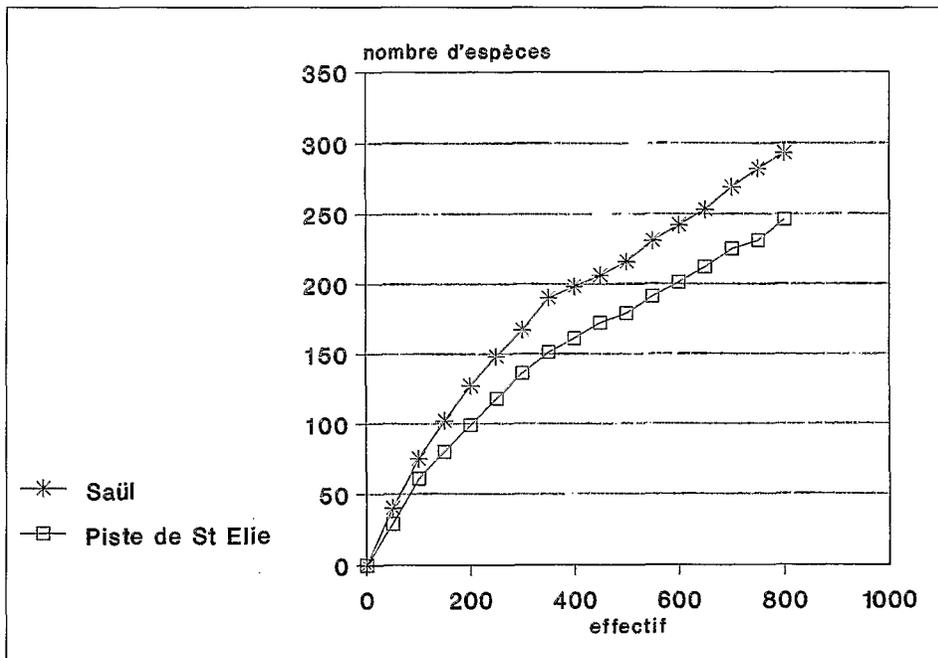


Figure 2b
 Comparaison des richesses stationnelles, statistiques par point quadrat.

Variation de la richesse du peuplement arboré à l'échelle stationnelle : l'exemple de la forêt de la Piste de St Elie

Pour cette station, nous avons, entre 1987 et 1991, inventorié 20 ha. de forêt. Les parcelles étudiées se distribuent ainsi :

- une parcelle de 10 ha. (1 000 x 100 m) ;
- une parcelle de 5 ha (500 x 100 m) ;
- deux parcelles de 1 ha (100 x 100 m) ;
- une parcelle de 2 ha (200 x 100 m).
- un transect de 1 ha (500 x 20 m) sur crête ;
- six transects de 1 ha inclus dans les parcelles.

Disposant de 19 parcelles carrées de 1 ha., il est possible d'estimer la richesse moyenne d'une parcelle de un ha ; nous ferons de même pour les 7 transects d'un ha (Fig. 3).

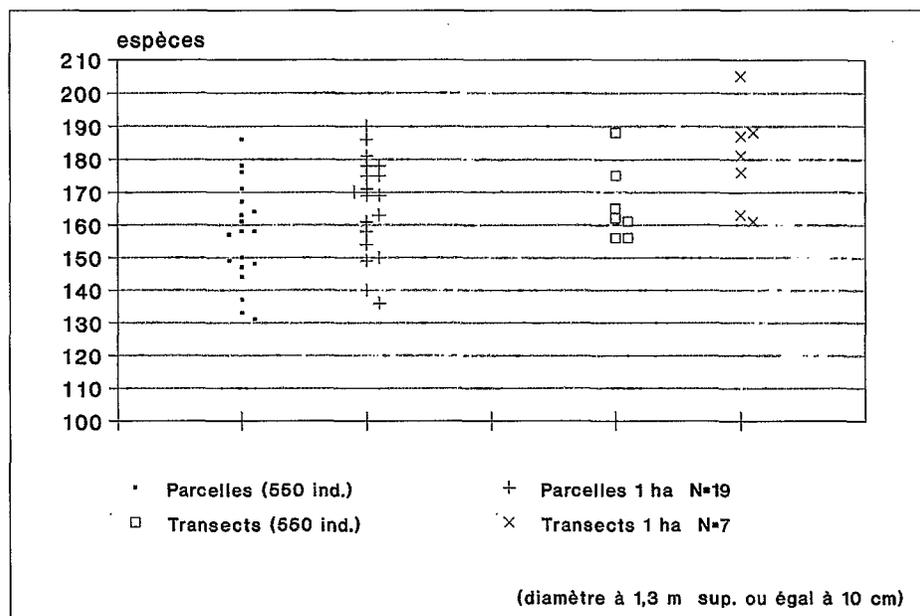


Figure 3
Variabilité de la richesse des parcelles étudiées au site piste de St Elie.

