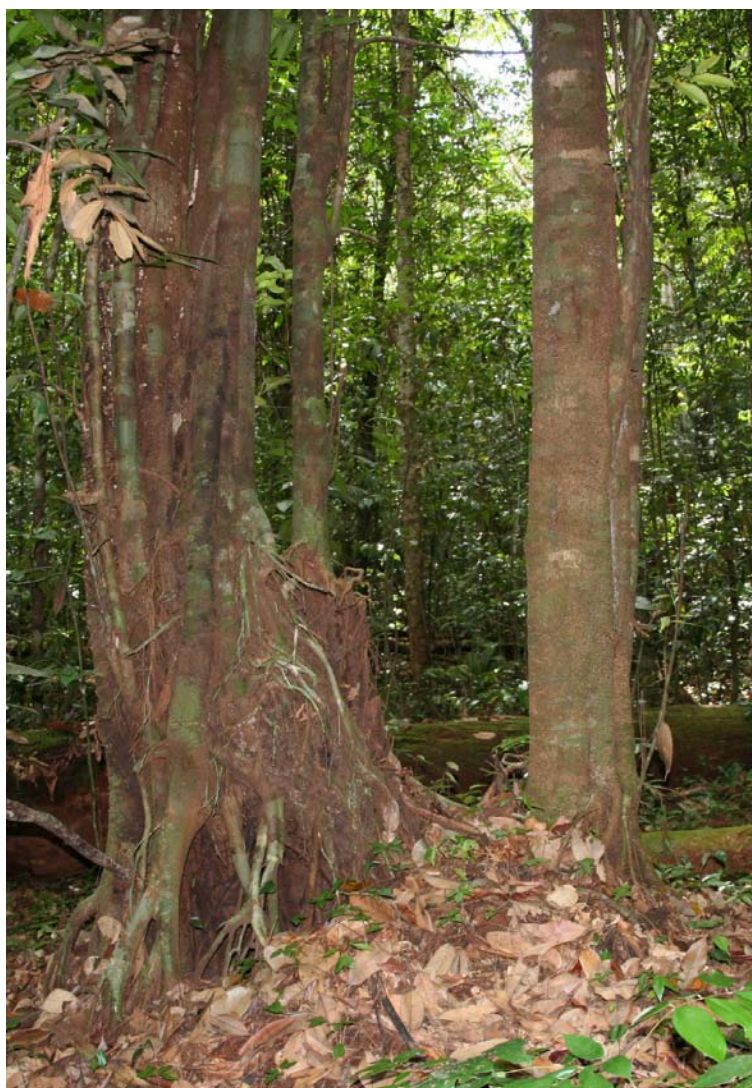


THÈSE  
pour obtenir le diplôme de docteur de l'UNIVERSITÉ MONTPELLIER II  
– Science et Techniques –

**Étude de l'écologie du**  
***Spirotropis longifolia* DC Baill. (Leguminosae-Papilionoideae)**  
**Espèce monodominante dans les forêts de Guyane française**



rédigée par Émile FONTY

Encadré par :

Pierre COUTERON (IRD, U.M.R. AMAP)

Daniel SABATIER (IRD, U.M.R. AMAP)

Ivan SCOTTI (INRA, U.M.R. EcoFoG)

JURY :

M. Bonaventure SONKÉ (Université de Yaoundé I).....Rapporteur

M. François FROMARD (CNRS, U.M.R. EcoLab).....Rapporteur

M. Pierre COUTERON (IRD, U.M.R. AMAP).....Directeur

M. Daniel SABATIER (IRD, U.M.R. AMAP).....Co-directeur

M. Stephan HÄTTENSCHWILER (CNRS, U.M.R. CEFÉ).....Examineur

M. Stéphane GUITET (ONF).....Examineur



## RESUMÉ

Les forêts tropicales humides figurent parmi les écosystème terrestres les plus diversifiés, aussi, l'existence de secteurs dominés par une seule espèce (*i.e.* forêts monodominantes) reste une formidable énigme en écologie tropicale. Nous présentons ici la première étude de l'autécologie d'une nouvelle espèce monodominante : *Spirotropis longifolia* (DC) Baill. (Leguminosae-Papilionoideae) se développant en Guyane française. Afin de replacer cette nouvelle espèce parmi les cas de monodominance nous proposons un nouveau cadre théorique permettant de mieux appréhender les processus écologiques associés à ce phénomène. La monodominance du *S. longifolia* est très forte, ce dernier pouvant représenter jusqu'à 70% du peuplement. La monodominance du *S. longifolia* ne peut être expliquée ni par des conditions édaphiques particulières ni par l'absence de compétiteur dans ses peuplements. En revanche, ses étonnantes capacités à réitérer et à marcotter son probablement l'un des moteurs de sa monodominance. La monodominance induit par ailleurs une modification de la composition floristique de forêt dominée en faveur des espèces héliophiles. Nous avons de plus développé un jeu de marqueurs microsatellites afin de comprendre le rôle de cette régénération végétative dans le maintien et l'expansion cette monodominance. Enfin, nous mettons en perspective nos résultats avec la gestion des peuplements naturels.

## ABSTRACT

Large expanses of forest dominated by a single tree species, *i.e.* monodominant forests, occur through the tropics and remain a long-standing conundrum. In French Guiana, we described a new monodominant tree species: *Spirotropis longifolia* (DC) Baill. (Leguminosae-Papilionoideae), and studied, for the first time, its autecology. We reported a strong monodominant feature (up to 70 % of stems >10 cm in d.b.h.) and a marked difference between floristic composition of the dominated and the highly diverse adjacent stands. The monodominance of *S. longifolia* was supported neither by peculiar soil conditions nor by a lack of competitors but may be owned to its astonishing self-coppicing and layering abilities which induce a sharp spatial structure. We also developed a set of microsatellite markers and conducted a large field survey to built up a gene data base. Facing the variety of ecological processes involved in monodominance, we identified a lack of conceptual framework, set a new classification of monodominance and positioned *S. longifolia* within. We finally discuss these results in the frame of the forest management.

# Table des matières

RESUMÉ.....	3
ABSTRACT.....	3
Remerciements.....	10
Introduction.....	15
Introduction générale.....	16
Historique de la monodominance.....	18
Nouvelle classification de la monodominance.....	21
Objectifs.....	26
<b>Chapitre I : Le Spirotropis longifolia.....</b>	<b>27</b>
I.Phylogénie & taxonomie .....	29
II.Répartition géographique.....	31
III.Description.....	35
A.Le système caulinaire.....	35
1.Le tronc, les tiges, les feuilles.....	35
2.Le port .....	35
B.Le système racinaire.....	39
C.Le système reproducteur.....	41
IV.Phytochimie du Spirotropis longifolia.....	42
V.Symbioses bactérienne et mycorhizienne.....	43
A.Mycorhization.....	43
B.Nodulation.....	47
1.Partenaire(s) bactérien(s).....	47
2.Fixation d'azote.....	48
VI.Cycle de vie (ou hystérésis de l'habitus).....	49
A.La réjuvenation.....	49
B.Ce qui ne me tue pas me rend plus fort (Nietzsche 1888) .....	52
<b>Chapitre II : La monodominance du Spirotropis longifolia .....</b>	<b>55</b>
I.Matériel et méthode.....	57
A.Sites d'étude.....	57
1.Choix des sites.....	57
2.Géologie, géomorphologie, pédologie.....	58
B.Réalisation des relevés.....	59

C.Acquisition des données LiDAR.....	61
II.Caractérisation de la monodominance.....	63
A.Caractéristiques des sols.....	63
B.Abondance relative et dominance relative.....	63
C.Structure des peuplements dominés par le <i>Spirotropis longifolia</i> .....	67
D.Suivi de croissance sur la parcelle Ps1.....	69
E.Discussion.....	69
III.Impacts sur le peuplement.....	73
A.Méthode d'analyse.....	73
1.Composition floristique.....	73
2.Hauteur de canopée et pénétration de la lumière.....	74
B.Résultats.....	75
1.Richesse et diversité floristique.....	75
2.Comparaison des cortèges floristiques.....	77
a.Comparaison globale par la méthode MDS.....	77
3.Étude de la similarité sur la piste de Saint-Élie.....	77
4.Étude de la similarité sur la montagne des Chevaux.....	79
5.La proportion d'espèces héliophiles.....	79
C.Hauteur de canopée et pénétration de la lumière.....	83
D.Discussion.....	86
IV.Conclusion.....	87

<b>Chapitre III : Organisation des populations de <i>Spirotropis longifolia</i> et dynamique de colonisation.....</b>	<b>89</b>
I.Organisation spatiale de la dominance à piste de Saint-Élie.....	91
A.Matériel et méthode.....	91
1.Site d'étude et stratégie d'échantillonnage.....	91
2.Étude des contraintes édaphiques.....	92
3.Traitement statistique.....	92
4.Variations spatiales de la dominance du <i>Spirotropis longifolia</i> .....	97
5.Influence de la topographie.....	99
a.Effet sur la densité et la dominance relative.....	99
b.Effet sur la physionomie.....	103
B.Discussion.....	103
II.Organisation spatiale des individus à montagne des Chevaux.....	105
A.Matériel et méthode.....	105

1.Site d'étude.....	105
B.Traitement statistique.....	106
a.Analyse de la répartition spatiale des individus.....	106
b.Interpolation.....	111
C.Le domaine d'étude pris dans son ensemble.....	111
1.Analyse de la répartition spatiale des <i>Spirotropis longifolia</i> .....	111
2.Analyses conjointes des répartitions des stades de développement.....	113
3.Interprétations.....	115
D.Étude des sous-domaines.....	117
1.Analyse de la répartition des différents stades de développement.....	117
2.Interprétations.....	118
III.Conclusions.....	119
<b>Chapitre IV : Approche génétique.....</b>	<b>121</b>
I.Matériel et méthode.....	123
A.Stratégie d'échantillonnage.....	123
B.Les marqueurs génétiques.....	124
1.Choix des marqueurs.....	124
2.Développement des marqueurs microsatellites.....	124
3.Amplification et génotypage.....	125
C.Statistiques.....	127
II.Résultats.....	129
III.Discussion.....	131
IV.Conclusions.....	134
<b>Chapitre V : Discussion générale.....</b>	<b>135</b>
I.Où se place-t-elle parmi les espèces mondominantes ?.....	136
A.Le <i>Spirotropis longifolia</i> : une espèces spécialisée ?.....	136
B. <i>Spirotropis longifolia</i> et perturbation.....	138
II.Les stratégies du <i>Spirotropis longifolia</i> ?.....	139
A.Floraison et fructification massive.....	139
B.“mycorrhiza hypothesis”.....	142
C.La réitération et reproduction végétative.....	143
D.L'influence du système racinaire.....	148
III.Quels enseignements pour l'exploitation forestière ?.....	149

IV.Conclusion et perspectives.....	152
Bibliographie.....	155
ANNEXE A.....	175
ANNEXE B.....	187

## Index des illustrations

<b>Illustration INTRO.1</b> : Schémas conceptuels extraits de Peh <i>et al.</i> (2011).....	21
<b>Illustration INTRO.2</b> : Classification des types de monodominance.....	31
<b>Illustration 4</b> : Répartition du <i>Spirotropis longifolia</i> en Amérique du sud.....	33
<b>Illustration 5</b> : Répartition du <i>Spirotropis longifolia</i> en Guyane française.....	33
<b>Illustration 6</b> : Appareil végétatif du <i>Spirotropis longifolia</i> .....	35
<b>Illustration 7</b> : Différents habitus du <i>Spirotropis longifolia</i> .....	37
<b>Illustration 8</b> : Habitus contrastés du <i>Spirotropis longifolia</i> .....	38
<b>Illustration 9</b> : Anastomoses des racines du <i>Spirotropis longifolia</i> étrangleur.....	38
<b>Illustration 10</b> : Diversité des systèmes racinaires chez le <i>Spirotropis longifolia</i> .....	41
<b>Illustration 12</b> : Endomycorhizes colorées à la fuchsine acide chez le <i>Spirotropis longifolia</i> . .....	45
<b>Illustration 13</b> : Nodules de <i>Spirotropis longifolia</i> connectés au système racinaire.....	45
<b>Illustration 14</b> : Arbre phylogénétique des bactéries fixatrices d'azote isolées chez le <i>Spirotropis longifolia</i> .....	47
<b>Illustration 15</b> : Cycle de vie du <i>Spirotropis longifolia</i> .....	51
<b>Illustration 16</b> : Marcottes de <i>Spirotropis longifolia</i> .....	52
<b>Illustration 17</b> : Diagramme umbro-thermique de la Guyane.....	57
<b>Illustration 18</b> : Carte du dispositif de la piste de Saint-Élie.....	61
<b>Illustration 19</b> : Carte du dispositif de la montagne des Chevaux.....	61
<b>Illustration 20</b> : Distribution en classe de $D_{130}$ des <i>Spirotropis longifolia</i> et des autres espèces sur les parcelles dominées à piste de Saint-Élie et montagne des Chevaux.....	65
<b>Illustration 21</b> : Distribution en classes de $D_{130}$ des différents stades de développement du <i>Spirotropis longifolia</i> .....	66
<b>Illustration 22</b> : Positionnement des tirages réalisés dans chaque parcelle de forêt non- dominée et des communautés dominées des parcelles de forêt dominée par le <i>Spirotropis</i> <i>longifolia</i> dans le plan formé par les deux axes de la MDS réalisée sur la matrice de similarité/dissimilarité de Kulczynski.....	77
<b>Illustration 23</b> : Boîtes figurant les 2ième et le 3ième quartiles des distributions des indices de Kulczynski.....	77
<b>Illustration 24</b> : Distribution de fréquences des indices de similarité de Kulczynski.....	79
<b>Illustration 25</b> : Proportion d'espèces héliophiles au sein des parcelles.....	81
<b>Illustration 26</b> : Distribution de fréquences des hauteurs atteintes par le signal LiDAR.....	83
<b>Illustration 27</b> : Profil des échos de la végétation le long de transect traversant la population de <i>Spirotropis longifolia</i> de piste de Saint-Élie.....	85
<b>Illustration 28</b> : Profil des échos de la végétation le long de transect traversant la population de <i>Spirotropis longifolia</i> de montagne des Chevaux.....	86
<b>Illustration 29</b> : Carte du réseau de points à piste de Saint-Élie.....	91
<b>Illustration 30</b> : Toposéquences installées lors du diagnostic pédologique à piste de Saint-Élie. .....	91
<b>Illustration 31</b> : Carte pédologique proposée pour le secteur dominé par la population de <i>S.</i> <i>longifolia</i> à piste de Saint-Élie.....	95
<b>Illustration 32</b> : Pisolithe coupée transversalement.....	95
<b>Illustration 33</b> : Carte représentant la répartition de la densité relative et la dominance relative (c-d) du <i>Spirotropis longifolia</i> sur le réseau de relevé de la PSE.....	97
<b>Illustration 34</b> : Corrélogrammes basés sur le I de Moran calculés pour la densité relative et la dominance relative .....	99
<b>Illustration 35</b> : Comparaisons des densités relatives observées du <i>Spirotropis longifolia</i> avec les distributions de fréquence des valeurs simulées à partir de translations toroïdales.....	101
<b>Illustration 36</b> : Comparaisons des fréquences observées des individus au stade taillis dans	



la population de <i>Spirotropis longifolia</i> avec les distributions de fréquence des valeurs simulées à partir de translations toroïdales.....	102
<b>Illustration 37</b> : Épaisseur du tapis de racines observé sur l'un des versants à piste de Saint-Élie.....	103
<b>Illustration 38</b> : Semis de points et courbes de Besag correspondantes.....	109
<b>Illustration 39</b> : Carte de répartition des <i>Spirotropis longifolia</i> de $D_{130} \geq 10$ cm.....	111
<b>Illustration 40</b> : Variations de calculées entre la répartition des <i>Spirotropis longifolia</i> et celle des autres espèces.....	115
<b>Illustration 41</b> : Variations de l'estimateur de la fonction de Besag des différents stades du <i>Spirotropis longifolia</i> dans le sous domaine SD1.....	117
<b>Illustration 42</b> : Variations de l'estimateur de la fonction de Besag des différents stades du <i>Spirotropis longifolia</i> dans le sous domaine SD2.....	117
<b>Illustration 43</b> : Carte illustrant les limites des deux sous- domaines d'étude.....	118
<b>Illustration 44</b> : Carte indiquant la situation des populations de <i>Spirotropis longifolia</i> échantillonnées en vue des analyses de génétique des populations.....	123
<b>Illustration 45</b> : Panoplie du généticien de terrain.....	123
<b>Illustration 46</b> : Prélèvement de l'assise subero-phellodermique et du cambium. ....	123
<b>Illustration 47</b> : Séparation du cambium de l'assise subero-phellodermique au couteau.....	123
<b>Illustration 48</b> : Prélèvement de cambium conditionné dans un tube Eppendorf®.....	123
<b>Illustration 49</b> : Veillée à la chandelle pour le renouvellement du Silicagel sur le terrain....	123
<b>Illustration 50</b> : <i>Spirotropis longifolia</i> en fleur à montagne des Chevaux en septembre 2009. ....	142
<b>Illustration 51</b> : Tapis de plantules de <i>Spirotropis longifolia</i> .....	142
<b>Illustration 52</b> : Vue de la canopée de la population de <i>Spirotropis longifolia</i> de montagne des Chevaux.....	146
<b>Illustration 53</b> : Champignons lignivores observés sur des troncs de <i>Spirotropis longifolia</i> . ....	146
<b>Illustration 54</b> : Opportunisme des racines adventives du <i>Spirotropis longifolia</i> .....	148
<b>Illustration 55</b> : Souche de <i>Dicorynia guianensis</i> ayant développé des rejets après exploitation à piste de Saint-Élie.....	152
<b>Illustration 56</b> : Deux marcottes de <i>Dicorynia guianensis</i> .....	152

## Remerciements

Les pages de remerciements sont réputées pour être les plus lues des manuscrits de thèse, cependant, j'encourage les lecteurs à ne pas s'arrêter au terme de ces quelques lignes ; bien qu'elles leur soient également adressées pour avoir sorti ce manuscrit de sa bibliothèque.

Je conçois difficilement qu'une thèse, et plus largement que tous questionnement scientifique, puisse être mené à terme sans l'aide d'un grand nombre de personnes. Mes travaux sur le *Spirotropis longifolia* ont largement bénéficié de l'implication de tous ceux à qui je me suis adressé. Ainsi, je suis très reconnaissant à l'ensemble des personnels de l'Office National des Forêts et des Unités Mixtes de Recherche EcoFoG et AMAP qui m'ont fourni les moyens de mener mes recherches durant ces trois années. Je remercie mes directeurs de thèse Pierre Couteron, Ivan Scotti et Daniel Sabatier qui ont accepté de donner de leur temps pour m'aider dans ce projet et dont les conseils m'ont été précieux. Je remercie tout spécialement Daniel de m'avoir fait découvrir le *S. longifolia* et d'avoir partagé son savoir sur la forêt guyanaise ; ce fût un plaisir que de travailler avec lui, tant sur le terrain que devant nos écrans. Ma thèse s'est déroulée dans le cadre du projet DYGEPOP financé par le Fonds Européen de Développement Régional (FEDER 2008-2012) ; je remercie Stéphane Guitet et Stéphane Traissac d'avoir inclus l'étude du *S. longifolia* dans ce projet et d'avoir soutenu ma demande de financement par une CIFRE auprès de l'Agence National de la Recherche Technique (ANRT). Je remercie également mes deux rapporteurs, Bonaventure Sonké et François Fromard, ainsi que le président du jury, Stephan Hättenschwiller, qui ont eu la patience de lire ce manuscrit dans son intégralité et d'apporter leur regard éclairé sur mon travail.

Je suis très reconnaissant envers tous les chercheurs, collègues et amis qui m'ont ouvert leur porte et ont écouté, patiemment, mes histoires d'espèce monodominante. J'ai pris un réel plaisir à échanger avec chacun, exposer mes idées, recevoir avis et conseils, monter des collaborations ... C'est l'un des aspects les plus intéressants et stimulants de la recherche et j'espère que cet esprit perdurera longtemps dans les équipes qui m'ont accueilli. Je remercie vivement : Charlie Basset, Didier Stien, Véronique Éparvier pour leur travaux sur la phytochimie du *S. longifolia* , il n'y a rien de tel qu'une rencontre au détour d'un carbet pour faire avancer la science ; Christine Le Roux, Marc Ducouso, Yves Prin du LSTM pour leurs conseils et leur investissement dans la quête des symbiontes du *Spirotropis longifolia* ; Jean-Christophe Roggy, Anne-Marie Domenach, et Tatiane Reis qui m'ont aidé à appréhender la nutrition azotée du *S. longifolia* et le fonctionnement des litières. Un grand merci à Fanchon qui m'a

accueilli avec bienveillance dans le couloir Jacaranda et m'a initié aux arcanes de la botanique tropicale ; à Grégoire Vincent que j'ai fait suer plus que n'importe quel *S. longifolia* ; à Stéphane T qui m'a soutenu pendant mes premiers pas de rat de laboratoire (rassure toi, le chdooïng est entre de bonnes mains) ; à Vincent Freycon et Bruno Ferry de m'avoir aidé à faire mes premiers pas en pédologie tropicale ; à Éric Nicolini que j'espère voir garder la tête dans les houppiers ; à Éric Marcon toujours de bon conseils ; à Bruno Héraul, François Munoz et Jean-Frédéric Terral qui m'ont permis de faire mes armes dans l'enseignement ; puis pêle-mêle à : Jean-François Molino, Hubert De Foresta, Pierre Détienne, Christine Heinz, Jacques Beauchêne, Marie Fleury, Sophie Gonzalez, Christopher Baraloto, Lilian Blanc, Nick Rowe, Mickaël Gueroult, Partrick Heuret, Philippe Birnbaum, Benoît Burban, Heïdy Schimann, Jean-Yves Goret, Thomas Le Bourgeois, Juliana Prosperi, Jérôme Muzinger, Piero Delpetre, Philippe Borianne, Georges Michalou, Gilles Le Moguedec, Claude Edelin, Daniel Auclair, Daniel Barthélemy, Bernard Thibault, Mériem Fournier, Cécile Richard-Hansen ... (j'en oublie sûrement, je m'en excuse).

Au cours de ces trois années je me suis appuyé sur une solide équipe de terrain sans qui je n'aurais pu réaliser le dixième de mes relevés. J'adresse de chaleureux remerciements aux infatigables Michel Tarcy et Jean-Louis Smock pour le travail qu'ils ont effectué. Je garde précieusement en mémoire nos soirées aux carbets et nos discussions autour d'un cassoulet réparateur soupoudré de couac et de piment après une journée d'arpentage. Je vous souhaite de pouvoir parcourir encore longtemps les forêts guyanaïses.

La recherche n'est pas qu'une affaire de têtes pensantes sur des problèmes théoriques. On reconnaît en général trop peu le travail réalisé par le personnel administratif qui est pourtant essentiel au bon fonctionnement des équipes, quand il est bien fait. Ainsi, je tiens tout particulièrement à remercier Louise Bolore d'avoir facilité la vie de l'UMR EcoFoG pendant toutes ces années Puis, Marie-Laure, Nora, Sylvie, Valérie, Géraldine, Karin, Noémie (UMR AMAP), Jeannine, Marie-Claude, Rosianne, Maïa (IRD), Noëlle, Josie, Catherine (UMR EcoFoG) qui m'ont toutes aidé dans mes démarches administratives, parfois complexes. Je remercie également Carole et Yannick qui savent dénicher les plus anciennes références au fin fond des plus obscures bibliothèques ; leur travail m'a été essentiel.

J'adresse également de sincères remerciements à Ludovic Salomon, Julien Vicente et Sidonie Artru pour le travail qu'ils ont accompli aux cours de leurs stages apportant chacun leur pierre à la connaissance du *Spirotropis longifolia*.

L'étude du *Spirotropis longifolia* a été pour moi l'occasion de faire mes premiers pas

dans un laboratoire de génétique, exercice qui demande des guides expérimentés pour éviter les impasses. Je remercie vivement Ivan, de m'avoir ouvert les portes de sa caverne d'Ali Baba, ainsi que Valérie Troispoux et Éliane Louisanna, dont l'aide m'a été vitale m'éviter d'y finir transpercé par un cône filtré, noyé dans de l'eau Mili-Q, gelé à d'azote liquide, enfermé dans un -80, thermocyclé, stérilisé aux UV, avalé par des colonies de bactéries OGM, figé dans un gel d'agarose ou autres facéties. Je remercie tout particulièrement la Belle des champs de m'avoir aidé à affronter le démon Séquenceur. Je remercie également toute la troupe de bisounours qui peuple ce couloir pour l'aide et le soutien qu'il m'ont apporté : William, Caroline S, Saint-Omer, Caroline D, Maxime, Stéphanie, Vincent, Jérémy.

Ces trois années n'auraient pas été aussi riches si je n'avais pas reçu le soutien d'un solide réseau d'amis, tissé au gré de mes pérégrinations transatlantiques. Du fond du cœur, je les remercie d'avoir apporté un peu de diversité dans la monodominance du *Spirotropis longifolia*. À Kourou, un grand merci à Jocelyn avec qui j'espère partager encore de nombreux dribbles sur le campus ; Fabien et Julia dont le rendez-vous du dimanche soir chez Arlette me manque déjà ; Clément et Nolwenn, merci encore pour m'avoir tiré d'affaire le jour de mon premier road-trip en Spiromobile ; Sophie en lutte contre la petite bourgeoisie qui boit du champagne ; Anaïs, quand pourrais-je goûter le véritable andouille de Guém'né ? ; Emilien qui trouve des oiseaux jusque dans les relevés LIDAR ; la joyeuse Marionnette ; William, Normandia independenza ; Sandra la regrettée ; mais aussi à Ervan, Sandra, William, Claire, Benjamin, Stéphanie, Greg, Dodo, Claire et Alex ... À Cayenne, grand merci à la communauté de Chaton : Thiago, les Marions, Madeleine, Mathieu, Kulanon, Jeanne, Emmanuel et Gilles, Jocelin, Yann, Maïa-Luna et Alexandra ... À Montpellier, merci à Camilo et Carolina, Isabelle et Cyril et les exilés de Guyane, Pol et son chewing-gum, Vincent et son *Onothoera rosea*, Murielle et Benjamin, Violette, Louise, Johan, Jonathan, Thomas, Vincent B, Champack, Jia, Ariadna, Adrien, Mao, Olivier, Lu, Domohina ... En perpétuel vagabondage, je remercie profondément tous ceux qui m'ont permis d'accrocher mon hamac au sec, même lorsque je toquais à l'improviste à leur fenêtre. Un grand merci à Fabio pour sa patience et ses cocktails fantaisistes, Julien et Laure, Sylvain, Maryline et Thierry, la famille Vincent, Laure, Madeleine et Germain (merci également pour vos soins à l'avocatier), Tatiane, Savane ... Ma porte leur sera, à jamais, grande ouverte.

Je remercie tendrement ma famille qui m'a soutenu tout au long de mes travaux, et bien avant. Je m'excuse auprès d'eux de mes absences prolongées, et je suis très heureux qu'ils aient venir me rejoindre. Ce fût un plaisir leur faire découvrir ce petit coin de paradis.

Mes remerciements s'adressent enfin à Fanny qui a été la première victime de la monopolisante monodominance du *Spirotropis longifolia*. Elle a eu le courage de supporter nos séparations prolongées et mes états d'âmes. Elle a su empêcher la monodominance du *S. longifolia* de m'envahir totalement ; s'il est une forêt monodominante dans mon cœur, elle n'est pas faite de *Spirotropis*.

À Brest, le 29/02/2012



# Introduction

## Introduction générale

Pour de nombreux écologues, les forêts tropicales sont synonymes de richesse et de diversité spécifique. La présence de plus d'une centaine d'espèces ligneuses à l'hectare est fréquemment observée tout autour de la ceinture tropicale (Losos & Leigh 2004). Si des facteurs biogéographiques et évolutifs peuvent expliquer l'émergence d'une telle richesse à l'échelle régionale (Mittelbach *et al.* 2007), la compréhension des processus impliqués dans le contrôle de la diversité à l'échelle locale (diversité  $\alpha$ ) est une question qui fait toujours débat en écologie des communautés (Wright 2002).

Cette forte diversité entraîne la répartition des individus d'une même espèce à faible densité. Cependant, la plupart des espèces présentent une certaine agrégation de leurs effectifs et l'on peut décrire un gradient allant des espèces dont les individus sont totalement isolés jusqu'aux espèces, moins fréquentes, dont les populations sont organisées en plaques elles-mêmes formées de plusieurs agrégats (Collinet 1997, Condit *et al.* 2000, Traissac 2003, Jesel 2005). À l'extrémité de ce gradient, lorsqu'une espèce atteint 50% de la densité relative où de la dominance relative<sup>1</sup>, on parle d'espèce « monodominante » (Hart *et al.* 1989, “single-dominant forest” *sensu* Connell & Lowman 1989 et Richards 1996). Bien qu'ils ne représentent qu'une petite fraction de la surface des forêts tropicales, des peuplements monodominants ont été décrits tout autour des tropiques. Ces peuplements ne se conforment pas au modèle général et l'on peut supposer qu'un ou plusieurs processus contrôlant la diversité y ont été altéré(s). Aussi, la compréhension des mécanismes menant ces espèces à imposer leur monodominance peut apporter, en négatif, un éclairage sur les processus permettant la coexistence d'un grand nombre d'espèces.

Le défi du gestionnaire en charge de l'exploitation d'une forêt tropicale humide est de devoir gérer une ressource biologique, rare et disséminée. Ces trois adjectifs représentent les trois principales contraintes qui pèsent sur cette gestion. (1) Disséminée : en Guyane, la densité moyenne des tiges exploitables<sup>2</sup> est  $\approx 8$  tiges.ha<sup>-1</sup> ; ces faibles densités induisent des coûts de prospection aussi bien du point de vue financier, que du point de vue environnemental. (2) Rare : la rareté de la ressource implique un fort risque d'épuisement si les conditions de son renouvellement ne sont pas bien maîtrisées. (3) Biologique : l'exploitation forestière récolte des organismes vivants au sein d'écosystèmes complexes ; le renouvellement de la ressource dépasse celui de la matière convoitée (lignine) et s'étend à celui des peuplements exploités

---

1 La densité relative et la dominance relative d'une espèce sont sa contribution à la densité absolue ou à la surface terrière totale du peuplement, respectivement. Elle s'expriment en pourcentage.

2 *i.e.* ayant dépassées le diamètre minimal d'exploitation (DME ;  $\approx 55$  cm).



nécessitant le maintien de la biodiversité, à plusieurs échelles. Pour répondre à ces contraintes (les deux premières principalement), des tentatives d'application de modes de sylviculture interventionnistes, calquées sur ceux des milieux tempérés, ont été envisagées : la plantation et l'éclaircie.

La plantation a pour objectif de sectoriser la production sur de petites zones où la ressource est très concentrée. Les essais de plantation d'essences locales menées en Guyane semblent incapables de fournir des individus bien conformés, de plus, les importants coûts d'entretien que nécessitent ces plantations rendraient impossible leur rentabilité économique (S. Guitet, ONF, comm. pers.). Cette pratique ne semble pas pouvoir être appliquée aux forêts guyanaises.

L'éclaircie vise à dynamiser le peuplement en supprimant une partie des individus (généralement d'essence non commerciale). On espère ainsi favoriser la croissance des essences d'intérêt et faciliter l'implantation de nouveaux individus. Les résultats de ces interventions sont, eux aussi, mitigés. Si la croissance nette des arbres en place bénéficie des éclaircies, ces dernières peuvent induire une mortalité touchant le peuplement commercial et qui s'ajoute à celle déjà causée par les dévitalisations. De plus, l'ouverture du peuplement semble être plus favorable aux espèces héliophiles qu'aux essences commerciales à la croissance plus lente (Guitet *et al.* 2009).

La sylviculture interventionniste paraît donc peu adaptée à la gestion des forêts tropicales humides dans le contexte guyanais, voir amazonien ; c'est pourquoi s'est développé l'exploitation à faible impact visant à faire de l'exploitation la seule action sylvicole.

