

Exposé introductif

Originalité et spécificités biogéographiques des zones intertropicales.

B. de Foucault

Département de botanique, Faculté de pharmacie, BP 83, F-59006 Lille cedex, France. Tél.33 (0)3 20 96 40 40; Fax 33 (0)3 20 95 90 09; e-mail : bdefouca@phare.univ-lille2.fr

Journée SPE du 13 octobre 1999 à l'Institut Pasteur à Paris : "Génétique et maladies infectieuses dans l'environnement tropical".

Summary : **Originality and Biogeographical Specificities of Intertropical Zones.**

The author gives a synthesis of original and specific characteristics of inter-tropical zones, abiotic (climate, soils) and especially biotic data: biodiversity originality, adaptations, ecosystems. He concludes his review by considering the richness of biological interactions (with two or three partners) as well as the biotic systems with parasites and hosts and the struggle against parasites of ecological (via bioindication) or biological nature.

Résumé :

L'auteur dresse une synthèse des traits originaux et spécifiques concernant la biogéographie des zones intertropicales; il passe en revue les données abiotiques (climat, sols) et surtout biotiques : originalité de la biodiversité, adaptations, formations végétales, écosystèmes. Il termine cette revue en insistant sur la richesse des interrelations biologiques, à deux ou trois partenaires, et en évoquant finalement les réseaux biotiques à parasites et hôtes, les méthodes de lutte pouvant faire appel à la lutte écologique, par le biais de la bioindication, et à la lutte biologique.

Key-words : Biodiversity -
Biogeography -
Biological Interaction -
Biological struggle -
Parasite -
Intertropical zone

Mots-clés : Biodiversité -
Biogéographie -
Interrelation biologique -
Lutte biologique -
Parasite -
Zone intertropicale

Introduction

L'objet de cette communication est de présenter une synthèse sur les caractères biogéographiques originaux et spécifiques des zones intertropicales; nous envisagerons principalement ce qui touche aux caractères abiotiques (climat, sols), puis biotiques (flore et végétation, faune), sans omettre les interactions entre ces êtres vivants.

Des conditions climatiques originales

HALLÉ (7) a synthétisé les différents facteurs climatiques pouvant expliquer l'originalité des zones intertropicales. Toute l'année, les jours tropicaux sont d'une durée moyenne comprise entre 10 heures 25 minutes et 13 heures 45 minutes. Ces zones sont chaudes, voire très chaudes, marquées par une uniformité climatique, notamment thermique (amplitude thermique annuelle généralement inférieure à 10 °C, dépassée par les amplitudes thermiques quotidiennes; pas d'hiver thermique). Les pluies sont surtout abondantes en été, c'est-à-dire coïncidant avec le passage du soleil au zénith. C'est la zone des vents alizés très réguliers en force et direction, mais aussi celle des cyclones (aussi appelés, selon les continents, ouragans, typhons), de direction est-ouest, dans le flux des alizés, marqués par des vents forts (sauf au passage de l'"œil"), des pluies diluviennes.

Mais surtout la grande hypothèse qu'avance le tropicaliste pour expliquer ces spécificités est la photopériode, c'est-à-dire la variation de la durée du jour et de la nuit au long de l'année, variation fonction de la latitude. La variation annuelle de la photopériode, nulle à l'équateur, ne dépasse en effet pas 3 heures 20 minutes (soit 200 minutes) dans la zone intertropicale. Ce serait l'un des éléments de la spécificité tropicale.

Des sols spécifiques

Les sols de la zone intertropicale se classent dans des unités originales : sols ferrugineux (sous climat à longue saison sèche, végétation de savane) et ferrallitiques (climat plus humide, végétation forestière) dont la couleur rouge est due aux oxydes de fer; le fer est mobile et peut s'accumuler en profondeur en cuirasse (ou latérite), susceptible d'être dégaçée et cuite au soleil après défrichement et érosion. Ce sont des sols acides, pauvres en éléments minéraux nutritifs et en matières organiques, celles-ci étant rapidement détruites par une intense vie des décomposeurs. Leur mise en valeur agricole exige souvent des apports fertilisants et de grandes précautions culturelles pour limiter l'érosion.