Concernant les 550 premiers individus de chaque relevé (plus grand nombre commun), la moyenne s'établit à 157 ($\hat{A} = 14,8$) dans le cas des parcelles carrées, à 166 ($\hat{A} = 11$) dans le cas des transects.

Pour les parcelles carrées, les valeurs minimales sont de 134 espèces pour les 550 premiers individus et de 140 pour la parcelle entière ; les valeurs maximales sont de 186 pour les 550 premiers individus et de 190 pour la parcelle entière. L'amplitude des variations est donc très importante (~ 50 espèces) et le reste dans le cas des transects. La comparaison des stations nécessite donc un nombre important de relevés, ce qui n'est réalisé qu'entre Piste de St Elie et Nouragues (respectivement 7 et 5 transects, tableau ci-dessous). Le test U de MANN et WHITNEY peut être appliqué aux deux séries de mesures de richesses pour les 450 premiers individus (plus grand nombre commun) ; il montre qu'elles ne sont pas significativement différentes ($U = 16$, $U_0 = 17,5$, $P >> 0,05$).

ST ELIE : 136, 141, 144, 146, 146, 158, 174
NOURAGUES : 112, 142, 143, 160, 169

La question de la signification écologique de ces variations de richesse spécifique doit être abordée. HUBBEL & FOSTER (1983) insistent sur les conséquences de la distribution agrégative de la plupart des espèces, montrant qu'une fraction de parcelle forestière est toujours moins riche en espèces que ne le laissent prévoir le nombre total d'espèces et la distribution d'abondance de celles-ci pour l'ensemble de la parcelle, suivant l'hypothèse nulle d'une distribution aléatoire des individus.

Il est clair que la concordance des distributions spatiales d'un petit nombre d'espèces dominantes suffit à expliquer localement une chute importante de richesse. La comparaison des courbes de recrutement et des distributions d'abondances des parcelles 4B et 10B, respectivement la plus pauvre et la plus riche de la Piste de St. Elie, est éloquent à ce sujet (Fig. 4a et 4b).

Quatre espèces représentent plus de 28 % du peuplement de la parcelle 4B : la plus abondante d'entre elles, une Lecythydaceae, *Lecythis idatimon* Aubl., atteint 11 % du peuplement.

En 10B, au contraire, les quatre espèces les plus abondantes ne représentent que 17 % du peuplement. Celui-ci est dominé par une autre Lecythydaceae, *Eschweilera parviflora* (Aubl.) Miers, qui atteint 6,3 % du peuplement.

Cependant, les parcelles échantillons de 1 ha sont de taille parfaitement arbitraire et ne reflètent pas fidèlement les variations spatiales de richesse et de diversité. Très souvent, elles comportent plusieurs types de sol, ne sont pas de topographie uniforme et recourent fort probablement différentes phases de la mosaïque sylvigénétique. Il serait par ailleurs très intéressant d'essayer de relier les variations de richesse et de diversité aux facteurs écologiques.

Nous avons mis au point un procédé informatique (sous logiciel dBASE IV) qui permet de localiser sur une parcelle les poches de faible ou forte diversité. Celui-ci consiste à réaliser des balayages successifs de la parcelle étudiée à l'aide de fenêtres mobiles de taille croissante. Le pas des déplacements d'une fenêtre est d'un quadrat unitaire (ici 10 x 10 m). La fenêtre parcourt la parcelle d'un angle à l'angle opposé, en décrivant des lignes décalées d'un quadrat unitaire. Sa taille augmente alors d'un quadrat unitaire dans ses deux dimensions avant d'entamer un nouveau balayage.