Un grand nombre d'espèces exploitées présente cependant une répartition agrégée de leurs effectifs (*e.g.* *Dicorynia guianensis*, *Qualea rosea*, *Vouacapoua americana*) ce qui laisse à penser que cette tendance naturelle puisse être exploitée pour augmenter la valeur commerciale du peuplement de façon plus naturelle. Le projet « Dynamique et Gestion des Populations d'arbres en forêts aménagées guyanaises » (DyGePop) vise à mieux comprendre la dynamique des espèces exploitées à répartition agrégée, afin d'établir des itinéraires de gestion visant à enrichir les peuplements à vocation d'exploitation, en faisant de la coupe commerciale la seule intervention sylvicole.

Le *Spirotropis longifolia* est la première espèce de terre ferme de Guyane française à pouvoir prétendre à la monodominance. Son étude s'inscrit dans le cadre du projet DYGEPOP en tant que modèle conceptuel pour comprendre le fonctionnement de peuplements se déve-

loppant naturellement en très forte densité. Dans la littérature, le *Spirotropis longifolia* n'est mentionné que par : les ouvrages décrivant cette espèce , une étude traitant de la morphologie du pollen des papilionoidée (Ferguson & Skvarla 1982), quelques inventaires floristiques (Maguire 1948, Rodríguez & Colonnello 2009) et un diagnostic des partenaires symbiotiques de plusieurs légumineuses fixatrices d'azote de Guyane française (Collinet 1997, Condit *et al.* 2000, Prin *et al.* 2008). Par ailleurs, seuls quelques inventaires préliminaires étayaient la monodominance du *S. longifolia*. L'autécologie de cette espèce est donc inconnue et sa monodominance, un mystère.

### **Historique de la monodominance**

La dominance d'une seule espèce ligneuse sur de vastes étendues de forêt tropicale est connue des européens depuis le début du XX<sup>ième</sup> siècle. Les premiers écrits relatant un tel phénomène sont dus aux forestiers hollandais en charge d'inventorier la ressource forestière en vue de son exploitation (Van Zon 1915, Gresser 1919). Mais le véritable auteur à avoir pris conscience de la monodominance en tant que cas d'étude pour l'écologie forestière est sans conteste Richards (1996). Dans la première édition (1952) de son ouvrage consacré à la forêt tropicale humide, Richards consacre tout un chapitre aux “single-dominant forests”. Il y décrit le phénomène et constitue la première liste d'espèces monodominantes à travers les tropiques. Ce travail remarquable sera repris par l'ensemble des revues consacrées à la monodominance non seulement pour son caractère exhaustif mais aussi car de nombreux peuplements monodominants ont depuis été dégradés.

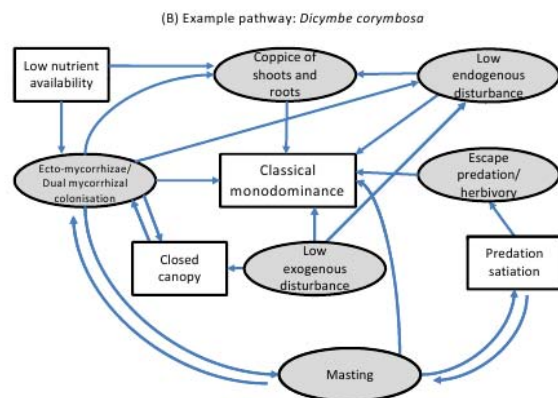
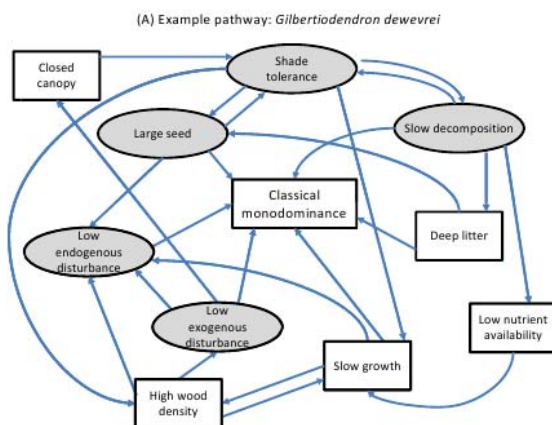
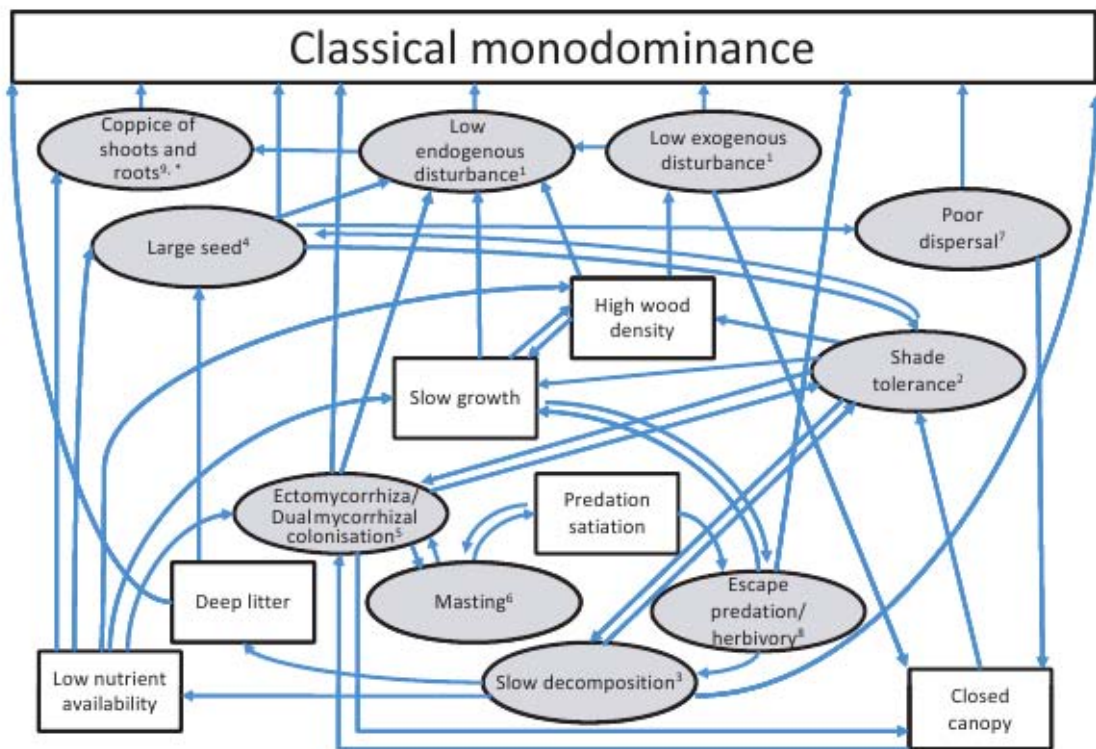
Malgré la notoriété de l'ouvrage publié par Richards et son exhortation à étudier la monodominance, il faut attendre la fin des années 1970 mais surtout les années 1980 pour que l'écologie forestière s'empare de cet objet d'étude. Les peuplements dominés par *Mora excelsa* ont ainsi été les premiers à être le sujet d'une thèse de doctorat (Rankin 1978) puis suivirent les peuplements dominés par le *Gilbertiodendron dewevrei* (Hart 1985). Cette auteur publiera par la suite deux revues sur la monodominance (Hart *et al.* 1989, Hart 1990) qui établiront le terme « monodominance » (qui remplacera les “single-dominant forests”) et proposeront les premières théories pour expliquer le phénomène. La revue rédigée par (De Candolle 1825, Tulasne 1844, Baillon 1870, Connell & Lowman 1989) et publiée à la même période aura elle aussi une très forte influence sur les travaux s'intéressant à la monodominance. Ces auteurs ont fixé le seuil pour reconnaître le caractère monodominant d'une espèce ligneuse et proposé la première classification (binaire) distinguant les espèces monodominantes capables de se maintenir sur plusieurs générations (type I), de celles ne pouvant pas recruter sous leur cou-

vert (type II), majoritairement représentées par des espèces pionnières. Ils formulèrent enfin la “mycorrhiza hypothesis” qui aura une très forte influence sur les travaux entrepris par la suite sur la monodominance. Partant du constat que la plupart des espèces monodominantes de type I qu'ils avaient recensées étaient ectomycorhizées, alors que la grande majorité des espèces ligneuses des forêts tropicales étaient exclusivement endomycorhizées, il proposèrent que la symbiose ectomycorhizienne soit l'un des, si ce n'est le, facteur(s) responsable(s) de monodominance de type I.

La “mycorrhiza hypothesis” a connu un fort succès et de nombreux travaux ont cherché à la vérifier sur les cas de monodominance qu'ils étudiaient (Torti *et al.* 1997, Torti & Coley 1999, Newbery *et al.* 2000, Henkel *et al.* 2002, Henkel 2003, Henkel *et al.* 2005), sans pour autant fournir de résultats très conclusifs. Par ailleurs, le revers de cette popularité fut que les hypothèses alternatives reçurent peu d'attention durant les 15 années qui suivirent sa publication. Torti *et al.* (2001), reprennant les travaux de Hart (1985) et Hart *et al.* (1989), élargit le débat sur la monodominance et souligna le fait qu'elle ne pouvait être expliquée par un seul et unique mécanisme et proposa que la symbiose mycorhizienne ne soit que l'un des traits d'histoire de vie pouvant mener à la monodominance.

Ces dernières années ont vu paraître les premières approches expérimentales. Dans une très belle expérience, Mac Guire (2007) a ainsi validé la “mycorrhiza hypothesis” pour le *Dicymbe corymbosa*, tandis que Peh (2009) a testé l'effet de la réduction de la diversité sur la décomposition des litières chez le *Gilbertiodendron dewevrei*. Ces approches expérimentales ont pu voir le jour car l'écologie de ces deux espèces est très bien documentée. Il n'en va pas de même pour l'ensemble des espèces monodominantes, qui plus est lorsqu'elles n'ont jamais été décrites comme telles, ce qui est le cas du *Spirotropis longifolia*.

Jusqu'à très récemment, il n'existait pas de cadre théorique autre que la classification binaire définie par Connell & Lowman (1989) pour appréhender les nouveaux cas de monodominance. Les auteurs décrivant de nouvelles espèces monodominantes ont donc avant tout cherché à les rattacher au type I ou II. Tentant de remédier à ce manque, Peh *et al.* (2011) proposèrent un cadre théorique visant à rassembler dans un réseau d'interactions l'ensemble des processus pouvant mener à la monodominance. Ils suggérèrent que cette approche, couplée à des modèles probabilistes, permettrait de comprendre les mécanismes d'installation et de maintien de la monodominance. Outre la complexité de ce cadre conceptuel (illustration INTRO.1.a, p.20), il semble nécessaire d'avoir une parfaite connaissance de l'écologie de l'espèce étudiée pour pouvoir l'y insérer. De fait, les deux exemples qui illustrent les propos de



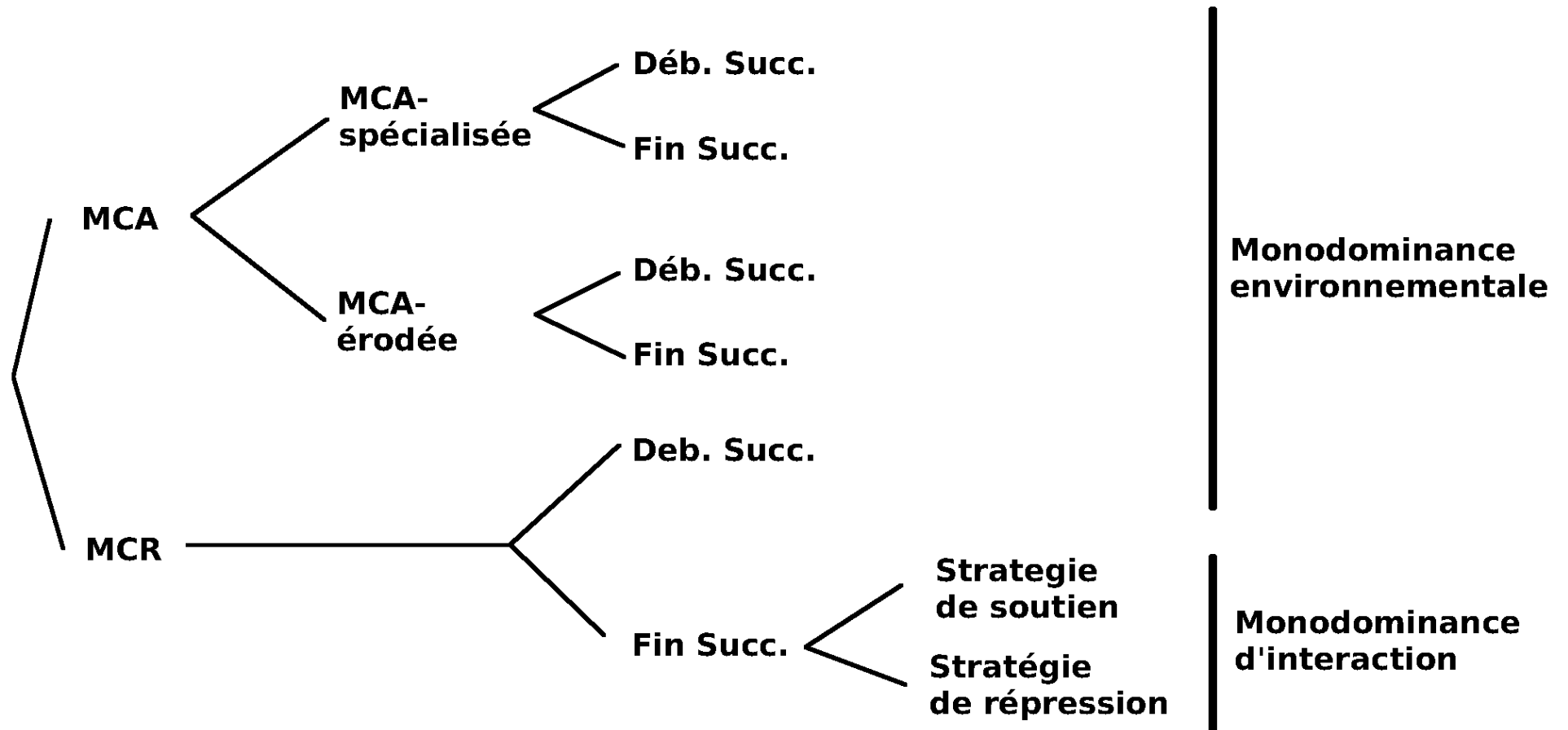
**Illustration INTRO.1** : Schémas conceptuels extraits de Peh *et al.* (2011). En haut, le réseau d'interactions menant à la monodominance, les cadres grisés représentent les mécanismes et les cadres clairs leurs conséquences. Chaque flèche indique les interactions positives pour l'achèvement de la monodominance. En bas, deux illustrations des réseaux supposés pour les espèces monodominantes : *Gilbertiodendron dewevrei* (A) et de *Dicymbe corymbosa* (B). (Autorisation de reproduction N°2767610412197)

Peh *et al.* (2011) sont encore le *Gilbertiodendron dewevrei* et le *Dicymbe corymbosa* (illustration INTRO.1.b, p.20). Ainsi, cette approche semble insatisfaisante pour décrire et appréhender un nouveau cas de monodominance. Nous proposons donc, dans la partie suivante, une classification de la monodominance que nous avons souhaité à la fois plus complète que celle établie par Connell & Lowman (1989) mais plus simple et plus pratique que l'approche proposée par Peh *et al.* (2011).

### **Nouvelle classification de la monodominance**

De nombreuses espèces ligneuses produisent des forêts monodominantes dans des communautés qui sans leur présence seraient déjà appauvries. Ces forêts se développent généralement dans des milieux contraignants qui imposent à la végétation des pressions de sélection importantes ou des conditions délétères (anoxie, forte salinité, conditions climatiques rigoureuses, ...). À l'opposé, plusieurs forêts monodominantes se développent au sein de communautés riches voir extrêmement riches, telles que les forêts tropicales humides de terre ferme, sans que l'on puisse mettre en évidence une contrainte environnementale (Hart *et al.* 1989). Nous plaçons cette dichotomie – espèces monodominantes en communauté riche (MCR) *vs* espèces monodominantes en communauté appauvrie (MCA) – à la base de notre classification car les processus qui régissent ces cas de monodominance se produisent à des échelles de temps et d'espace radicalement différentes. Dans le cas des MCR la monodominance résulte de règles d'assemblage agissant localement et instantanément, tandis que dans le cas des MCA les processus tels que la sélection, l'évolution, l'adaptation opèrent à large échelle et sur le long terme.

Au sein des MCA, nous distinguons MCA-spécialisées, relevant de processus évolutifs, des MCA-érodées, relevant de facteurs chorologiques agissant à une large échelle spatiale. Nous rattachons les différentes espèces à l'une de ces catégories selon leur degré de dépendance aux conditions environnementales dans lesquelles s'exprime leur monodominance. Du fait de leur spécialisation, les MCA-spécialisées sont restreintes à ces conditions environnementales particulières (sténobiontes, du grec στενος : étroit et βιος : vie). Le cas le plus représentatif de ce type de monodominance est celui des espèces de mangroves. Les deux premiers des cinq caractères fondamentaux qui définissent une espèce de mangrove sont, selon Tomlinson (1986), une fidélité totale aux écosystèmes côtiers (*i.e.* sténobiontie) et la capacité à former des peuplements purs (*i.e.* monodominance). Les forêts inondées et les forêts boréales se rapportent également à ce type de monodominance (Lugo 1980, Peters *et al.* 1989, Lugo 1998). Cette dépendance envers des conditions environnementales contrai-



**Illustration INTRO.2 :** Classification des types de monodominance. MCA : monodominance en communauté appauvrie ; MCR : Monodominance en communauté riche ; Déb. Succ. : monodominance de début de succession ; Fin Succ. : Monodominance de fin de succession.

gnantes ne présume en rien de leur aire de répartition géographique. Certaines peuvent avoir une distribution mondiale tel le *Rhizophora mangle* que l'on retrouve dans toute la ceinture tropicale. Les MCA-érodées doivent en revanche leur monodominance à l'absence de compétiteur dans la communauté végétale, non qu'ils ne puissent s'y développer, mais parce que des barrières ont empêché leur colonisation ou des événements, souvent paléoclimatiques, ont mené à leur extinction. Ce type de MCA se rencontre dans les forêts tempérées d'Europe qui ont subi, de plein fouet les dernières glaciations (-21 000 années) et dont la flore n'a pas pu trouver refuge au-delà de la Méditerranée (Watts 1988, Svenning 2003, Svenning *et al.* 2008). En comparaison, les forêts tempérées d'Amérique du nord, qui ont pu migrer plus au sud, présentent des richesses floristiques et des diversités bien plus importantes.

Le niveau suivant de notre classification s'applique aux trois types de monodominance définis précédemment (MCR, MCA-spécialisé, MCA-érodée) et suit le critère de succession écologique proposé par Connell & Lowman (1989). Nous distinguons, d'une part, les espèces monodominantes de fin de succession, qui ont la capacité de maintenir leur monodominance sur la même station durant plusieurs générations, et d'autre part, les espèces monodominantes de début de succession qui nécessitent une perpétuelle réouverture du milieu pour se maintenir (illustration INTRO.2, p.22). Ce niveau de classification peut être nuancé selon que l'on se trouve en communauté riche ou appauvrie. Dans les communautés appauvries, l'identité de l'espèce monodominante de début de succession peut être prédite (Hubbell *et al.* 1999, Parolin *et al.* 2001), de plus, les espèces monodominantes de fin de successions peuvent ne survenir qu'au terme d'une séquence elle-même prévisible. De telle séries sont décrites en zone tempérée (*e.g.* *Betula alba* → *Quercus robur* → *Fagus sylvatica*) ou dans certains écosystèmes tropicaux comme les mangroves (*e.g.* *Laguncularia* → *Avicennia* → *Rhizophora* ; (Ball 1980, Lugo 1980, Fromard *et al.* 1998)). Au contraire, dans les communautés riches, la monodominance d'une espèce de début de succession est moins prévisible et dépend en partie des conditions dans lesquelles s'est produite la perturbation. Ainsi, les mêmes espèces peuvent, sur un même site, donner lieu à des peuplements monodominants ou des communautés plus diversifiées.

Les espèces monodominantes de début de succession appuient généralement leur dominance sur un jeu de traits d'histoire de vie décisifs leur permettant de saturer la niche de régénération (*e.g.* importante production de diaspores, large capacité de dispersion, régénération en masse, croissance rapide), aussi la plupart des espèces pionnières ont-elles la capacité de former ce type de monodominance (*e.g.* *Betula alba*, *Cecropia obtusa*, *Musanga cercropioides*, *Macaranga spp.* ...). Certaines de ces espèces peuvent avoir une durée de vie relative-

vement longue, ce qui donnera lieu à des peuplements monodominants sur de très long pas de temps (*e.g.* *Nothofagus aequilateralis* (Read *et al.* 1995)). Mais cette monodominance reste dépendante de l'environnement, en l'absence de nouvelles perturbations ces peuplements monodominants seront remplacés par des communautés plus diversifiées.

À l'opposé, nous supposons que la monodominance de fin de succession se produisant au sein des communautés riches est conditionnée par des lois d'assemblage de la communauté qui impliquent une vaste gamme d'interactions interspécifiques (Latham & Ricklefs 1993, Torti *et al.* 2001) telles que la compétition, le mutualisme, la symbiose mais aussi des processus rétroactifs sur l'environnement. Tout ces processus favorisent l'installation et la survie de l'espèce monodominante sur plusieurs générations au détriment des autres espèces de la communauté. Deux stratégies, non exclusives, peuvent être définies et servent de base pour poursuivre notre classification (illustration INTRO.2, p.22).

La première stratégie, que nous nommerons la « stratégie de soutien », consiste à produire un avantage compétitif à ses propres recrues, soit (1) par la création d'une large banque de graines, *e.g.* *Dicymbe corymbosa* (Henkel *et al.* 2005), *Microberlinia bisulcata* (Green & Newbery 2002, Newbery *et al.* 2006), *Gilbertiodendron dewevrei* (Hart 1995), *Brosimum rubescens* (Marimon & Felfili 2006) ou par propagation végétative, *e.g.* *Tetramerista glabra* (Gavin & Peart 1997, Gavin & Peart 1999), *Dryobalanops rapa* (Parolin *et al.* 2001, Yamada & Suzuki 2004), soit (2) en soutenant leur croissance par l'intermédiaire d'un réseau mycorrhizien *e.g.* *D. corymbosa* (Henkel *et al.* 2002, Henkel 2003, Mac Guire 2007), *M. bisulcata* (Newbery *et al.* 2000).

La seconde stratégie, que nous nommerons la « stratégie de répression », consiste à abaisser la compétitivité des recrues des autres espèces de la communauté, soit (1) par une atteinte physique, *e.g.* *Gadua spp.* (Griscom & Ashton 2003, Griscom & Ashton 2006), soit (2) par la monopolisation d'une ressource telle que la lumière *e.g.* *G. dewevrei* (Torti *et al.* 2001) ) ou l'espace (*i.e.* persistance de niche *sensu* (Bond & Midgley 2001)) ; *e.g.* *D. corymbosa* (Woolley *et al.* 2008) soit (3) par allélopathie *e.g.* litière du *G. dewevrei* (Torti *et al.* 2001, Peh 2009) ou celle du *Peltogyne venosa* (Villela & Proctor 2002).

Nous proposons enfin les termes « monodominances d'interaction », pour décrire la monodominance résultant d'interactions biologiques au sein d'une communauté riche, que nous opposons à la « monodominance environnementale » qui ne peut se produire que dans des conditions environnementales bien particulières (illustration INTRO.2, p.22). Au delà de la simple classification, nous souhaitons mettre en exergue, par cette vision de la monodomi-



nance, une différence profonde sur les réponses que l'on peut obtenir de l'étude de la monodominance vis-à-vis de la diversité spécifique. En effet, si l'étude de cas de monodominance environnementale peut apporter un éclairage sur le rôle des processus adaptatifs et évolutifs sur la diversité spécifique, il est peu probable qu'elle fournisse des éléments sur la coexistence interspécifique car selon Wilson (1999) “simple existence of environmentally mediated patterns is now too obvious to need demonstrating”. Au contraire, les espèces monodominantes d'interaction présentent vraisemblablement un large éventail de mécanismes qui contrecarrent la coexistence des espèces. C'est à ce niveau que peut s'appliquer l'approche de Peh *et al.* (2011).

## Objectifs

Le principal objectif nos travaux de recherche est de combler ces lacunes concernant l'autécologie du *Spirotropis longifolia* et de caractériser sa monodominance en cherchant, dans son écologie, les particularités qui lui permettent d'accéder à ce statut.

Au cours de ces trois années nous avons abordé les questions suivantes : (1) Qui est le *Spirotropis longifolia* ? (2) quelle est sa dominance ? (3) Est-elle conditionnée par des contraintes environnementales particulières (pédologies, perturbation) ? (4) Sinon, comment parvient il à dominer le peuplement ? Les réponses que nous apportons à ces questions sont présentées dans le présent manuscrit qui est organisé en 5 parties :

La première partie est consacrée à la présentation du *Spirotropis longifolia*. Nous rassemblons un large panel d'observation réalisées sur le terrain et en laboratoire. Ces observations documentent l'espèce et nous fournissent le matériel nécessaire pour retracer le cycle de vie de cette espèce.

La deuxième partie décrit la monodominance du *Spirotropis longifolia* et son impact sur le peuplement. Nous analysons la structure de deux peuplements dominés par le *S. longifolia* et leur cadre physique (topographie, pédologie). Puis, à partir d'inventaires floristiques, nous étudions l'impact du *S. longifolia* sur la richesse et la diversité spécifique.

La troisième partie s'intéresse à l'organisation spatiale des populations de *Spirotropis longifolia*. Nous étudions l'impact des conditions environnementales sur la dominance du *S. longifolia* au moyen de statistiques spatiales. Puis nous utilisons des méthodes d'analyse de semis de point pour retracer l'histoire de colonisation d'une de ses populations.

La quatrième partie présente les travaux de mise au point de marqueurs génétiques qui seront mis en œuvre dans un futur proche pour étudier la structure génétique spatialisée du *Spirotropis longifolia*.

La cinquième et dernière partie fait la synthèse de ces résultats et place le *Spirotropis longifolia* dans le cadre théorique défini dans l'introduction. Nous discutons des nouvelles pistes que cette étude ouvre pour améliorer la gestion des espèces agrégatives exploitées.

## **Chapitre I : Le *Spirotropis longifolia***



## I. Phylogénie & taxonomie

Les plus vieux écrits concernant le *Spirotropis longifolia* (DC) Baill. remontent à sa description par Augustin Pyramus (De Candolle 1825a, b). Ce dernier a tout d'abord décrit cette espèce sous le nom de *Swartzia longifolia* DC, en notant toutefois que certains caractères (3 pétales au lieu d'un seul, 10 étamines au lieu d'un grand nombre ...) la rendaient atypique pour ce genre. S'apercevant de cette méprise, Tulasne (1844) reprit ces travaux vingt ans plus tard et créa le genre *Spirotropis* Tul. dont il fit la description complète en latin. Comme pour ne pas le froisser, il dédia la seule espèce du genre à De Candolle (*i.e.* *Spirotropis candollei* (DC) Tul.). Ce faisant, Tulasne commit une faute de nomenclature en ne conservant pas l'épithète du basionyme (c.a.d. *longifolia*) dans le nouveau binôme qu'il venait de créer. Baillon (1870) fut finalement retenu par la nomenclature internationale, pour une modeste note dans laquelle il corrigea l'erreur de Tulasne en créant le binôme : *Spirotropis longifolia* (DC) Baill. et reconnu la synonymie des trois binômes (*Spirotropis longifolia* (DC) Baill = *Spirotropis candollei* (DC) Tul. = *Swartzia longifolia* DC).

Outre le fait de souligner à quel point la postérité ne tient pas à grand chose, ce petit rappel historique rend un hommage, posthume, au travail des botanistes qui œuvrent à la description et la classification des espèces. Souvent dénigré, ce travail est pourtant la base des travaux de génétique et de nombreux travaux d'écologie. Il est d'ailleurs d'actualité, car si le genre *Spirotropis* est actuellement un genre monospécifique, Stirton & Aymard (1999) suggèrent l'existence d'une seconde espèce, qui faute de matériel fertile, n'a encore jamais été décrite.

La plupart des espèces tropicales monodominantes de terre ferme appartiennent à la sous-famille des Cæsalpinoideae (Connell & Lowman 1989, Hart *et al.* 1989, Hart 1990). Comme elles, le *Spirotropis longifolia* est une légumineuse, mais il est rattaché à la sous-famille des Papilionoideae. Le *S. longifolia* et *Pterocarpus officinalis* NJ Jacquin, qui domine l'arrière mangrove de la Guadeloupe (Imbert *et al.* 2000, Migeot & Imbert 2011), sont les seuls représentant de cette sous-famille à former des peuplements monodominants. *S. longifolia* appartient à la tribu des Sophoreae qui comprend 7 genres (21 espèces) en Guyane et dont le représentant le plus diversifié est le genre *Ormosia* Jackson (14 espèces) (Funk *et al.* 2007, Molino *et al.* 2009).



**Illustration 3 :** Peuplement dominé par le *Spirotropis longifolia* à proximité du pk 18,2 de la piste de Saint-Élie. L'ensemble des tiges de plus de 10 cm de  $D_{130}$  sont des représentants de cette espèce. (photographie : É. Fonty)

Les Sophoreae sont considérées comme une tribu basale parmi les Papilionoideae, mais les phylogénies moléculaires ont révélé qu'elles formeraient un ensemble polyphylétique (Käss & Wink 1995, Käss & Wink 1996, Käss & Wink 1997, Pennington *et al.* 2001, Wojciechowski *et al.* 2004). Nous ne savons pas actuellement où se situe le *S. longifolia* dans cette classification mais des travaux sont en cours (D.B.O.S., Cardoso, comm. pers.).

## II. Répartition géographique

Le *Spirotropis longifolia* est endémique au bouclier guyanais (illustration 5, p.50). Sa répartition s'étend de l'état du Bolívar (Venezuela) à la Guyane française (Stirton & Aymard 1999). Il a été très rarement collecté. Parmi les collections des herbiers de Paris, New-York, Cayenne et Utrecht, nous n'avons recensé qu'une trentaine de planches réparties en 16 localités dont la majorité (81%) sont situées dans la frange nord de la Guyane française (tableau 1, p.33 ; illustration 4, p.32). Rappelons cependant que le sud du département a été beaucoup moins prospecté en raison de sa difficulté d'accès.

Comparé aux principales légumineuses exploitées de Guyane que sont l'Angélique (*Dicorynia guianensis* Amshoff) le Wapa (*Eperua spp.*) ou le Wacapou (*Vouacapoua americana* Aublet), le *Spirotropis longifolia* n'est pas très fréquent en forêt guyanaise, ce qui ne l'empêche pas d'être très abondant localement. Nous avons visité 10 populations parmi les 16 recensées sur le territoire guyanais ; *S. longifolia* y a toujours été observé en population agrégée (illustration 3, p.30). La transition entre la forêt mixte, où *Spirotropis longifolia* est totalement absent et des situations où des individus de plus de 10 cm de  $D_{130}^3$  sont très abondants a toujours été très brusque (quelques mètres). Par ailleurs, il n'a jamais été observé de *S. longifolia* isolé en forêt.

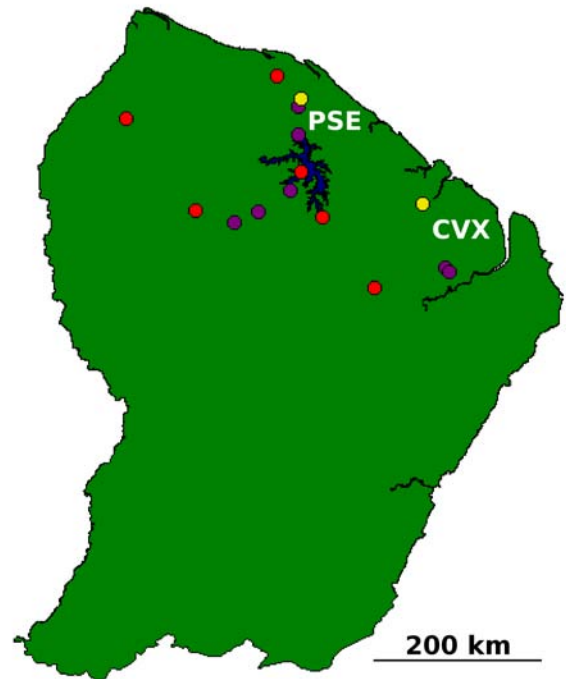
Au terme de cette campagne de terrain, nous avons sélectionné les deux populations les plus accessibles pour nos travaux d'inventaire (illustration 4, p.32). La première se situe au point kilométrique (pk) 18,2 de la piste de Saint-Élie (PSE ; 5° 16' 36" N, 53° 3' 0,5" W ; Commune de Sinnamary) et couvre une vingtaine d'hectares. La seconde, distante de 100 km, se trouve le long de la RN2 au pk 35 sur les flancs de la montagne des Chevaux (CVX ; 4° 42' 47" N, 52° 23' 41" W ; Commune de Matoury) et couvre environ sept hectares. Ces deux populations seront décrites plus en détails dans les chapitres II et III.