Il existe encore des sols particuliers : les sols suspendus, qui résultent de l'accumulation de débris sur les hautes branches, et les sols d'épiphytes, les épiphytes ayant des racines qui retiennent les débris végétaux provenant des étages supérieurs; ces sols très humifères sont liés à la vie de l'arbre, donc

manquent de continuité biocénétique. Éventuellement épais de plusieurs centimètres, ils peuvent comporter un horizon humique enrichi en matières organiques dont l'origine est, entre autres (excreta d'animaux), liée aux feuilles mortes des arbres. En effet, comme sur les roches-mères, les épiphytes retiennent les matières organiques et minérales apportées par les vents pour amorcer la formation du sol (3, 11); des fourmis associées contribuent aussi à réunir les fragments de feuilles, de fleurs et d'animaux et jouent ainsi un rôle actif dans la formation de cet humus. Lorsque la température est plutôt basse, par exemple dans les forêts d'altitude, l'accumulation l'emporte sur la décomposition de la matière organique; certains, très humifères, rappellent les sols à moder acides, à azote bas et plutôt sous forme ammoniacale. Ces sols contiennent une faune invertébrée et des micro-organismes variés, étant en cela comparables aux sols terrestres (13). Les propriétés physico-chimiques de tels sols sont encore peu connues.

Par ailleurs, les recherches rendues possibles grâce au "radeau des cimes" (technique d'investigation écologique de la canopée, c'est-à-dire la partie de la forêt formée par les cimes des arbres, consistant à déposer un radeau au sommet des arbres) ont permis de montrer l'existence de vrais sols au cœur des épiphytes. Ces sols sont non seulement exploités par les épiphytes, mais aussi par les arbres eux-mêmes, des recherches récentes ayant montré que ceux-ci envoient des "racines de canopée" qui plongent dans l'humus suspendu; mieux encore, ces mêmes racines absorbent aussi les éléments nutritifs de l'eau des brouillards d'altitude (10); on a donc un équivalent aérien aussi fonctionnel que le système racinaire classique du sol.

Une haute diversité biologique riche d'adaptations

Les zones intertropicales sont caractérisées par une haute diversité biologique : le nombre d'espèces vivantes augmente à mesure qu'on se rapproche de l'équateur; c'est le "patrimoine fondamental des formes de vie terrestre" (DAVEAU & RIBEIRO, in 7).

Dans le monde végétal, un certain nombre de familles sont proprement tropicales (Nepenthacées, Podostemacées, Cyathacées, Myristicacées, Monimiacées, Piperacées, Melastomatacées, Meliacées, les diverses familles de l'ordre des Zingibérales...), alors que d'autres le sont à un degré légèrement moindre puisqu'elles peuvent envoyer des irradiations vers les régions méditerranéennes ou tempérées (Sapotacées, Arecacées ou Palmiers, Moracées, Lauracées, Myrtacées, Rutacées, Anacardiées, Tiliacées, Caesalpinacées), voire océaniques (Eriocaulacées, Hymenophyllacées). D'autres familles surtout tropicales, pourtant assez bien représentées en zone tempérée, le sont par des espèces ne reflétant guère la diversité biologique tropicale (Rubiacées, Malvacées, Euphorbiacées, Apocynacées, Asclepiadacées, Boraginacées, Poacées, familles de Filicales et des Fabales). Des familles tempérées à dominance de taxons herbacés trouvent des équivalents tropicaux très diversifiés incluant des taxons ligneux : Primulacées/Myrsinacées et Théophrastacées, Renunculacées/Annonacées, Hypericacées/Clusiacées (dans la mesure où l'on distingue ces deux familles).

