

Quelques modèles phytogéographiques du domaine néotropical et leurs implications pour la conservation en Équateur (1)

Le domaine néotropical est la région du monde la plus riche en espèces. On y a estimé le nombre de phanérogames à 90 000 (Raven 1976, Prance 1977b, Gentry 1982a), alors qu'en Afrique tropicale il serait de 30 000 (Brenan 1979) et de 35 000 en Australasie tropicale (Rasen 1976) et dont 25 000 à 30 000 localisées uniquement dans la région couverte par la *Flora Malesiana* (Jacobs 1974).

Malgré sa superficie réduite, l'Équateur possède une part énorme de cette richesse floristique ; on estime, en effet, (Steers 195) qu'on y rencontre plus d'espèces de plantes par unité de surface que dans n'importe quel autre pays d'Amérique du Sud. La présence de forêts de brouillard et de forêts tropicales humides des deux côtés des Andes pourrait expliquer en partie cette diversité floristique. Une explication complémentaire pourrait être l'existence en Équateur de la région Nord des Andes où le niveau de spéciation est élevé.

Le domaine néotropical est peu connu par rapport aux autres domaines du monde et le taux de découverte d'espèces nouvelles y est important. Un bon exemple de ceci est la petite station de terrain de *río* Palenque dans la région côtière de l'Équateur où cent espèces nouvelles ont été trouvées sur seulement 1,7 km² (Dodson et Gentry 1978). Nous estimons que près du quart des espèces du Choco dans l'Ouest colombien sont endémiques et qu'un grand nombre d'entre elles est encore à décrire (Gentry 1982c, Forrero et Gentry 1984 et en préparation). Des calculs dérivés de ces observations suggèrent l'existence de jusqu'à 10 000 espèces néotropicales nouvelles (Gentry 1982) et une bonne part d'entre elles doit se trouver en Équateur. Un tel manque de connaissances floristiques implique la nécessité d'inventaires pour pouvoir disposer des données nécessaires à la planification de la conservation.

Mais pourquoi le domaine néotropical est-il tellement plus riche en espèces végétales que les autres domaines tropicaux ? Dans un travail antérieur, j'ai ana-

(*) Missouri Botanical Garden

(1) Texte traduit de la version espagnole par Ch. Huttel.

lysé diverses causes possibles (Gentry 1982a). L'analyse de la distribution géographique de 8.117 espèces néotropicales récemment révisées montre qu'une forte majorité d'entre elles (71 %) ont deux types de forme de croissance bien définis (Gentry 1982a) ; elles correspondent soit à des taxons d'arbres de la voûte forestière ou de lianes et qui ont leur centre exclusif de distribution et de diversification en Amazonie, soit à des taxons correspondant à des épiphytes, des arbustes ou des herbes type *palmetto* et dont les centres de diversification sont extra-amazoniens et localisés dans le Nord de la région andine ou au Sud de l'Amérique centrale. J'ai appelé ces deux figures contrastées de distribution *Amazon-centered* la première et *Andean centered* la seconde.

Dans le groupe *Andean-centered* existe un endémisme local très fort et chaque genre tend à être plus riche en espèces que les arbres du groupe *Amazon-centered*. De même dans le groupe *Andean-Centered* la co-évolution des végétaux avec des pollinisateurs spécialisés comme les colibris et les chauves-souris nectarivores a été très importante dans l'évolution de ces taxons. J'attribue cette forte concentration d'espèces dans cette région, particulièrement au long des parties basses et humides des versants andins et, dans un moindre degré, dans les forêts de brouillard du sud de l'Amérique centrale, à une spéciation très active probablement liée au terrain accidenté et/ou à la juxtaposition complexe de différents types de végétation. L'évolution fort rapide, voire explosive, de ces taxons doit être en relation avec la surrection des Andes associée à une *genetic transilience* et à des phénomènes liés à la dérive génétique. Dans de telles conditions, la spéciation semble être un phénomène sans fin et aucun indice permet de penser qu'un équilibre écologique ou une limite à la diversité spécifique ne sera jamais atteint. Presque la moitié de la flore néotropical appartient au groupe *Andean-centered* et ces espèces forment l'excès de diversité floristique du domaine néotropical comparé avec le domaine paléotropical. De plus amples informations sur ces points, ainsi que sur d'autres modèles de distribution des espèces néotropicales, sont données par Gentry (1982a) et Gentry et Dodson (1986).

L'Equateur est particulièrement riche en épiphytes, forme biologique qui paraît la plus encline à la spéciation explosive. Dans un relevé sur 1 000 m² à *rio Palenque*, 35 espèces épiphytes représentent plus d'un tiers des espèces présentes et les 4.571 pieds de plantes épiphytes représentent 63 % de toutes les plantes (Gentry et Dodson 1986). Près de Mera (altitude 1 000 m) on a trouvé 322 espèces d'orchidées et nombreuses d'entre elles sont des espèces endémiques locales. Le cas extrême de cet endémisme pourrait être celui du Centinela, une colline de 600 m d'altitude, au-dessus de *rio Palenque*, où on a trouvé 337 espèces épiphytes, soit 35 % de toutes les espèces du lieu et, parmi elles, de nombreuses espèces connues uniquement sur cette colline. Centinela, une forêt de brouillard de 10-20 km², est probablement l'endroit ayant le plus fort taux d'endémisme local au monde, quatre-vingt-dix espèces nouvelles dont six de *Gasteranthus* (Gesnériacées), soit le quart de toutes les espèces de ce genre (Gentry 1986c, Gentry et Dodson 1986). Si chaque colline du piémont des Andes équatoriennes recèle environ cent espèces endémiques comme à Centinela, la