---

3 Diamètre mesuré à 130 cm de hauteur.



**Illustration 4 :** Répartition du *Spirotropis longifolia* en Amérique du sud. Chaque point indique la présence de l'espèce dans un pays.



**Illustration 5 :** Répartition du *Spirotropis longifolia* en Guyane française. ● : sites où furent installés des relevés de la végétation : Piste de Saint-Élie (PSE) et Montagne des Chevaux (CVX) ; ● : populations visitées ; ● : sites connus mais n'ayant pas été visités.



**Tableau 1 :** Listes des localités où le *Spirotropis longifolia* a été récolté (spécimens déposées dans les herbiers de Cayenne [CAY] Utrecht [U], New-York [NY] et Paris [P]) ou observés. Notez qu'aucun échantillon provenant du Guyana n'a été déposé dans ces herbiers, mais il est signalé dans ce pays par Funk *et al.* (2007) . (V : Venezuela, S : Suriname ; GF : Guyane française).

Pays	Bassin-versant	Localité	Coordonnée	Références
V	Paragua	Salta Ichún	4°46'N - 63°18'W	Steyermark 90475
	Avequi	Rio Avequi	-	Bernardi 1692
	Cucurital	Rio Cucurital	6°00'N - 62°47'W	Rodriguez <i>et al.</i> (2009)(Rodríguez <i>et al.</i> 2007)
S	Coppenam River	Coppenam River pk10	-	Maguire 24854
		Coppenam River pk 24,5	-	Maguire 24830
GF	Mana	Saut Gros-Saut	4°40'N - 53°37'W	Moretti 1263
		Saut Ikissi	4°51'N - 53°59'W	Hallé 723
		Inselberg de la Trinité	4°36'N - 53°24'W	De Granville <i>et al.</i> 5963
		Piste de Paul Isnard	5°10'N - 54°00'W	Cremers 8160
	Iracoubo	Crique Eau Blanche	5°16'N - 53°28'W	O. Brunaux comm. pers.
		Piste de Counami	5°24'N - 53°11'W	Caraglio 502 ; Prévost & Fournier 3712
	Sinnamary	Piste de Saint-Élie pk18,2	5°16'N - 53°02'W	Aumeeruddy 39 ; De Foresta 586, 734, 762 ; Prévost 4541 ; Prevost <i>et al.</i> 4254, 4240 ; Sabatier & Prévost 4617 ; Fonty 23, 206
		Piste de Saint-Elie pk24	5°14'N - 53°04'W	Observation personnelle
		Saut Mouche	4°38'N - 52°55'W	Hoff 7579
		Saut Lucifère	4°47'N - 53°06'W	Observation personnelle
		Chutes Grégoire	5°05'N - 53°04'W	Observation personnelle
		Crique Grégoire	5°52'N - 53°03'W	Oldeman 1597 ; Deward 153
		Camp Aymara	4°40'N - 53°17'W	Observation personnelle / V. Hequet
		Saut Caouenne	4°52'N - 53°03'W	Oldeman 1196
		Saut Aïmara	4°70'N - 52°95'W	Loubry 641
		Mine Dieu-Merci	4°47'N - 53°16'W	L. Salomon comm. pers.
	La Comté	RN2 pk 35 (Montagne des Chevaux)	4°42'N - 52°23'W	Sabatier <i>et al.</i> 4460, 4466
	Orapu	RN2 pk97	4°21'N - 52°16'W	Prévost 1619
		RN2 pk101	4°21'N - 52°15'W	Observation personnelle



**Illustration 6 :** Appareil végétatif du *Spirotropis longifolia*. écorce externe et interne (a). Feuille, face adaxiale (b), face abaxiale (c), jeune rameau, notez les stipules caractéristiques à la base des feuilles (d). (photographies : É. Fonty)

### III. Description

#### A. Le système caulinaire

##### 1. Le tronc, les tiges, les feuilles

Le *Spirotropis longifolia* est un arbre de petite stature pour la forêt guyanaise, son houppier culmine entre 15 et 30 mètres suivant les situations. L'écorce est grise, marbrée de blanc et de vert à la faveur de lichens. Elle présente souvent des lenticelles horizontales plus ou moins proéminentes. Le flachi découvre un aubier jaune vif (illustration 6.a, p.34), sans latex, mais suintant une sève très amère. Le duramen est généralement brun sombre. Le *S. longifolia* possède un bois très dense ( $\rho=1,15-1,20$  ; P. Détienne, CIRAD-bois, comm. pers.), ce qui lui vaut d'être appelé « bois de fer<sup>4</sup> » par certains créoles (G. Elfort, IRD, comm. pers.).

Les jeunes rameaux sont bruns sombres et pubescents (illustration 6.d, p.34). Les feuilles sont alternes, composées de 7 à 9 folioles. Elles sont axilées par deux stipules spatulées facilement reconnaissables (illustration 6.d, p.34). Le limbe des folioles est oblong (20 cm x 7 cm) et discolore. La face adaxiale est vert sombre, la face abaxiale est pubescente, d'un vert pâle (illustration 6.b-c), p.34.

##### 2. Le port

Hormis son omniprésence dans les forêts qu'il occupe, le *Spirotropis longifolia* se différencie des autres arbres de la forêt guyanaise par son habitus très variable. Il peut être observé avec un port forestier classique : un tronc unique, plus ou moins cannelé, présentant à sa base un léger empatement (illustrations 7.a & 10.a, p.36 & p.38).

Le *Spirotropis longifolia* présente aussi des capacités de réitération très importantes, ainsi le reconnaît-on facilement en forêt par la présence de plusieurs rejets de petit diamètre (0,3-5 cm de  $D_{130}$ ) se développant à la base du tronc (illustration 7.b, p.36). La croissance de ces rejets ne semble pas être réprimée par une dominance de l'axe principal, certains atteignent des dimensions suffisantes pour avoir leur place en sous canopée (illustration 7.c-e, p.36). À ce stade, les *S. longifolia* sont constitués d'un axe  $\geq 10$  cm de  $D_{130}$  et d'un ou plusieurs axe(s) de plus de 5 cm de  $D_{130}$ . Si il arrive que le tronc initial meure, il laissera la place à un ou plusieurs de ses rejets, qui permettront à l'individu de conserver sa place dans le peu-

4 *Bocoa prouacensis* est lui aussi nommée « bois de fer » et bien que cette espèce soit elle aussi une Papilionoideae, il ne faut pas voir dans cette homonymie un lien dans la phylogénie du *B. prouacensis* et du *Spirotropis longifolia* mais bien la description de leur bois très dense. Notons, par ailleurs, que le *S. longifolia* est appelé « néko udu » par les communautés bushi nengue, appellation qui rassemble plusieurs espèces de Papilionoideae, dont les espèces du genre *Ormosia*.





**Illustration 7 :** Différents habitus du *S. longifolia*. Le port forestier classique constitué d'un seul tronc atteignant la canopée (a), le port en taillis formé de plusieurs axes (b-e) ; l'axes principal domine les autres axes (b) ; plusieurs axes atteignent la canopée (c) ; l'axe principal est mort (d) ; taillis complexe formé de plusieurs générations d'axes, la souche mesure environs trois mètres de diamètre (e). (photographies : É. Fonty)





**Illustration 8 :** Habitus contrastés du *Spirotropis longifolia*. Ces deux arbres illustrent la variabilité de port chez le *S. longifolia*, l'arbre de droite présente un axe principal avec une petite fourche à  $\approx 2$  m, l'arbre de gauche est formé de plusieurs axes. (photographie : É. Fonty)



**Illustration 9 :** Anastomoses des racines du *Spirotropis longifolia* étrangleur. (photographie : D. Sabatier)





**Illustration 10 :** Diversité des systèmes racinaires chez le *Spirotropis longifolia*. Un léger empatement est observé à la base des individus, ici ne produisant pas de rejets (a) ; système racinaire emporté lors d'un chablis, noter l'absence de racine pivotante (b) ; racines échasses plus ou moins développées (c-d) ; racines adventives se développant à la base des rejets (e) ou sur un axes penché (f) ; mâts racinaires produit par la prolifération des racines adventives à la base du tronc (premier plan) ou en hauteur (second plan) (g). (photographies : L. Salomon)

plement, tant au niveau du système aérien qu'au niveau du système racinaire (illustration 7.d, p.36). Cette constante réjuvenation des axes peut théoriquement se perpétuer indéfiniment, et il est possible d'observer des individus pour lesquels plusieurs générations d'axes se sont succédées.

## **B. Le système racinaire**

Le système racinaire du *Spirotropis longifolia* est généralement constitué d'une racine pivot réduite, voir absente, et un système racinaire superficiel, dense et épais. Ce système racinaire est constitué d'un enchevêtrement de racines fines formant un tapis de 10 à 20 cm d'épaisseur, parfois plus à proximité des troncs, qui recouvre le sol des peuplements dominés. Cette faible profondeur d'enracinement associée à l'intrication des racines peut expliquer la formation de chablis complexes non pas par un effet domino, mais par la formation de larges buttes de déracinement qui emportent les *S. longifolia* de plus petit  $D_{130}$ , le mât racinaire apparaît alors comme un tapis soulevé (illustration 10.b, p.38).

Le système racinaire du *Spirotropis longifolia* est aussi polymorphe que son port. Les *S. longifolia* n'ayant qu'un seul tronc présentent généralement un léger empattement (illustration 10.a, p.38). En revanche, la production de rejets s'accompagne fréquemment de racines adventives qui se développent à leur base. La croissance rectiligne de ces racines et leur prolifération d'aspect dichotomique donnent l'impression qu'elles jaillissent du tronc (illustration 10.e, p.38). Ces racines se distinguent aussi du système racinaire classique par leur plus forte épaisseur (3-4 mm de diamètre) et leur profil fusiforme. Elles ont deux devenirs : (i) elles peuvent atteindre le sol et s'enraciner ; elles prendront alors de la vigueur et formeront des racines échasses qui stabiliseront la masse de troncs (illustration 10.c-d, p.38) ; (ii) elles peuvent aussi proliférer continuellement et créer un dense enchevêtrement de racines (illustration 10.f-g, p.38). Les racines adventives sont opportunistes et peuvent retourner à une production de racines fines à vocation d'assimilation. C'est notamment le cas lorsque les enchevêtrements, facilités par les rejets, piègent de la litière à la base des troncs.

Notons, à titre anecdotique, le cas d'un *Spirotropis longifolia* étrangleur observé le long de la Crique Grégoire (cf. tableau 1, p.33, pour la localisation). Cet arbre s'est vraisemblablement développé contre le tronc d'un *Pouteria* sp. et a produit des racines adventives au niveau d'un point de contact entre les deux troncs. Ces racines se sont ensuite anastomosées après avoir enlacé le tronc voisin (illustration 9, p.37). L'anastomose racinaire est signalée chez l'*Aucoumea klaineana*, une espèce monodominante de début de succession, comme ayant un rôle capital dans le développement de ses populations (Leroy-Deval 1973a, b). Hormis le cas





**Illustration 11 :** Appareil reproducteur et plantule de *Spirotropis longifolia*. Inflorescence (a), fleurs de *S. longifolia* (b), fleur épanouie (c), fleur passée (d), fruits et graine (e), plantule nouvellement installée (f). (photographies : É. Fonty)



exceptionnel relaté ci-dessus, nous n'avons pas observé d'autres anastomoses racinaires, que ce soit pour un même *S. longifolia* ou entre deux individus distincts.

### C. Le système reproducteur

Le *Spirotropis longifolia* produit des grappes rameuses en position terminale (illustration 11.a, p.40). Les fleurs présentent un calice qui se déchire en deux lèvres enroulées sur elles-mêmes lors de la floraison ; la corolle est papilionacée avec un étendard rose-violacé à gueule blanche, des ailes rose-violacées et une carène blanche. La fécondation est entomogame, assurée par des mélipones (*Melipona sp.*, obs. pers.). Les fleurs ne s'épanouissent qu'une journée au terme de laquelle l'étendard s'affale sur les pièces fertiles tandis que les deux ailes se croisent entre elles et que la carène s'enroule sur elle même (illustration 11.b-d, p.40), empêchant ainsi toute fécondation ultérieure. Ce mécanisme est d'ailleurs ce qui vaut au *S. longifolia* son nom de genre : *Spirotropis* signifiant « carène enroulée » (Tulasne 1844).

Les fruits arrivent à maturité trois à quatre mois après la floraison. Ce sont des gousses plates de 9 cm x 3 cm (illustration 11.e, p.40) qui renferment une à trois graines de  $1,4 \pm 0,1$  g. Ces dernières, autochores, sont projetées autour du pied mère lors de l'explosion des fruits arrivés à maturité. Ce mode de dispersion n'a pas une longue portée ( $\approx 10$  m) et les graines, très amères, ne semblent pas être dispersées par les animaux une fois au sol. La germination intervient 2-3 jours après la dispersion, si elle n'a pas déjà débutée dans la gousse (obs. pers.) ; la cuticule, très fine, étant rapidement fendue par le gonflement des cotylédons déjà photosynthétiques et par le développement de la radicule et de la gemmule (illustration 11.f, p.40). Un test de germination réalisé sur 98 graines indique un succès de germination de 61% après 1 mois de culture (C. Le Roux, LSTM, comm. pers.).

Nous n'avons pas effectué de suivi phénologique du *Spirotropis longifolia* entre 2008 et 2011. Néanmoins, des observations ponctuelles ainsi que la compilation des données d'herbier permettent de discerner le patron de floraison de cette espèce. Deux périodes de floraison peuvent être distinguées, la première se déroule d'août à septembre, la seconde a lieu autour du mois de février. Ces floraisons peuvent être plus ou moins synchrones au sein d'une population ; deux événements de floraison massive nous ont été rapportés par des collecteurs (Y. Caraglio, H. de Foresta, comm. pers.), mais ces événements ne sont probablement pas annuels car nous n'avons pas eu la chance de les observer entre 2008 et 2011.

## IV. Phytochimie du *Spirotropis longifolia*

En avril 2009, nous avons établi un partenariat avec C. Basset, alors doctorant au sein de l'UMR EcoFoG, et son directeur de thèse D. Stien (CR1 au CNRS) afin de rechercher la présence éventuelle de composés chimiques pouvant être impliqués dans la monodominance du *Spirotropis longifolia*. Le sujet de thèse de C. Basset était axé vers la recherche de molécules ayant une activité antifongique, aussi les travaux ont-ils été orientés vers ce type composé. C. Basset a procédé à l'extraction totale de molécules contenues dans différents organes (racines, écorce, bois, feuilles) en utilisant plusieurs solvants. Ces extraits ont ensuite été testés sur des souches de mycoses dermiques affectant l'Homme afin d'obtenir les fractions les plus actives, susceptibles de contenir une ou des molécules aux propriétés intéressantes du point de vue pharmacochimique.

L'extraction à l'acétate d'éthyle à partir de racines et racines adventives a permis d'isoler un cocktail de molécules ayant une activité antifongique, l'effet le plus fort ayant été observé avec l'extrait de racines adventives (C. Basset, comm. pers.). 13 molécules ayant une activité antifongique ont pu être identifiées dont 3 nouvelles pour la science et 3 autres déjà connues mais isolées pour la première fois chez une Leguminosae-Papilionoideae (Basset *et al.* accepté). Les trois nouvelles molécules, baptisées Spirotropine A, Spirotropine B et Spirotropone se placent dans le groupe des isoflavonoïdes prénylées, connues pour leur activité phytoprotectrice (Tahara & Ibrahim 1995). Ces molécules n'ont pas montré d'activité antifongique importante sur mycose dermique humaine. L'une d'elle a montré une activité inhibitrice de prolifération cellulaire (Basset *et al.* accepté). Deux des 3 molécules isolées pour la première fois chez une Papilionoideae (gnetine E et latifolol) ainsi qu'une molécule déjà connue (piceatannol) ont montré une activité antifongique importante (Basset *et al.* Accepté).

Curieusement, la question de l'allélopathie a rarement été abordée pour expliquer la monodominance en milieu tropical. Le *Celaenodendron mexicanum* est la seule espèce monodominante pour laquelle des recherches ont été entreprises dans ce sens (Castaneda *et al.* 1992, Castaneda *et al.* 1993). Ces auteurs ont montré que les feuilles du *C. mexicanum* contiennent notamment des flavonoïdes qui possèdent une activité inhibitrice de la croissance des racelles de deux herbacées ainsi que sur le développement de champignons pathogènes (*Alternaria* sp., *Helminthosporium* sp.). Signalons aussi le cas du *Duroia hirsuta*, un arbuste ( $\leq 10$  de  $D_{130}$ ) formant des « jardins du Diable », *c.a.d.* des secteurs pouvant atteindre 300 m<sup>2</sup> où il domine la végétation (Pfannes & Baier 2002). La dominance de cet arbuste est vraisemblablement causée par l'action de fourmis mutualistes qui utilisent leur acide formique comme

un herbicide en le déposant sur les feuilles des espèces qu'elles ne peuvent coloniser (Olesen *et al.* 2002, Frederickson 2005, Frederickson *et al.* 2005). Mais ce mutualisme n'est pas le seul atout du *D. hirsuta*, des études plus anciennes rapportent que ses racines contiennent aussi des composés ayant une activité inhibitrice sur le développement des racines d'autres espèces (Campbell *et al.* 1989, Page *et al.* 1994).

L'activité des molécules isolées dans les racines du *Spirotropis longifolia* n'a pas encore été testée sur des souches de champignons pathogènes des végétaux, , au vu des résultats sur les mycoses humaines, nous pouvons faire l'hypothèse que cette activité serait significative. De plus, nous pouvons émettre l'hypothèse de la présence de composés ayant, comme pour *C. mexicanum* et *D. hirsuta*, une action allélopathique sur les autres espèces ligneuses. L'épais tapis de racines qui couvre les forêts dominées par le *S. longifolia* pourrait alors constituer une barrière chimique à leur installation. L'application d'extrait aqueux de racines (ou d'autres organes) de *S. longifolia* sur de jeunes plants d'espèces fréquentes en forêts guyanaise (*e.g.* *Dicorynia guianensis* ; *Vouacapoua americana* ; *Eperua* spp. ; *Eschweilera* spp. ; *Cecropia* spp.) permettrait de tester cette activité.

## V. Symbioses bactérienne et mycorhizienne

### A. Mycorhization

Dans un premier temps, nous avons caractérisé le statut mycorhizien du *Spirotropis longifolia*, par observation des structures sur le terrain et par coloration spécifique des mycéliums en laboratoire. La coloration de racines fines (0,1–0,5mm) à la fuschine acide nous a permis d'observer des cellules colonisées par du mycélium de champignon endomycorhizien. Deux types de structure ont été observés: (a) des vésicules (illustration 8.a, p.37) et des structures spiralées similaires à celles décrites chez *Dicorynia guianensis* (Béreau *et al.* 2003); illustration 8.b, p.37). Aucune structure rappelant un manteau de Hartig<sup>5</sup> n'a été observée ni sur le terrain, ni après coloration. Il est donc peu vraisemblable que la monodominance du *S. longifolia* s'appuie sur une symbiose ectomycorhizienne.

---

5 Le manteau de Hartig est une structure d'échange propre à la symbiose ectomycorhizienne. Lorsque qu'une plante hôte accueille un champignon mycorhizien elle produit des racines dont le cortex est constitué de cellules non- jointives permettant au mycélium de s'intercaler entre ces cellules. Ces racines sont souvent courtes, râblées et très ramifiées ; mais sont surtout entourées d'un réseau mycélien plus ou moins épais.



**Illustration 12** : Endomycorhizes colorées à la fuchsine acide chez le *Spirotropis longifolia*. Endomycorhize vésiculaire (a), endomycorhize spiralée (b). Les flèches noires indiquent les structures à observer : vésicules en (a), structures spiralées en (b). (photographies : É. Fonty)



**Illustration 13** : Nodules de *Spirotropis longifolia* connectés au système racinaire. (photographie : É. Fonty)

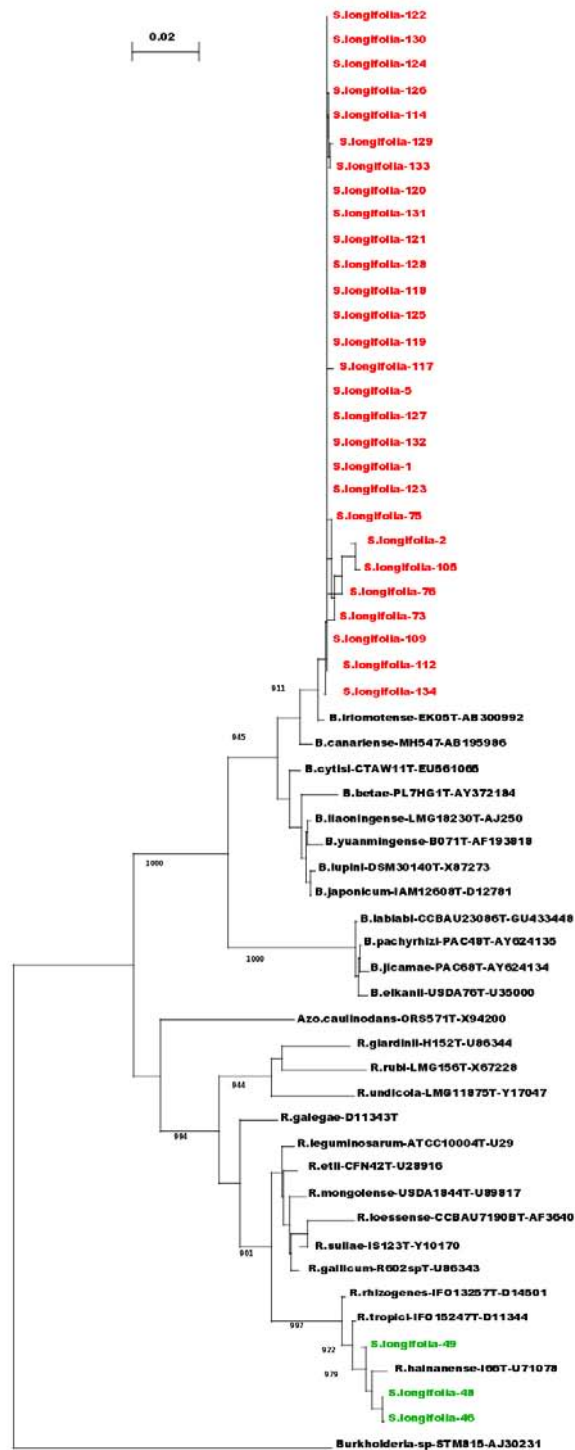
Une étude plus poussée de la symbiose mycorhizienne a été entreprise dans le cadre du stage de J. Vicente (2011) que nous avons encadré en collaboration avec C. Leroux et M. Ducouso (CIRAD et IRD respectivement, LSTM). Cette étude eut pour objectifs (1) de caractériser la flore fongique et (2) de mesurer le taux de mycorhization au sein de trois populations à travers la Guyane (Piste de Saint-Élie, Montagne des Chevaux et RN2 pk97 ; tableau 1, p.33).

La caractérisation de la flore fongique a été réalisée par l'observation au microscope d'une suspension de spores extraite à partir de 300 g de sol. Des spores ont été observées sur les trois sites mais en faible quantité (<100 spores par échantillons). Plusieurs morphotypes ont été observés, vraisemblablement rattachés aux genres *Glomus*, *Scutelospora* et *Acolospora*, mais ces identifications demanderaient l'usage de marqueurs moléculaires. Des observations similaires sur des sols de forêt non-dominée n'ont pas révélé de différence en terme de quantité ou de diversité des morphotypes.

**Tableau 2 :** Évaluation de la mycorhization chez *Spirotropis longifolia*. Nb : nombre de *S. longifolia* mycorhizés ; F% : proportion de fragments mycorhizés exprimée en % ; I% : intensité de mycorhization exprimée en %.

Site	Nb	F%	I%
Piste de Saint-Élie	5	11,0	8,5
Montagne des Chevaux	8	32,0	13,5
RN2 pk97	3	8,0	8,0

Le taux de mycorhization a été estimé selon la méthode de Trouvelot *et al.* (1986) ; les racines de 18 *Spirotropis longifolia* (9 par site) ont été sélectionnées en 15 fragments et colorées au bleu de trypan. Le nombre de *S. longifolia* mycorhizés a été compté, la fréquence de mycorhization (proportion de fragments mycorhizés) et l'intensité de mycorhization (proportion de cortex colonisé) ont ensuite été mesurées. La quasi totalité des individus prélevés à Montagne des Chevaux étaient mycorhizés. Les fréquence et intensité de mycorhization les plus élevées ont aussi été observées sur ce site (32% et 13,5% respectivement). Ces valeurs sont néanmoins assez basses et ne dépassent d'ailleurs pas 11% sur les autres sites (tableau 2, p.45).



**Illustration 14 :** Arbre phylogénétique basé sur l'analyse de séquences partielles de l'ADNr 16S. Ce dendrogramme a été construit par C. Le Roux par la méthode de Neighbor-joining ; il est enraciné en comparaison avec *Burkholderia* sp. Les souches de référence des *Azorhizobium* sp. (Azo.), *Rhizobium* spp. (R) et des *Bradyrhizobium* spp. (B) comportent le nom de la souche (avec la désignation de la souche-type, et le numéro d'accèsion de la séquence). Les isolats obtenus en 2011 à partir des nodules de *Spirotropis longifolia* figurent en rouge ; les souches isolées en 2007 figurent en vert. Les nombres aux embranchements indiquent les valeurs de bootstrap obtenues pour 1000 répétitions. Les valeurs inférieures à 900 n'y figurent pas. La barre représente une différence de séquence de 2%.

## B. Nodulation

### 1. Partenaire(s) bactérien(s)

Le *Spirotropis longifolia* est capable d'établir une symbiose avec des bactéries fixatrices d'azote (Prin *et al.* 2008). Il produit des nodules de 3-10 mm de long (illustration 12, p.44) qui se rapprochent des nodules d'astragaloïde décrits par Corby (1988). Ils se développent sur les jeunes individus vivant en sous bois (< 30 cm de haut) aussi bien que sur les arbres atteignant la canopée (obs. pers.). Le Roux *et al.* (2007) ont isolés trois souches bactériennes à partir de nodules de *S. longifolia* collectés sur la piste de Saint-Élie qu'ils ont rapproché du *Rhizobium tropici*. La plupart des légumineuses de Guyane française et du bassin amazonien établissent leur symbiose avec des bactéries du genre *Bradyrhizobium* (Moreira *et al.* 1993, Moreira *et al.* 1998, Roggy 1998, Koponen *et al.* 2003), aussi, l'originalité du *S. longifolia* nous a-t-elle poussé à entreprendre quelques travaux sur cette symbiose. Nous avons tout d'abord étudié la spécificité de la symbiose du *S. longifolia* avec les bactéries du genre *Rhizobium* dans le cadre du stage de J. Vicente (*loc. cit.*). Nous avons ensuite évalué l'apport que représente sa symbiose à la nutrition azotée du *S. longifolia*.

Des nodules frais ont été prélevés, lorsqu'ils étaient présents, sur les mêmes individus utilisés pour évaluer le taux de mycorhization. 28 nouvelles souches bactériennes ont été isolées et caractérisées par le séquençage de leur ARNr 16S par C. Leroux (LSTM<sup>6</sup>). Ces séquences ont ensuite été regroupées dans un arbre phylogénétique (illustration 14, p.46) permettant leur comparaison avec celles de genres de rhizobia connus (*Rhizobium* [13], *Bradyrhizobium* [12], *Azorhizobium* [1]). Les séquences des 28 nouvelles souches isolées en 2011 forment un groupe très homogène qui présente une forte similitude avec des bactéries du genre *Bradyrhizobium*. Elles semblent par ailleurs très éloignées des souches précédemment isolées. Le *S. longifolia* n'est donc pas dépendant de la présence de bactéries du genre *Rhizobium* pour établir une symbiose fixatrice d'azote, au contraire, il semble qu'il soit plus classiquement associé à des bactéries du genre *Bradyrhizobium*. L'homogénéité des souches isolées en 2011 suggère un groupe restreint d'espèces ; cette hypothèse demanderait à être vérifiée par l'étude de marqueurs plus informatifs pour les bactéries du genre *Bradyrhizobium* (e.g. ITS 16S-23S, Le Roux, CIRAD-LSTM, comm. pers.).

---

6 Laboratoire des Symbioses Tropicales et Méditerranéennes



## 2. Fixation d'azote

La mesure de la teneur en azote et du  $\delta^{15}\text{N}$  des feuilles permet de diagnostiquer la capacité d'une espèce à fixer l'azote atmosphérique et l'apport que représente la symbiose à leur nutrition azotée (Roggy & Prévost 1999, Roggy *et al.* 1999a). Pour une espèce fixatrice donnée, la proportion d'azote apporté par la symbiose bactérienne ( $Ndfa$ ) est estimée par la formule :

$$Ndfa = \frac{\delta^{15}N_o - \delta^{15}N_t}{\delta^{15}N_o - \delta^{15}N_a}$$

Où  $\delta^{15}N_o$  est la valeur de  $\delta^{15}\text{N}$  mesurée dans les feuilles d'espèces de références non fixatrices d'azote et prélevées dans la même population (*e.g.* *Dicorynia guianensis*).  $\delta^{15}N_t$  est la valeur de  $\delta^{15}\text{N}$  observée dans les feuilles de l'espèce fixatrice et  $\delta^{15}N_a$  est la valeur de  $\delta^{15}\text{N}$  observée dans la situation où l'espèce fixatrice n'aurait pu compter que sur sa symbiose pour assurer ses besoins en azote.  $\delta^{15}N_a$  n'aurait été accessible qu'en cultivant des plants de *Spirotropis longifolia* en conditions contrôlées. À défaut, nous avons utilisé des valeurs de  $\delta^{15}N_a$  égales à 0‰ ou 2‰ et calculer les bornes minimale et maximale, respectivement, entourant la valeur probable de  $Ndfa$  (Roggy *et al.* 1999b).

**Tableau 3 :** Teneur en azote ( $\mu\text{g.g}^{-1}$ ) et  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) des feuilles de *Spirotropis longifolia* et de 4 autres espèces prélevées sur dans la parcelles Ps1 (*cf.* chapitre II) installée au pk18,2 de la piste de Saint-Élie.