De même, sans en être très spécialiste, je ne puis passer sous silence l'existence de familles animales, plus particulièrement vertébrées, possédant des distributions comparables; sans détailler, on peut citer les amphibiens apodes (ou Gymno-

phiones, avec trois familles), les serpents primitifs (Boidés, Typhlopidés...) ou évolués (Élapidés, Hydrophinés), les crocodiliens, les mammifères édentés (Tatou, Paresseux, Fourmilier, Pangolin, Oryctérope), proboscidiens (Éléphant), giraffidés (Girafe, Okapi), antilopinés, cératomorphes (Tapir, Rhinocéros), Siréniens (Lamantin, Dugong), primates (Lémuriens, Simiens incluant les Singes et... l'Homme). Les reptiles lézards ont un optimum tropical et subtropical, avec irradiations méditerranéennes et tempérées.

Une observation première montre que les êtres vivants tropicaux sont marqués par un certain gigantisme : invertébrés, mammifères, oiseaux, arbres, *Senecio*, Euphorbes. C'est dans ce domaine climatique en effet qu'on observe les records botaniques pour les feuilles (espèces dites mégaphylles : palmiers, fougères arborescentes...), les tiges (*Calamus*), les inflorescences (*Amorphophallus*, *Corypha*), les fleurs (*Rafflesia*), les fruits ligneux (gousses des *Entada*), les graines (*Lodoicea*), les herbes (à tel point qu'on les confond parfois avec des arbres : bananier, "arbre du voyageur" ou *Ravenala*). En fait, ce n'est pas si simple car les plus petits êtres, moins spectaculaires, y côtoient les précédents et il vaut mieux dire que les êtres vivants y expriment toutes les potentialités de chacun des taxons, potentialités tronquées sous l'effet des facteurs limitants des zones tempérées.

La biologie des plantes tropicales montre des traits spécifiques associés à diverses adaptations :

- cauliflorie : *Napoleonaea*, *Theobroma*, *Couroupita*, *Gnetum*...;
- contreforts : nombre d'arbres des forêts tropicales denses présentent des contreforts à la base de leur tronc; on les considère souvent comme des adaptations à la stabilisation de ces géants sur des sols plus ou moins asphyxiants, qui déterminent donc des enracinements superficiels;
- racines-échasses : genres *Pandanus*, *Iriarteia*, *Symphonia*, *Rhizophora*, *Uapaca*, *Musanga*, *Pycnanthus*, *Coelocaryon*, *Xylopia*, *Macaranga*, *Clusia*, *Virola*, *Socratea*, *Euterpe*...; en général, la signification de cet invariant morphologique est reliée à une vie en milieu très mal affermi : mangroves (*Pandanus*, *Rhizophora*), forêts marécageuses non spécialement littorales (*Symphonia*, *Uapaca*), la présence de ces arceaux ou échasses élargissant le polygone de sustentation de la plante pour un meilleur maintien;
- feuilles à pointe aciculaire, comme les *Ficus* et autres plantes de la forêt tropicale dense hygrophile; depuis JUNGNER (8), ce caractère est souvent interprété comme une adaptation à la vie en milieu très arrosé en précipitations : la pointe foliaire favoriserait le drainage rapide de l'eau, dont la stagnation ou du moins l'évacuation ralentie générerait la respiration foliaire ou favoriserait les épiphytes (voir cependant la discussion en 13, p.97);
- continuité physiologique (pas de cernes de croissance du bois par exemple).

Certains types biologiques en sont spécifiques (plantes mégaphylles monocaules : fougères, palmiers, *Caricacées*, *Den-drosenecio* des montagnes), alors que d'autres y trouvent leur optimum de représentation (par exemple les lianes, très mal représentées en régions tempérées), diversité des architectures arborescentes (une vingtaine de types tropicaux, dont deux seulement représentés chez les arbres tempérés). Il faut rappeler que le type biologique dominant dans ces régions est le type Phanérophytes (en majorité des arbres), au contraire des régions arides, où c'est plutôt le type Thérophytes (= annuelles, en majorité herbacées) qui les caractérise, et des régions tempérées, plus favorables au type Hémicryptophytes.