A chaque pas de balayage, est calculé un indice de diversité. Nous utilisons, ici, l'indice de MCINTOSH (1967). D'autres indices pourraient être utilisés. Celui-ci mesure l'uniformité comme une distance entre le point échantillon et l'origine, dans l'espace n dimensionnel des espèces. La forme relative doit être utilisée pour s'affranchir de la taille de l'échantillon.

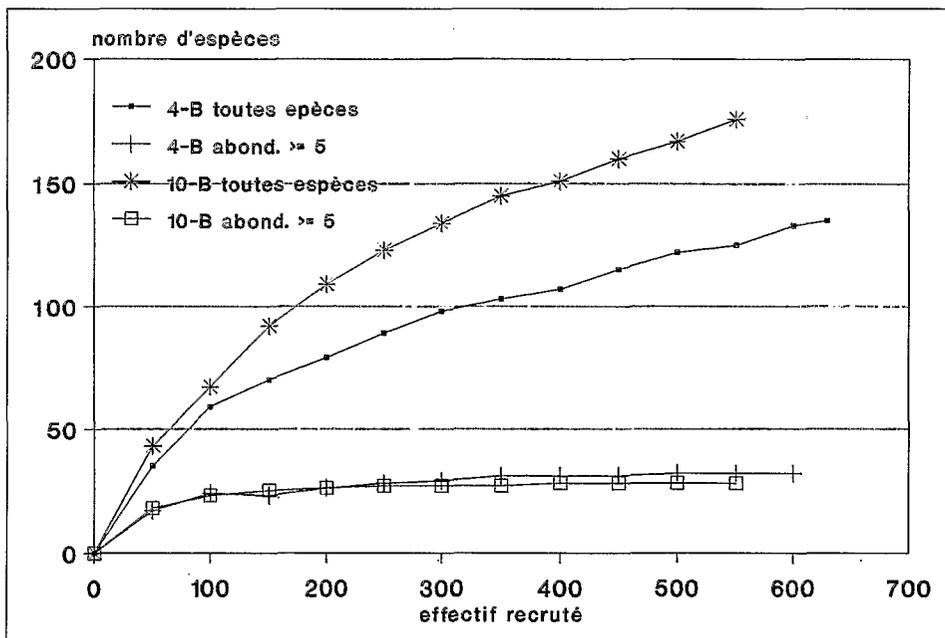


Figure 4a

Comparaison des parcelles 4B et 10B, courbes de recrutement espèces/effectif.

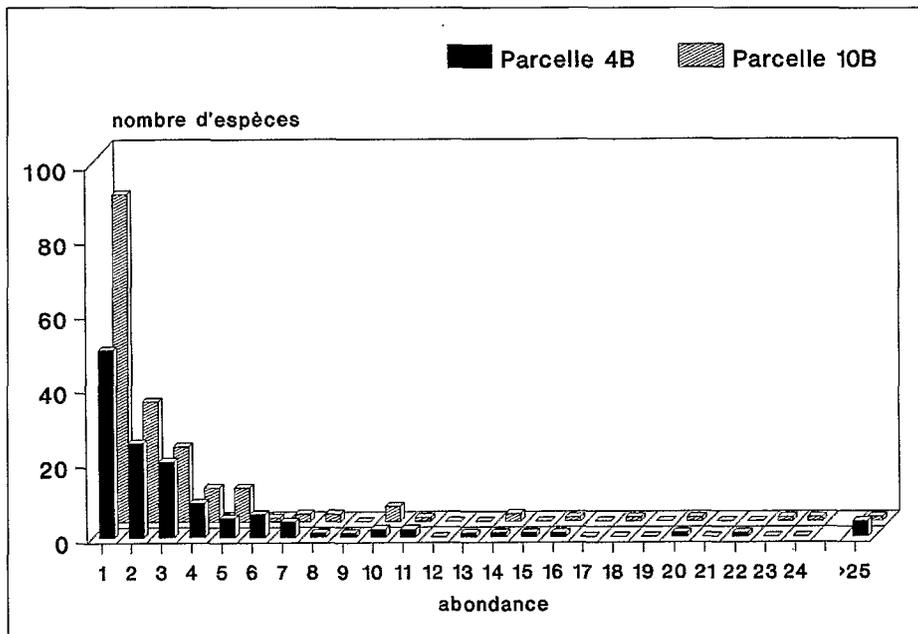


Figure 4b
 Comparaison des parcelles 4B et 10B, distribution d'abondance des espèces.