Taxon	Effectif	Teneur en azote	$\delta^{15}\text{N}$
<i>Cordia sagotii</i>	3	$2,06 \pm 0,63a$	$3,43 \pm 0,72a$
<i>Dicorynia guianensis</i>	4	$2,37 \pm 0,62a$	$4,47 \pm 0,63a$
<i>Dugetia surinamensis</i>	1	2,04	3,83
<i>Maquira guianensis</i>	1	1,78	4,76
Total	9	$2,16 \pm 0,39a$	$4,08 \pm 0,55a$
<i>Spirotropis longifolia</i>	96	$1,98 \pm 0,10a$	$0,45 \pm 0,18b$

Nous avons mesuré la teneur (T) et le  $\delta^{15}N_t$  de près d'une centaine de *Spirotropis longifolia* répartis sur un hectare dans la population de la piste de Saint-Élie (parcelle Ps1 *cf.* chapitre II) ainsi que pour 9 arbres de référence (tableau 3, p.48). Ces mesures s'élèvent à  $T=1,98\mu\text{g.g}^{-1}$  et  $\delta^{15}N_t=0,45 \pm 0,18$  ‰ pour le *S. longifolia* ce qui indique clairement que les nodules observés sont fonctionnels. Grâce au  $\delta^{15}N_o$  calculées à partir des  $\delta^{15}\text{N}$  des espèces de référence nous estimons que le *S. longifolia* présente un  $60\% < Ndfa < 89\%$ . Ces valeurs élevées sont comparables à celles observées sur d'autres Papilionoideae de Guyane française,



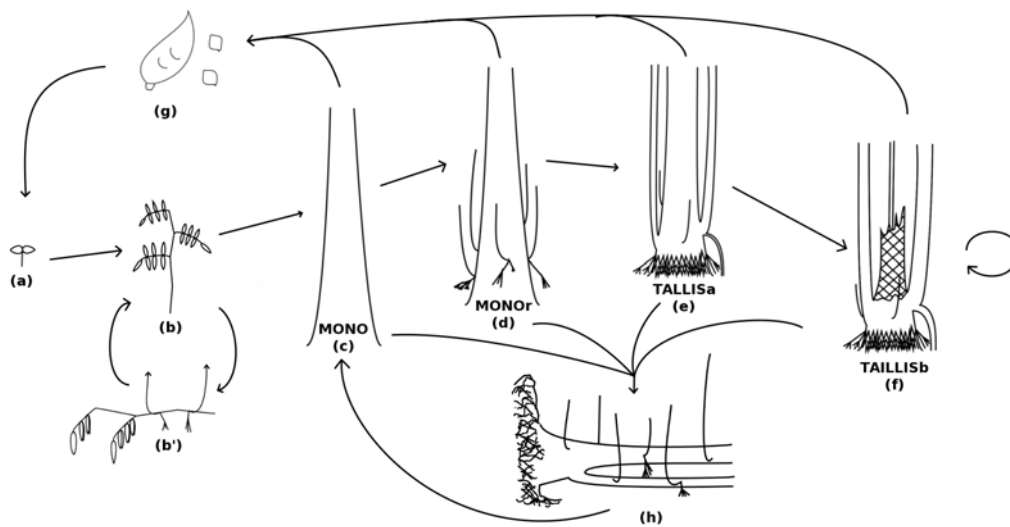
notamment dans le genre *Ormosia* (Roggy *et al.* 1999b). La concentration en azote moyenne des feuilles du *S. longifolia* n'est cependant pas significativement supérieure à celles des espèces de référence prises dans leur ensemble.

## VI. Cycle de vie (ou hystérésis de l'habitus)

### A. La réjuvenation

La production de rejets par le *Spirotropis longifolia* et la variabilité de l'habitus qu'elle engendre le distingue des autres arbres de la forêt guyanaise. La réitération est pourtant un phénomène fréquent en forêt tropicale et elle conditionne la survie des individus qui sont constamment menacés par des volis ou des chablis (Putz & Brokaw 1989). Dans ces conditions la réitération est de nature traumatique, déclenchée par la perte de la dominance apicale suite à un dommage physique. Chez le *S. longifolia* en revanche le développement de rejets se produit alors que la tige principale semble intacte. De plus, la reproduction de ces structures entre différentes populations et la fréquence des individus présentant ces structures au sein de chaque population (*cf.* Chapitre II) laissent à penser que la production de rejets s'inscrit dans le cycle de développement du *S. longifolia*. Ainsi peut-on décrire différents stades qui se succèdent au cours de la vie des *S. longifolia* (Illustration 15, p.50). Les arbres les moins avancés sont ceux dont l'habitus se rapproche le plus d'un port forestier classique (*i.e.* un seul tronc atteignant le sous-étage ; stade MONO). Par la suite, ces arbres produiront quelques petits rejets basaux (stade MONO<sub>R</sub>) et émettront quelques racines adventives. Avec le temps ces rejets prendront de la vigueur, l'arbre constitué d'un tronc principal et d'un ou de plusieurs axe(s) de plus de 5 cm de  $D_{130}$  prendra alors des allures de taillis (stade TAILLIS<sub>A</sub>). Au terme de son développement, le *S. longifolia* finira par perdre son axe principal qui sera remplacé par un ou plusieurs de ses axes secondaires (stade TAILLIS<sub>B</sub>). Par cette constante réjuvenation, les individus matures peuvent théoriquement maintenir leur place dans la communauté indéfiniment.

Parallèlement à la croissance des rejets basaux, la production de racines adventives aboutit souvent à un dense enchevêtrement de racines qui forme une sorte de dôme à la base du tronc. Bond & Midgley (2001) ont établi le concept de niche de persistance qui se réfère aux traits permettant à une plante, en tant qu'individu, de maintenir sa place dans la communauté. Ce concept vient compléter celui de la niche de régénération (Grubb 1977) dans la compréhension de la dynamique des communautés végétales. L'évolution des *S. longifolia* vers le stade TAILLIS<sub>B</sub> et leur maintien au sein de la communauté relève clairement de la niche de persistance.



**Illustration 15 :** Cycle de vie du *Spirotropis longifolia* reconstitué à partir des observations de terrain. Les plantules issues de la germination des graines (a) se développent pour donner de jeunes recrues vivant en sous-bois (b). Dès ce stade le *S. longifolia* est capable de marcotter (b') augmentant la survie et la propagation du genet en sous-bois. Les *S. longifolia* atteignant la canopée (stade MONO, c) produisent des rejets basaux (stade MONOR, d) qui prennent de plus en plus d'importance (stade TALLISa, e). À terme l'individu forme un taillis qui perpétue le genet par la constante réjuvenation de ses axes (stade TALLISb, f). L'ensemble des individus ayant atteint la canopée alimente le sous bois en graine (g) contribue aussi à la régénération végétative si il leur arrive d'être déraciner (h).



**Illustration 16 :** Marcottes de *Spirotropis longifolia*. (a) Jeunes rejets n'ayant pas encore développé leur propre système racinaire, notez qu'une partie du système racinaire initial reste enfouie ; (b) ensemble de marcottes reliées par l'axe mère encore vivant ; (c) deux marcottes autonomes ayant atteint la canopée, notez les restes de l'axe mère décomposé reliant encore les deux arbres. (photographies : É. Fonty)

Vis-à-vis de la dynamique forestière, cette évolution peut avoir des conséquences importantes et influencer en retour la diversité de la communauté. En occupant perpétuellement sa place dans la communauté, le *Spirotropis longifolia* ralentira la dynamique forestière ce qui aura pour effet de limiter les opportunités d'installation pour les autres espèces (Bellingham & Sparrow 2000). Il semble peu vraisemblable que la compétition pour la lumière joue un rôle déterminant dans ce mécanisme ; la plupart des espèces de forêts mixtes étant tolérantes à l'ombre dans leurs stades juvéniles. En revanche, le maintien permanent d'un épais système racinaire pourrait avoir un impact plus significatif sur le développement de ces dernières.

La décomposition du cycle de vie du *Spirotropis longifolia* en différents stades nous fournit un outil pour reconstituer la dynamique de son installation. L'étude de la répartition spatiale des différents stades de développement nous permettra de cartographier les secteurs où la présence du *S. longifolia* est la plus ancienne. Selon ce scénario décrit plus haut, on peut s'attendre à observer une forte structuration des peuplements dominés avec, dans le(s) noyau(x) le(s) plus ancien(s) une majorité de *S. longifolia* au stade TAILLIS<sub>B</sub> et en marge de la population une grande proportion d'individus au stade MONO. Nous tenterons dans les prochains chapitres de tester la validité de ces hypothèses.

## **B. Ce qui ne me tue pas me rend plus fort (Nietzsche 1888)**

On considère traditionnellement que le principal moteur de la régénération forestière en zone tropicale est le chablis (Denslow 1987). L'ouverture de la canopée provoquée par la chute d'un arbre crée un apport de lumière dans le sous-bois et la mort de son système racinaire libère les ressources en eau et en nutriments qu'il monopolisait. Ces perturbations sont telles pour l'arbre qu'il ne tarde pas à mourir, laissant sa place à de nouveaux individus. Mais le *Spirotropis longifolia* ne répond pas à cette règle générale et présente d'étonnantes capacités à survivre aux chablis et même à en tirer profit.

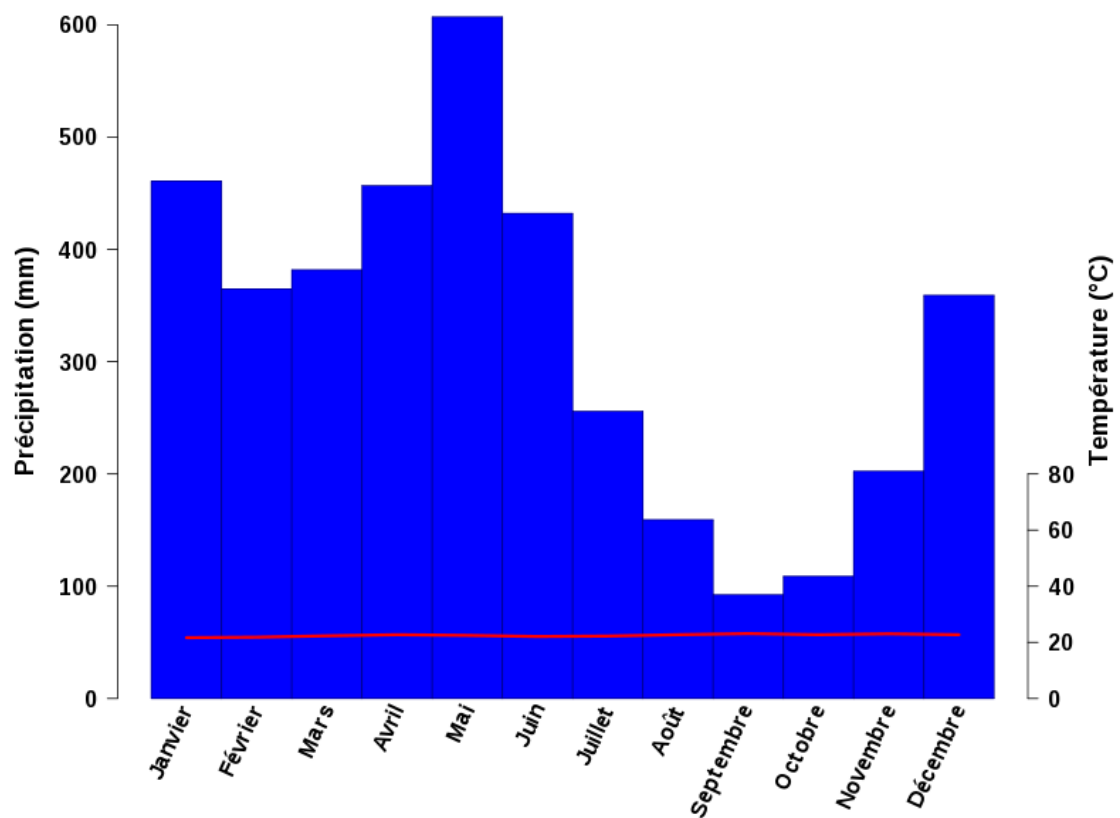
L'absence de racine pivot et l'épais système racinaire de surface (illustration 10.b, p.38) limitent les perturbations causées lors d'un chablis (racines brisées, mises à nu ...), ainsi le *S. longifolia* peut conserver une partie de son système racinaire en place (illustration 16.a, p.51). Par ailleurs, et c'est un fait notable, le *Spirotropis longifolia* couché au sol peut maintenir en vie la partie la mieux exposée de son système photosynthétique, et ce plusieurs mois après qu'il se soit affalé (obs. pers.).

La production de rejets est stimulée par la chute de l'arbre. Bénéficiant des réserves du tronc mère ainsi que de son système racinaire et photosynthétique partiellement fonctionnels, ces rejets se développent tout le long du (des) tronc(s) (illustration 16, p.51). La production de racines adventives à leur base leur permet d'acquérir leur autonomie vis-à-vis du tronc mère mais il arrive fréquemment qu'ils restent inter-connectés, partageant un système racinaire multiple (illustration 16.a-b, p.51). Ces marcottes représentent une alternative à la reproduction sexuée ; elles peuvent atteindre des diamètres conséquents et générer de nouveaux individus qui occuperont à leur tour une place dans la canopée et participeront à la production de graines (illustration 15 & 16.c, p.50 & p.51). La capacité du *Spirotropis longifolia* à marcotter se manifeste dès les plus jeunes stades et constitue en elle même une stratégie de survie et de propagation dans le sous-bois. Il n'est pas rare que dans un tapis de plantules les plus beaux sujets soient des marcottes connectées à des tiges ayant été couchées par les aléas du sous-bois ou ayant simplement ployées sous leur propre poids.

De même que la niche de persistance du *Spirotropis longifolia* peut influencer la composition floristique en limitant la dynamique forestière. La production de marcottes, très compétitives du point de vue de l'installation et de la croissance (Negrelle 1995, Dietze & Clark 2008), est susceptible de limiter l'installation des autres espèces dans les chablis impliquant du *S. longifolia*. Si ce mécanisme s'avère déterminant pour la monodominance du *S. longifolia*, on s'attend donc à observer une très forte identité génétique au sein des populations. Cette identité peut être diagnostiquée sur des critères morphologiques car les individus issus de la reproduction végétative conservent parfois les traces des axes mères plus ou moins décomposé ; ils peuvent aussi présenter à leur base de nombreuses racines échasses correspondant aux racines émises à la bases de la marcotte et ayant contourné le tronc maternel. Mais ces stigmates disparaissent avec le temps, en particulier lorsque la marcotte s'est développée sur un axe de petit diamètre. Aussi les outils génétiques paraissent particulièrement appropriés pour répondre à cette question.



## **Chapitre II : La monodominance du *Spirotropis longifolia***



**Illustration 17 :** Diagramme umbro-thermique, les moyennes mensuelles sont calculées à partir des données de la station météorologique de Régina entre 1955 et 2005. ■ : Précipitations ; - : températures.



# I. Matériel et méthode

## A. Sites d'étude

### 1. Choix des sites

Nous avons caractérisé la monodominance du *Spirotropis longifolia* au sein de deux populations distantes de 100 km l'une de l'autre, parmi les huit populations que nous avons visitées au cours d'une campagne de prospection réalisée en 2008 (illustration 5, p.26). Le choix de ces sites d'étude s'est fondé sur leur accessibilité ainsi que sur les jeux de données déjà existant. Ces deux populations se trouvent dans le quart nord de la Guyane où règne un climat de type équatorial soumis aux déplacements de la zone intertropicale de convergence. La moyenne annuelle des précipitations est supérieure à 3200 mm sur les deux sites et seuls les mois de septembre et octobre présentent une moyenne mensuelle des précipitations inférieure à 100 mm (illustration 17, p.56). La moyenne mensuelle des températures calculée entre 1955 et 2005 oscille autour de 27°C (Fonty et al. 2009).

La première population couvre une surface totale de 20 ha au niveau du point kilométrique (pk) 18,2 de la piste de Saint-Élie (PSE: 5° 16' 36" N ; 53° 3' 00" W), dans la forêt domaniale de la Crique Toussaint. Bien qu'en marge du dispositif d'étude du projet ECEREX (Sarraiilh 1990), ce secteur a subi l'impact de l'exploitation forestière, comme l'attestent des souches portant des traces d'abattage. Le secteur forestier sur lequel se trouve la population de *S. longifolia* a été exploité au début des années 90 (O. Brunaux, ONF-Guyane, comm. pers.), mais il n'existe aucun document pouvant nous renseigner sur la date exacte de la mise en exploitation ni sur son intensité. La seconde population couvre une surface totale de 7 ha sur le flanc nord-est de la montagne des Chevaux (CVX : 4° 42' 47" N, 52° 23' 41" W), dans une forêt privée appartenant à M. Destembert. Cette forêt a, elle aussi, été soumise localement à des perturbations (prospection minière, prélèvement de bois) sans qu'aucun historique ne puisse être retracé.

L'installation de parcelles d'inventaire sur des sites plus éloignés et indemnes de toute perturbation anthropique récente aurait demandé une logistique trop importante. Afin d'éviter de confondre l'effet des perturbations avec celui du *Spirotropis longifolia* sur la structure et la composition du peuplement dominé, nous avons veillé à installer nos parcelles d'inventaire en évitant tout secteurs présentant des traces d'exploitation ou de perturbations (souches, troncs sciés, pistes de débardage, bulldozer abandonné ...). À piste de Saint-Élie, il n'a cependant pas été possible de réaliser une parcelle de comparaison proche de la plaque de *S. longifolia*

qui ne soit pas influencée par quelques abattages adjacents.

## 2. Géologie, géomorphologie, pédologie

Nos deux sites d'étude se situent sur des terrains métamorphiques mis en place au paléoprotérozoïque ( $\approx -2,1$  Ga) (Milési et al. 1995). La nature des roches diffère profondément d'un site à l'autre, ce qui a une incidence sur les reliefs et les sols qui s'y trouvent.

Le substrat géologique sur lequel se développent les forêts de la piste de Saint-Élie est constitué par des schistes d'abord rattachés à la série Bonidoro (Choubert 1974) par Boulet et al. (1978) puis à la série Armina (Milési et al. 1995), plus ancienne, par Sabatier et al. (1997). Grimaldi *et al.* (2004), les rattachent à la série de Paramaca telle que définie par Milési et al. (1995). La localisation stratigraphique de ces schistes semble donc encore incertaine, cependant, tel que défini par Milési et al. (1995), ils appartiendraient à des terrains du sommet de l'ensemble inférieur du paléoprotérozoïque, l'ensemble supérieur étant restreint au sillon Nord-Guyanais. Ces substrats sont très sensibles à l'altération chimique et sont recouverts d'un épais manteau d'altération (20-30 m) qui progresse par l'érosion chimique des minéraux par les eaux d'infiltrations (Grimaldi et al. 1994). Sur ces substrats, le modelé est façonné par l'érosion du manteau d'altération (Boulet et al. 1993), il est constitué d'une mosaïque de petites collines, dont le dénivelé est en moyenne de 40 m, séparées par un réseau hydrographique dense. Il existe une correspondance forte entre géomorphologie, évolution de la couverture ferrallitique, évolution de la couverture pédologique et contraintes de drainage de ces sols (Boulet et al. 1993, Paget 1999). Ces relations furent particulièrement bien documentées au site de piste de Saint-Élie par les études pédologiques menées dans le cadre du projet ECE-REX (Fritsch et al. 1986). D'autre part, il a été démontré que les variations spatiales de la couverture pédologique, sous l'influence des systèmes transformants, impactent significativement la composition en espèce des communautés d'arbres et le patron spatial des populations d'arbres (Lescure & Boulet 1985, Sabatier et al. 1997, Paget 1999). Pour autant, les communautés étudiées demeurent très diversifiées (aucune dominance prononcée), même dans les configurations les plus extrêmes de l'évolution des sols (Sabatier et al. 1997, Paget 1999). La population de *Spirotropis longifolia* occupe le confluent de trois criques<sup>7</sup> et les reliefs alentours. Sur ces reliefs, peu élevés, les sols correspondent aux stades évolués de l'altération de la couverture ferrallitique tels que décrits par Boulet et al. (1993) ; ils sont délavés et présentent un drainage latéral superficiel.

---

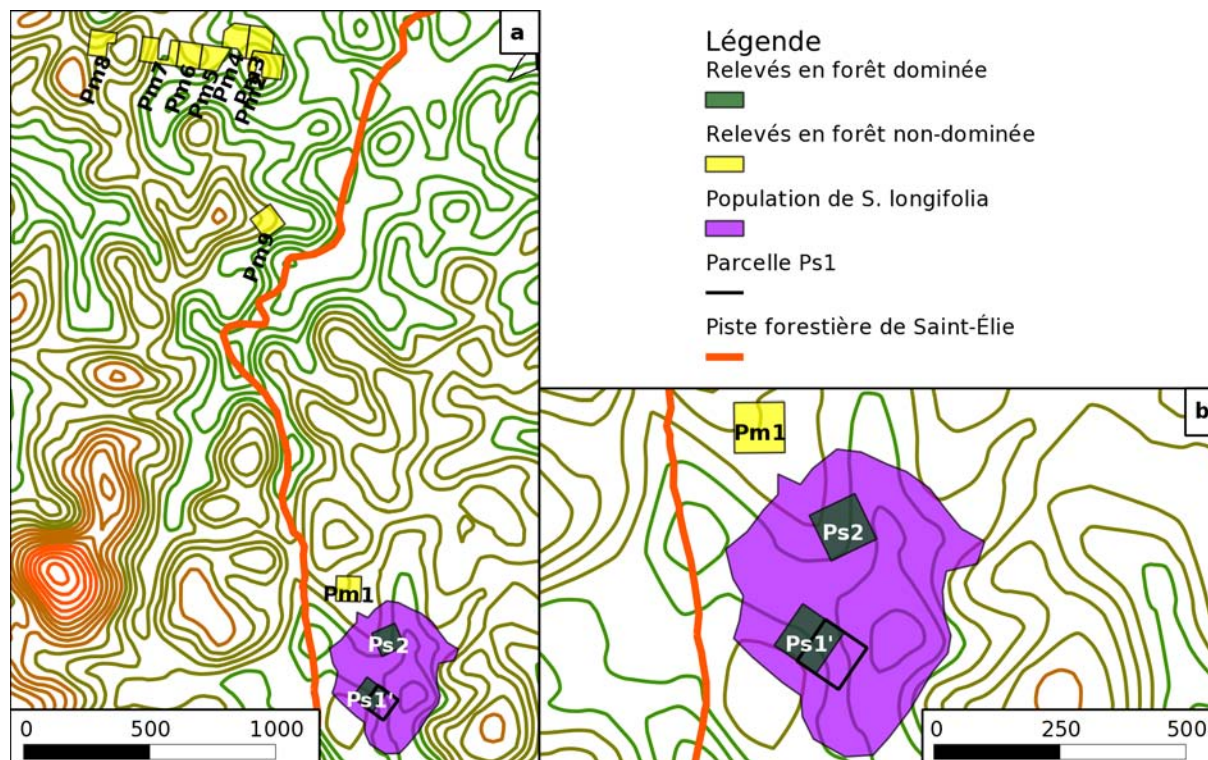
<sup>7</sup> Appellation locale des petits cours d'eau ; elle dérive probablement de l'anglais creek.

La montagne des Chevaux est essentiellement constituée de conglomérats et de quartzites. Milési et al. (1995) rattache ces formations à l'ensemble supérieur de la série détritique du sillon nord guyanais, essentiellement formée par des dépôts fluviatiles quartzeux. D'après nos observations, il n'existe pas de manteau d'altération épais à montagne des Chevaux. Nous interprétons cette observation comme le signe d'une intensité d'altération géochimique plus faible que l'intensité d'érosion physique. L'ablation l'emporterait donc sur l'accumulation d'un manteau d'altération, ce qui expliquerait les reliefs plus accentués et les fortes pentes observées sur ce site. Les sols sont sableux et amincis par l'érosion mécanique intense due au ruissellement superficiel des eaux de pluie, aisément observable. Il est fréquent de voir affleurer des blocs gréseux sur lesquels se forment de petites cascades lors des averses. La population de *Spirotropis longifolia* que nous avons étudiée colonise le versant nord-est de ce relief, du flat de bas pente jusqu'au sommet.

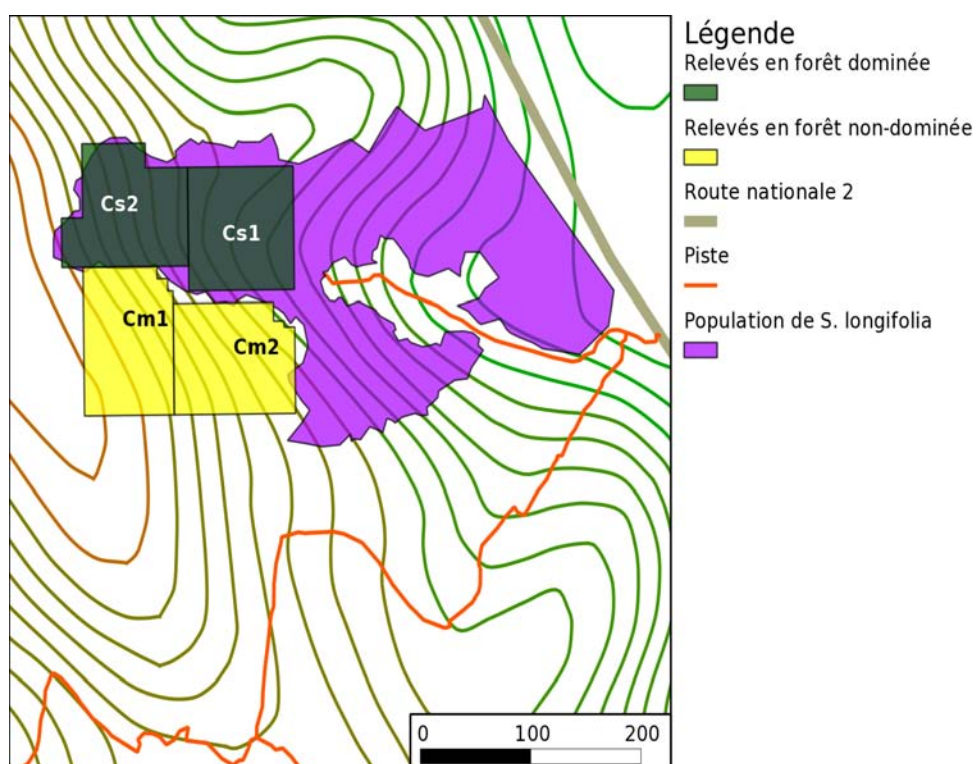
En mai 2011, dans chaque type de forêt, les 20 premiers centimètres du sol ont été prélevés à la tarière tous les 10 m, le long de deux transects parallèles de 40 m. Les 10 échantillons ainsi obtenus ont ensuite été homogénéisés sur le terrain avant qu'un échantillon d'un kilogramme ne soit prélevé pour analyses. Après avoir été séchés 1 semaine à 40°C, les échantillons ont été séparés en deux lots, l'un ayant servi à déterminer la texture du sol, l'autre ayant servi pour les analyses chimiques. Le phosphore assimilable a été dosé par la méthode Olsen-Dabin. N'ayant prélevé qu'un échantillon par type de forêt nous n'avons pu les comparer par des tests statistiques.

## **B. Réalisation des relevés**

Afin de quantifier l'abondance relative et la dominance relative du *Spirotropis longifolia*, nous avons réalisé des relevés floristiques dans des peuplements dominés par le *S. longifolia* et dans la forêt mixte adjacente. L'ensemble des troncs de  $D_{130} \geq 10$  cm ont été mesurés et cartographiés. En cas de formation de taillis, nous avons assigné l'ensemble des troncs en connection à un même individu pour le calcul de l'abondance relative. D'autre part, nous avons fait l'hypothèse que le tronc vivant de  $D_{130}$  le plus élevé (D1) était l'axe plus âgé. Nous avons également dénombré le nombre d'axes  $\geq 5$  cm de  $D_{130}$  et noté la présence de plus petits rejets basaux et/ou d'axe(s) mort(s) ayant atteint la canopée ( $\geq 10$  cm de  $D_{130}$ ). Pour ces derniers, nous avons estimé leur  $D_{130}$  lorsque cela était encore possible. Ces critères nous ont permis de classer les *S. longifolia* selon les différents stades de développement définis au chapitre I. Nous avons par ailleurs identifié les marcottes de *S. longifolia* par la présence d'anciens axes porteurs, mais ce caractère étant éphémère, il est probable que certaines marcottes



**Illustration 18 :** Carte du dispositif de la piste de Saint-Élie. La topographie est indiquée par un relevé SRTM (30 m) fourni par l'Office National des Forêts (isolignes séparées de cinq mètres). Carte générale, les parcelles de comparaison Pm2 à Pm9 ont été définies au sein des relevés totalisant 13 ha situés au nord de la population de *Spirotropis longifolia* (a) ; détail de la population de *S. longifolia* (b). Chaque relevé couvre une surface de 1 ha.



**Illustration 19 :** Carte du dispositif de la montagne des Chevaux, chaque parcelle inventorie 1 ha de forêt. La topographie est indiquée par un relevé SRTM (30 m) fourni par l'Office National des Forêts (isolignes séparées de cinq mètres). Chaque relevé couvre une surface de 1 ha.

n'aient pu être identifiées.

Sur le site de la piste de Saint-Élie, nous avons installé deux parcelles sur les versants de collines dominée par le *Spirotropis longifolia* (illustration 18, p.60). La première couvre une surface totale de 1,5 ha dont 1 ha (Ps1 ; 100 x 100m) a été établi en 2001 et remesuré en 2006. Ces relevés diachroniques nous ont permis estimer la croissance du peuplement sur cette période. En revanche, il s'est avéré qu'un layon de débardage avait traversé la moitié sud-est de cette parcelle ; nous avons donc étendu le relevé de 0,5ha (50 x 100m) en 2009 et redéfini une parcelle d'1 ha en zone non perturbée (Ps1' ; 100 x 100m) pour les analyses concernant la composition floristique et la structure du peuplement. La parcelle Ps2 (100 x 100m) n'a fait l'objet que d'un seul relevé en 2010. Une parcelle de comparaison d'1ha (Pm1 ; 100 x 100m) a été établie en 2009 en forêt non dominée dans la continuité d'un des versants colonisés par le *S. longifolia*. Nous avons, par ailleurs, utilisé un réseaux de parcelles issus des travaux portant sur les relations sol/végétation de Sabatier et al. (1997). Ce réseau de parcelles couvre 14 ha situé à  $\approx$  2km de la population de *S. longifolia* (illustration 18, p.60). Nous avons redéfini les contours de 8 parcelles de comparaison de 1 ha au sein de ce dispositif correspondant à des sols amincis similaires à ceux rencontrés dans les parcelles dominées par le *S. longifolia*. En conséquence, ces parcelles sont à géométrie variable, néanmoins nous avons veillé à ce qu'elles soient le plus compact possible.

L'inventaire de la montagne des Chevaux a été établi entre 2009 et 2010 ; il s'étend sur 4,4 ha et couvre la totalité d'une avancée de la plaque de *Spirotropis longifolia* le long d'un talweg. Ce relevé est centré sur la limite entre la forêt dominée et la forêt non dominée adjacente (illustration 19, 60). Nous avons délimité dans ce peuplement quatre parcelles de 1 ha, deux en forêt dominée (Cs1 et Cs2), deux en forêt non-dominée (Cm1 et Cm2). Compte tenu de la configuration de la population, ces parcelles ne forment pas des carrés de 100 x 100m, néanmoins nous avons cherché à les rendre le plus compact possible.

### **C. Acquisition des données LiDAR<sup>8</sup>**

Les données LiDAR ont été acquises en 2004 (CVX) et 2009 (PSE) par la société Altoa (<http://www.altoa.fr>). Un hélicoptère équipé d'un système embarqué a survolé les zones en maintenant son altitude entre 120 m et 220 m au dessus du niveau du sol. Le système embarqué était composé d'un scanner altimètre laser doté d'un miroir mécanique (Riegl LMS-Q140i-60 en 2004 et Riegl LMS-280i en 2009), d'un récepteur GPS couplé à un second récepteur placé sur une base fixe au sol et d'un ordinateur de bord enregistrant le cap, le tangage et

---

8 Light Detection And Ranging

**Tableau 4 :** Texture des sols prélevés dans les 20 premiers centimètres en forêt dominée et non-dominée. La proportion de chaque élément est exprimée en pourcentage de masse. PSE : piste de Saint-Élie ; CVX : montagne des Chevaux ; SG : sables grossiers ( $0,2 \text{ mm} \leq 2 \text{ mm}$ ) ; SF : sables fins ( $50 \text{ }\mu\text{m} \leq 0,2 \text{ mm}$ ) ; LG : limons grossiers ( $20 \text{ }\mu\text{m} \leq 50 \text{ }\mu\text{m}$ ) ; LF : limons fins ( $2 \text{ }\mu\text{m} \leq 20 \text{ }\mu\text{m}$ ) ; A : Argiles ( $\leq 2 \text{ }\mu\text{m}$ ).