Les feux de brousse ou de savane sont naturels, lorsqu'ils sont créés par la foudre ou les éruptions volcaniques, ou plus souvent provoqués par l'homme. Ils constituent une composante écologique importante de ces milieux, sans forcément être négatifs pour la flore. D'une part, en saison sèche, les réserves ont migré vers les organes souterrains; le feu n'attaque donc que des organes appauvris de ce point de vue. D'autre part, divers végétaux (dits pyrophytes) y sont adaptés par le développement d'un liège isolant chez les arbres, par le développement de bourgeons enterrés, donc protégés, chez les espèces arbustives et herbacées, des floraisons apparaissant après le feu. En outre, ce facteur stimule la germination, en fendant les téguments souvent lignifiés des graines, et réduit la compétition inter-spécifique. Finalement, le feu apparaît comme facteur de biodiversité en maintenant des stades dynamiques non forestiers et riches en espèces (cas des formations à Pro-téacées d'Afrique du Sud et d'Australie).

Autres éléments de diversité biologique, un certain nombre de formations végétales n'ont guère de représentants équivalents aux latitudes supérieures : mangrove, savane, campo, caatinga, igapo (forêt marécageuse), mata de varzea (forêt périodiquement inondée), forêts ombrophile (= "forêt de la pluie") et néphéli-phile (= "forêt des nuages"), ceja d'altitude, formations épi-phytiques (quelques Polypodes en zone tempérée, des Fougères et des plantes à fleurs en zones intertropicales : Orchidacées, Bromeliacées, Asclepiadacées, Piperacées, Gesneriacées, Aracées...). L'étagement vertical des épiphytes le long des troncs fait apparaître une opposition entre épiphytes supérieurs de plus grande taille, plus héliophiles et xérophiles, et épiphytes inférieurs, délicats, de plus petite taille, plus sciaphiles et aérohygrophiles, des sous-bois sombres. L'épiphyllisme (développement de petits végétaux sur les feuilles de plus grandes plantes) est typiquement tropical et la composition de telles communautés épiphytes rappelle celle des groupements épiphytes tempérés : Bryophytes, Algues, Lichens.

À côté de ces formations spontanées, on pourrait aussi évoquer les formations artificiellement créées par les populations intertropicales pour leur subsistance, formations bien recon-naissables à de grandes cultures tropicales (arbres fruitiers, herbes fruitières, dont le bananier, Aracées, ignames et patates douces...), le terme le plus achevé de ces formations étant l'"agroforêt", mélange diversifié et complexe d'espèces culti-vées rappelant une forêt spontanée, autant par sa structure tridimensionnelle que par son rôle écologique (protection des sols, des climats, des ressources génétiques, de la biodiversité) (7).

Dans le même ordre d'idées, ces zones biogéographiques offrent aussi des spécificités liées aux cultures humaines, sociales (croissance démographique, densités de populations, importance de la vie en groupes), économiques (agricultures complexes, retard de développement) et ethnologiques (eth-nies, patrimoine culturel).

Des écosystèmes extrêmes

Les écosystèmes inter-tropicaux sont caractérisés par des flux énergétiques et des cycles d'éléments très rapides, déterminant des biomasses élevées (tableau I). La rapidité de recyclage des éléments organiques est par contre défavorable aux détritivores, nécrophages et coprophages.

Tableau I.

Données sur les flux d'énergie dans quelques grands écosystèmes (d'après 4).
Data on the energy flux of several large ecosystems (according to 4).