Le calcul de la diversité se résume ainsi, d'après LEGENDRE & LEGENDRE (1984) :

$$D = D'/\max(D') = N - U/N - \sqrt{N}$$

avec

$$U = \left(\sum_{i=1}^n N_i^2 \right)^{1/2}$$

n = nombre d'espèces ; N_i = abondance de l'espèce i ; N = effectif de l'échantillon = uniformité max.

A chaque pas de fenêtre, la valeur obtenue est stockée dans une matrice pour chacun des quadrats participant à la fenêtre, si et seulement si la différence entre valeur obtenue dans la fenêtre et valeur pour l'ensemble de la parcelle (D globale) est plus élevée en valeur absolue que celle entre valeur déjà enregistrée et valeur globale.

Ce processus a pour but de rechercher les situations les plus contrastées.

Les balayages successifs avec taille de fenêtre croissante produisent un lissage, dès lors que la taille de la fenêtre dépasse celle d'une « poche ». Est établie alors la moyenne des différents balayages.

L'indice D varie de 0 à 1 ; il en est de même pour la moyenne des valeurs stockées au cours du processus.

Nous avons pu obtenir la meilleure lisibilité des « poches » de faible et forte diversité par l'utilisation successive de fenêtres de 20 à 50 m. La figure 5 est une représentation du résultat du traitement d'une parcelle de 6 ha.

La mise en évidence d'une mosaïque sur la base de la répartition des zones de plus ou moins forte diversité est très nette. Cette structure spatiale était insoupçonnable à l'échelle des parcelles échantillons d'un hectare.

Par place, la diversité semble subir de véritables « effondrements ». La comparaison de l'un de ces « creux » et de l'un des « sommets » respectivement notés A et B (Fig. 5) donne une mesure plus concrète de ce que sont ces variations spatiales en termes de nombre d'espèces et de distri-

bution d'abondance cette fois (Fig.6a et 6b). Il y a une différence de 40 espèces entre les richesses de ces deux parcelles de 0,5 ha, distantes de seulement 170 m.

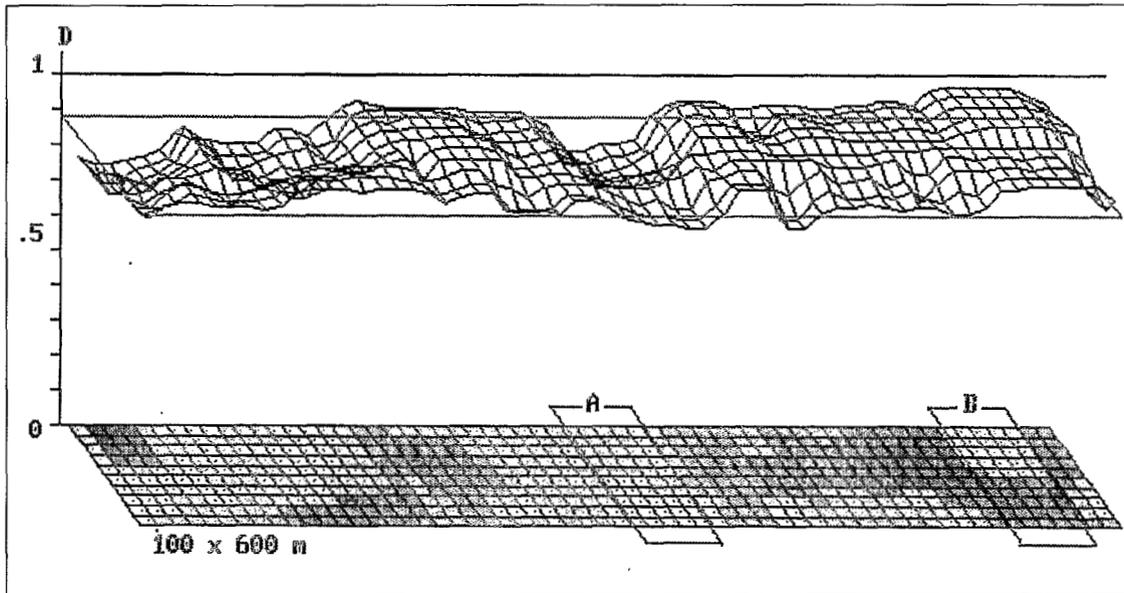


Figure 5

« Topographie » de la diversité d'une parcelle de 6 ha, station Piste de St Elie, parcelle 5-10B.