richesse spécifique de l'Equateur pourrait être fantastique. La forêt de Centinela a disparu l'an dernier et cela représente probablement la plus grande perte connue d'espèces par l'action de l'homme. Si en une seule année la moitié des espèces endémiques des Galapagos avait disparu, on imagine aisément le scandale que cela aurait provoqué, mais la perte du même nombre d'espèces endémiques à Centinela n'a suscité aucune protestation. Si l'Equateur possède d'autres forêts de brouillard avec un taux d'endémisme aussi élevé, ceci lui confère une grande importance et une haute responsabilité au niveau mondial pour la conservation de cette imposante richesse spécifique.

Les taxons ligneux de la voûte forestière qui constituent la base des forêts néotropicales se distinguent des taxons *Andean-centered* de diverses manières. La suite de ce texte se réfère principalement à ces taxons qui sont prépondérants dans les forêts néotropicales de basse altitude. Les idées exposées sont celle traitées dans deux publications antérieures (Gentry 1982a, Gentry 1982b).

Un des aspects le plus intéressant de la phytogéographie des arbres et des lianes néotropicales est leur surprenante concentration en Amazonie. Si on divise le domaine néotropical en ses dix régions phytogéographiques (Gentry 1982a), 44 % des espèces des familles essentiellement arborées ou lianescentes se trouvent en Amazonie, 16 % sur la côte brésilienne, 15 % en Amérique centrale et moins de 12 % dans les autres régions. En Amazonie, l'endémisme des espèces de ces taxons est de 80 % alors qu'il n'atteint que 42 % en Amérique centrale. L'Amérique centrale et l'Amazonie possèdent en gros le même nombre d'espèces, soit chacune environ $\frac{1}{4}$ des espèces néotropicales, mais les espèces d'Amérique centrale appartiennent à des familles différentes de celles des espèces ligneuses *Andean-centered*. On distingue nettement que la présence hors Amazonie, pour le moins en Amérique centrale, de ces taxons est essentiellement due à quelques espèces amazoniennes (environ 20 %) qui ont une distribution plus ample. Dans ce contexte, il faut mentionner que la taxonomie des taxons ligneux néotropicaux ne peut être faite correctement au niveau local : l'apparence d'un fort endémisme dans des groupes d'Amérique centrale qui n'ont pas fait l'objet d'une monographie récente est presque certainement le fait d'une « taxonomie de clocher ».

Les taxons tropicaux ligneux et les communautés végétales qu'ils forment sont totalement différents de ceux propres aux groupes *Extra-Amazon-centered* qui sont essentiellement herbacés et arbusatifs. Je crois que de nombreuses caractéristiques des communautés végétales des régions néotropicales de basse altitude, reflètent un haut degré d'organisation et d'intégration à un niveau comparable à celui d'un organisme, avec des niches bien définies, avec la prédominance de la spéciation allopatrique, avec des niveaux de diversité établis et prévisibles, avec des niches souvent saturées et avec un équilibre général de leur écologie et de leur évolution.

I. MODÈLES DE DIVERSITÉ

Des données récentes ont rendu caduques la plupart des généralisations couramment admises au sujet des modèles de diversité sous les tropiques. Par exemple, les forêts d'Amérique du Sud sont les plus riches en espèces et ceci quelque soit l'échelle d'observation ; néanmoins la majorité des auteurs (par ex. Whitmore 1975) a suggéré que les forêts de Diptérocarpacées du Sud-Est asiatique sont les plus riches du monde en espèces, du moins en espèces arborées. Cette affirmation se base en comptages d'arbres de plus de 10 cm dhp sur des parcelles de 1-2 ha et elle était correcte selon les résultats alors disponibles. Néanmoins des données récentes, parfois inédites, obtenues dans les forêts tropicales d'Amérique du Sud montrent clairement que celles-ci sont aussi riches, sinon plus, en espèces que les forêts du Sud-Est asiatique (Gentry 1986a, 1986b). Les endroits les plus riches en espèces arborescentes se situent en haute Amazonie. Il n'y a pas de données disponibles de l'Equateur mais quelques unes du Nord de l'Amazonie péruvienne. L'endroit le plus riche, Yanamono près d'Iquitos, a environ 300 espèces réparties en 600 individus de plus de 10 cm dhp. Des résultats similaires ont été trouvés en Amazonie brésilienne (Prance et Al 1976, Mori com. pers.), bien que les parcelles péruviennes soient en climat plus humide et sur des sols plus riches et devraient donc avoir une plus grande diversité spécifique que des forêts sur sols plus pauvres et avec une saison sèche marquée comme en Amazonie centrale et orientale. Apparemment la sous-évaluation du nombre des espèces néotropicales dans les études anciennes provient en grande partie de la confiance dans les « forestiers » qui regroupent *toujours* sous le même nom commun les espèces des genres complexes qui contribuent tellement à la diversité locale des arbres. Par ailleurs, beaucoup de relevés publiés d'arbres du domaine néotropical ont été obtenus dans des régions périphériques ou sur des sols pauvres qui sont de moindre diversité spécifique, telles que l'Amérique centrale, les Caraïbes, le Nord de la Guyane et le Surinam.