écosystèmes	tundra	taïga	forêt caducifoliée	steppe aride	semi-désert	savane herbeuse	forêt équatoriale
biomasse végétale totale (t/ha)	5	100-300	400	10	4.3	27	> 400
biomasse foliaire (t/ha)	1,5	8-19	4	1.5	0.1	2.9	12-40
matière organique morte sur le sol (t/ha)	3,5	30-50	15	1.5	-	-	2-10
biomasse animale (kg/km ²)	80	?	400	350	190	> 12000	5
productivité primaire* (t/ha/an)		30	20-30				> 100

* vitesse d'intégration de l'énergie par les producteurs (végétaux autotrophes)

Malgré une productivité primaire élevée, la respiration est telle que la productivité nette de l'écosystème (productivité brute - respiration totale, la productivité brute étant le produit de la photosynthèse totale) est quasiment nulle. Une forêt équatoriale se comporte donc, après quelques décennies, comme une forêt en équilibre.

Des interrelations biologiques riches

Notre dernière réflexion portera sur les interrelations entre les êtres vivants dont la complexité est fonction notamment du nombre de partenaires en relation.

Dans les relations à deux partenaires, on peut évoquer la prédation, le parasitisme, la saprotrophie, la symbiose avec les champignons (mycorhizes) et les bactéries, la carnivorie végétale qui ne sont toutefois aucunement spécifiques des zones biogéographiques étudiées ici; simplement, on y note un certain enrichissement systématique avec des familles et des genres absents des zones plus septentrionales : Balanophora-cées, Rafflesiacées (irradiant en région méditerranéenne avec *Cytinus*), Lauracées-Cassythoïdées, la seule Gymnosperme parasite (*Parasitaxus ustus* de Nouvelle-Calédonie) pour les parasites, Nepenthacées pour les carnivores.

D'autres relations, souvent à valeur de coévolution, sont au contraire nettement spécifiques comme celles qu'entretiennent avec un partenaire végétal les animaux pollinisateurs (pollinisation entomophile complexe des *Ficus* par les guêpes, atteignant la région méditerranéenne, pollinisation par les oiseaux et par les mammifères, surtout les chauves-souris, mais aussi marsupiaux, lémuriens, petits singes; tableau II), les végétaux étrangleurs (*Clusia*, *Ficus*, *Coussapoa* qui commencent par être épiphytes), les fourmis associées aux plantes dites myrmécophiles (Ptéridophytes, Rubiacées, Cecropiacées, Asclepiadacées...), la grande faune (singes, éléphants, antilopes) dispersant les diaspores végétales.

Tableau II.

Vicariance de pollinisateurs vertébrés (13).
Vicariance of vertebrate pollinisors.

	Nouveau Monde	Ancien Monde
oiseaux	Trochilidae	Nectarinidae Zosteropsidae
chauves-souris	Microchiroptera	Megachiroptera

Dans le même ordre d'idées, on peut évoquer les végétaux d'assez grande taille pouvant offrir des abris ou des biotopes particuliers à d'autres êtres vivants, qu'ils soient végétaux (nous avons déjà cité les épiphytes et épiphylls) ou animaux : des Broméliacées à feuilles en citerne accueillent des *Utricu-laria*, mais aussi de petits animaux (crustacés, moustiques, grenouilles, lézards); des chercheurs ont pu qualifier ces pièces d'eau d'"aquariums suspendus". La canopée est sans doute l'habitat tropical le plus exceptionnel qui soit, dont on commence à peine à explorer la diversité écologique et biologique (les mammifères arboricoles, par exemple, ont peu à voir avec ceux du sol) grâce à des techniques d'investigation spéciales, dont le "radeau des cimes" (10).

Parmi les relations à trois partenaires (insecte, champignon, plante) spécifiques, on doit surtout citer les fourmis champignonnistes (genre *Atta*) qui coupent des feuilles d'arbre pour cultiver un champignon dont elles se nourriront, les termites Macrotermitidés élaborant pareillement une meule à champignon de bois ou de feuilles mâchées pour y cultiver un partenaire fongique, parfois propre à ce biotope (*Termitomyces*, champignons dits termitophiles).