L'hypothèse nulle que nous pouvons formuler est celle de l'indépendance spatiale de la formation des agrégats d'espèces différentes ; la concordance des distributions spatiales serait aléatoire. Une hypothèse édaphique est également concevable ; la concordance des distributions spatiales serait alors prédictible. Dans les deux cas, lorsque des espèces dominantes, appelons-les « structurantes », ont des distributions qui, par place, se chevauchent, le nombre d'espèces secondaires ou « interstitielles » diminuerait fortement, simple conséquence mathématique.

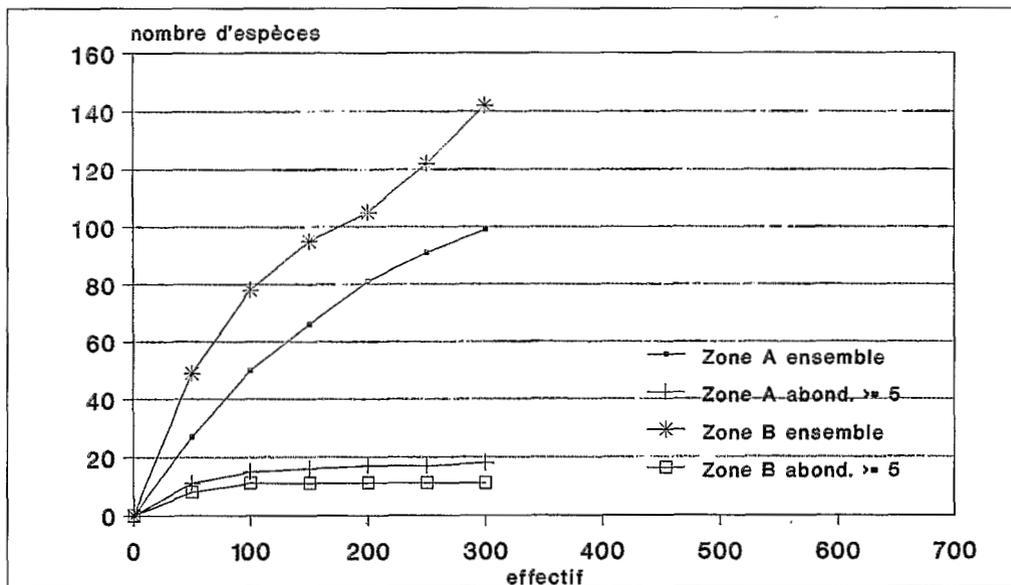


Figure 6a

Comparaison des zones de plus faible et plus forte diversité dans 5-10. Courbes de recrutements.

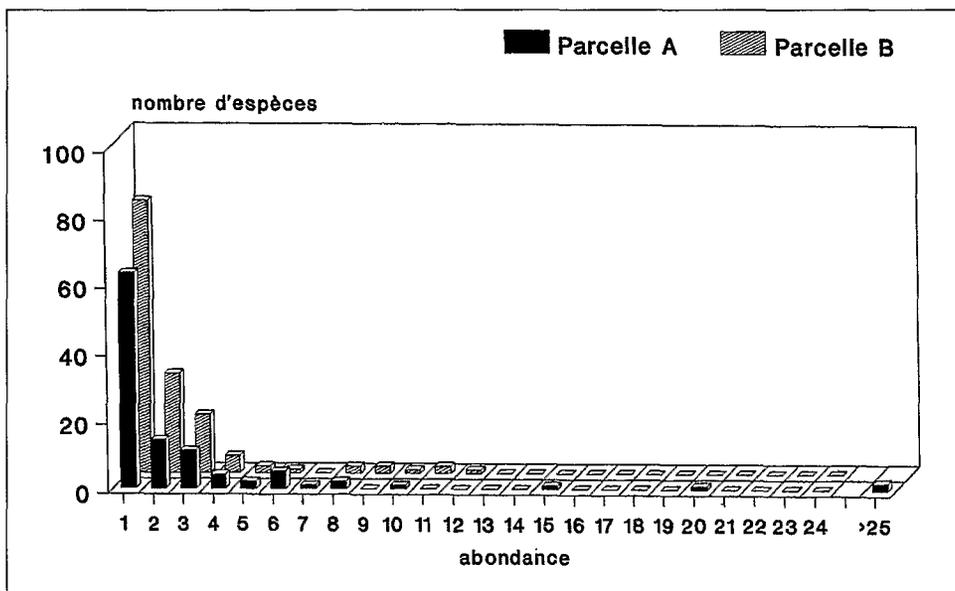


Figure 6b

Comparaison des zones de plus faible et plus forte diversité dans 5-10B. Distribution d'abondance des espèces.