Site	Forêt	SG	SF	LG	LF	A
PSE	Non-dominée	41,62	29,85	5,99	4,16	18,38
	Dominée	41,46	33,74	5,76	3,70	15,33
CVX	Non-dominée	22,43	45,37	22,12	4,12	5,97
	Dominée	29,02	43,38	17,72	3,56	6,31
	Dominée	26,12	47,97	11,38	5,08	9,45

**Tableau 5 :** Propriétés chimiques des sols échantillonnés dans les 20 premiers centimètres en forêt dominée par le *Spirotropis longifolia* et non-dominée. PSE : piste de Saint-Élie ; CVX : montagne des Chevaux ; pH : potentiel Hydrogène ; N : quantité d'azote dans le sol (% de masse) ; C : quantité de carbone dans le sol (% de masse) ; P<sub>tot</sub> : Phosphore total dans le sol ( $\text{mg.kg}^{-1}$ ) ; P<sub>ass</sub> : Phosphore assimilable ( $\text{mg.kg}^{-1}$ ) ; Ca<sup>2+</sup> : quantité d'ion calcium ( $\text{m}\text{eq.}100\text{g}^{-1}$ ) ; Mg<sup>2+</sup> : quantité d'ion magnésium ( $\text{m}\text{eq.}100\text{g}^{-1}$ ) ; Na<sup>+</sup> : quantité d'ion sodium ( $\text{m}\text{eq.}100\text{g}^{-1}$ ) ; K<sup>+</sup> : quantité d'ion potassium ( $\text{m}\text{eq.}100\text{g}^{-1}$ ) ; CEC : Capacité échangeuse de cation ( $\text{m}\text{eq.}100\text{g}^{-1}$ ) ; CEC<sub>sol</sub> : capacité échangeuse de cation au pH du sol ( $\text{m}\text{eq.}100\text{g}^{-1}$ ).

Site	Forêt	pH	N	C	P <sub>tot</sub>	P <sub>ass</sub>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	CE	CEC <sub>sol</sub>
PSE	Non-dominée	4,3	0,15	2,1	108	36	0,11	0,20	0,13	0,07	8,33	2,30
	Dominée	3,9	0,18	2,7	110	11	0,09	0,15	0,10	0,07	8,44	2,27
CVX	Non-dominée	4,4	0,11	1,8	90	11	0,19	0,21	0,10	0,08	4,50	1,63
	Dominée	4,1	0,11	1,6	86	10	0,07	0,08	0,06	0,05	4,56	1,21
	Dominée	4,2	0,13	1,9	88	10	0,08	0,12	0,07	0,07	5,31	1,38

le roulis de l'appareil. Des rayons laser de 0,9  $\mu\text{m}$  de longueur d'onde (infra-rouges proche) ont été projetés en faisceaux de  $\pm 30^\circ$  (Riegl LMS-Q140i-60) ou  $\pm 15^\circ$  ( Riegl LMS-280i) sur la végétation. L'appareil a enregistré le dernier retour de ce signal avec une précision d'au moins 0,1 m et une densité moyenne de  $\approx 4$  points par mètre carré. L'emprise du signal s'étendait sur un disque  $\approx 45\text{cm}$  (Riegl LMS-Q140i-60) ou  $\approx 10\text{cm}$  ( Riegl LMS-280i).

## II. Caractérisation de la monodominance

### A. Caractéristiques des sols

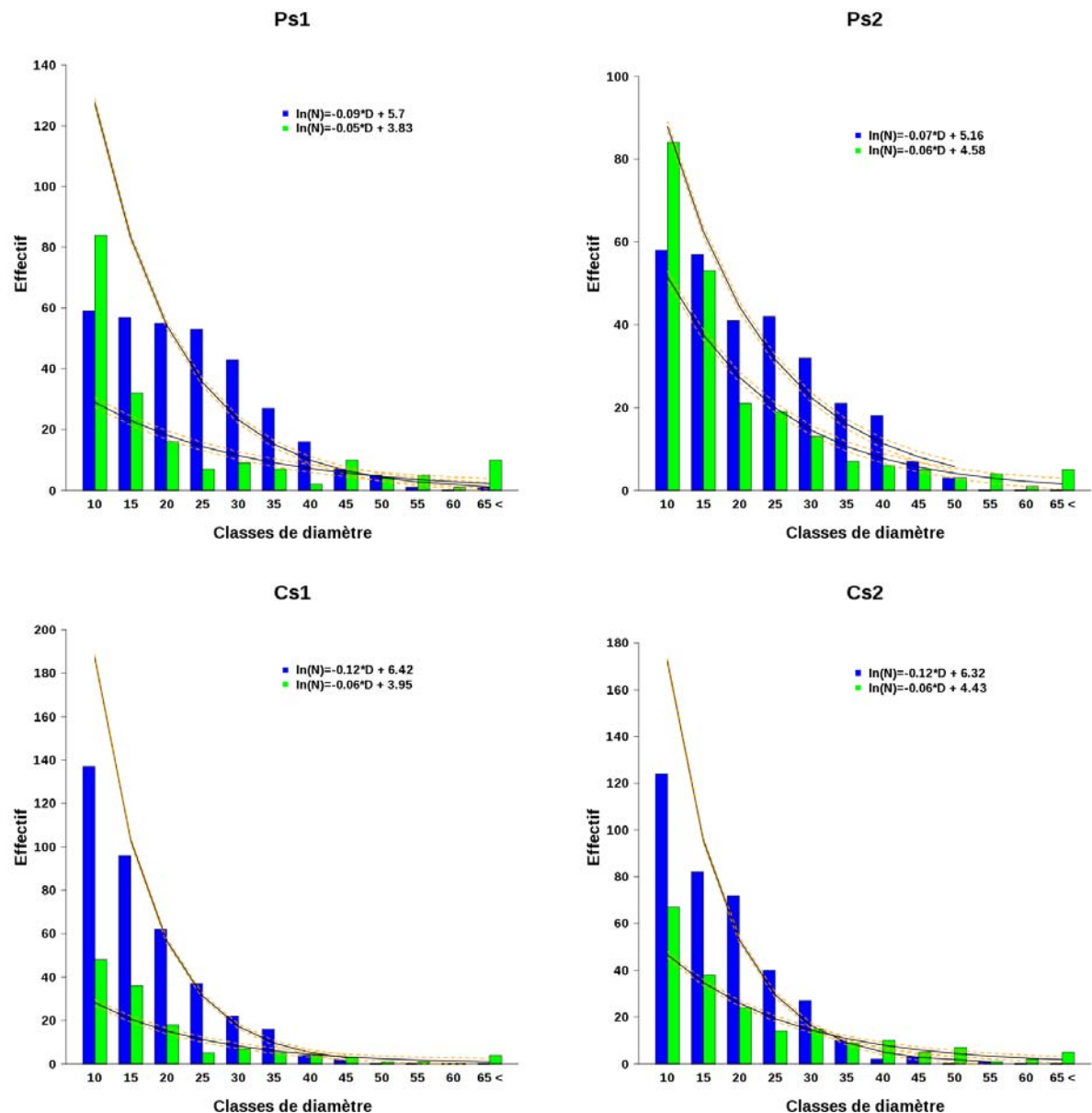
Les sols de nos deux sites d'études comportent des horizons de surface très sableux (SG + SF >70%, tableau 4, p.62) qui diffèrent cependant par leur proportion en limon grossier, bien plus importante à montagne des Chevaux, et en argile, bien plus importante à piste de Saint-Élie (tableau 4, p.62). Tous deux possèdent une fertilité chimique très basse (tableau 5, p.62), caractéristique des sols à drainage latéral (Sabatier 1997). On ne distingue pas de différence importante entre les sols sur lesquels poussent le *Spirotropis longifolia* et ceux de la forêt adjacente, si ce n'est une légère diminution de la teneur en  $\text{Mg}^{2+}$  (tableau 5, p.62).

### B. Abondance relative et dominance relative

Sur chaque parcelle installée en forêt dominée, le *Spirotropis longifolia* dépasse, aussi bien en terme d'abondance relative que de dominance relative, le seuil de 50% fixé par Connell & Lowman (1989) pour reconnaître le caractère monodominant d'une espèce (tableau 6, p.66).

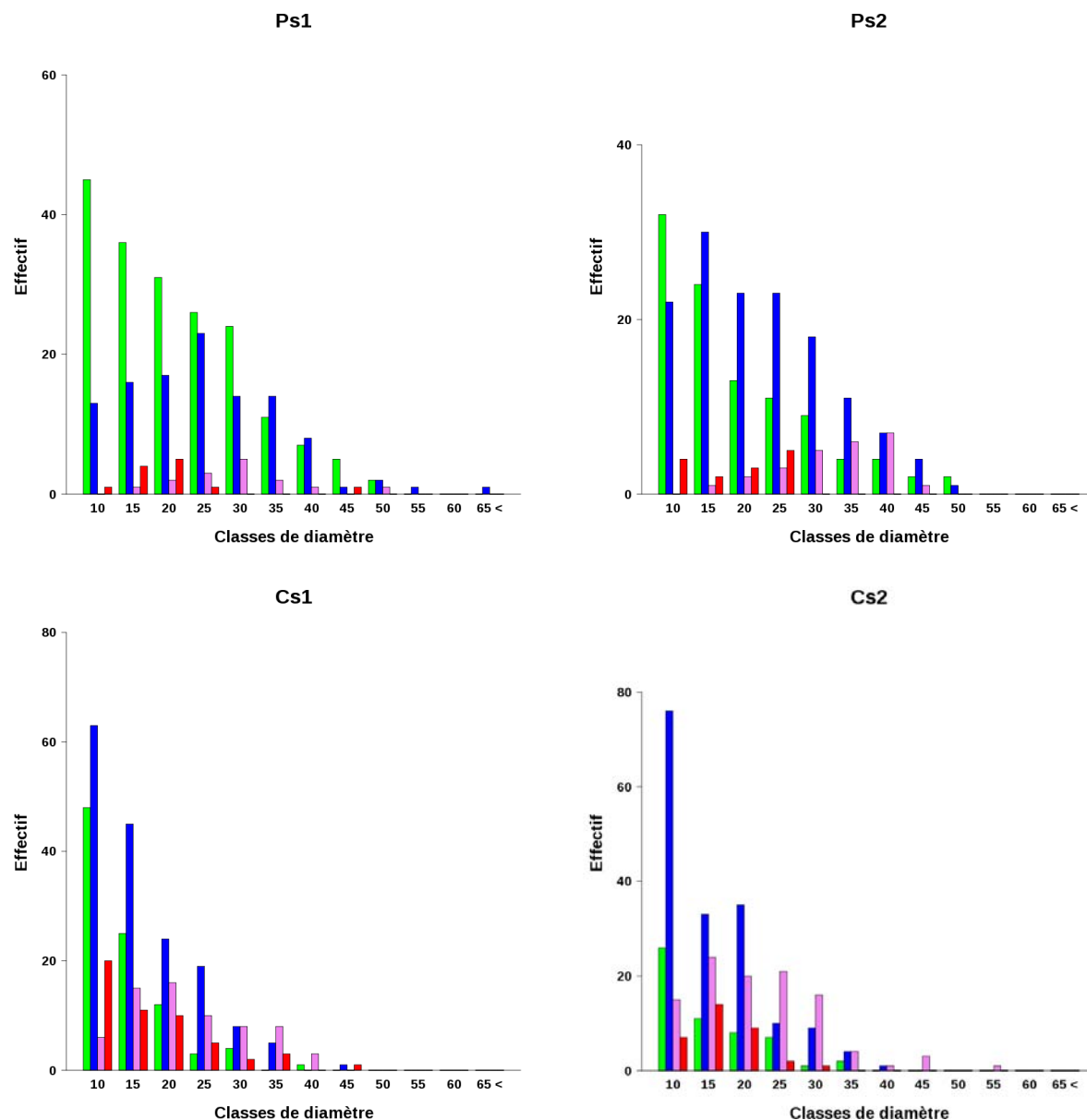
La densité, en terme d'individus, est légèrement plus faible sur les parcelles dominées par le *Spirotropis longifolia*. Cet écart est important à montagne des Chevaux où les parcelles de comparaison sont particulièrement denses pour la Guyane. Si l'on considère le nombre de tiges, la densité augmente de 7,5% en moyenne. Hormis un *Ferdinandusa paraensis* Ducke ayant deux troncs > 10 cm de  $D_{130}$  (dans Cs2), les tiges supplémentaires sont exclusivement attribuables au *S. longifolia* ce qui augmente sa dominance sur le peuplement (tableau 6, p.66). La surface terrière des placettes dominées est quant à elle assez faible sur les deux sites (20,6 à 33,0 $\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$ ); ces valeurs ne sont pas étonnantes étant donné la petite stature du *Spirotropis longifolia* qui atteint un  $D_{130}$  maximum de 75 cm parmi les quatre parcelles de forêts dominées.





**Illustration 20 :** Distribution en classe de  $D_{130}$  des *Spirotropis longifolia* (■) et des autres espèces (■) sur les parcelles dominées à piste de Saint-Élie (Ps1, Ps2) et montagne des Chevaux (Cs1, Cs2). Les classes de diamètre sont indiquées par leur borne inférieure. — : modèles de régression  $\ln(N) = a \cdot D_{130} + b$  ajustés aux données ; --- : intervalle de confiance du modèle.





**Illustration 21 :** Distribution en classes de  $D_{130}$  des différents stades de développement du *Spirotropis longifolia*. Les classes sont indiquées par leur borne inférieure. ■ : MONO ; ■ : MONOR ; ■ : TAILLISA ; ■ : TAILLISB.

**Tableau 6 :** Comparaison des parcelles dominées et non dominées par le *Spirotropis longifolia*.  $D_{ind}$  : densité (ind.ha<sup>-1</sup>) ;  $D_{tige}$  : densité de tige  $\geq 10$  cm de  $D_{130}$  (tige.ha<sup>-1</sup>) ;  $D_{\geq 55}$  : Densité de tiges  $\geq 55$  cm de  $D_{130}$  (diamètre minimal d'exploitation généralement admis pour les essences commerciales) ; G : surface terrière (m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>) ;  $D_{Sl}$  : Densité de *S. longifolia* ;  $\mu D1$  : diamètre moyen ( $\pm$  intervalle de confiance de la moyenne) de la plus grosse tige des arbres de la parcelle (cm) ;  $\mu D1_{Sl}$  : diamètre moyen ( $\pm$  intervalle de confiance de la moyenne) de la plus grosse tige des *S. longifolia* de la parcelle (cm) ; Abd.Rel : Abondance relative du *S. longifolia* (%) ; Dom.Rel : Dominance relative du *S. longifolia* (%) ; MONO : densité des *S. longifolia* au stade MONO (ind.ha<sup>-1</sup>) ; MONO<sub>R</sub> : densité des *S. longifolia* au stade MONO<sub>R</sub> (ind.ha<sup>-1</sup>) ; TAILLIS<sub>A</sub> : densité des *S. longifolia* au stade TAILLIS<sub>A</sub> (ind.ha<sup>-1</sup>) ; TAILLIS<sub>B</sub> : densité des *S. longifolia* au stade TAILLIS<sub>B</sub> (ind.ha<sup>-1</sup>). Marc. : densité des marcottes  $\geq 10$  cm (ind.ha<sup>-1</sup>).

Site	Parc.	$D_{ind}$	$D_{tige}$	$D_{\geq 55}$	G	$D_{Sl}$	$\mu D1$	$\mu D1_{Sl}$	Abd.Rel.	Dom.Rel.	MONO	MONO <sub>R</sub>	TAILLIS <sub>A</sub>	TAILLIS <sub>B</sub>	Marc.
CVX	Cs1	508	563	5	20,8	376	20,1 $\pm$ 0,8	19,4 $\pm$ 0,8	74	67	93	165	66	52	39
	Cs2	558	616	9	26,6	361	21,5 $\pm$ 0,9	19,9 $\pm$ 0,8	65	53	55	168	105	33	13
	Cm1	719	719	11	32,2	-	21,0 $\pm$ 0,8	-	-	-	-	-	-	-	-
	Cm2	631	631	20	31,6	4	21,4 $\pm$ 1,0	21,9 $\pm$ 12,8	0,6	0,6	1	3	0	0	0
PSE	Ps1	511	527	18	33	324	25,0 $\pm$ 1,2	25,5 $\pm$ 1,2	63	60	187	110	15	12	-
	Ps2	500	530	10	28,9	279	23,6 $\pm$ 1,1	24,5 $\pm$ 1,2	56	56	101	139	25	14	4
	Pm1	506	506	17	25,2	-	21,5 $\pm$ 1,2	-	-	-	-	-	-	-	-
	Pm2	575	575	47	34,8	-	24,3 $\pm$ 1,2	-	-	-	-	-	-	-	-
	Pm3	621	621	27	31,4	-	21,4 $\pm$ 1,1	-	-	-	-	-	-	-	-
	Pm4	624	624	25	31,9	-	21,7 $\pm$ 1,1	-	-	-	-	-	-	-	-
	Pm5	627	627	41	33,8	-	22,5 $\pm$ 1,1	-	-	-	-	-	-	-	-
	Pm6	596	596	36	29,9	-	21,6 $\pm$ 1,1	-	-	-	-	-	-	-	-
	Pm7	563	563	25	30,8	-	22,8 $\pm$ 1,1	-	-	-	-	-	-	-	-
	Pm8	564	564	25	31,0	-	22,5 $\pm$ 1,2	-	-	-	-	-	-	-	-
	Pm9	580	580	25	34,2	-	23,1 $\pm$ 1,2	-	-	-	-	-	-	-	-

Les individus au stade MONO ou MONOR (cf. chapitre I) constituent 60% à 70% de la population à montagne des Chevaux et 85% à 90% de celle de la piste de Saint-Élie. Les individus au stade TAILLISB (cf. chapitre I) représentent entre 4% et 14% des individus. Par ailleurs, la reproduction végétative concerne un minimum de 5% à 10% des individus à montagne des Chevaux alors que nous n'avons pu diagnostiquer avec certitude qu'un pourcent des individus sur la parcelle Ps2 (tableau 6, p.66).

### C. Structure des peuplements dominés par le *Spirotropis longifolia*

La monodominance du *Spirotropis longifolia* est effective dès la plus petite classe de  $D_{130}$  et maximale pour les classes comprises entre 15 et 35 cm (illustration 20, p.64). Au delà de 45 cm le *S. longifolia* n'est représenté que par quelques individus et sa dominance devient relativement faible (abondance relative  $\geq 35\%$  et  $> 20\%$  à piste de Saint-Élie et montagne des Chevaux respectivement). Le *Spirotropis longifolia* domine donc la gamme  $D_{130}$  que lui permettent ses performances biologiques. On notera également l'absence de très gros arbres dans les parcelles dominées, les  $D_{130}$  maxima observés, tous inférieurs à 105 cm, étant généralement mesurés sur des *Swartzia polyphylla* DC., connus pour leurs larges contreforts. Dans chaque site, le nombre d'arbres supérieurs à 55 cm de  $D_{130}$ <sup>9</sup> dans les parcelles dominées est toujours inférieur à celui des parcelles de comparaison (si l'on exclue la parcelles Pm1, tableau 6, p.66). Des tests de Kruskal-Wallis comparant ces valeurs ne détectent qu'une tendance dans les deux sites ( $\chi^2 = 3,6$ ,  $v = 1$ , Pval.=0,06,  $\chi^2 = 2,4$ ,  $v = 1$ , Pval. = 0,12 pour piste de Saint-Élie et montagne des Chevaux respectivement). Nous disposons de peu d'observations par site, ce qui diminue la puissance du test ; si l'on effectue le test de Kruskal-Wallis en regroupant les deux sites on met en évidence une différence significative ( $\chi^2 = 6,86$ ,  $v = 1$ , Pval. = 0,009).

Sur nos deux sites, la distribution en classes de  $D_{130}$  des *Spirotropis longifolia* s'ajuste bien à un modèle de régression  $\ln(N) = a * D_{130} + b$ , le coefficient de corrélation dépasse 0,85 pour chaque distribution (illustration 20, p.64). En revanche, ce modèle s'ajuste moins bien à la distribution en classe de  $D_{130}$  des individus d'espèces autres que *S. longifolia* pris dans leur ensemble dans chaque parcelle dominée ( $0,5 \leq R^2 \leq 0,8$ ). En comparaison des prédictions de ces modèles, on observe un déficit des effectifs des *S. longifolia* dans les classes 10 et 15 cm et un excédent pour le reste du peuplement. De plus, on observe des différences entre les deux populations de *S. longifolia* (illustration 20, p.64) qui se traduisent par un coefficient de régression deux fois plus élevé à montagne des Chevaux qu'à piste de Saint-Élie ; à piste de

<sup>9</sup> Correspond au diamètre minimal d'exploitation communément admis par l'ONF pour les essences exploitées (Brunaux & Demento 2003).

Saint-Élie la distribution en classe de diamètre est en effet plus aplatie avec un déficit plus marqué dans les petites classes de diamètre et un net excédent pour les classes de  $D_{130}$  25 et 30 cm. Remarquons néanmoins qu'un léger excédent est observé pour la parcelle Cs2 pour les classes de  $D_{130}$  20 et 25 cm.

**Tableau 7 :**  $D_{130}$  moyen (cm) des différents stades de développement du *Spirotropis longifolia*, MONO : individus possédant un tronc unique ; MONOR : individus possédant un tronc unique et des rejets  $\leq 5$  cm de  $D_{130}$  ; TAILLISA : individus possédant un axes  $\geq 10$  cm et un ou plusieurs axe(s)  $\geq 5$  cm de  $D_{130}$  ; TAILLISB : individus ayant perdu leur axe principal.  $\chi^2$  : variable du  $\chi^2$  calculée pour un test de Kruskal-Wallis, \*\*\*: probabilité associée inférieure à 0,001%. En exposant, des lettres similaires pour les valeurs d'une parcelle (ligne) indiquent l'acceptation de l'hypothèse  $H_0$  de l'identité des distributions selon un test de Wilcoxon Mann-Whitney au risque de  $\alpha = 5\%$ , auquel est appliqué la correction de Bonferroni.

Site	Parcelle	MONO	MONOR	TAILLISA	TAILLISB	$\chi^2$
CVX	Cs1	16,4 $\pm$ 1,2 <sup>a</sup>	18,8 $\pm$ 1,1 <sup>b</sup>	24,9 $\pm$ 2,0 <sup>c</sup>	19,8 $\pm$ 2,3 <sup>a,b</sup>	46,7***
	Cs2	17,6 $\pm$ 2,0 <sup>a</sup>	18,3 $\pm$ 1,0 <sup>a</sup>	24,1 $\pm$ 1,7 <sup>b</sup>	18,8 $\pm$ 1,8 <sup>a</sup>	40,0***
PSE	Ps1	23,7 $\pm$ 1,4 <sup>a</sup>	28,1 $\pm$ 2,1 <sup>b,c</sup>	32,0 $\pm$ 4,8 <sup>c</sup>	21,9 $\pm$ 5,2 <sup>a,b</sup>	20,2***
	Ps2	21,9 $\pm$ 2,0 <sup>a</sup>	24,9 $\pm$ 1,6 <sup>b</sup>	35,3 $\pm$ 3,0 <sup>c</sup>	20,6 $\pm$ 3,8 <sup>a,b</sup>	37,3***

L'illustration 21 (p.65) détaille la distribution en classes de  $D_{130}$  des différents stades de développement décrits au chapitre I. Ces distributions semblent représenter des cohortes dont la succession est concomitante de la croissance de l'axe principal. Le tableau 7 (p.68) présente les résultats des tests de Kruskal-Wallis comparant les distributions des diamètres des axes principaux vivants entre les différents stades de développement sur chaque parcelle, ainsi que les tests *post-hoc* de Wilcoxon-Mann-Whitney. La moyenne des  $D_{130}$  des stades MONOR et TAILLISA est toujours supérieure au(x) stade(s) qui le précèdent ; cette différence est associée à un écart significatif des distributions de  $D_{130}$ . En revanche, pour le stade TAILLISB, on enregistre une diminution de la moyenne des  $D_{130}$ , vis-à-vis du stade TAILLISA, qui est à mettre en relation avec la perte de l'axe principal (*i.e.* le plus gros).

L'analyse de l'illustration 21 (p.65) met également en évidence des différences entre la population de *Spirotropis longifolia* de piste de Saint-Élie et celle de montagne des Chevaux. Les distributions relatives aux stades MONOR tracent un mode dans les classes 15 à 25 cm à piste de Saint-Élie tandis qu'elles tracent des exponentielles décroissantes à montagne des Chevaux. D'autre part, les modes des distributions en classe de  $D_{130}$  des TAILLISA sont décalés vers les  $D_{130}$  les plus imposants à piste de Saint-Élie comparativement à montagne des Chevaux. Enfin le nombre de TAILLISB apparaît moins important à piste de Saint-Élie où ils ne sont

présents que dans les classes de  $D_{130} < 30$  cm (à l'exception d'un individu). Tout se passe comme si il y avait un décalage général de l'apparition des stades de développement entre piste de Saint-Élie et montagne des Chevaux, les *S. longifolia* de la piste de Saint-Élie pouvant atteindre un  $D_{130}$  plus important avant de passer dans le stade suivant.

Au sein d'un même site, on peut aussi distinguer des différences entre parcelles (illustration 21, p.65). Ainsi, on remarquera que les modes des distributions de chaque stade diffèrent d'une parcelle à l'autre. À piste de Saint-Élie, le mode de la distribution des  $MONOR$  sur Ps1 se situe au niveau de la classe 25 cm de  $D_{130}$ , tandis qu'elle se situe au niveau de la classe 15 cm sur la parcelle Ps2. À l'inverse, le mode de la distribution des  $TAILLIS_A$  se situe au niveau de la classe 30 sur la parcelle Ps1 tandis qu'il se situe au niveau de la classe 40 cm sur la parcelle Ps2. À montagne des Chevaux, les différences sont plus ténues ; on remarquera néanmoins une différence de distribution des  $TAILLIS_B$  entre les deux parcelles : suivant une exponentielle décroissante sur la parcelle Cs1 et formant un mode sur la parcelle Cs2. On observe aussi un léger décalage entre les modes des distributions des  $TAILLIS_A$ , centrés sur la classe 20 cm sur la parcelle Cs1 et sur la classe 15 cm sur la parcelle Cs2.

#### **D. Suivi de croissance sur la parcelle Ps1**

L'accroissement moyen du diamètre des axes principaux ( $D1$ ) des *Spirotropis longifolia* de la parcelle Ps1 s'élève à  $2,0 \pm 0,1$  mm.an<sup>-1</sup> entre 2001 et 2006. Nous considérons que l'accroissement est constant quel que soit le diamètre initial bien qu'une très faible corrélation positive soit mise en évidence (Coefficient de corrélation de Pearson :  $R^2=0,1$  ;  $t=2,06$  ;  $v = 295$  ; P-val. = 0,04). De même, on ne détecte pas de différence significative d'accroissements entre les stades de développement (ANOVA :  $F=0,5$  ;  $v = 3$  ; P-val = 0,6). L'accroissement moyen des axes secondaires est évalué à  $1,8 \pm 2$  mm.an<sup>-1</sup>. Cette estimation nous indique que la croissance est du même ordre que celle des axes principaux, cependant l'intervalle de confiance ( $\alpha = 5\%$ ) de cette moyenne est trop large pour supporter une réelle comparaison avec celle de l'axe principal (seuls 16 axes  $\geq 10$  cm de  $D_{130}$  ayant survécus entre 2001 et 2006 sur la parcelle Ps1).

#### **E. Discussion**

Nos parcelles d'inventaire constituent la première évaluation de la monodominance du *Spirotropis longifolia* (Fonty et al. 2011). Les valeurs observées sur les parcelles dominées par le *S. longifolia* atteignent non seulement les seuils définis par Connell & Lowman (1989) mais le placent parmi les quelques espèces dont la monodominance dépasse les 70 % (*Cynometra*

*alexandri* ; *Dicymbe corymbosa* ; *Gilbertiodendron dewevrei* ; *Mora excelsa* ; *Eusideroxylon zwageri* ; *Brosimum rubescens* ; *Nothofagus aequilateralis* (Beard 1946, Eggeling 1947, Hart et al. 1989, Whitten et al. 2000, Marimon et al. 2001a, b, Henkel 2003)). Le *Spirotropis longifolia* est un arbre de petite stature qui pourrait être rattaché aux espèces de catégorie I selon Newbery & Gartlan (1996) (*i.e.*  $\geq 99\%$  des individus ayant un  $D_{130} < 50$  cm). De fait, la monodominance du *Spirotropis longifolia* est essentiellement assurée par de très forts effectifs dans les classes de  $D_{130}$  comprises entre 20 et 30 cm.

Un grand nombre d'espèces monodominantes atteignent un  $D_{130}$  bien plus important et leur monodominance va croissante pour les classes de diamètres les plus élevées (Davis & Richards 1934, Beard 1946, Hart et al. 1989, Nascimento et al. 1997, Marimon et al. 2001a, b). De ce point de vue, nos deux sites diffèrent : si l'abondance relative augmente légèrement à piste de Saint-Élie pour un  $D_{130} \geq 30$  cm, elle diminue fortement à montagne des Chevaux. Ces différences peuvent être expliquées par une maturité plus ou moins avancée des peuplements (*cf.* paragraphes suivants). D'une manière générale, le *S. longifolia* est quasiment absent dans les classes de  $D_{130}$  supérieures à 40 cm, on pourrait donc penser qu'il ne domine pas la canopée. Cependant, la densité d'arbres  $\geq 50$  cm dans les parcelles dominées est inférieure à celle observée dans les parcelles non-dominées si bien que le *S. longifolia* est bel et bien l'espèce majoritaire en canopée et domine la quasi totalité des classes de  $D_{130}$  représentées dans la parcelle. L'absence d'arbres de gros diamètre explique aussi les faibles surfaces terrières observée dans les parcelles dominées.

Sur nos deux sites d'étude, le *Spirotropis longifolia* domine des sols aux horizons de surface sableux qui se différencient cependant par leur charge en argile et en limon grossiers plus importante à piste de Saint-Élie et montagne des Chevaux, respectivement. Il reste néanmoins associé à une gamme de sols peu épais associés à de mauvaises conditions de drainage et rappelons qu'il n'a jamais été observé sur des sols profonds considérés comme les plus favorables à la végétation (Fonty et al. 2011). Au sein d'une même station, nous n'observons pas de réelles différences entre les sols des secteurs dominés et non-dominés ni du point de vue de la texture, ni de la composition chimique. Seuls les ions  $Ca^{2+}$  et  $Mg^{2+}$  semblent être en moindre quantité sur les parcelles dominées par le *Spirotropis longifolia*, mais ces différences demanderaient à être testées par un échantillonnage plus étendu pour pouvoir tirer de réelles conclusions.

Lorsqu'elle a été étudiée, la composition chimique des sols se révèle avoir une faible influence sur la monodominance (Hart et al. 1989, Martijena & Bullock 1994, Read et al.

1995, Henkel 2003, Irawan 2004, Peh et al. 2011). De plus, si des différences sont effectivement mises en évidence, elles semblent le résultat d'une modification des cycles des nutriments par l'espèce monodominante plutôt qu'une propriété intrinsèque de ces sols qui pour nos deux sites dérivent de substrats très différents. Les fortes concentrations en ions  $Mg^{2+}$  et des rapports  $Mg^{2+}/Ca^{2+}$  ont fait l'objet d'une attention particulière depuis les travaux de Nascimento et al. (1997) sur le *Peltogyne gracilipes*, une espèce monodominante du bassin amazonien. Dans une série d'articles, ces auteurs émettent l'hypothèse que des relargages massifs d'ion  $Mg^{2+}$ , en forte concentration dans les feuilles de *P. gracilipes* peuvent avoir un effet délétère sur la végétation alentour et contribuer à sa monodominance (Nascimento & Proctor 1997, Villela & Proctor 1999, Villela & Proctor 2002). La prévalence du  $Mg^{2+}$  sur le  $Ca^{2+}$  est également avancée pour expliquer la monodominance du *Brosimum rubescens* (Marimon et al. 2001a, b). Sur les parcelles dominées par le *Spirotropis longifolia*, la concentration en ions  $Mg^{2+}$  a tendance à être plus faible qu'en forêt non dominée, le rapport  $Mg^{2+}/Ca^{2+}$  ne présente pas de tendance particulière, et la concentration de ces ions dans les feuilles du *S. longifolia* n'est pas particulièrement élevée ; il est donc peu probable que cette monodominance soit soutenue par un mécanisme similaire à celui du *P. gracilipes*. Remarquons néanmoins que les concentrations mesurées ne reflètent qu'un état des horizons de surface à un instant  $t$  et qu'elles sont susceptibles d'évoluer au cours des saisons (Sollins 1998). Un suivi tout au long de l'année pourrait révéler des différences.