Une autre erreur courante dans la bibliographie est l'affirmation que les forêts tropicales sont riches seulement en espèces arborescentes et qu'elles ne se prêteraient donc qu'à des échantillonnages de grande superficie. En suivant ce raisonnement certains auteurs (par ex. Richards 1969) ont suggéré que d'autres types de végétation pourraient être plus riches en espèces, pour le moins sur de petites surfaces d'échantillonnage. Mais les forêts humides néotropicales ont beaucoup plus d'espèces dans les formes biologiques non arborescentes (Tableau 3). Même sur des superficies réduites existent plus d'espèces dans une forêt du tropique humide comme *río* Palenque que dans n'importe quelle formation végétale hors du tropique (Gentry et Dodson 1986). Il est peut-être encore plus impressionnant de dire que *río* Palenque possède *plus d'espèces herbacées* par unité de surface que n'importe quel autre site extra-tropical connu, car la majorité des espèces herbacées des forêts tropicales poussent en épiphyte dans la voûte forestière. La strate arbustive est, elle aussi, plus riche en espèces par unité de surface à *río* Palenque qu'en n'importe quel endroit hors du tropique. On peut donc conclure que les forêts du tropique humide, pour le moins dans le Nouveau

Monde, sont nettement plus riches en espèces que n'importe quel autre type de végétation du monde, et ceci tant en herbes, en arbustes, en lianes et en arbres (Gentry et Dodson 1986). Jusqu'à présent la parcelle de 1 000 m² la plus riche est en Equateur, ce qui montre bien que de nouvelles idées sur les modèles de diversité spécifique des communautés végétales doivent s'appliquer au domaine néotropical. J'ai résumé quelques unes d'entre elles dans une publication antérieure basée sur des relevés des plantes de plus de 2,5 cm dhp sur 1 000 m² (Gentry 1982c). On note très clairement la forte corrélation existant entre précipitation et diversité spécifique du monde végétal (Fig. 1 et Gentry 1985). Dans les régions continentales du domaine néotropical on compte généralement 50 espèces sur 1 000 m² dans les forêts sèches de basse altitude, 100 à 150 espèces dans les forêts humides, environ 200 espèces dans les forêts très humides et près de 250 espèces dans les forêts pluviales. Ces résultats proviennent de 45 parcelles de 11 pays. Mais, contrairement à mes affirmations originelles, la courbe précipitations/nombre d'espèces atteint une asymptote aux environs de 250 espèces et 4 000 mm de précipitations (Gentry 1985). La répétitivité des résultats obtenus dans des sites très divers d'Amérique centrale et du Sud, depuis des forêts sèches jusqu'au site le plus humide du monde, semble indiquer que la diversité spécifique des communautés végétales néotropicales est en équilibre avec des caractéristiques de l'environnement.

II. COMPOSITION FLORISTIQUE

Non seulement la diversité spécifique des communautés végétales néotropicales peut être déduite de paramètres écologiques comme les précipitations et les sols, mais la composition floristique peut également en être déduite. Par exemple, les espèces de la famille des Légumineuses sont presque toujours dominantes ; les zones très humides et/ou avec des sols très riches sont une exception, les espèces de Moracées y sont également nombreuses et le rapport Légumineuses/Moracées peut être estimé par la combinaison de sols fertiles et de précipitations abondantes. De même que les Moracées, les espèces de palmiers sont plus abondantes dans les régions humides ; néanmoins le nombre de pieds de palmier semble être lié à la fertilité du sol, avec une densité plus élevée de palmiers sur des sols fertiles. Dans tous les sites extra-amazoniens de forêts humides, les palmiers sont la famille du second, troisième ou quatrième ordre d'importance en nombre d'espèces. Dans les sites de haute Amazonie, les familles les plus riches en espèces après les Légumineuses sont toujours du groupe Lauracées, Anonacées, Rubiacées, Moracées, Myristicacées, Sapotacées et Méliacées. Dans les forêts plus sèches, des familles à tendance anémophiles deviennent, comme on pouvait s'y attendre, mieux représentées ; ainsi, après les Légumineuses, la famille la plus importante est celle des Bignoniacées ; les Rubiacées et les Sapindacées se trouvent toujours dans la demi-douzaine de familles avec le plus grand nombre d'espèces.

Encore une fois, l'existence de ces tendances semble mettre en évidence que les forêts du domaine néotropical ne sont pas constituées au hasard.

III. POURQUOI UNE TELLE RICHESSE FLORISTIQUE EN AMAZONIE ?

Des indices récents nous obligent à l'abandon du concept de forêt originelle et immuable. Des études palynologiques démontrent clairement que certaines zones tropicales ont subi des cycles répétés d'humidité et de sécheresse correspondant respectivement à des reculs ou des avancées des glaciers (Van der Hammen 1974, Livingstone 1975). On en déduit ce qui est appelé la théorie des refuges pleistocènes, théorie conçue pour expliquer la richesse spécifique du monde tropical (Haffer 1969, Prance 1973, 1982). Le morcellement du massif forestier, actuellement continu, durant les périodes sèches associées aux avancées des glaciers, aurait créé les conditions idéales pour une spéciation allopatrique dans des îlots forestiers isolés ou refuges. Ces refuges pourraient être actuellement localisés parce qu'ils coïncideraient avec des zones à fort endémisme et diversité spécifique. Généralement ces zones correspondent à des régions à fortes précipitations (comme cela devait probablement être le cas durant le pleistocène) et ne correspondent pas aux régions dont les sols montrent des évolutions réalisées sous climat plus sec. Néanmoins tous les indices recueillis ne s'accordent pas parfaitement à cette théorie de la diversification en région tropicale et la plupart de ces indices ont même été utilisés pour élaborer d'autres théories basées sur des notions de l'écologie moderne et de barrières aux flux génétiques (Beven et al. 1984, Endler 1982).