Une hypothèse alternative pourrait être basée sur la capacité des « interstitielles » à s'établir, elle-même fonction des niches écologiques disponibles. Seul, le cycle sylvigénétique avec ses phases d'ouverture plus ou moins intenses ou de complète fermeture de la canopée nous semble à même de produire un nombre de niches écologiques suffisamment important (par « fractionnement » de la ressource énergie lumineuse) pour expliquer dans ce cas les variations observées. Dans le cadre de cet exposé, nous nous limiterons à l'exploration de cette dernière hypothèse.

L'absence quasi totale d'espèces héliophiles dans les zones d'« effondrement » de la diversité va dans ce sens. Ont été pris en considération les espèces ou les genres présentant un caractère héliophile incontestable. Ce sont les pionnières de la banque de graine (PRÉVOST, 1981) et les arbres qui ne s'établissent qu'à la faveur d'un chablis (RIERA, 1983). Pour le premier groupe nous avons retenu : *Cecropia* spp., *Goupia glabra*, *Laetia procera*, *Miconia* spp., *Xylopia* spp. ; pour le second : *Inga* spp., *Pourouma* spp., *Jacaranda copaia*, *Sclerolobium* spp., *Sterculia* spp.

Nous avons, à l'aide de la cartographie des fluctuations de diversité, réalisé un échantillonnage par placeaux de faible superficie dans les zones apparaissant uniformes des parcelles de 5 et 10 ha. La diversité mesurée dans ces placeaux ainsi que la densité des héliophiles du groupe pris comme test apparaissent significativement linéairement corrélées ($r = 0,72$; d.d.l. = 23 ; $P < 0,001$). En fait, la diversité du peuplement augmente, puis semble se stabiliser lorsque la densité des héliophiles croît (Fig. 7). Une corrélation significative semble exister entre diversité du peuplement et dynamique de la sylvigénèse. Les perturbations (ici l'ouverture des chablis) seraient de nature à réduire la compétitivité des espèces dominantes : ce qui est conforme à ce que proposait PICKETT (1980) dans le cadre de la « non-equilibrium coexistence » hypothèse.

Il devient maintenant intéressant de reconsidérer les variations de richesses spécifique à l'échelle régionale. Nous avons pu, grâce aux données originales de S. MORI, calculer l'abondance des taxons qui représentent les héliophiles, dans l'inventaire de 800 arbres des Monts La Fumée.

Le tableau ci-dessous met en évidence une plus grande abondance du groupe-témoin des héliophiles à germination rapide dans l'inventaire points-quadrats de Saül que dans celui de la Piste de St Elie.

	<i>Inga</i>	<i>Pourouma</i>	<i>Jacaranda</i>	<i>Sclerolobium</i>	<i>Sterculia</i>	Total
SAÛL	35	8	0	5	1	49
ST ÉLIE	13	1	2	3	4	21