La distribution en classes de  $D_{130}$  est façonnée par les processus démographiques (Muller-Landau et al. 2006), aussi la forme de ces courbes est-elle fréquemment interprétée pour évaluer la capacité d'une espèce à se régénérer dans le peuplement (Newbery & Gartlan 1996, Zagt 1997, Zagt & Werger 1998, Traissac 2003). Dans le cas de nombreuses espèces tropicales, pour lesquelles on ne dispose que de peu d'effectif pour estimer la forme de ces courbes, elles ne constituent pas forcément un bon indicateur de l'état futur de la population (Condit et al. 1998). Pour les espèces monodominantes, l'absence de cette contrainte permet d'évaluer leur capacité à se maintenir sur plusieurs générations par l'étude des distributions en classes de  $D_{130}$  (Hart et al. 1989, Martijena & Bullock 1994, Read et al. 1995, Zagt et al. 1997, Condit et al. 1998, Marimon et al. 2001a, b, Henkel 2003).

Les distributions en classes de diamètre des populations de *Spirotropis longifolia* dans les parcelles dominées correspondent bien à des courbes en « J » inversé qui nous indiquent que le *S. longifolia* se régénère bien au sein des forêts qu'il domine (Zagt & Werger 1997). Nous observons cependant des différences entre nos deux sites d'étude. La population de la piste de Saint-Élie présente des écarts d'effectifs entre les classes moins prononcés qu'à mon-

tagne des Chevaux (*i.e.* pentes plus faible du modèle de régression). Condit et al. (1998) mettent en relation la forme de ces courbes avec les paramètres démographiques d'un modèle matriciel. Selon eux, l'augmentation du taux de survie ou celle du taux d'accroissement mènent à des distributions plus aplaties, tandis que celle du taux de recrutement<sup>10</sup> mène à des pentes plus abruptes. Nous n'avons pas les moyens d'évaluer ces paramètres démographiques pour comparer nos deux populations, mais l'étude des distributions des stades de développement du *S. longifolia* peut nous apporter un complément d'information.

L'augmentation du diamètre moyen d'un stade de développement au suivant permet de confirmer le cycle de vie que nous avons proposé au chapitre I. L'accroissement de l'axe principal d'un *Spirotropis longifolia* s'accompagne du développement et de la croissance des rejets basaux et le développement des axes secondaires. Au terme de son développement, la perte de l'axe principal se traduit par son « recrutement » dans les classes de diamètres inférieures, relativement au plus gros tronc secondaire. Il semble que cette évolution se fasse de manière plus précoce à montagne des Chevaux et mène à un peuplement de moindre stature qu'à piste de Saint-Élie. Des peuplements de stature réduite sont fréquemment observés là où les conditions, notamment hydriques, sont limitantes (Larpin 1993, Paget 1999). La faible épaisseur des sols et les fortes charges en limon observées à montagne des Chevaux sont susceptibles de générer un drainage latéral superficiel et des réserves en eau utile limitées. La végétation serait alors soumise à un déficit hydrique plus important lors de la grande saison sèche (août-octobre) qui pourrait être à l'origine d'un vieillissement prématuré du peuplement attesté par la production de rejets basaux (Nicolini et al. 2003) et semble-t-il un taux d'accroissement inférieur à celui de piste de Saint-Élie. Par ailleurs, les parcelles de montagne des Chevaux sont proches de la marge de la population, là où le recrutement est susceptible d'être le plus important. Ces deux paramètres pourraient ainsi contribuer à rendre la distribution en classes de  $D_{130}$  de la population de montagne des Chevaux plus abrupte. Comparativement, la population de piste de Saint-Élie aurait alors une dynamique plus lente avec un taux de survie des individus plus important provoquant un aplatissement de la distribution en classes de  $D_{130}$  par accumulation d'individus dans les classes de diamètre intermédiaires.

---

10 Nous considérons ici le taux de recrutement au sens de l'accès au diamètre de pré-comptage.



### III. Impacts sur le peuplement

#### A. Méthode d'analyse

##### 1. Composition floristique

La majorité des arbres inventoriés dans nos parcelles ont été identifiés à l'espèce soit sur le terrain soit par l'étude d'herbiers en laboratoire. À défaut, ils ont été regroupés en morpho-espèces rattachés à un genre ou une famille. Afin d'étudier l'influence du *Spirotropis longifolia* sur le peuplement qu'il domine, nous avons comparé la composition floristique de ce peuplement (*i.e.* en excluant le *S. longifolia* de l'inventaire) avec celle des parcelles non dominées. La question que nous posons ici est de savoir si le lot d'arbres inventoriés dans les parcelles dominées par le *Spirotropis longifolia* peut être considéré comme un tirage aléatoire des individus de la forêt non-dominée qui l'entoure. Il existe une grande diversité d'indices de similarité pour tester cette hypothèse, notre choix s'est arrêté sur l'indice de Kulczynski car il n'est pas pénalisé par l'absence d'observation et prend en compte l'abondance des espèces (Legendre & Legendre 1998).

Le lot d'arbres autres que *S. longifolia* inventoriés dans les parcelles dominées (Cs1, Cs2, Ps1' et Ps1, ci-après communauté dominée) représente un effort d'échantillonnage de 185 ind.ha<sup>-1</sup> en moyenne (132 à 221 ind.ha<sup>-1</sup>). La comparaison de ces échantillons avec la totalité des individus des parcelles non-dominées (500 à 719 ind.ha<sup>-1</sup> ; Cm1, Cm2, Pm1 à Pm9) induirait un biais par un effort d'échantillonnage dissymétrique d'un facteur 4. Part ailleurs, le faible nombre de comparaison possible au sein de chaque site limiterait la puissance des tests statistiques. Pour palier à ces deux problèmes, nous avons utilisé une méthode de « bootstrap » qui nous permet de calculer des indices de similarité à effectifs équivalents et d'améliorer notre estimation des indices de similarité (et donc nos tests statistiques). Pour chaque parcelle de forêt non-dominée, nous avons réalisé 50 tirages aléatoires sans remise de 185 individus (ci après tirages). Nous avons ensuite calculé une matrice de similarité/dissimilarité sur la base de l'indice de Kulczynski croisant les tirages et les communautés dominées. Ces indices ont été calculés grâce au logiciel R au moyen de la fonction `vegdist (vegan)`.

Dans un premier temps, nous avons cherché à établir les relations de similarité au sein de l'ensemble de nos parcelles en utilisant la méthode « Multi-Dimensional Scaling » (MDS). Cette technique d'ordination permet de visualiser la position des objets d'une matrice de similarité/dissimilarité dans un espace à  $n$  dimensions,  $n$  étant fixé par l'observateur. Nous avons dans un premier temps utilisé la MDS pour visualiser les relations au sein l'ensemble de nos

parcelles (*i.e.* montagne des Chevaux & piste de Saint-Élie). Les coordonnées des tirages et des communautés dominées ont été calculées à partir de la matrice de similarité/dissimilarité de Kulczynski dans un espace à 2 dimensions par le logiciel R au moyen de la fonction `cmdscale(MASS)`.

Dans un second temps, nous avons cherché à établir si les différences de similarité observées entre les communautés dominées et les tirages sont statistiquement significatives. À piste de Saint-Élie, la distance géographique entre les parcelles s'échelonne entre 150 et 3000 m, ce qui peut avoir une influence sur la similarité des cortèges floristiques (*i.e.* accroissement de la diversité  $\beta$ ) indépendamment de la présence du *Spirotropis longifolia*. Pour prendre en compte cet effet, nous avons regroupé les indices de Kulczynski en trois classes de distances (D1 :  $100 \leq \leq 300$  m, D2 :  $300 < \leq 600$  m, D3 :  $> 600$  m) et avons distingué, au sein de chacune, les indices impliquant une communauté dominée et les tirages de ceux n'impliquant que les tirages. Nous avons alors réalisé une ANOVA hiérarchisée afin de tester l'effet de la présence du *S. longifolia* incluse dans nos classes de distance (N.B. L'indice comparant les communautés dominées des parcelles Ps1' et Ps2 a été exclu de l'analyse). À montagne des Chevaux, les parcelles de forêt dominée et non-dominée étant en contact direct, nous avons considéré comme négligeable l'effet de la distance. Nous avons donc directement réalisé des tests de comparaison de moyenne entre les indices de Kulczynski calculés pour les couples de tirages issus d'une même parcelle et ceux calculés pour les couples tirages/communautés dominées.

En complément de l'approche taxonomique, nous avons suivi une approche fonctionnelle pour étudier l'impact de la monodominance du *Spirotropis longifolia* sur le peuplement qu'il domine. Ainsi, nous avons identifié les espèces héliophiles, selon Molino & Sabatier (2001), présentes dans nos parcelles et comparé leur proportion dans la communauté (*i.e.* en excluant le *Spirotropis longifolia*) vis-à-vis et de celles observées dans les parcelles de comparaison non-dominées grâce à un test du  $\chi^2$  d'adéquation ; la proportion d'espèces héliophiles dans les parcelles non-dominées servant de référence.

## **2. Hauteur de canopée et pénétration de la lumière**

Nous avons utilisé les relevés LiDAR (§ II.C, p.61) pour générer un modèle numérique de terrain (MNT) selon la méthode proposée par Clark et al. (2004). Il s'agit, en premier lieu, d'extraire du nuage de points bruts (valeurs altimétriques des échos LiDAR) les points susceptibles d'être des échos du sol. Puis, par une méthode d'interpolation (krigeage), de générer un

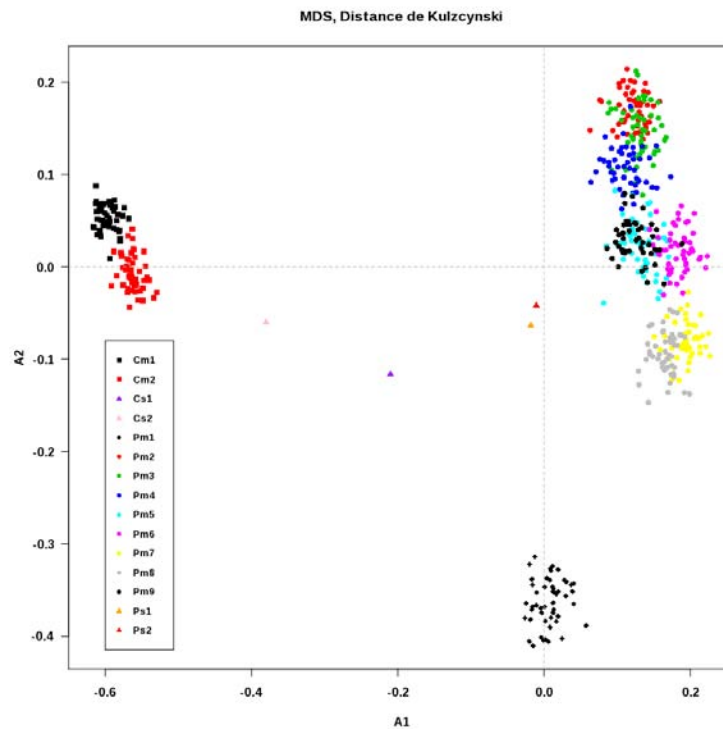
modèle numérique de terrain. Ce MNT a ensuite été soustrait aux données brutes pour obtenir la hauteur de chaque écho par rapport au sol. À partir de ces hauteurs nous avons obtenu un modèle numérique de canopée (MNC) en sélectionnant les maxima de hauteur dans chaque mètre carré de la zone couverte par la relevé LiDAR. Nous avons utilisé ce MNC pour estimer les hauteurs de canopée moyennes et sa perméabilité à la lumière. Les hauteurs de canopées moyennes de la population de *Spirotropis longifolia* et de la forêt adjacente ont été comparées au moyen d'un test de Student. La perméabilité de la canopée à la lumière a été estimée en mesurant la pénétration du signal LIDAR. Pour se faire, nous avons réalisé un test du  $\chi^2$  comparant les proportions de signaux ayant atteint une hauteur  $\leq 2$  m dans chacune des forêts considérées.

## B. Résultats

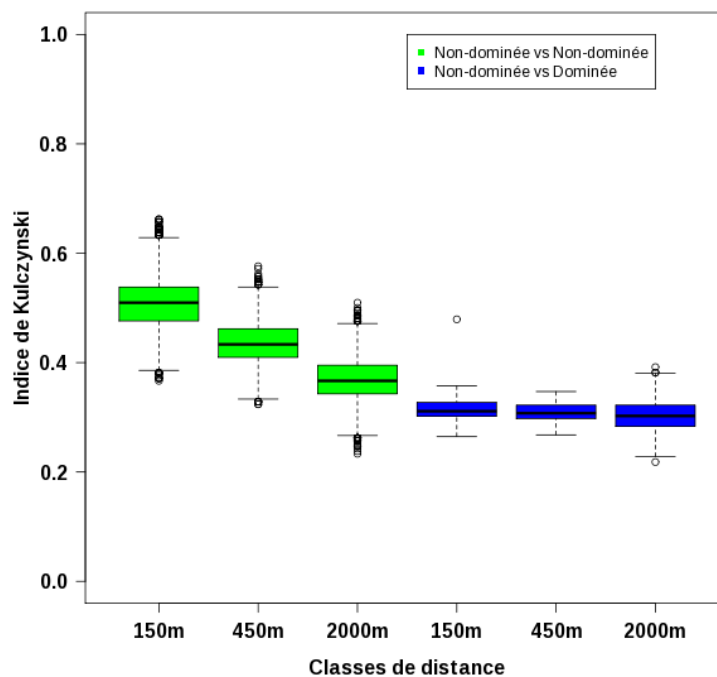
### 1. Richesse et diversité floristique

**Tableau 8 :** Richesse et diversité des arbres  $\geq 10$  cm de  $D_{130}$  sur les parcelles non-dominées (Cm1, Cm2, Pm1-9) et dominées par le *Spirotropis longifolia* (Cs1, Cs2, Ps1, Ps2). CVX : montagne des Chevaux ; PSE : piste de Saint-Élie ;  $R_{FAM}$  : nombre de familles par parcelle ;  $R_{SP}$  : richesse spécifique ;  $\alpha$  :  $\alpha$  de Fisher ;  $H'$  : indice de diversité de Shannon ;  $J$  : Équitabilité de Pielou ;  $E_{500}$  : Espérance de Hulbert pour un effectif de 500 individus. Sont donnés, entre parenthèses, les valeurs des indices calculées en excluant les *S. longifolia*.

Site	Parc.	$R_{FAM}$	$R_{SP}$	$\alpha$	$H'$	$J$	$E_{500}$
CVX	Cs1	31	63	18,9 (45,6)	0,77 (1,87)	0,19 (0,45)	62
	Cs2	36	90	30,4 (62,5)	1,06 (2,09)	0,24 (0,47)	85
	Cm1	36	121	41,6	2,03	0,42	105
	Cm2	41	141	58,9 (58,5)	2,19 (2,19)	0,44 (0,44)	129
PSE	Ps1	35	84	28,6 (57,2)	1,05 (1,97)	0,24 (0,45)	83
	Ps2	34	83	28,4 (47,2)	1,21 (1,97)	0,27 (0,45)	83
	Pm1	45	179	99,6	2,3	0,44	179
	Pm2	41	165	77,4	2,19	0,43	153
	Pm3	41	181	85,9	2,25	0,43	162
	Pm4	40	159	68,9	2,17	0,43	143
	Pm5	39	158	68,0	2,14	0,42	141
	Pm6	40	143	59,7	1,97	0,40	130
	Pm7	44	150	66,9	2,08	0,42	141
	Pm8	45	160	74,5	2,16	0,43	150
	Pm9	45	156	70,0	2,06	0,41	144



**Illustration 22 :** Positionnement des tirages réalisés dans chaque parcelle de forêt non-dominée (Cm1, Cm2, Pm1-Pm9) et des communautés dominées des parcelles de forêt dominée par le *Spirotropis longifolia* (Cs1, Cs2, Ps1 et Ps2) dans le plan formé par les deux axes de la MDS réalisée sur la matrice de similarité/dissimilarité de Kulczynski.



**Illustration 23 :** Boîtes figurant les 2<sup>ème</sup> et le 3<sup>ème</sup> quartiles des distributions des indices de Kulczynski, les « moustaches » indiquent les bornes de l'intervalle, centré sur la médiane, comprenant 95 % de cette distribution. Les valeurs situées en dehors de cet intervalle sont figurées par des ○. (■) : Indices de Kulczynski calculé entre les tirages de deux parcelles de comparaison, (■) : Indices calculés entre ces tirages et la communauté dominée.

Le tableau 8 (p.75) présente la richesse et la diversité des arbres inventoriés dans notre dispositif. La richesse spécifique des parcelles dominées par le *Spirotropis longifolia* est en moyenne de 81 esp.ha<sup>-1</sup>, cette valeur est presque deux fois inférieure à la moyenne observée sur nos parcelles de comparaison (155 esp.ha<sup>-1</sup>) et cette différence est très significative (test-t, T = -4,7, P-val. << 0,001). Le nombre de familles dans les parcelles dominées est réduit de 5 familles comparativement aux parcelles de comparaison, cette différence est elle aussi significative (test-t, T = -8,1, P-val. << 0,001). La monodominance du *S. longifolia* implique nécessairement une forte réduction des indices de diversité.

## **2. Comparaison des cortèges floristiques**

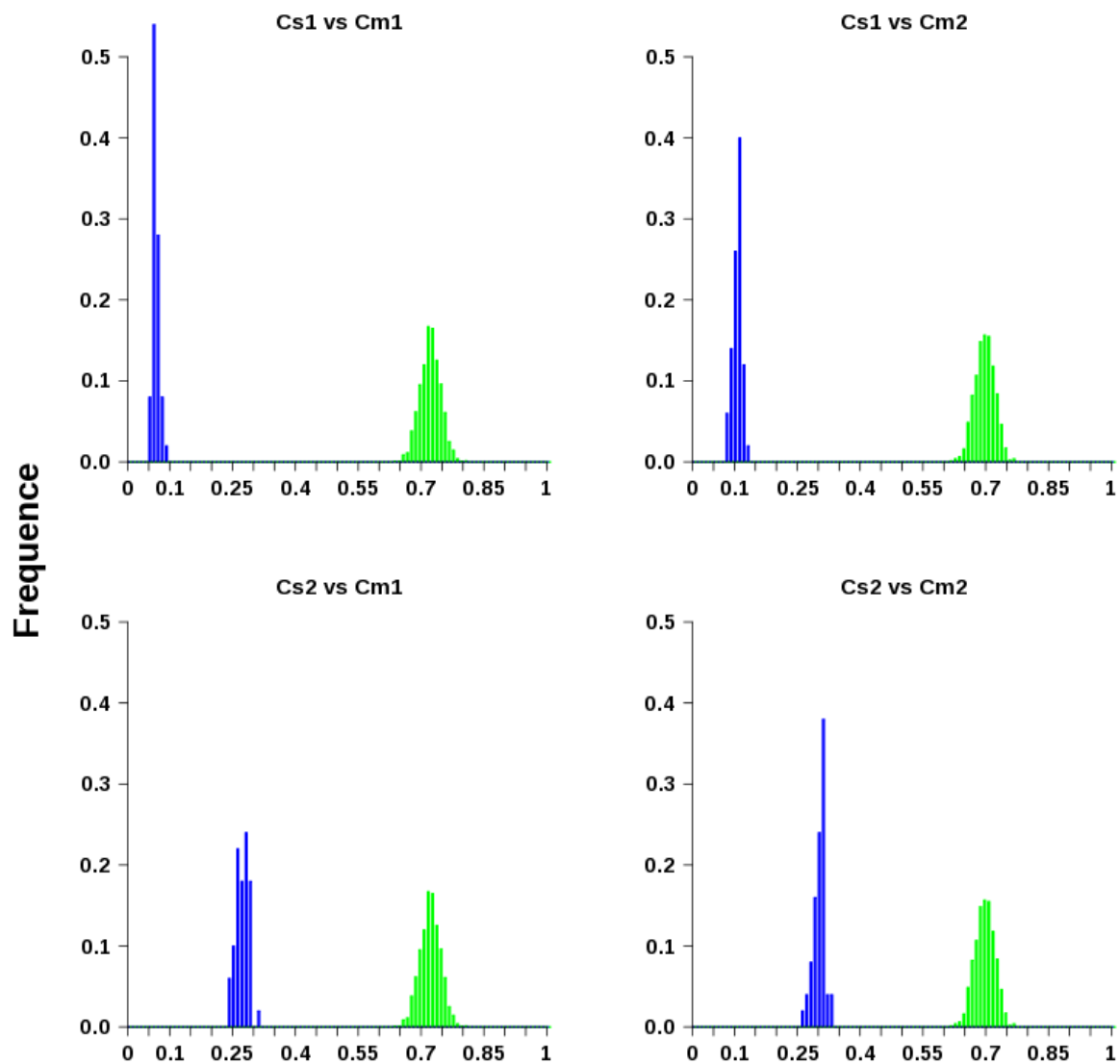
### **a. Comparaison globale par la méthode MDS**

L'illustration 22 (p.76) présente la position des tirages aléatoires et des communautés dominées, dans un espace à deux dimensions. Les deux axes calculés par la MDS peuvent être interprétés comme représentant la divergence des cortèges floristiques des parcelles non-dominées en fonction de la distance. Le premier axe représente l'effet de la distance à grande échelle et oppose les parcelles de montagne des Chevaux (des valeurs négatives) aux parcelles de piste de Saint-Élie (valeurs positives où proche de 0). Le second axe représente l'effet de la distance entre les parcelles de piste de Saint-Élie. Les parcelles Pm2 à Pm9, les plus éloignées de la population de *Spirotropis longifolia*, s'échelonnent entre les valeurs -1,5 et 0,2 sur cet axe, la parcelle Pm1, la plus éloignée de ce groupe géographiquement, se trouve aussi très éloignée sur cet axe avec des valeurs très négatives (autour de -0,4). Ces deux axes rendent compte de la diversité bêta: relative aux conditions environnementales et à la distance pour l'axe 1, relative à la distance pour l'axe 2.

Les parcelles dominées par le *Spirotropis longifolia* ne se regroupent avec aucune des parcelles non-dominées ce qui indique que les cortèges floristiques des peuplements dominés diffèrent de la forêt adjacente, bien qu'il n'y ait pas de convergence entre ces cortèges entre nos deux sites d'étude en raison de la distance qui les sépare (100 km).

## **3. Étude de la similarité sur la piste de Saint-Élie**

La distance a un effet négatif sur l'indice de similarité de Kulczynski (tableau 9, p.79 ; illustration 23, p.76). Les tests *post hoc* de Tukey nous indiquent des différences significatives entre les moyennes des indices de similarité calculés entre les tirages aléatoires aux différentes classes de distance. Dans chaque classe de distance, la présence du *Spirotropis longifolia* a elle aussi un effet négatif sur la similarité des cortèges. En revanche, il n'y a pas de dif-



### Indice de similarité de Kulczynski

**Illustration 24 :** Distribution de fréquences des indices de similarité de Kulczynski calculés à montagne des Chevaux entre les tirages aléatoires des parcelles Cm1 ou Cm2 (■) et entre ces tirages aléatoires et la communauté dominée des parcelles Cs1 ou Cs2 (■).

férences significatives entre les moyennes des indices de similarité impliquant les communautés dominées des différentes classes de distances (tableau 10, p.79).

**Tableau 9 :** Résultats de l'ANOVA comparant les indices de similarité de Kulczynski calculés pour le site de la piste de Saint-Élie. Dist. : effet des classes de distances entre parcelles ; Monod.  $\subset$  Dist. : effet de la monodominance du *S. longifolia* inclus dans celui de la distance ; SCE : Somme des Carrés des Écarts,  $\nu$  : degré de liberté ; F : Statistique de Fisher, \*\*\* : probabilité associée d'accepter  $H_0 < 0,001$ .

Effet	SCE	$\nu$	F
Dist.	244,6	2	7259,1***
Monod. $\subset$ Dist.	5,7	3	1136,9***
Résidus	110,9	65845	

**Tableau 10 :** Moyenne des indices de Kulczynski calculés entre les tirages aléatoires réalisés dans les parcelles non-dominées et les inventaires du peuplement dominé par le *Spirotropis longifolia*. Les lettres identiques en exposant indiquent des moyennes non significativement différentes au seuil  $\alpha = 0,001$  % (Tukey-HSD). D1 : distance entre parcelles  $\leq 300$  m ; D2 : distance entre parcelles  $300 \text{ m} < \leq 600$  m ; D3 : distances entre parcelles  $> 600$  m.

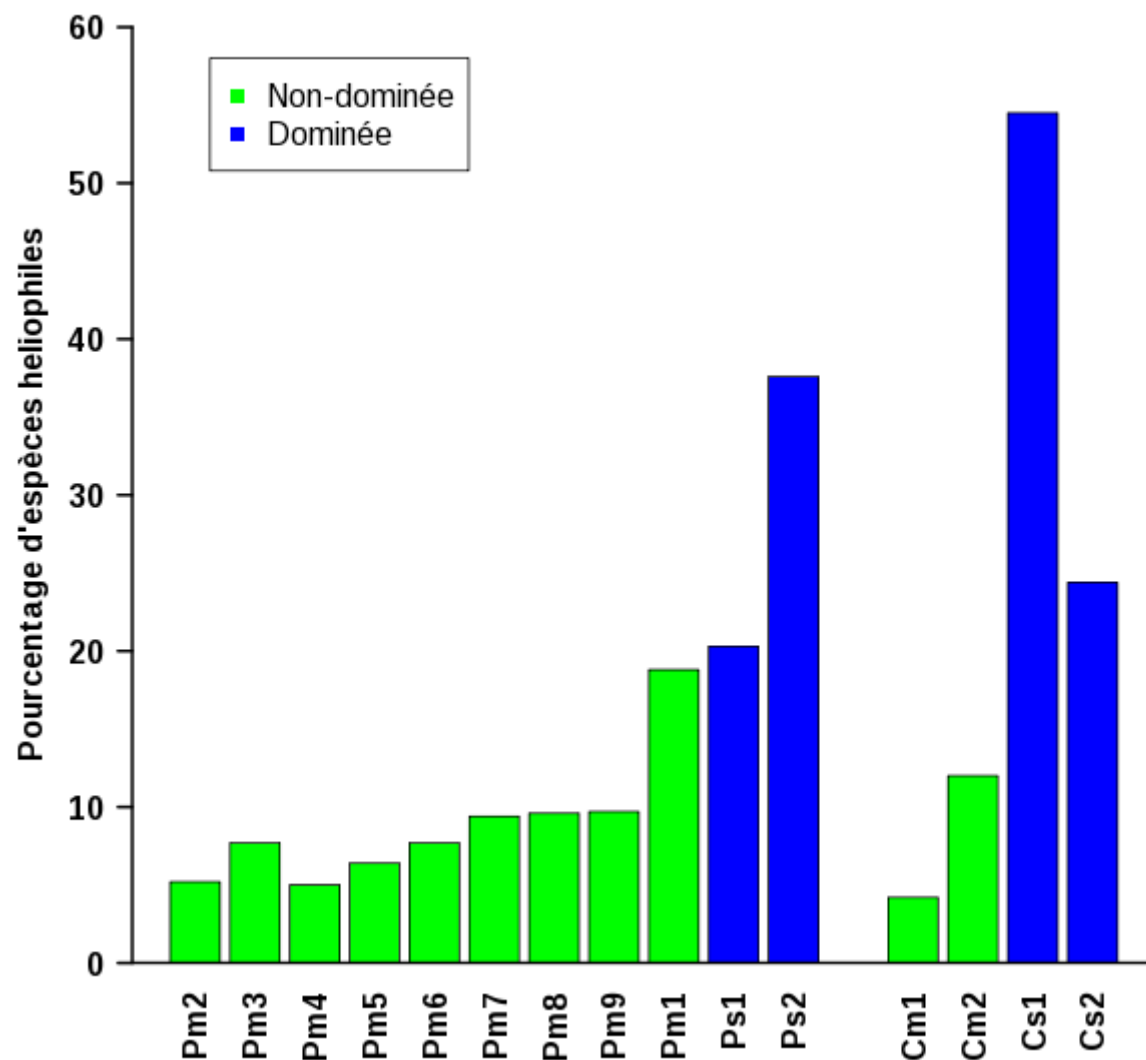
Classes de distance	non-dominée vs non-dominée	dominées vs non-dominées
D1	0,51 <sup>a</sup>	0,32 <sup>d</sup>
D2	0,44 <sup>b</sup>	0,31 <sup>d</sup>
D3	0,37 <sup>c</sup>	0,30 <sup>d</sup>

#### 4. Étude de la similarité sur la montagne des Chevaux

Tout comme à piste de Saint-Élie, le cortège floristique du peuplement dominé par le *Spirotropis longifolia* diffère de celui de la forêt non dominée adjacente. Alors que les valeurs de l'indice de Kulczynski, calculées entre les tirages aléatoires d'une même parcelle atteignent en moyenne 0,7, le même indice calculé entre ces tirages et la liste des individus autres que *S. longifolia* dans les parcelles dominées présente une moyenne inférieure à 0,35 pour la parcelle Cs2 et inférieur à 0,1 pour la parcelle Cs1 (illustration 24, p.78). Un test de Bonferroni comparant les moyennes des quatre paires de parcelles (dominées vs non-dominées, illustration 24, p.78) indique toujours une différence significative au seuil  $\alpha = 0,001\%$ .

#### 5. La proportion d'espèces héliophiles

Nous observons des écarts significatifs de la proportion d'arbres d'espèces héliophiles entre parcelles non-dominées sur les deux sites ( $\chi^2 = 91,7$ ;  $\nu = 8$ ; P-val.  $< 0,001$  et  $\chi^2 = 26,8$  ;



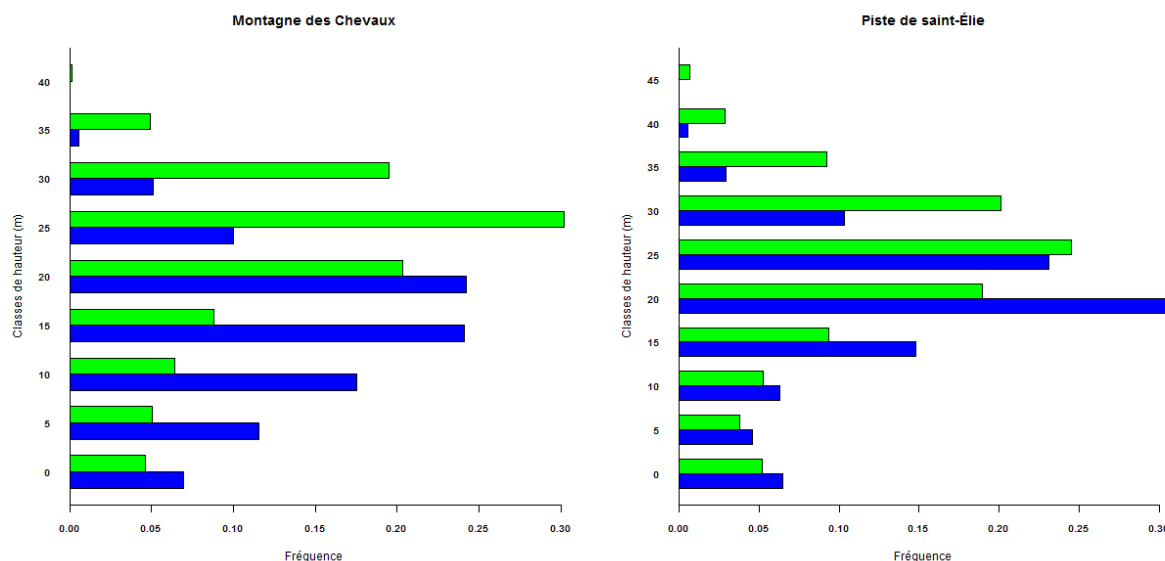
**Illustration 25 :** Proportion d'espèces héliophiles au sein des parcelles de forêt non-dominées (■) et des communautés dominées par le *Spirotropis longifolia* (■) sur les sites de piste de Saint-Élie (Pm1-9, Ps1-2) et de montagne des Chevaux (Cm1-2, Cs1-2).