Les "jardins de fourmis" (2) sont des ensembles d'épiphytes dont les graines ont été transportées par des fourmis dans leur nid où elles ont germé et se sont développées. Ces épiphytes sont réellement adaptés à cette symbiose : les graines sont transportées grâce à des substances attractives (mimétisme chimique) et le développement de la plante est favorisé par les fourmis qui incorporent de l'humus ou des déjections de vertébrés à leur nid de carton.

Le mimétisme offre encore un cas de système biotique à trois partenaires : un modèle mimé, un mime végétal ou animal imitant le modèle, des dupes bernées par le mime. Si cette relation n'est pas propre au monde tropical, il s'y diversifie considérablement, à plusieurs niveaux. Ainsi certains micro-organismes simulent nos propres antigènes et l'organisme humain devient incapable de fabriquer les anticorps nécessaires à une lutte efficace; ces micro-organismes (agents de distomatoses, trichinoses, schistosomoses, *Yersinia*, *Salmonella*) sont des mimes (l'antigène de l'hôte est alors le modèle, le lymphocyte la dupe). L'agent du paludisme *Plasmodium* fabrique à son image des leurres constitués d'antigènes attaqués par les anticorps, lui permettant d'atteindre sa cible (foie, hématies). L'homochromie chlorophyllienne des insectes, bactéries, reptiles, oiseaux, du paresseux sud-américain (couvert d'algues microscopiques riches en pigments chlorophylliens) offre de nouveaux exemples de cette interrelation.

Il faut enfin évoquer le thème du présent colloque, celui des protistes nuisibles des vertébrés ou invertébrés. En effet beaucoup de maladies tropicales résultent d'interactions biotiques complexes dans lesquelles l'homme devient partie prenante et la fréquence de ces maladies devient un des éléments de la diversité biologique tropicale; aux latitudes supérieures, les périodes froides détruisent au moins partiellement les germes pathogènes et les maladies y ont un optimum saisonnier. On peut considérer qu'en général on est ici en présence d'un réseau à quatre partenaires : un parasite (virus, procaryote bactérien, protozoaire, némathelminthe), un vecteur (invertébré), un hôte (souvent vertébré), un réservoir (variable, qui se confond parfois avec le vecteur). Dans un tel réseau, la lutte contre le parasite peut être directe ou passer par l'élimination du vecteur ou du réservoir.

La lutte chimique aveugle contre les vecteurs est très onéreuse, devant toucher des surfaces énormes; en outre elle n'est pas sélective, car il n'y a pas de choix possibles, et présente des effets secondaires sur l'environnement. Elle n'est pas toujours efficace, notamment sur les larves d'insectes vecteurs protégées dans leur gîte naturel offrant un abri contre les insecticides. D'autres méthodes de lutte ont été parfois préconisées, comme la destruction du partenaire offrant abri, par exemple des Broméliacées formant les "aquariums suspendus".

Une méthode plus satisfaisante consiste à étudier les relations fines, les corrélations, entre les gîtes des vecteurs et la végétation qui, on le sait, intègre une grande part des composantes de l'environnement (6). Alors une cartographie adaptée de la végétation peut fournir d'emblée les sites larvaires potentiels, sur lesquels on interviendra de façon spécifique; cette lutte anti-larvaire sera efficace tout en limitant au maximum l'épandage

d'insecticides et ses conséquences secondaires (1, 9). C'est ainsi que des programmes pluridisciplinaires (associant phytosociologues, entomologistes, pathologistes) ont permis de préciser les relations entre la répartition des Mollusques vecteurs de la schistosomose intestinale (*Schistosoma mansoni*) et certains biotopes (très peu dans *Rhizophora* et *Avicennia*, plus dans *Pterocarpus officinalis*, les cultures de *Colocasia*, les prairies à graminées; 12), ou entre les gîtes larvaires de Culicidés et les phytocénoses de mangroves guadeloupéennes, d'où une cartographie des zones à haut risque au 1/5 000 (14). De même la mise en relation entre gîtes d'espèces voisines (*Anopheles*, *Aedes*, *Culex*) et des associations végétales épiphytiques à Aracées et Broméliacées a permis des interventions ciblées sur les sites potentiels.