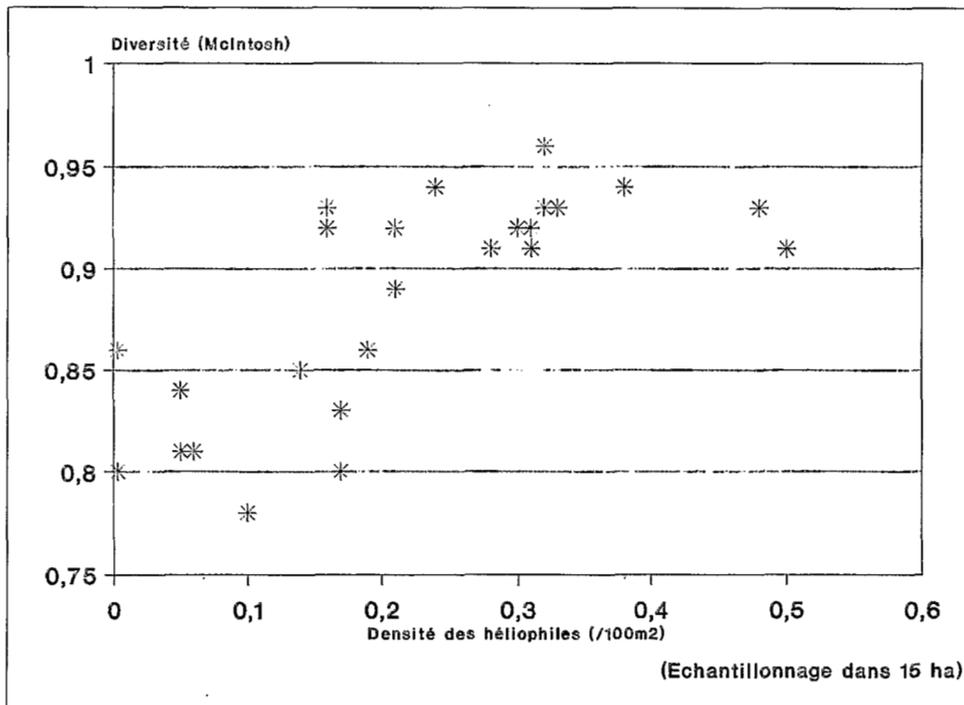


Figure 7
Relation entre densité des héliophiles et diversité des arbres.

Les genres *Inga* et *Pourouma* sont particulièrement abondants à Saül. D'autres taxons héliophiles présentent les mêmes disparité d'abondance en faveur de Saül tel *Virola michelii* 16 individus pour Saül contre 2 à la Piste de St Elie, *Chimarrhis* 15/1, *Couratari* 16/3. Il n'en est pas de même pour les pionnières de la banque de graines dont les abondances sont de 10 pour Piste de St Elie et 4 pour Saül. La prise en compte de l'ensemble des taxons pionniers participant à la banque de graines du sol renverse cette tendance avec l'apparition à Saül de taxons peu ou pas représentés Piste de St Elie tels *Croton*, *Hyeronima* ou *Apeiba*.

La plus grande richesse spécifique de la forêt saülienne pourrait-elle provenir d'une dynamique sylvigénétique plus intense ?

Conclusions

L'étude de la richesse spécifique et de la diversité des peuplements forestiers ainsi que de leurs variations demeure peu détaillée par des données de terrains suffisamment nombreuses. Elle est, cependant, à même d'éclaircir certains aspects encore peu élucidés de l'écologie forestière. Nous avons abordé ici le cas des arbres ; il est clair que d'autres types biologiques, par leur sensibilité différente aux facteurs écologiques donneraient une vision complémentaire.

Nous avons, tout en dressant un tableau de ces variations à différentes échelles spatiales, d'après des données récemment acquises en Guyane française, tenté de relier les changements observés à la dynamique forestière. A l'échelle de la parcelle, nous avons mis en évidence, par le biais des variations spatiales de la diversité une nette structuration du couvert forestier.

Une relation significative entre augmentation de la densité des héliophiles et accroissement de la diversité des arbres apparaît. Elle étaye et étend l'hypothèse formulée par DENLOW (1980) et discutée par WHITMORE (1984) reliant richesse floristique et taille des chablis ainsi que celle de PICKETT (1980) reliant exclusion compétitive et dynamique forestière. Elle peut être élargie de l'échelle de la parcelle à celle de la station ou de la région si l'on compare les données des inventaires points-quadrats de Saül et de Piste de St Elie.

Une remise en cause au moins partielle des interprétations paléoécologiques des variations de richesse spécifique en découle. En effet, une région forestière conserverait d'autant plus d'espèces - ou en accumulerait en « captant » les migrants - qu'elle aurait une dynamique sylvigénétique optimale. Pour l'instant, on ignore quel est cet optimum en termes de fréquence, dimension et distribution spatiale des chablis.

La dynamique forestière est un facteur complexe qui intègre différents facteurs physiques de l'environnement (vents, pluies, pentes...) mais aussi biotiques (hauteur des arbres, pathogènes...). Nous avons tenté une approche de cette dynamique par le biais des espèces caractérisant les phases d'ouverture de la voûte forestière. Il est souhaitable d'affiner la prise en compte du caractère héliophile notamment pour élargir le groupe de taxons pris comme témoin.