La majorité des indices de la botanique utilisés pour étayer la théorie des refuges pourraient également être expliqués par des artifices de recollection (Prance 1973, Gentry 1982c, Steyermark 1982, Toledo 1982). Par exemple, la plupart des espèces endémiques amazoniennes de la famille des Bignoniacées sont restreintes à des substrats particuliers (Gentry 1986c) et ne constituent aucune preuve de l'existence de refuges pleistocènes. De même la spécialisation des milieux ainsi que des postulats de l'écologie moderne pourraient expliquer des modèles d'endémisme local (Prance 1979, 1982).

IV. DIVERSITÉ BETA ET MOSAIQUES DE MILIEUX

Cette situation paraît être plutôt une règle que l'exception. *Ptyganocydia* (Bignoniacées) montre un modèle de spéciation typique où une espèce à distribution large, anémochore a donné lieu à trois espèces dérivées, hydrochores et pédologiquement spécialisées (Gentry 1983). En Amérique du Sud, et en particulier en Amazonie, la caractéristique principale de l'évolution des Bignoniacées paraît être cette différenciation en habitats nucléaires. Cette situation contraste avec celle d'Amérique centrale où peu d'espèces pédologiquement spécialisées se sont développées chez les Bignoniacées. L'absence en Amérique centrale de cette spécialisation est la principale cause de la différence de diversité des espèces entre cette région et l'Amazonie.

Le complexe *Passiflora vitifolia* est un autre exemple de l'apport de la diversité bêta à la richesse floristique de l'Amazonie. Dans les forêts humides hors Amazonie pousse une seule espèce de ce complexe. En Amazonie occidentale et centrale se trouvent quatre espèces de ce complexe ; elles semblent sympatriques et coexistent en une localité, près d'Iquitos. Mais les quatre représentants péruviens de ce complexe poussent dans des milieux particuliers, l'un dans les forêts saisonnièrement inondées, un autre sur des sols sableux, un autre sur des sols latéritiques et le dernier sur des sols alluviaux fertiles et non inondables. Dans ce cas, le fait qu'il existe quatre fois plus d'espèces de ce complexe en Amazonie se doit à une spécialisation des milieux et à la diversité bêta.

La diversité bêta est-elle un modèle général en Amazonie ? A en juger par l'Amazonie péruvienne, la réponse serait oui. Par exemple, une série de relevés sur 1 000 m² réalisés près d'Iquitos sur divers substrats (sables blancs et sols latéritiques des terres hautes, terres basses non inondées, forêts temporairement inondées par des eaux noires ou par des eaux blanches) montrent que chaque type de forêt est très riche en espèces, mais que peu d'espèces sont communes à deux substrats différents même s'ils sont situés très près l'un de l'autre (Tableau 3, Gentry 1981b, 1985). Si la composition floristique au niveau des espèces est différente d'un milieu à l'autre, on trouve une grande similitude au niveau des familles ; au moins sept familles parmi les onze plus riches en espèces sont les mêmes dans tous les relevés (Tableau 4). Ceci suggère que chaque famille joue un rôle spécifique dans les communautés forestières néotropicales avec des combinaisons d'espèces propres à chaque milieu de l'Amazonie. Ceci suggère également que la grande richesse d'espèces de l'Amazonie est due non à une diversité alpha mais aux nombreuses communautés végétales développées sur les différents substrats de la mosaïque locale de milieux. S'il en était ainsi, la richesse spécifique de l'Amazonie, et spécialement celle de la haute Amazonie où les mosaïques de milieux paraissent plus complexes, s'expliquerait en grande partie par la diversité bêta. Même en tenant compte de l'échelle du paysage ou diversité alpha, la diversité bêta est probablement plus importante dans l'établissement de la grande richesse floristique des végétaux en Amazonie que les effets des refuges pléistocènes.

J'en conclus que la richesse floristique du domaine néotropical est due à la relativement récente spéciation explosive d'épiphytes, arbustes et de *palmettos* sur les parties basses et au pied des Andes (versant occidental) et de la cordillère d'Amérique centrale, mais aussi à la diversité spécifique des arbres et lianes des terres basses amazoniennes qui a une autre origine. Les régions humides de l'Amazonie ont la plus forte diversité alpha du monde, au moins en ce qui concerne les arbres. Malgré cette extraordinaire richesse qui pourrait évoquer un état de désorganisation, les forêts amazoniennes et les autres du domaine néotropical sont composées d'une façon hautement structurée et prévisible, ce qui reflèterait un certain mode d'équilibre écologique. La richesse floristique de l'Amazonie est probablement imputable à la diversité bêta explicable par les hypothèses de l'écologie moderne sans la nécessité de faire intervenir la théorie des refuges pléistocènes.

Pour des projets de conservation, il est donc impératif de préserver chaque type d'habitat de l'Amazonie. Il est particulièrement important de conserver des forêts sur sols fertiles qui possèdent une combinaison d'espèces complètement originale ; et ce sont justement ces sols qui sont le plus rapidement défrichés par les colons et l'agro-industrie, alors que l'on y trouve des populations sylvestres de nombreuses espèces utiles comme, en Amazonie équatorienne, *Quararibea cordata*, *Theobroma cacao* et *Cedrella*. Si on veut comprendre la structure de ces espèces et disposer d'un réservoir de germoplasme, il est très important de conserver des reliques de ces forêts sur sols fertiles.