$v = 1$  ; P-val.  $< 0,001$  pour piste de Saint-Élie et montagne des Chevaux respectivement ; tableau 11, p.81). À piste de Saint-Élie, la parcelle Pm1, la plus proche de la population de *S. longifolia*, présente une proportion d'héliophiles nettement plus importante, attribuable à l'exploitation forestière de ce secteur dans les années 90. Cependant, ces écarts restent significatifs si Pm1 est exclue du calcul du  $\chi^2$  ( $\chi^2 = 21,5$  ;  $v = 7$ , P-val.  $< 0,01$ ). La rigueur statistique voudrait donc que nous ne puissions grouper les observations faites sur ces parcelles de comparaison pour calculer la fréquence théorique d'héliophiles dans un peuplement non-dominé. Néanmoins, considérant le caractère conservatif d'un tel regroupement car il tend à atténuer les différences par inclusions de valeurs élevées dues à des perturbations exogènes nous avons outrepassé cette règle pour calculer les variables du  $\chi^2$  des tests d'adéquation de la proportion d'héliophiles dans les parcelles dominées (tableau 12, p.82). Ces tests indiquent tous que la

**Tableau 11** : Proportion d'individus d'espèces héliophiles au sein des parcelles dominées par le *Spirotropis longifolia* (Cs1, Cs2, Ps1, Ps2) et non-dominées (Cm1, Cm2, Pm1-9). CVX : Montagne des Chevaux ; PSE : piste de Saint-Élie ; Parc. : identifiant des parcelles, Eff. héliophiles : effectifs des espèces héliophiles ; Eff. Total : effectif total de la parcelle ; Prop. Parc. : Proportion d'héliophiles dans la parcelle ; Prop. Com. : Proportion d'héliophiles dans la communauté dominée (concerne uniquement les parcelles dominées).

Sites	Parc.	Eff. héliophiles	Eff. total	Prop. Parc.	Prop. Com.
CVX	Cs1	72	508	14,2	54,5
	Cs2	48	558	8,6	24,4
	Cm1	30	719	5,2	-
	Cm2	75	631	11,9	-
PSE	Ps1	38	511	7,4	20,3
	Ps2	83	500	16,6	37,6
	Pm1	94	501	18,7	-
	Pm2	30	575	5,2	-
	Pm3	48	621	7,7	-
	Pm4	31	624	5,0	-
	Pm5	40	627	6,4	-
	Pm6	46	596	7,7	-
	Pm7	53	563	9,4	-
	Pm8	54	564	9,6	-
	Pm9	56	580	9,7	-



**Illustration 26 :** Distribution de fréquences des hauteurs atteintes par le signal LiDAR dans les peuplement dominés par le *Spirotropis longifolia* (■) et en forêt non dominée(■).

**Tableau 12 :** Résultats des tests du  $\chi^2$  d'adéquation des proportions d'héliophiles dans les parcelles dominées par le *Spirotropis longifolia* vis-à-vis des proportions théoriques, calculées dans l'ensemble des parcelles non-dominées, dans chaque site. Prop.th : proportion théorique d'héliophiles en forêt non-dominée ; Prop. Parc. : Proportion d'héliophiles observée dans les parcelles. Prop. Peup. : Proportion d'héliophiles observée dans la communauté dominée (*i.e.* en excluant les *Spirotropis longifolia*) ;  $\chi^2_{\text{parc}}$  : variable calculée par rapport à la proportion d'héliophiles dans les parcelles dominées ;  $\chi^2_{\text{peup}}$  : Variable calculée par rapport à la proportion d'héliophiles dans la communauté dominée, \*\*\* : risque  $\alpha$  associé à la variable calculée  $< 0,001\%$ .

Sites	Parcelles	Prop. Th.	Prop. Parc.	Prop. Peup.	$\chi^2_{\text{parc}}$	$\chi^2_{\text{peup}}$
CVX	Cs1	7,8%	14,2 %	54,5 %	17,05***	213,92***
	Cs2		8,6 %	24,4 %	0,01	47,20***
PSE	Ps1'	8,6%	7,4 %	20,3 %	1,98	19,61***
	Ps2		16,6 %	37,6 %	23,48***	135,05***

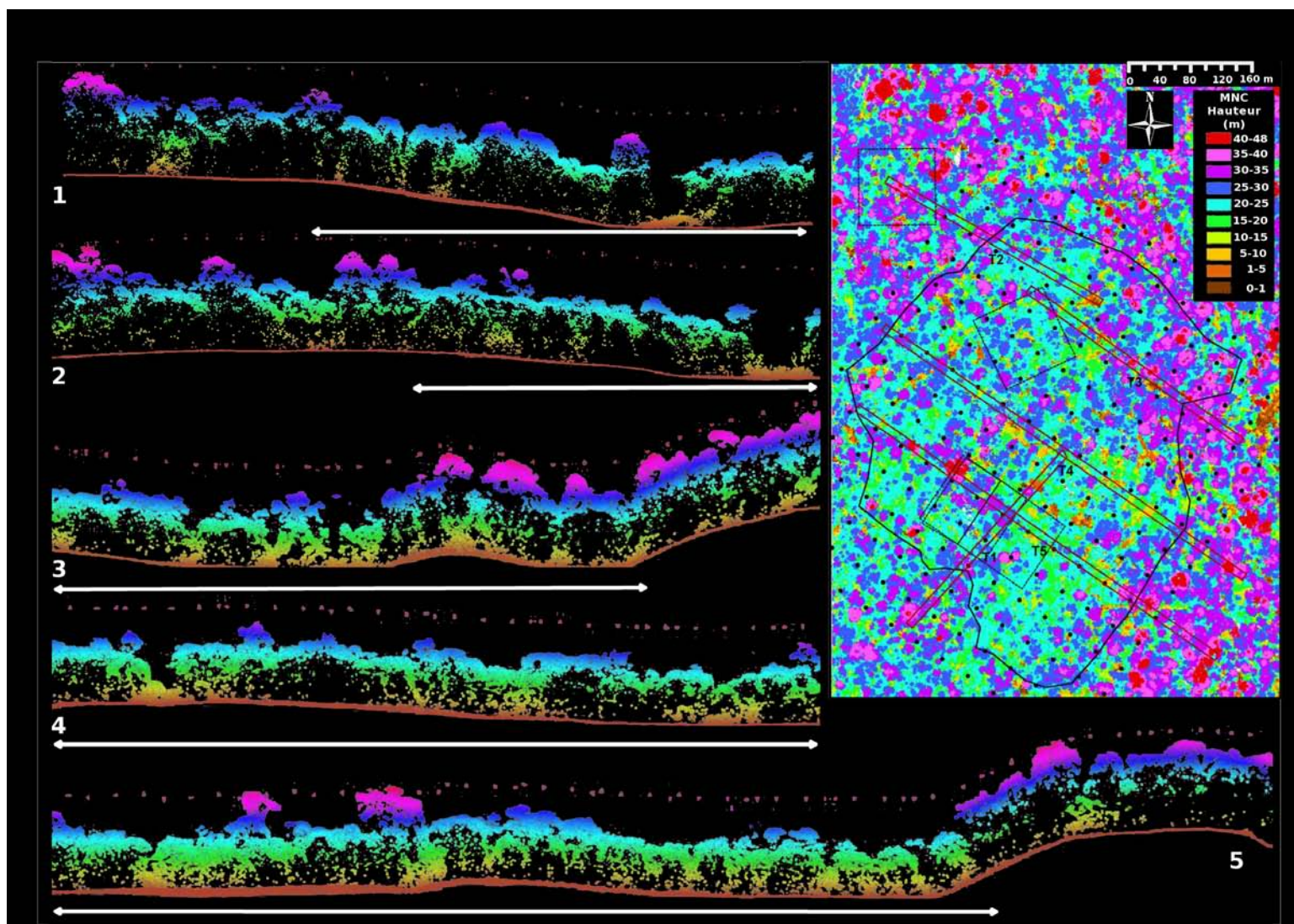
proportion d'héliophiles est plus importante dans les parcelles dominées que dans le peuplement adjacent. La différence est encore plus marquée si l'on considère uniquement la communauté dominée (*i.e.* arbres autres que *S. longifolia*).

### C. Hauteur de canopée et pénétration de la lumière

La monodominance du *Spirotropis longifolia* s'accompagne d'une réduction de la hauteur moyenne de la canopée (tableau 13, p.83). Sur les illustrations 27 et 28 (p.84 et p.85 respectivement), on observe un véritable décrochement au niveau de la bordure des plaques de *S. longifolia* de piste de Saint-Élie et de montagne des Chevaux. Cette canopée plus basse est également plus perméable à la lumière (illustration 26, p.82). Dans les limites des populations de *S. longifolia* de nos deux sites d'études (illustration 18 & 19, p.60), la proportion des échos LiDAR ayant atteint une hauteur  $\leq 2$  m est supérieure de 21% et 35% à celles mesurées dans les forêts non-dominées de la piste de Saint-Élie ( $\chi^2 = 784,50$  P-val.<0,001) et de montagne des Chevaux ( $\chi^2 = 463,03$ , P-val.<0,001), respectivement.

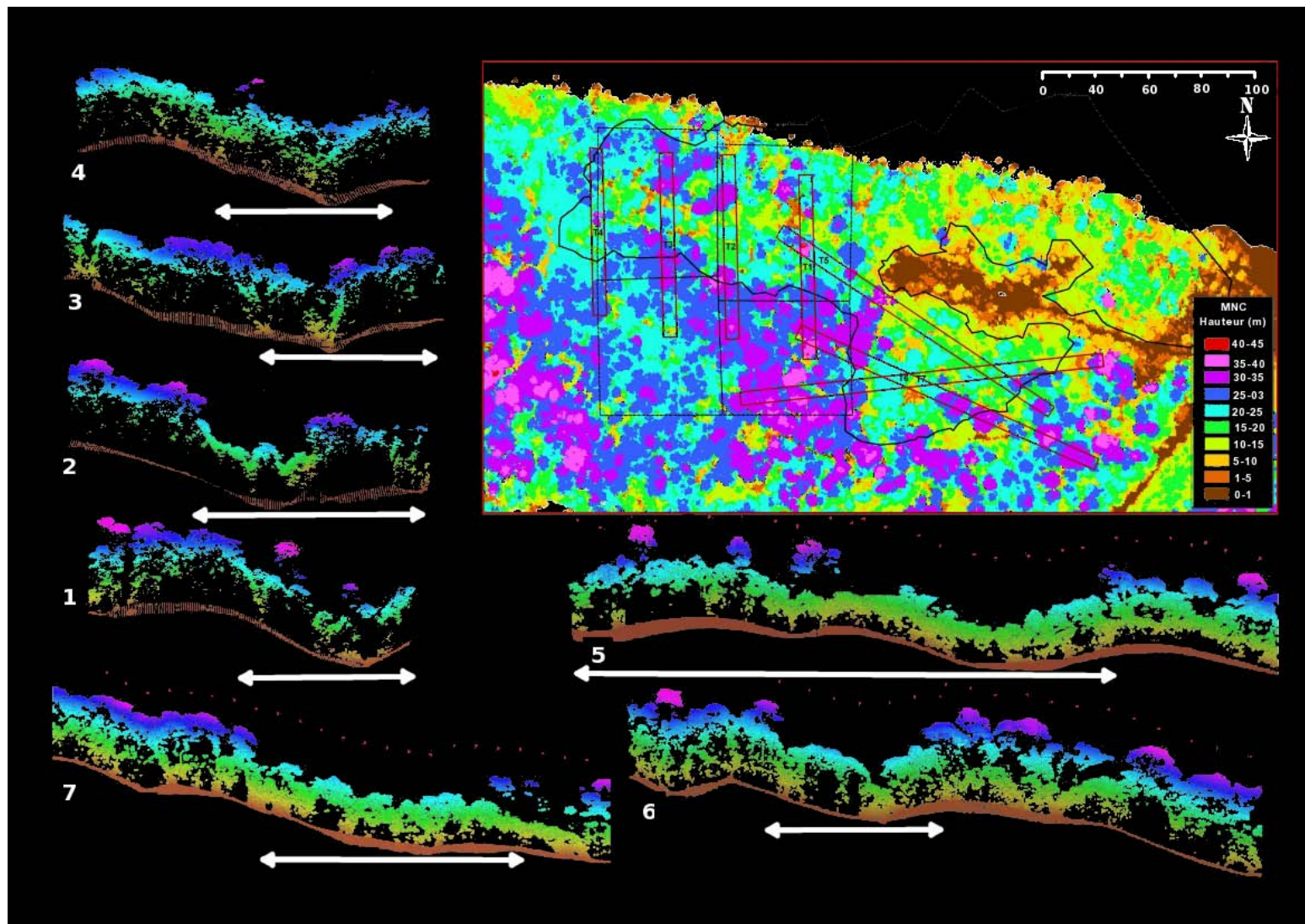
**Tableau 13 :** Hauteur moyenne de la canopée estimée à partir des MNC générés depuis les relevés LIDAR sur nos deux sites d'études. Site : CVX pour montagne des Chevaux et PSE pour piste de Saint-Élie ; Forêt : type de forêt, « Dominé » signifiant dans les limites cartographiques de la population de *Spirotropis longifolia*, « Non-dominée » signifiant hors des limites de la population de *S. longifolia* ;  $\mu H$  : hauteur moyenne de la canopée  $\pm$  intervalle de confiance de la moyenne ; t : variable du test de student calculé à partir des hauteurs du MNC, \*\*\* : Probabilité associée à la variable  $t > 0,001\%$ .

Site	Forêt	$\mu H$	t
CVX	Dominée	19,15 $\pm$ 0,09	-144,87***
	Non-dominée	26,90 $\pm$ 0,06	
PSE	Dominée	21 $\pm$ 0	-330,8***
	Non-dominée	25 $\pm$ 0	



**Illustration 27 :** Profil des échos de la végétation le long de transect traversant la population de *Spirotropis longifolia* de piste de Saint-Élie. Les flèches blanches sous les transects indiquent les limites de la zone colonisée par le *S. longifolia*.





**Illustration 28 :** Profil des échos de la végétation le long de transect traversant la population de *Spirotropis longifolia* de montagne des Chevaux. Les flèches blanches sous les transects indiquent les limites de la zone colonisée par le *S. longifolia*.

## D. Discussion

Les calculs des indices de diversité sont tous très influencés par l'abondance des espèces. Leur diminution dans une parcelle monodominante est donc mécanique. En revanche, l'effet de la monodominance sur la richesse spécifique est moins prévisible. La plupart des cortèges floristiques associés aux espèces monodominantes voient ce paramètre diminuer à des degrés variables. Le cas le plus extrême est celui de l'*Eusideroxylon zwageri* dont le cortège associé peut être réduit à 3 espèces alors que les forêts adjacentes peuvent en comporter près d'une centaine à l'hectare (Whitten et al. 2000, Irawan 2004). La réduction de moitié de la richesse en espèces observée sur les parcelles dominées par le *Spirotropis longifolia* n'est pas exceptionnelle et, malgré cette forte diminution, les parcelles dominées possèdent encore plusieurs dizaines d'espèces à l'hectare.

En revanche, le *Spirotropis longifolia* est la première espèce monodominante de terre ferme pour laquelle on observe une forte divergence du cortège floristique associé, comparativement à la forêt non-dominée adjacente qui, dans les cas étudiés, paraissait similaires (Davis & Richards 1933, Beard 1946, Suselo 1983, Hart et al. 1989, Martijena & Bullock 1994, Nascimento et al. 1997, Marimon et al. 2001a, b, Henkel 2003). Cette divergence semble due à un enrichissement de la communauté dominée en espèces héliophiles. Nos parcelles d'études se situant en marge de zones perturbées, il vient naturellement à l'esprit que cet enrichissement puisse être causé par l'activité anthropique. Cependant, nous avons pris soin d'exclure tout secteur présentant des traces de perturbation lors de l'établissement des parcelles dominées. De plus, à l'échelle de la parcelle, la proportion d'héliophiles n'est pas systématiquement supérieure à la proportion attendue (*cf.* parcelles Ps1' et Cs2, tableaux 12, p.82). L'abaissement de la hauteur de canopée et la plus importante pénétration de la lumière dans les peuplements dominés peuvent également contribuer à une abondance plus importante des espèces héliophiles.

Cette augmentation de la proportion d'héliophiles dans la communauté dominée est intéressante car elle indique une modification des conditions environnementales par le *Spirotropis longifolia*. Il paraît paradoxal qu'un environnement plus lumineux ne bénéficie qu'à un petit nombre d'espèces et non à l'ensemble du cortège floristique comme l'ont observé Molino & Sabatier (2001) (voir également Arim et al. (2002)), pour des taux d'espèces héliophiles dans le peuplement comparables, dans la forêt perturbée du site de Paracou en Guyane. La stratégie du *S. longifolia* telle que nous l'avons décrite au chapitre I s'inscrit sur le long terme via la persistance de niche. Le système racinaire, d'ailleurs très développé, joue un rôle primordial

dans cette stratégie car c'est le seul organe du *S. longifolia* à se maintenir perpétuellement. Les évidences s'accumulent pour reconnaître le système racinaire comme le siège de production des défenses chimiques de la plante (Erb et al. 2009). Il n'est donc pas exclu qu'il puisse aussi être le médiateur d'un effet délétère sur la végétation ; rappelons que le système racinaire du *S. longifolia* est déjà impliqué dans la synthèse de composés antifongiques (Basset et al. accepté). Dans ce scénario, il est plausible que des espèces à la croissance rapide et au cycle de vie court soit favorisées vis-à-vis d'espèces plus longévives, pour lesquelles les effets négatifs du *S. longifolia* s'accumuleraient avant qu'elles n'aient pu atteindre la canopée. Cet effet négatif du *S. longifolia* sur les autres espèces du peuplement doit encore être étayé, mais nos premiers résultats convergent vers son existence : i) cortèges floristiques des communautés dominées qui se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux communautés non-dominées adjacentes, ii) absence d'un effet positif sur la diversité malgré une ouverture de la canopée forestière concomitante à l'installation d'espèces pionnières.

## IV. Conclusion

Sur nos deux sites d'étude, distant de 100 km, le *Spirotropis longifolia* a révélé une très forte monodominance (jusqu'à 70% des individus). De plus, les courbes de distribution en classes de  $D_{130}$  nous indique que les populations de *S. longifolia* sont capable de se régénérer sous leur couvert, en d'autres termes, la monodominance du *S. longifolia* peut de se maintenir sur plusieurs générations.

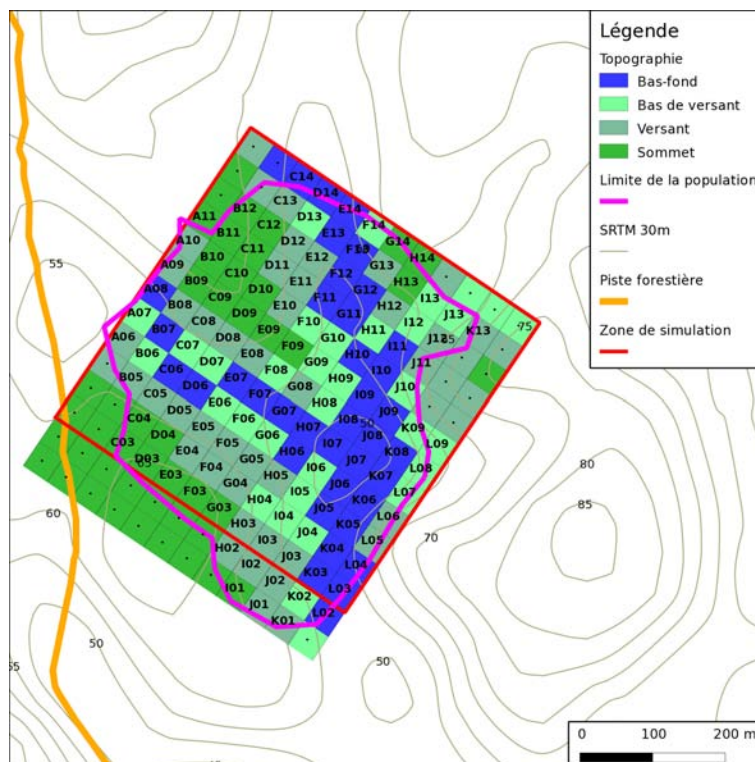
Nous avons observé que les différences de texture et de chimie des horizons de surface des sols étaient plus importantes d'un site à l'autre qu'entre les situations dominées et non-dominées par le *Spirotropis longifolia* ce qui constitue une première indication sur l'amplitude des conditions environnementales que peut supporter le *S. longifolia* et sa potentiel expansion dans le peuplement non-dominé.

La richesse spécifique se maintien à un niveau élevé sur les parcelles dominées. En revanche on observe une dérive du peuplement en faveur des espèces héliophiles. Le *Spirotropis longifolia* semble capable de filtrer l'installation des espèces présente dans la forêt adjacente en modifiant les conditions environnementales, notamment lumineuses. En tant qu'espèce monodominante, il joue donc un rôle structurant sur la communauté.

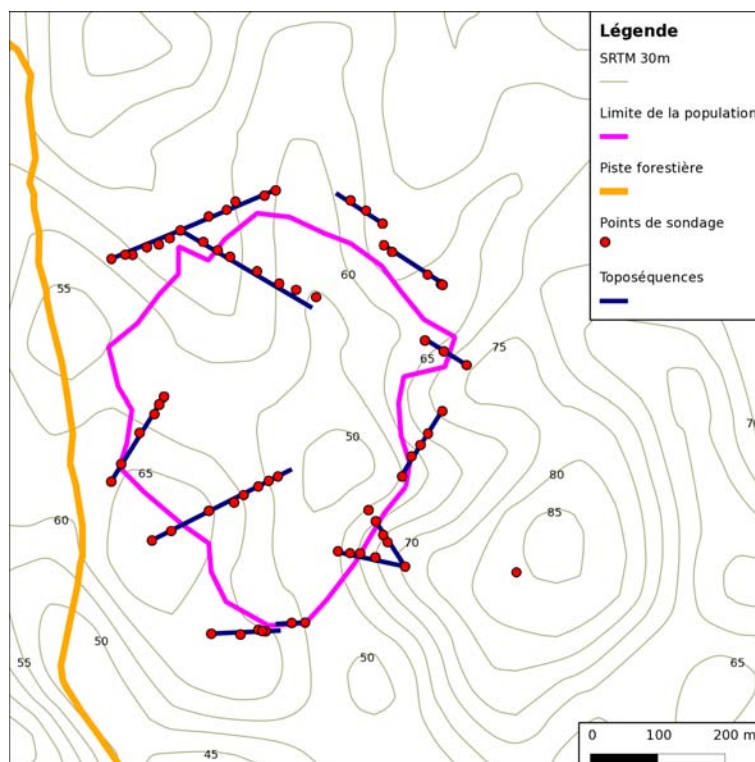




### **Chapitre III : Organisation des populations de *Spirotropis longifolia* et dynamique de colonisation**



**Illustration 29 :** Carte du réseau de points à piste de Saint-Élie. Les cellules dépourvues de point n'ont pas fait l'objet de mesures dendrométriques. Le cadre rouge délimite la grille de relevés utilisée pour la simulation de cartes par translations toroïdales. NB: SRTM 30 m : Modèle numérique de terrain calculé à partir des données Shuttle Radar Topography Mission à 30 m de résolution fourni par l'Office National des Forêts.



**Illustration 30:** Toposéquences installées lors du diagnostic pédologique dans le secteur dominé par le *Spirotropis longifolia* à piste de Saint-Élie.

Dans le chapitre II, nous avons démontré la monodominance du *Spirotropis longifolia* sur des parcelles d'inventaire de un à deux hectares. Or, nous avons vu au chapitre I que les populations de *S. longifolia* forment des plaques pouvant s'étendre sur plusieurs dizaines d'hectares. Sur de telles surfaces, la densité locale de *S. longifolia* est susceptible de varier, soit en raison de facteurs environnementaux (e.g. préférences édaphiques), soit en raison de facteurs historiques (dynamique de colonisation).

Dans ce chapitre, nous aborderons la question de l'organisation spatiale des plaques de *Spirotropis longifolia* sur les deux sites sur lesquels nous avons décrit sa monodominance. À piste de Saint-Élie, nous étudierons la relation entre la dominance du *S. longifolia* et les conditions édaphiques. À montagne des Chevaux, nous analyserons la répartition spatiale des individus afin d'étudier la dynamique de colonisation de la plaque de *S. longifolia* sur la forêt adjacente.

## **I. Organisation spatiale de la dominance à piste de Saint-Élie**

La population de *Spirotropis longifolia* que nous avons étudiée à piste de Saint-Élie couvre une vingtaine d'hectares. Sur une telle surface et dans le contexte géomorphologique où elle se trouve (cf. chapitre II), cette population est nécessairement soumise à des variations des conditions édaphiques. Par ailleurs, l'organisation des sols et les contraintes qu'ils imposent à la végétation, notamment en terme de drainage, ont été particulièrement bien étudiés dans ce secteur (Humbel 1978, Boulet *et al.* 1979). Nous avons donc choisi ce site pour étudier l'influence des conditions édaphiques sur l'organisation de cette population. Nous préciserons, dans un premier temps le système de sol sur lequel se développe la population de *S. longifolia*. Après avoir étudié les variations spatiales de la dominance du *S. longifolia*, nous examinerons ses relations éventuelles avec les contraintes édaphiques.

### **A. Matériel et méthode**

#### **1. Site d'étude et stratégie d'échantillonnage**

Les travaux de terrain qui ont permis de réaliser le jeu de données utilisé ici, ainsi que des analyses préliminaires, ont fait l'objet d'un stage de niveau master 2 (F.E.N.E.C., Université Montpellier 2), de janvier à juin 2009, co-encadré avec J.-F Molino (IRD, UMR AMAP) (Salomon 2009). Le dispositif d'étude mis en place est constitué d'une grille régulière, de maille 40m couvrant entièrement, et uniquement, la population de *Spirotropis longifolia* de la piste de Saint-Élie (600m x 480m soit 28,8 ha, illustration 29, p.90). Au centre de chaque

maille se trouve un point de relevé sur lequel nous avons noté, sur le terrain : la situation topographique (Sommet : S, Versant : V, Bas de Versant : BV, Bas-fond : BF), l'identification botanique sommaire (*S. longifolia* ou autre espèce) et le  $D_{130}$  des 10 arbres de  $D_{130} \geq 5\text{cm}$  les plus proches. De plus, pour les *S. longifolia*, nous avons dénombré les rejets basaux répartis en 4 classes de diamètres ( $\leq 1\text{cm}$  ;  $1\text{cm} < \leq 2\text{cm}$  ;  $3\text{cm} < \leq 4\text{cm}$  ;  $> 4\text{cm}$ ) et noté la présence d'axe(s) mort(s) ou de racines adventives afin de pouvoir déterminer leur stade de développement. La distance entre chaque arbre et le point de relevé a été mesurée afin de pouvoir estimer la densité locale. À partir de ces données nous avons estimé la densité et la dominance relatives du *S. longifolia* (*i.e.* proportion du *S. longifolia* dans le peuplement en terme d'effectif et de surface terrière, respectivement), pour différents sous-ensembles définis selon les situations topographiques.

## 2. Étude des contraintes édaphiques

Afin de pouvoir établir un lien entre les situations topographiques observées sur les points de relevé et les contraintes édaphiques associées, nous avons réalisé une carte des sols de la zone d'étude en appliquant la méthode proposée par Boulet *et al.* (1978). Nous avons établi 12 toposéquences sur les quatre principaux reliefs en contact avec la population de *Spirotropis longifolia* (illustration 30, p.90). Le long de chaque toposéquence, des sondages à la tarière ont été réalisés tous les 20 m, depuis le sommet jusqu'au bas-fond. Des sondages intermédiaires ont ensuite été réalisés à mi-distance pour préciser les zones de transition et détecter les limites cartographiques. Pour chaque sondage, les sols ont tout d'abord été décrits *in situ* au niveau des horizons de surface (5 et 10 cm), puis tous les 20 cm jusqu'à 120 cm de profondeur. La couleur, la texture, l'humidité, la proportion de racines et d'éléments grossiers ont été décrites sur le terrain. La couleur ainsi que la présence de taches d'hydromorphie ont été étudiées avec plus d'attention au laboratoire. Les couleurs ont été identifiées suivant la charte des sols du code Munsell. Les indications recueillies le long des toposéquences ont ensuite été interprétées en termes de contrainte de drainage et les sols ont été replacés dans le système de classification établi par Fritsch *et al.* (1986) (*cf.* Chapitre II).

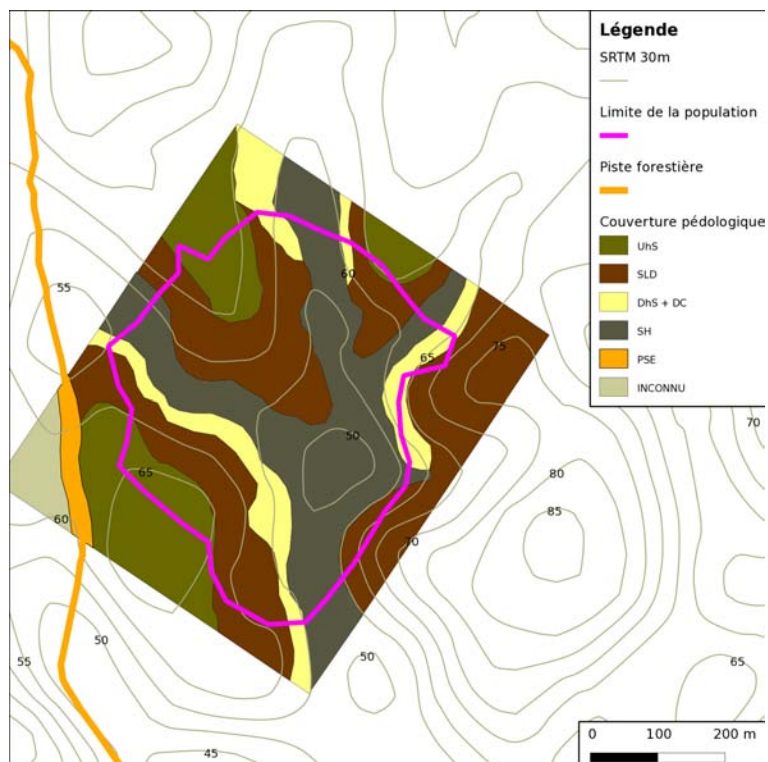
## 3. Traitement statistique

Dans un premier temps, nous avons cherché à mettre en évidence les structures spatiales inhérentes à la dominance du *Spirotropis longifolia*. Nous avons ainsi représenté les coefficients d'autocorrélations de Moran ( $I$  de Moran) calculés pour différentes classes de distance sous la forme de corrélogrammes (Legendre & Legendre 1998). Ces calculs ont été effectués pour les deux variables représentant la monodominance à savoir la densité relative et la domi-

nance relative, et ce, pour deux  $D_{130}$  seuils : 5 et 10 cm. Nous avons utilisé pour ces calculs l'ensemble des placettes où la présence du *S. longifolia* a été notée (*i.e.* 126 points de relevé).

Nous avons ensuite étudié la relation entre les conditions environnementales et la densité et la dominance relative. Pour s'affranchir de l'autocorrélation spatiale de ces variables, nous avons eu recours au test par translations toroïdales (Harms *et al.* 2001, Morneau 2007). À partir de cartes de l'environnement, simulées par translations toroïdales de la carte initiale, nous avons généré des valeurs d'une variable (*e.g.* la dominance relative du *S. longifolia*) pour chaque condition environnementale. La distribution de fréquence de ces valeurs simulées est assimilée à la distribution d'une variable aléatoire, et la valeur observée à une réalisation de cette variable. Nous avons donc comparé la valeur observée à la distribution des valeurs simulées par un test bilatéral avec un risque  $\alpha = 5\%$ . Pour une condition environnementale donnée, si la valeur observée se situait dans l'intervalle comprenant 95% des valeurs simulées, nous avons considéré la dominance du *S. longifolia* comme indifférente à cette condition environnementale. En revanche, si la valeur observée était supérieure ou inférieure à 97,5% des valeurs simulées nous avons considéré que la dominance du *S. longifolia* était, respectivement, positivement ou négativement influencée par cette condition environnementale.

Par la même méthode, nous avons étudié la relation entre les conditions environnementales et la physiologie du *Spirotropis longifolia*. Nous avons affecté chaque *S. longifolia* à un stade de développement puis testé la fréquence des différents stades de développements dans la population était liée aux conditions environnementales. Le nombre de cartes simulées est dépendant de la forme du dispositif (Morneau 2007). Nous avons donc choisi de ramener le dispositif à un carré de 12 x 12 points de relevé pour maximiser le nombre de simulations (illustration 29-zone de simulation, p.90). Pour cela nous avons : (1) exclu des analyses les deux premières lignes du relevé situées au sud-ouest du dispositif et (2) attribué la valeur moyenne de surface terrière, calculée sur les 126 points de relevé renseignés, au 21 points de relevé situés en dehors de la plaque de *S. longifolia* (illustration 29, p.90). Ce mode de remplacement des valeurs manquantes est conservatif puisqu'il a tendance à atténuer les différences entre secteurs dominés et non-dominés.