Il importe, également, de faire le parallèle entre dynamique sylvigénétique et pratiques sylvicoles par trouées artificielles. Leur impact sur la richesse et la diversité des peuplements mériterait d'être étudié. L'un des effets recherché par les sylviculteurs, à savoir un accroissement des densités d'espèces commerciales et son corollaire, une diminution locale de la diversité, semble au vu des résultats présentés ici, contradictoire.

Remerciements : Nous remercions vivement notre collègue Scott MORI du New-York Botanical Garden de nous avoir communiqué certaines données originales relatives à l'inventaire des arbres qu'il a mené à Saül. Tous nos remerciements également à nos collègues taxonomistes œuvrant dans le cadre de « Flora of the Guianas » et de « Flora Neotropica » pour leur aide précieuse.

BIBLIOGRAPHIE

- BRÜNING E. F. - 1973 - Species richness and stand diversity in relation to site and succession of forests in Sarawak and Brunei (Borneo). *Amazoniana*, 3 : 293-320.
- COTTAM G. & CURTIS J. T. - 1956 - The use of distance measurements in phytosociological sampling. *Ecology*, 37 : 451 - 460.
- DENSLAW J. S. - 1980 - Patterns of species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia*, 46 : 18-21.
- GENTRY A. H. - 1982a - Phytogeographic patterns as evidence for a Choco refuge, in PRANCE G.T., Biological diversification in the tropics. Columbia University Press, N.Y. : 112-220.
- GENTRY A. H. - 1982b - Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.*, 15 : 1-84.
- GENTRY A. H. - 1988 - Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. In *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 75 : 1-34.
- GRANVILLE J.J. - 1982 - Rain forest and xeric flora refuges in French Guiana. In PRANCE G.T. (ed). Biological Diversification in the Tropics, Columbia Press Univ. N.Y. : 159-181.
- HALL J.B. & SWAINÉ M.D. - 1976 - Classification and ecology of closed-canopy forest in Ghana. *Journal of Ecology*, 64 : 913-951.
- HEANEY A. & PROCTOR J. - 1990 - Preliminary on forest structure and floristics on Volcan Barva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 6 : 307-320.
- HUBBELL S.P. & FOSTER R.B. - 1983 - Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. In SUTTON S.L. Tropical Rain Forest: Ecology and Management, Blackwell Scientific Publications, London, 25-41.
- LEGENDRE L., LEGENDRE P. - 1984 - Ecologie numérique : tome 2, la structure des données écologiques. Masson, P.U.Q. 335 p.
- MCINTOSH P.P. - 1967 - An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology*, 48 : 392-404.
- MORI S.A. & BOOM B.M. - 1987 - Chapter II ; The forest. In MORI S.A. & Collaborators, The Lecythidaceae of a lowland neotropical forest: La fumée Mountain, French Guiana. *Mem. N.Y. Bot. Gard.*, 44 : 9-29.
- NELSON B. W., FERREIRA C.A.C., DA SILVA M.F., KAWASAKI M.L. - 1990 - Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* 345, n 6277 : 714-716.
- NELSON B. W. - 1992 - Floristic diversity anomalies and quaternary climates of the Brazilian Amazon. International Symposium on the Quaternary of Amazônia, Manaus.
- PICKETT S. T. A. - 1980 - Non-equilibrium coexistence of plants. *Bull. Torrey Bot. Club*, 107 : 238-248.
- PRANCE G.T. - 1982 - Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In G.T. PRANCE (ed.). Biological Diversification in the Tropics, Columbia Univ. N.Y. : 137-158.
- PRÉVOST M-F. - 1981 - Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire en Guyane. *Turrialba*, 31 n 2 : 121-127.
- RIERA B. - 1983 - Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise. Thèse, université Paul Sabatier, Toulouse, 163 p.
- SALDARRIAGA J. G., WEST D. C., THARP M.L., UHL C - 1988 - Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology*, 76 : 938-958.
- WHITMORE T.C. - 1984 - Gap size and species richness in tropical rain forests. *Biotropica*, 16 (3) : 239.
- ZOBEL M. - 1992 - Plant species coexistence - the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos*, 65 : 314-320.