D'un autre côté on pourrait, mais avec des réserves, soutenir l'idée que la seule façon de préserver des portions significatives des forêts amazoniennes serait d'apprendre à les utiliser comme une ressource. Mais cette idée pragmatique dérive plus de considérations socio-politiques que de projections écologiques. Comme il est actuellement impossible de constituer des réserves effectives dans ces forêts, solution que je considère comme préférable, est-il possible de trouver des méthodes pour les utiliser sans les détruire ?

L'analyse de la diversité bêta et le succès des plantations de palmier à huile à Shushufindi, plantations établies sur des sols fertiles, a pu conduire à l'extension de l'agriculture sur d'autres types de sols. Bien entendu, avec l'emploi de suffisamment d'engrais, il est, en théorie, possible de maintenir une agriculture productive sur n'importe quel type de sol et d'une façon quasi hydroponique (Sanchez et al. 1982) ; mais les coûts élevés rendent de tels systèmes parfois impraticables. En règle générale, il est impossible d'obtenir quelque chose sans rien donner ; des productions élevées et soutenues en agriculture ou en foresterie demandent des quantités appropriées d'éléments minéraux.

Au lieu de couvrir l'Amazonie de monocultures, il faut penser à utiliser la diversité spécifique, chaque espèce ayant ses propres potentialités. La solution serait de chercher à utiliser de façon rationnelle cette diversité au lieu de la détruire pour la remplacer par une agriculture non rentable. De mes travaux je peux citer deux exemples de plantes nouvelles et utiles de l'Equateur.

Il y a quelques années, j'ai découvert et décrit une nouvelle espèce de *Passiflora*, *P. caudata*, qui s'est révélée être largement consommée par les populations locales. En 1977, j'ai décrit une nouvelle espèce de Lauracées de río Palenque, *Persea theobromifolia*, grand arbre de croissance rapide et ayant un bois d'excellente qualité utilisé localement sous le nom de *caoba* pour sa ressemblance avec cette essence très prisée ; ce *Persea* était l'arbre fournissant le plus de bois d'oeuvre de la région bien qu'il n'était pas découvert et décrit par la science ; aujourd'hui, il est réduit à moins d'une douzaine d'arbres adultes.

Le genre *Fevillea* (Cucurbitacées) est un exemple supplémentaire. L'utilisation de ses graines riches en huile à lampe par les indiens Campa de l'Amazonie péruvienne a permis de découvrir que cette plante possède plus d'huile par graine et par fruit que n'importe quelle autre dicotylédone ; en plus on a trouvé diverses espèces de *Fevillea* associées à des milieux différents et ayant des huiles à composition chimique différente. Si les lianes poussant naturellement dans une forêt intacte étaient remplacées par *Fevillea* produisant ses

fruits à un rythme normal, la récolte d'huile y serait similaire à celle de n'importe quelle culture monospécifique de plante oléifère, et on aurait en plus conservé les arbres de la forêt (Gentry et Wettach 1985).

Chaque type de sol dispose d'espèces originales et adaptées ayant des potentialités économiques. Même les forêts sur les sols les plus pauvres recèlent des possibilités. Un relevé d'un hectare dans une forêt sur sables blanchis près d'Iquitos en est un bon exemple (Tableau 5). L'espèce la plus abondante est un *Jessenia* (palmier) considéré comme un bon substitut du palmier à huile (Balick 1981, 1982) ; dans l'ordre d'importance le suit l'arbre à caoutchouc, *Hevea*, et on sait que l'économie mondiale est au bord d'un déficit de caoutchouc naturel (Myers 1984) ; plus de la moitié des arbres ont une utilisation commerciale déjà connue.

L'amazone est composée d'une mosaïque de milieux, chacun avec ses propres espèces adaptées et potentiellement utiles qui offrent une possibilité de développer une économie de cueillette de produits diversifiés, fibres, résines, huiles, latex, fruits et produits pharmaceutiques. Le modèle le plus apte à maintenir la prospérité économique et la stabilité écologique consisterait à abandonner l'impossible rêve de convertir les sols pauvres de l'Amazonie en grenier du monde et de chercher à développer la grande masse de ressources disponibles dans chaque type de végétation.

V. REMERCIEMENTS

Cet article est une modification d'un article original présenté au « *Primer Simpósio do Trópico Húmido* », Belem, Brasil, en novembre 1984 et qui sera publié (en anglais) dans les actes de ce colloque. Je désire remercier US National Science Foundation, National Geographic Society et US Aid (Dan-5542-G-SS-1086-00) pour avoir financé les nombreux travaux de terrain qui ont permis la réalisation de ce travail. Je désire également remercier E. Forrero, C. Dodson, R. Ferreyra, F. Ayala, J. Revilla, C. Diaz, R. Vasquez et N. Jaramillo ; leur collaboration a été fondamentale pour le développement de ces idées. La traduction du manuscrit original anglais en espagnol a été faite par mon épouse, E. Zardini. La traduction en français a été réalisée par C. Huttel.