Il s'agit là d'un magnifique exemple de bioindication végétale utilisant un réseau de relations (faune-végétation) pour intervenir sur un autre (chaîne parasitaire). Quelques auteurs ont souligné que, dans un groupement végétal potentiellement favorable, seules les superficies minimes sont réellement fonctionnelles, soit quelques mètres carrés, notamment de strate herbacée; ils pointent ainsi l'insuffisance de la cartographie physiognomique ou phytosociologique classique car, sous une canopée homogène, peuvent exister des milieux d'extension limités favorables ou non aux larves. La méthode devrait être plus efficace en suivant les affinements méthodologiques proposés par la phytosociologie synusiale (5).

La lutte biologique utilise notamment d'autres réseaux, celui du prédateur/proie ou du (super) parasite/hôte, pour éliminer le vecteur ou le parasite, alors que la lutte écologique intervient sur le milieu de vie pour éliminer le vecteur.

Références bibliographiques

1. AÏN G, COUSSERANS J, GABINAUD A, GILOT B, PAUTOU G & SIMONNEAU P - Cartographie écologique appliquée à la démoustication. *Doc Cartogr Ecologique*, 1973, **XI**, 1-16.
2. DEJEAN A, CORBARA B, SNEILING RR & BELIN M - Les jardins de fourmis de Guyane française : relations entre arbres-soutiens, épiphytes et fourmis. *Acta Bot Gallica*, 1997, **144**, 333-345.
3. DELAMARRE-DEBOUTTEVILLE C - Les dépendances du sol et les sols suspendus. Considération sur les facteurs historiques en biocénotique. *Ann Biol*, 1951, **27**, 267-278.
4. DUVIGNEAUD P - *La synthèse écologique*. Doin, Paris, 1974, 296 p.
5. GILLET F, de FOUCAULT B & JULVE P - La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts. *Candollea*, 1991, **46**, 315-340.
6. GUINOCHE M - *Phytosociologie*. Masson, Paris, 1973, 227 p.
7. HALLE F - *Un monde sans hiver; les Tropiques : nature et sociétés*. Seuil, Paris, 1993, 361 p.
8. JUNGNER JR - Anpassungen der Pflanzen an das Klima in den Gegenden der regenreichen Kamerungebirge. *Bot Zbl*, 1891, **47**, 33-360.
9. MAIRE A, BOURASSA JP & AUBIN A - Cartographie écologique des milieux à larves de moustiques de la région de Trois-Rivières, Québec. *Doc Cartogr Ecologique*, 1976, **XVII**, 49-71.
10. MOFFETT M - *Le monde des cimes : exploration de la canopée tropicale*. Arthaud, Paris, 1995, 191 p.
11. PAULIAN R - Caractères des sols suspendus des forêts tropicales. *Ann Biol*, 1951, **27**, 279-280.
12. POINTIER JP - La schistosomose intestinale dans la mangrove de Guadeloupe : répartition de *Biomphalaria glabrata*, mollusque vecteur, dans les mangroves lacustres de Guadeloupe, écologie du vecteur et de son parasite dans la mangrove de Dubelloy-Devarieux. *Bull de liaison du groupe de travail Mangroves et zone côtière*, la mangrove de Guadeloupe et sa zone côtière, 1978, **4**, 24-26.
13. RICHARDS PW - *The tropical rain forest*. 2nd edition, Cambridge University Press, 1996, 575 p.
14. RIOUX JA - Les Culicidés des mangroves guadeloupéennes : relations gîtes larvaires-phytocénoses. *Bull de liaison du groupe de travail Mangroves et zone côtière*, la mangrove de Guadeloupe et sa zone côtière, 1978, **4**, 98-100.