BIBLIOGRAPHIE

- BALICK (M.J.), 1981. *Jessenia bataua* and *Oenocarpus* species : native Amazonian oil palms as new sources of edible oil, in E. Pryde *et al.* (eds O. New Sources of Fats and Oils. American Oil Chemists'Society), pp. 141-155.
- BALICK (M.J.), 1982. Palmas neotropicales : nuevas fuentes de aceites comestibles. *Interciencias* 7 : 25-29.
- BEVEN (S.), CONNOR (E.F.) and BEVEN (K.), 1984. Avian biogeography in the Amazonian basin and the biological model of diversification. *J. Biogeogr.* 11 : 382-399.

ALWYN GENTRY

- BRENNAN (J.P.), 1978. Some aspects of the phytogeography of Tropical Africa. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 65 : 437-478.
- DODSON (C.) and GENTRY (A.), 1978. Flora of the río Palenque Science Center. Selby 4.
- ENDLER (J.A.), 1982. Pleistocene forest refuge : fact or fancy ?, in : G. PRANCE (ed.) : *Biological Diversification in the Tropics*, Columba Univ. Press, N.Y., pp. 179-200.
- FORRERO (E.) and GENTRY (A.), 1984. New phanerogam species from Choco, Colombia. *Phytologia* 55 : 365-371.
- GENTRY (A.H.), 1979. Distribution patterns of neotropical Bignoniaceae : some phytogeographical implications, in K. Larsen and L. Holm-Nielsen (eds), *Tropical Botany*, Academic Press, pp. 339-354.
- GENTRY (A.H.), 1981a. Distributional patterns and an additional species of the *Passiflora vitifolia* complex : Amazonian species diversity due to edaphically differentiated communities. *Plant Syst. and Evol.* 137 : 95-105.
- GENTRY (A.H.), 1981b. Inventario florístico de Amazonía peruana : estado y perspectivas de conservación, in : T. Gutiérrez G. (ed.), Seminario sobre Proyectos de Investigación Ecológica para el manejo de los Recursos Naturales Renovables del Bosque Tropical Húmedo. Dirección General Forestal y de Fauna, Ministerio de Agricultura, Lima. pp. 36-44.
- GENTRY (A.H.), 1982a. Neotropical floristic diversity : phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny ?, *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69 : 557-593.
- GENTRY (A.H.), 1982b. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15 : 1-84.
- GENTRY (A.H.), 1982c. Phytogeographic patterns in northwest South America and Southern Central America as evidence of a Chocó refugium, in G. Prance (ed.), *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press. pp. 112-136.
- GENTRY (A.H.), 1983. Dispersal and distribution in Bignoniaceae. *Sonderbd. Naturwiss. Ver. Hamburg* 7 : 187-199.
- GENTRY (A.H.), 1985. Resultados preliminares de estudios botánicos en Parque Nacional de Manu. pp. 2-1 - 2-18 in M. Rios (ed.) Reporte Manu.
- GENTRY (A.H.), 1986a. Endemism in Tropical versus temperate plant communities. In M. Sunle (ed.), *Conservation Biology* Senauer Press.
- GENTRY (A.H.), 1986b. Tree species richness of upper Amazonian Forests. Science (submitted).
- GENTRY (A.H.), 1986c. Endemism in tropical versus temperate plant communities. In M. Sunle (ed.), *Conservation Biology* (in press).
- GENTRY (A.H.) and DODSON (C.), 1986. Diversity and Biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74 (in press).
- GENTRY (A.H.) and WETTACH (R.), 1986. *Fevillea*, a new oil from Amazonian Peru. *Econ. Bot.*
- HAFFER (J.), 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165 : 131-137.

- HAMMEN (T. van der), 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in South America. *J. Biogeogr.* 1 : 3-26.
- JACOBS (M.), 1974. Botanical panorama of the Malesian archipelago. UNESCO Publ. « Natural Resources in Humid Tropical Asia ». pp. 263-294. *Natural Resources Research XII*.
- LIVINGSTONE (D.A.), 1975. Late Quaternary climatic change, in *Africa. Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6 : 249-280.
- MYERS (N.), 1984. *The Primary Source*. Norton and Co., N.Y., pp. 399.
- PRANCE (G.T.), 1973. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae, and Lecythidaceae. *Acta Amaz.* 3 : 5-28.
- PRANCE (G.T.), 1977. The phytogeographic subdivisions of Amazonia and their influence on the selection of biological reserves, in G.T. Prance and T.S. Elias (eds), *Extinction is Forever. New York Bot. Gard.*, N.T. pp. 195-213.
- PRANCE (G.T.), 1977b. Floristic inventory of the tropics : where do we stand ? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64 : 659-684.
- PRANCE (G.T.), 1979. Distribution patterns of lowland neotropical species with relation to history, dispersal and ecology with special reference to Chrysobalanaceae, Caryocaraceae and Lecythidaceae, in K. Larsen and L. Holm-Nielsen (eds), *Tropical Botany*. Academic Press, London. pp. 59-88.
- PRANCE (G.T.), 1982. *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press. N.Y. 714 p.
- PRANCE (G.T.), RODRIGUES (W.A.) and DA SILVA (M.F.), 1976. Inventário florestal de um hectare de mata de terra firme km. 30 da Estrada Manaus-Itacoatiara. *Acta Amaz.* 6 : 9-35.
- RAVEN (P.H.), 1976. Ethics and attitudes, in J. Simmons et al. (eds), *Conservation of Threatened Plants*. Plenum Press, N.Y. and London, pp. 155-179.
- RICHARDS (P.W.), 1969. Speciation in the tropical rain forest and the concept of the niche. *Biol. J. Linn. Soc. London* 1 : 149-153.
- SANCHEZ (P.), BANDY (D.), VILLACHICA (J.H.) and EICHOLAIDES (J.J.), 1982. Amazon Basin Soils : management for continuous crop production. *Science* 216 : 821-827.
- STEELE (W.C.), 19. In *Plants and plant Sciences, in Latin America*.
- STEYERMARK (J.), 1982. Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical floras, in G. Pinne (ed.) *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, N.Y. pp. 132.
- TOLEDO (V.), 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico, in G. Prance (ed.). *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, N.Y. pp. 93-111.
- WHITMORE (T.), 1975. *Tropical Rain Forests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford, 282 p.

ALWYN GENTRY

Tabla 1.

Comparación de la riqueza de especies arbóreas en algunas parcelas de 1 ha. de la amazonía peruana (Gentry, 1986 b) con la riqueza de parcelas del Sudeste asiático

Todos los datos de árboles de ≥ 10 cm dbh. Datos para lianas grandes (≥ 10 cm diam.) se indican en paréntesis cuando eran disponibles.

Localidad	No. Especies en 1 ha.	Total spp. en la parcela (tamaño de la parcela (ha.))	No. árboles (liana in 1 ha.)
Peru			
Cabeza de Mono	185 (3 + espec. perdidos) (incl. 16 lianas)		544 (incl. 24 lianas)
Mishana	295 (+ 8 espec. perdidos) (incl. 14 lianas)		858 (incl. 16 lianas)
Yanamono	ca. 300 (incl. 15 lianas)		605 (incl. 26 lianas)
Cocha Cashu	ca. 204 (incl. 15 lianas)		673 (incl. 23 lianas)
Sudeste Asiático			
Rengam, Malaya	227		548
Gunung Mulu, Sarawak alluvial	223 (+ 2 lost spec.)		615
Gunung Mulu, Sarawak dipterocarp	214 (+ 24 lost spec.)		739
Wanariset, Malaya	ca. 180	239 (1.6)	541
Bukit Lagong, Malaya	178	227 (1.6)	559
Sibium Range, Papua N.G.	ca. 165	147 (0.8)	691
Andulau Valley, Brunei	144	472 (20)	
Andulau Ridge, Brunei	131		

MODÈLES PHYTOGÉOGRAPHIQUES DU DOMAINE NÉOTROPICAL

Tabla 2

Riqueza no arbórea. Composición habitual de florulas locales
(de Gentry y Dodson, 1986)

Clase habitual	Santa Rosa, C.R.		Jauneche, Ecu.		BCI, Panama		Río Palenque	
	No.	o/o	No.	o/o	No.	o/o	No.	o/o
Arboles \geq 10 cm. dbh.	142	21	108	20	291	22	154	15
Arboles pequeños y grandes arbustos	64	10	58	11	134	10	99	10
Hierbas y subarbustos	317	48	192	36	439	33	376	36
Epititas	19	2	58	11	180	13	228	22
Parásitas	6	1	4	1	8	1	6	1
Lianas	52	8	54	10	149	11	87	8
Trepadoras pequeñas	63	10	55	10	117	9	84	8
Total de especies	663		529		1318		1033	

Tabla 3.

Solapamiento entre diferentes muestras de 1000 m² de áreas de tipo forestal de Iquitos,
(de Gentry 1986 c)

	Yanamono No. 1	Yanamono No. 2	Yanamono tahuampa	tierra baja	Mishana campinarana	Mishana tahuampa
Yanamono terra firme No. 1	212	91	20	24	12	14
Yanamono terra firme No. 2		230	20-21	19	9	8
Yanamono agua blanca tahuampa			163	9	5	ca. 19
Mishana tierra baja no inundable				249	55	17
Mishana campinarana (arena blanca)					196	3
Mishana agua negra tahuampa						168

MODÈLES PHYTOGÉOGRAPHIQUES DU DOMAINE NÉOTROPICAL

TABLE 4
Familial importance in 1000 m2. samples of lowland tropical forests

	Mihana (shumpa), Peru	Mihana (flood plain), Peru	Mihana (white sand), Peru	Yanamoto, Peru	Cocha Cashu, Peru	Tambopata, Peru	Bonique Von Humboldt, Peru	Cabesa de Mono, Peru	Rio Palenque, Ecu.	Tutunendo, Col.	Pipeiras Road, Pan.	Makoto (normal forest), Gabon	Makoto (open forest), Gabon	Omo Forest, Nigeria	Semangse, Sarawak, Borneo	Bako Nat. Park, Sarawak, Borneo
Leguminosae	21	19	25	27	14	15	15-16	19	8	25	10	23	22	5	5	5
Lauraceae	11	15	16	7	8	9	8-10	9	3	9	5	1	3	-	12-13	5
Annonaceae	8	15-16	4-5	10	12	9	7	5	2	15	7	8	5	3	13-15	11
Moraceae	8	11	3	13	9	10	8-9	4	11	12	9	1	-	1	6	6-7
Sapotaceae	8	9	15	6	6	2	5	17	1	12-13	3	4	2	-	13	3-4
Rubiaceae	8	7	3	13	4	6	3	3	7	18-19	6	4	3	8	4	8
Palmae	3	9	3	6	4	7	6	3	6	17	10	-	-	-	-	2
Myristicaceae	3	11	8-9	11	4	6	4	8	4	7	3	1	2	-	11-12	15
Euphorbiaceae	6	11	13	5	5	4	4	6	4	7	1	7	6	7	28-31	8
Meliaceae	3	10-11	5	10	8	4	7	6	4	5	3	2	-	-	11	2
Bignoniaceae	4	12	4	9	11	14	12	6	4	2	6	-	-	2	-	-
Sapindaceae	5	6	6	5	5	2	4	1	1	7	7	7	8	-	67	2
Chrysobalanaceae	7	8	4	1	2	2	8	2	1	7	2	-	-	-	1	-
Lecythidaceae	7	6-7	2	4	-	3-4	-	6	1	7	3	2	-	-	1	-
Burseraceae	2	5	2	2	1	4	3	5-6	-	4	4	6	4	-	11-13	4
Myrtaceae	6	4	3	6	2	3	1	1	-	6	3	-	-	-	10	8
Guttiferae	3	5	5	2	2	1	-	4	2	12	5	2	2	1	11-12	2
Apocynaceae	4	6	6-7	2	4	-	5	5	-	4	6	12	8	6	5	1
Hippocrateaceae	6	6	3	4	2	5	3	3	-	1	2	7	6	5	-	-
Sterculiaceae	1	5	1	3	4	1	2	1	1	1	-	5	3	3	2	-
Dipterocarpaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	16-20	12

Table 4 (Cont.)

1. For all plants ≥ 2.5 cm dbh. Numbers are number species of a family sampled at a particular site. Triple bold face = most speciose family at a site. Double bold face = second most speciose family at a site. Bold face = included in ten most speciose families at a site. Data from Gentry 1982b, 1985, and in prep. Note that Leguminosae dominate Neotropical and Central African forests to an even greater extent than Dipterocarpaceae do Asian ones; West African forests like the Omo site may all be secondary (see text).

Only the most important families are included. Other families that are rarely included in the ten most speciose families are Malpighiaceae (2 neotropical sites), Piperaceae (3 neotropical sites), Monimiaceae (1 neotropical site), Melastomataceae (3 neotropical sites), Olacaceae (1 African site), Connaraceae (1 African site), Combretaceae (2 African sites), Anacardiaceae (1 African and 1 Asian site), Solanaceae (1 neotropical site), Ebenaceae (1 African and 1 Asian site), Menispermaceae (1 neotropical site), Dichapetalaceae (2 African sites), Flacourtiaceae (2 neotropical and 2 African sites).

Tabla 5

Ejemplos de árboles útiles o potencialmente útiles en una área de 1 ha.
en sustrato de arena blanca en selva Amazónica, Mishana, Perú

Ejemplos de árboles útiles o potencialmente útiles en una área de 1 ha. en sustrato de arena blanca en selva Amazónica, Mishana, Perú			
Taxon	Grado de abundancia de especies	Número de árboles ≥ 10 cm. dap.	Usos
Jessenia bataua	1	38	frutas oleaginosas (Balick 1981, 1982)
Hevea	2	24	latex con caucho
Mauritia (2 spp.)	5, 20	30	fruto comestible; excelente sabor en helados
Myristicaceae (13 spp.)	8, 10		
	12, 13, 18, >30	83	madera para triple
Sapotaceae (16 spp.)	6, 27, >30	49	fruto comestible (Pouteria camito, algunos Chrysophyllum, Manilkara); madera
Manilkara (3 spp.)	27 (tie), > 30	9	latex para goma de mascar
Moraceae (15 spp.)	9, 27, 27 (tie), > 30	47	latex (ver también Brosimum)
Brosimum (3 spp.)	27, 27 (tie), > 30	11	madera; semillas comestibles
Brosimum utile	27 (tie)	5	latex potable y para goma de mascar; corte- za usada para telas
Byrsonima	27 (tie)	5	fruto comestible (algunos spp.)
Inga (3 spp.)	15 (tie), > 30	12	pulpa del fruto comestible
Burseraceae (13 spp.)	all > 30	22	resinas, incienso (many spp.)
Apocynaceae (10-11 spp.)	13, 24, > 30	37	latex con caucho; frutos comestibles, made- ra
Couma macrocarpa	> 30	3	latex potable; fruto comestible
Aspidosperma (6-7 spp.)	13, 24, > 30	19	madera dura; remos
Parahancornia (2 spp.)	> 30	4	fruto delicioso
Annonaceae (15 spp.)	16, 27 (tie) > 30	27	corteza para amarrar; fruto comestible
Chrysobalanaceae (9 spp.)	7, 22, 27, > 30	45	madera; fruto comestible
Myrtaceae (8 spp.)	> 30	11	fruto comestible (muchos)
Caryocar glabrum	> 30	1	semilla comestible
Caryodendron (?)	> 30	2	semilla oleaginosa
Rhedia	> 30	2	fruto comestible
Persea (? 2 spp.)	> 30	3	fruto comestible
Eschweilera (4 spp.)	> 30	6	semillas comestibles
Dialium guianense	> 30	1	fruto comestible
Hymenaea	> 30	1	fruto comestible
Pourouma (2 spp.)	> 30	6	fruto comestible
Euterpe	> 30	1	palmito; fruto para bebida
Scheelea	> 30	1	fruto comestible
Prunus (2 spp.)	> 30	3	fruto comestible
Theobroma	> 30	3	fruto para bebida
TOTAL		454¹	

1. 454 de los 842 árboles en esta hectárea tienen o deben tener propiedades específicas útiles a más de madera y construcción general