**Illustration 31 :** Carte pédologique proposée pour le secteur dominé par la population de *S. longifolia* à piste de Saint-Élie. La classification des sols est basée sur les stades évolutifs proposé par Boulet *et al.* (1993). UhS : "Up hill System" ; SLD : "Surperficial Lateral Drainage" ; DhS + DC : "Down hill System + Dry Character" ; SH : "Surface Hydromorphy".



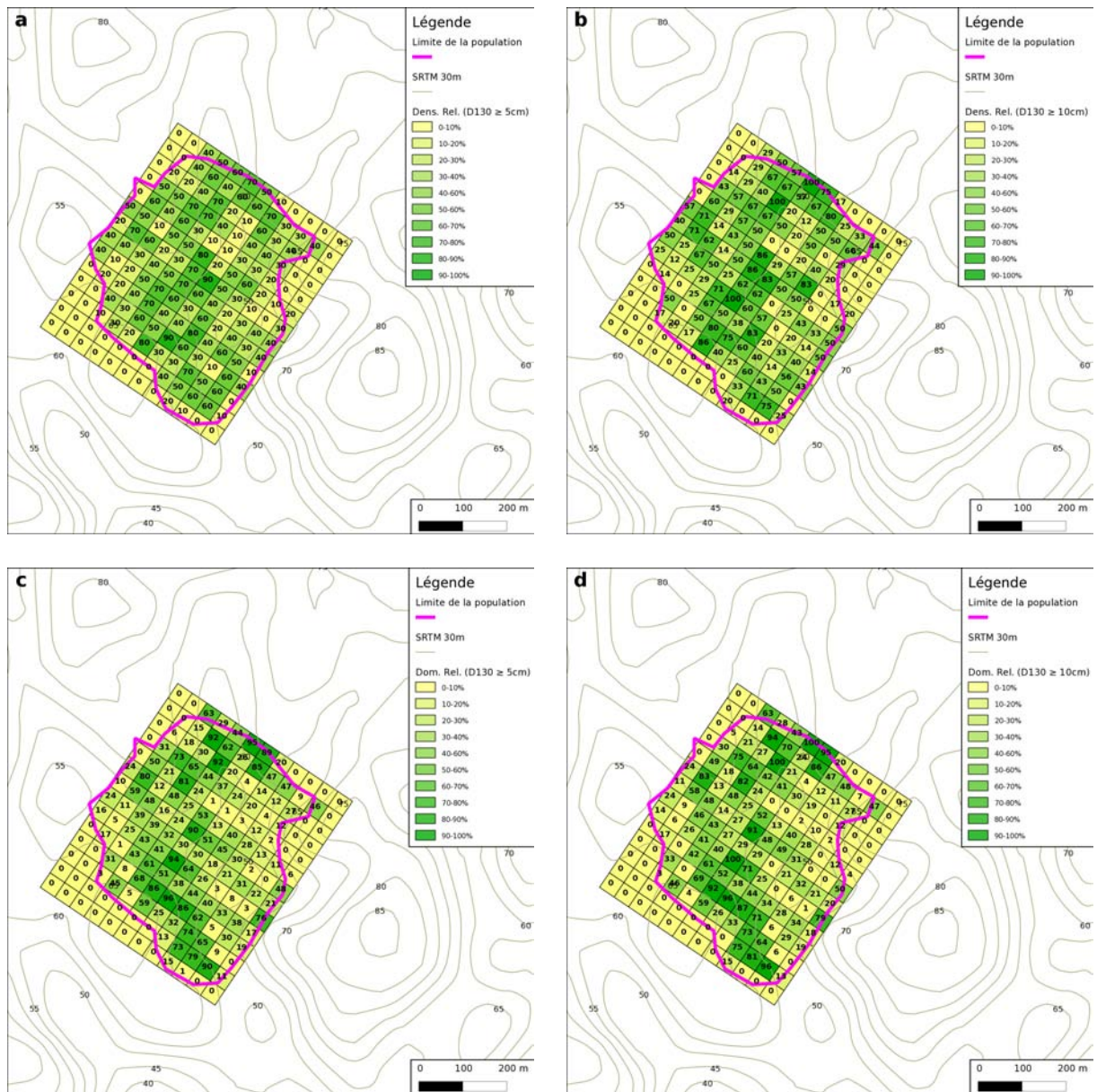
**Illustration 32 :** Pisolithe coupée transversalement laissant apparaître son noyau de lithorelique entouré d'une gangue de Goetite (flèches jaunes) indiquant des contrastes saisonniers prononcés du pédoclimat.



Au sommet des reliefs, sur le replat, se trouvent de nombreuses dépressions, appelées localement « djougoung pété » (Blancaneaux 1973). Ces dépressions se remplissent après de fortes pluies et ne se vident qu'après 3 à 4 jours sans précipitations (obs. pers.). Les horizons de surface sont brun-olives, riches en sable et en argile. Les pisolithes y sont très abondantes en surface mais, autour de 40 cm, elles forment un lit plus dense d'environ 5 cm d'épaisseur. Le drainage semble bloqué à ce niveau, le sol devenant généralement plus compact et plus sec en deçà. Ces pisolithes présentent en germe une (des) lithorelique(s) entourée(s) d'une gangue d'oxydes de fer (goethite, illustration 32 et 31, p.94) qui indique, vraisemblablement, l'alternance de périodes d'engorgement et d'assèchement marqués du pédoclimat (Lévêque 1970). À partir de 60 cm apparaît généralement un horizon brun-jaune, argilo-sableux, parsemé de lithoreliques friables, laissant des traces rouges dans la matrice. Cet horizon se poursuit généralement jusqu'à la fin du profil, la matrice se décolorant en profondeur. Le caractère sec au touché apparaît souvent à partir de 95-100 cm. Ces sols sont rattachés aux systèmes transformants amont décrits par Fritsch *et al.* (1986) : « Up hill System » [UhS] (Sabatier *et al.* 1997).

Les versants présentent une organisation relativement similaire à la différence notable que les lithoreliques sont plus anguleuses et sans gangue. À partir de 60 cm, les sols sont plus bruns que leurs homologues sommitaux mais aussi plus compacts ; l'horizon sec au touché n'apparaît généralement pas avant 120 cm. Ces pentes sont assez raides (15°) et, comme l'a observé Fritsch (1977), certaines présentent des ravines. Là encore, la compacité des sols entraîne un mauvais drainage interne. Nous rattachons ces sols aux sols à drainage latéral de surface : « Superficial Lateral Drainage » [SLD] (Sabatier *et al.* 1997)

Sur certains profils, en bas de versant, apparaît une altérite délavée à partir de 80 cm, avec ou sans lithoreliques se désagrégeant. Généralement elle est associée à une augmentation de la charge en limon et au caractère sec au touché. Ces sols sont rattachés au système transformant aval à drainage latéral : « Down-hill System + Dry Character » [DhS + DC] (Sabatier *et al.* 1997) .



**Illustration 33 :** Carte représentant la répartition de la densité relative (a-b) et la dominance relative (c-d) du *Spirotropis longifolia* sur le réseau de relevé de la PSE au seuil  $D_{130} \geq 5\text{cm}$  (a-c) et  $D_{130} \geq 10\text{cm}$  (b-d).

Les sols de bas-fond sont glaiseux avec des horizons de surface gris sombre à noir. Autour de 40 cm se rencontrent des horizons plus clairs, olive à gris parsemés de tâches d'hydromorphie. Ils se caractérisent par une hydromorphie de surface très marquée, une nappe se trouve souvent entre 40 et 60 cm ce qui empêche le sondage plus en profondeur. Nous rattacherons ces sols aux sols hydromorphe de bas-fond : « Surface hydromorphy » (Sabatier *et al.* 1997)

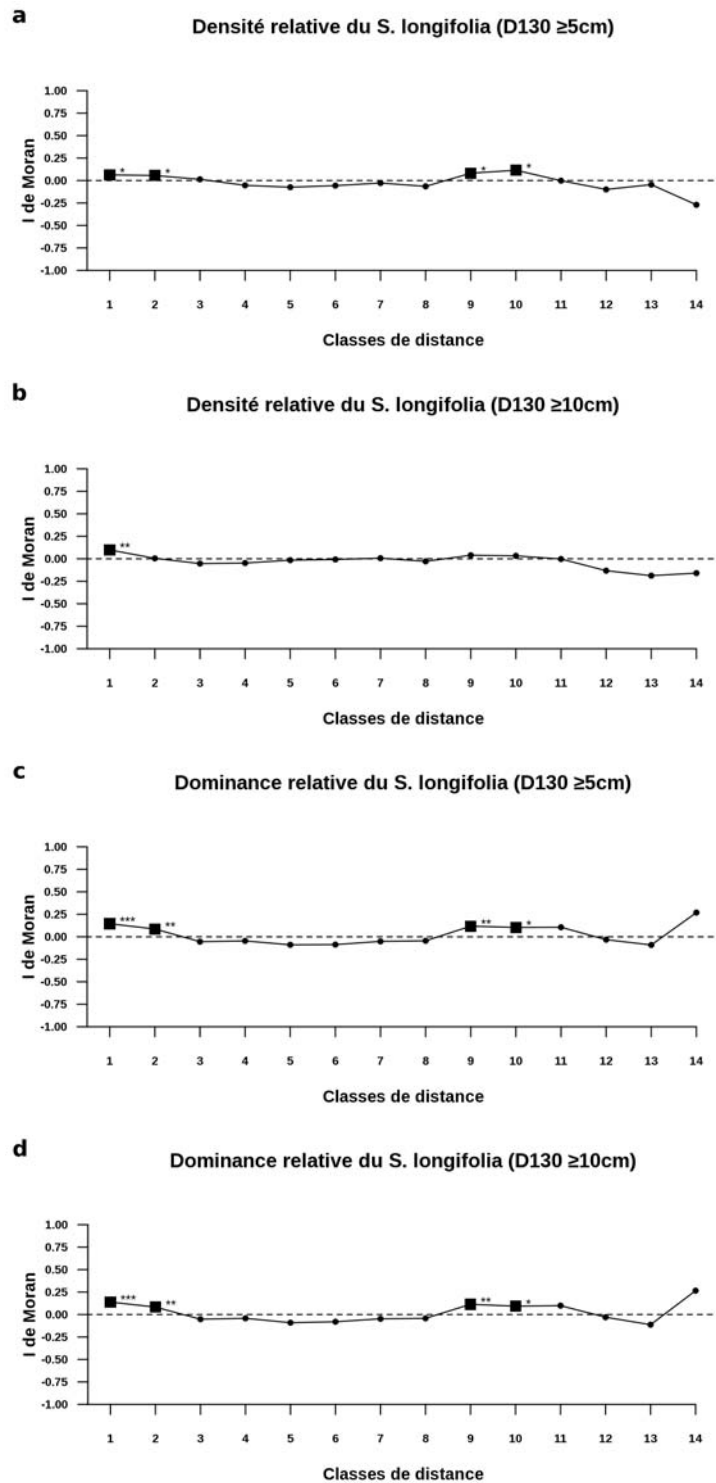
Certains reliefs sont traversés de filons de pegmatite reconnaissables à l'apparition de gros micas ( $\leq 5$ cm) et de quartz ainsi qu'à une transition brutale de la couleur passant du brun au jaune voir au blanc sale. La texture de ces sols est limono-sableuse et est associée à une remonté du caractère sec au touché qui apparaît entre de 40 et 60cm.

#### 4. Variations spatiales de la dominance du *Spirotropis longifolia*

Le *Spirotropis longifolia* représente 41,3% de l'ensemble des individus mesurés à 5 cm de  $D_{130}$  soit 34,0% de la surface terrière ; ces valeurs sont similaires si l'on ne considère que les individus de  $D_{130} \geq 10$  cm (41,6% et 33,6%, respectivement). À l'échelle de la population, le seuil de 50% définissant la monodominance n'est donc pas atteint sur l'ensemble ; néanmoins la dominance du *Spirotropis longifolia* est incontestable puisqu'il constitue près des 2/5<sup>ème</sup> des individus de nos relevés.

On observe, sur les cartes figurant les distributions de la densité relative et de la dominance relative, que ces deux variables n'ont pas une répartition homogène dans l'espace (illustration 33, p.96). La présence du *Spirotropis longifolia* est moins importante dans les quarts est et ouest de la population, tandis qu'un croissant, orienté nord-sud et bombé vers l'ouest, présente les valeurs de dominance les plus fortes ( $> 60\%$ ). Sur les cartes représentant la dominance relative, ce croissant semble se séparer en deux poches, l'une à l'extrême nord et l'autre au sud de la population (illustration 33.c-d, p.96).

Les corrélogrammes calculés pour la densité et la dominance relative des *S. longifolia* confirment ces observations (illustration 34, p.98). Le long des classes de distance, une première autocorrélation est observée entre des points distants de 40 à 100m (classes 1 & 2), puis une autocorrélation apparaît entre des points distants de 380 à 460m (classes 9 & 10). Ces autocorrélations spatiales indiquent la formation des poches de dominance, identifiées sur les cartes au centre, au nord et au sud de la population (illustration 33, p.96). Il faut néanmoins remarquer que les valeurs des coefficients d'autocorrélations sont peu élevées ( $0,05 \ll 0,15$ ), ce qui pourrait être dû à un échantillonnage à une trop faible résolution.



**Illustration 34 :** Corrélogrammes basés sur le I de Moran calculés pour la densité relative (a-b) et la dominance relative (c-d) du *Spirotropis longifolia* pour un  $D_{130} \geq 5\text{cm}$  (a-c) ou  $\geq 10\text{cm}$ . Pour chaque classe de distance, le I de Moran est calculé pour les paires d'individus distant de 20m à 60m modulo 40m. ● : Valeur non significativement différente de 0 ; ■ : Valeur significativement différente de 0 au seuil indiqué (\* :  $P < 0,5\%$  ; \*\* :  $P < 0,01\%$  ; \*\*\* :  $P < 0,001\%$ ).

## 5. Influence de la topographie

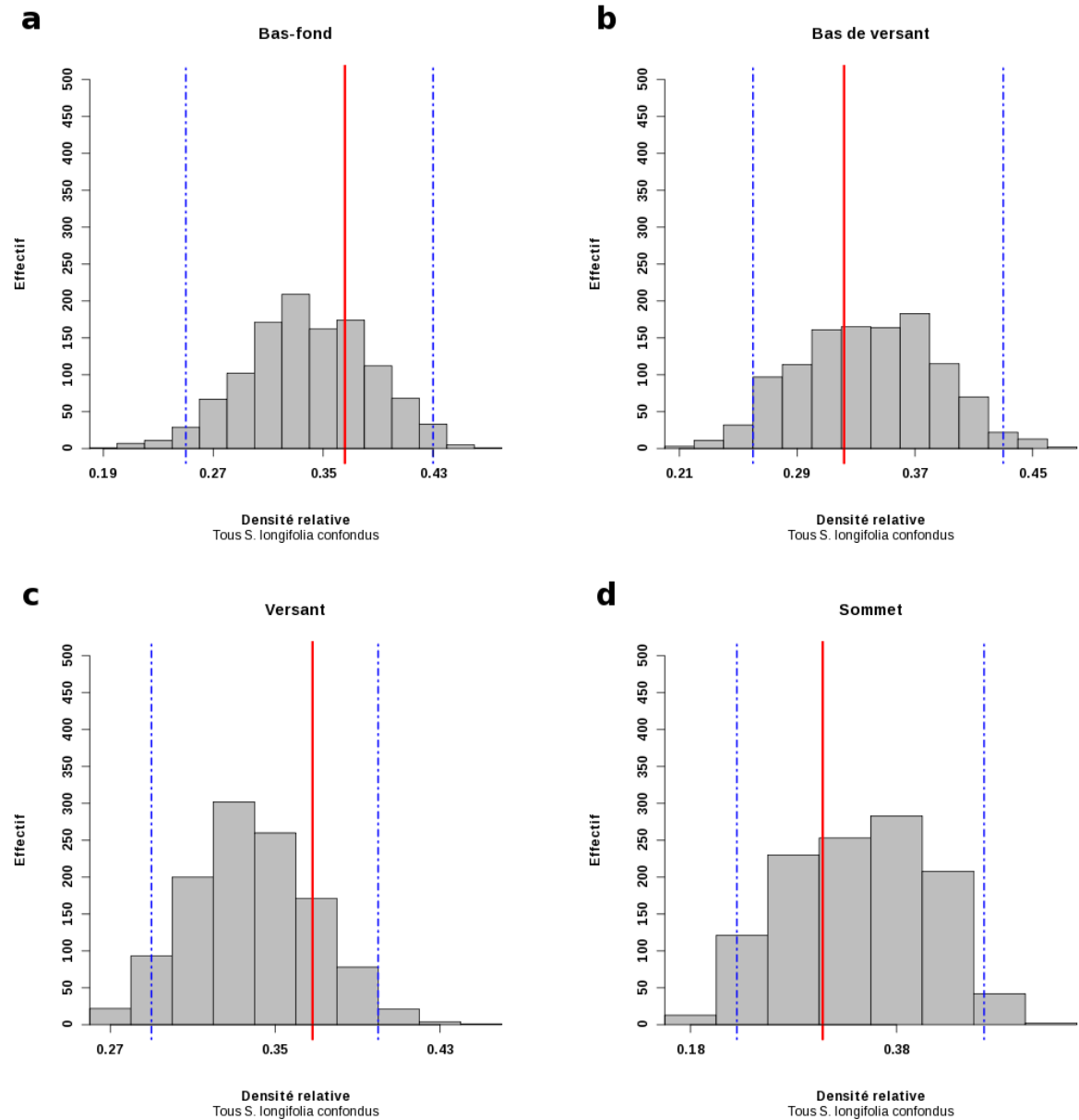
### a. Effet sur la densité et la dominance relative

Sur le dispositif utilisé pour les simulations, l'échantillonnage des situations topographiques est homogène, chaque situation étant représentée par 30 à 44 points de relevé. Le tableau 14 (p.99) présente les valeurs de densité et de dominance relative du *Spirotropis longifolia* pour chaque situation topographique. La densité relative du *Spirotropis longifolia* varie de 30 à 37% suivant les situations topographiques (tableau 14, p.99). Aucune des densités relatives observées ne s'écarte de l'intervalle comprenant 95% des valeurs simulées. Ce résultat est observé aussi bien pour les arbres de  $D_{130} \geq 5$  cm (illustration 35, p.100) que pour les arbres de  $D_{130} \geq 10$  cm (données non présentées). Autrement dit, on ne détecte pas d'association ni d'opposition significative de la densité relative du *S. longifolia* avec une situation topographique particulière.

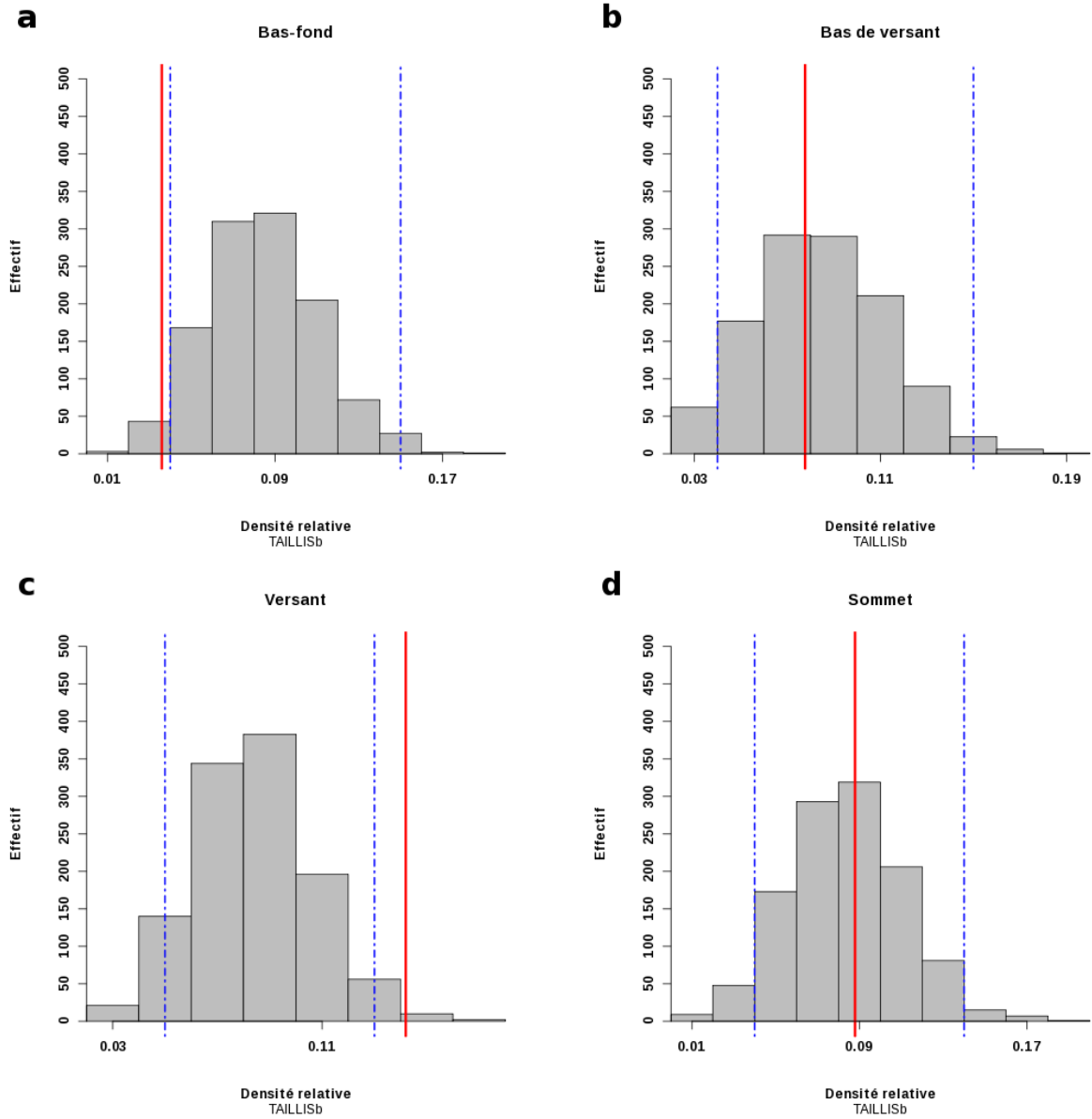
L'écart entre les valeurs extrêmes est plus important pour la dominance relative du *Spirotropis longifolia* (de 20 à 32%, tableau 14, p.99), les valeurs les plus faibles étant observées dans les bas-fonds. Néanmoins, les tests par translations toroïdales concluent, là encore, à une absence de relation entre la topographie et la dominance du *S. longifolia* (données non présentées).

**Tableau 14 :** Densité relative et dominance relative du *Spirotropis longifolia* dans les différentes situations topographiques. Aucune de ces valeurs ne s'écarte de la distribution des valeurs issues de la simulation de cartes par translations toroïdales. BF : Bas-fond, BV : Bas de versant, V : Versant, S : Sommet.

		Situations topographiques			
		BF	BV	V	S
Densité relative (%)	$D_{130} \geq 5\text{cm}$	37	32	37	30
	$D_{130} \geq 10\text{cm}$	34	36	36	32
Dominance relative (%)	$D_{130} \geq 5\text{cm}$	21	30	30	31
	$D_{130} \geq 10\text{cm}$	20	30	30	32



**Illustration 35 :** Comparaisons des densités relatives observées du *Spirotropis longifolia* (en rouge : |,  $D_{130} \geq 5$  cm) avec les distributions de fréquence des valeurs simulées à partir de translations toroidales (■, cf. texte) pour les différentes situations topographiques. En bleu (|) figurent les bornes correspondant à un test bilatéral avec un risque  $\alpha = 5\%$ .



**Illustration 36 :** Comparaisons des fréquences observées des individus au stade TAILLIS<sub>B</sub> dans la population de *Spirotropis longifolia* (en rouge : |) avec les distributions de fréquence des valeurs simulées à partir de translations toroïdales (■) pour chaque situation topographique. En bleu (|) figurent les bornes correspondant à un test bilatéral avec un risque  $\alpha=5\%$ .



**Tableau 15 :** Effectifs des individus  $\geq 5$  cm de  $D_{130}$  dans le réseau de 12 x 12 points à piste de Saint-Élie. Le détail est donné pour les *Spirotropis longifolia* (*S. longifolia*), ses différents stades (MONO, MONO<sub>R</sub>, TAILLIS<sub>A</sub>, TAILLIS<sub>B</sub>) et les arbres des autres espèces (Autres).

	Topographie								Tot
	BF		BV		V		S		
<i>S. longifolia</i>	139	(28%)	103	(21%)	162	(33%)	91	(18%)	495
MONO	33	(32%)	18	(17%)	37	(36%)	16	(15%)	104
MONOR	84	(30%)	61	(21%)	82	(29%)	57	(20%)	284
TAILLISA	17	(39%)	16	(36%)	20	(45%)	10	(16%)	63
TAILLISB	5	(11%)	8	(20%)	23	(53%)	8	(20%)	44
Autres	241		217		278		209		945
Total	380		320		440		300		1440



**Illustration 37 :** Épaisseur du tapis de racines observé sur l'un des versants à piste de Saint-Élie.

### b. Effet sur la physionomie

Le tableau 15 (p.102) présente les effectifs des arbres mesurés sur le dispositif utilisé pour les simulations, suivant les différentes situations topographiques ; le détail est également présenté pour les stades de développement du *Spirotropis longifolia*. Les tests par translations toroïdales indiquent que les fréquences des jeunes stades de développement du *S. longifolia* dans la population (MONO, MONOR, TAILLISA) sont indépendantes des situations topographiques. Le dernier stade en revanche, les taillis matures de *S. longifolia* ayant déjà perdu un axe (TAILLISB), est significativement moins fréquent en bas-fond et plus fréquent sur les versants (tableau 15 p.102 ; illustration 36, p.101).

## B. Discussion

Les sols décrits dans notre étude sont très similaires à ceux décrits par Fritsch (1977) à piste de Saint-Élie. Aucun des profils étudiés aux abords de la population de *Spirotropis longifolia* n'a pu être rapproché des sols épais, à drainage vertical profond, qui semblent être les plus favorables à la végétation (Sabatier *et al.* 1997). Ce résultat conforte nos observations réalisées ponctuellement sur 7 autres populations de *S. longifolia* à travers la Guyane. Sur les reliefs, les sols de ce secteur se caractérisent par des horizons compacts, présents à faible profondeur (40-80 cm), ce qui induit un mauvais équilibre air-eau du pédoclimat. Humbel (1978) fait une description des contraintes hydriques associées à ces types de sol ; sur les versants, ces sols présentent un drainage superficiel et de faibles réserves en eau utile, susceptibles de générer des déficits hydriques au cours de la saison sèche. Sur les sommets aplatis, s'ajoute l'anoxie causée par la formation d'une nappe perchée au cours de la saison des pluies. Par ailleurs, la compacité des sols limite la pénétration des racines et induit un enracinement superficiel, et donc une certaine instabilité mécanique des arbres qui s'y développent (Blancaneaux 1973). Des contraintes similaires se retrouvent dans les bas-fonds où l'hydromorphie de surface induit une anoxie et un enracinement superficiel, de plus, l'engorgement perpétuel de ces sols rend instable l'édifice forestier. Si ces sols présentent une certaine contrainte pour la végétation, notons qu'ils sont néanmoins très fréquents à piste de Saint-Élie et sont colonisés par une végétation qui reste très diversifiée (Sabatier *et al.* 1997), comme l'atteste d'ailleurs nos parcelles de comparaison (chapitre II). Il apparaît donc peut probable que la monodominance du *S. longifolia* s'appuie sur ces contraintes. Celles-ci apparaissent comme une condition nécessaire, puisqu'elles ont été systématiquement observées dans tous les sites, mais non comme une condition suffisante, puisque dans un même site des situations pédologiques équivalentes portent des communautés végétales non dominées. De plus les

limites de la plaque de *Spirotropis* ne coïncident pas avec des limites pédologiques (illustration 31, p.94).

Nous avons observé des variations locales de la dominance du *Spirotropis longifolia*. La plaque semble formée de zones où la monodominance est importante au sein d'une matrice où le *S. longifolia* reste très présent mais non monodominant (20-30% des individus). Ces poches de monodominance ne sont pas significativement associées à des conditions édaphiques particulières et le *S. longifolia* est capable de coloniser les bas-fonds aussi bien que les reliefs. Il semble d'ailleurs bien s'accommoder des contraintes imposées par ces sols. Il est capable de produire un système racinaire de surface très épais qui peut séparer la litière de la surface du sol de 5-10 cm (illustration 37, p.102 et chapitre I). De plus, une certaine instabilité mécanique pourrait jouer en sa faveur en favorisant la production de marcottes sur les individus mis à terre.

Les variations locales de la dominance au sein des plaques de *Spirotropis longifolia* pourrait être liées à la dynamique de colonisation. Pour d'autres espèces agrégatives, l'organisation en plaque où la densité locale est variable s'explique en partie par leur dynamique de colonisation (e.g. *Vouacapoua americana*, Traissac 2003 ; *Dicorynia guianensis*, Jesel 2005). Dans cette perspective, la répartition des TAILLIS<sub>B</sub>, considérés comme le stade le plus âgé, plus abondants sur les versants que sur les bas-fond, pourrait indiquer que ces derniers aient été colonisés plus tardivement par le *S. longifolia*.

Une autres interprétations pourraient être envisagées pour expliquer la répartition du stade TAILLIS<sub>B</sub>. Les fréquents déficits hydriques auxquels sont soumis les versants pourraient engendrer un vieillissement prématuré des individus de *Spirotropis longifolia* qui s'y trouvent. Ces déficits pourraient agir comme déclencheurs de la perte de l'axe principal (multiples cavitations) et accélérer le développement des *S. longifolia* vers ce stade avancé. Les *S. longifolia* situés en bas-fond seraient quant à eux moins exposés. Par ailleurs, les arbres sont plus exposés au chablis primaire en bas-fonds que sur les versants (Morneau 2007). Il est donc possible que le stade TAILLIS<sub>B</sub> soit moins fréquent en bas-fond par le simple fait que les individus de *S. longifolia* ne peuvent se maintenir sur pied avant d'avoir atteint ce stade. Ces individus participeraient alors à la reproduction végétative plus fréquente en bas-fond sur les arbres de  $D_{130} \geq 5$  cm. Dans ces deux cas, les cartes pourraient refléter des stades d'évolution associés aux variations édaphiques plus qu'à l'âge des individus. C'est là une des limites de l'interprétation du port du *S. longifolia* pour reconstituer sa dynamique qu'il faut garder à l'esprit.

## II. Organisation spatiale des individus à montagne des Chevaux

La répartition d'une espèce dans un espace donné est la résultante de tous les processus démographiques qui s'y sont déroulés, depuis la colonisation de cet espace par les premiers individus fondateurs jusqu'aux recrutements les plus récents (Goreaud 2000). Dans le cas des espèces pérennes, le chevauchement des générations crée une structure spatiale complexe qui reflète à la fois l'histoire et la dynamique actuelle de la colonisation. Pour comprendre et interpréter la structure spatiale observée à un instant « t », il faut donc parvenir à séparer ces deux ensemble de processus. Le regroupement des individus de *Spirotropis longifolia* en stades de développement (cf. chapitre I) apporte un axe temporel à nos interprétations. Deux approches antagonistes nous permettent alors de séparer les événements historiques des processus de colonisation. *A priori*, les informations les plus utiles pour retracer l'histoire de la population seront inscrites dans la répartition spatiale des individus les plus anciens car elle est susceptible d'avoir conservé la trace des événements démographiques les plus vieux. Pour retracer l'histoire de la colonisation du *S. longifolia*, il faut donc interpréter la répartition des individus, des stades les plus âgés vers les plus récents. À l'inverse, les modalités de colonisation de l'espace seront plus visibles par l'analyse de la répartition des plus jeunes individus car l'influence de ces modalités sur la répartition des individus n'aura pas été gommée par la mortalité (Goreaud 2000). Ainsi, en suivant l'évolution des structures depuis les stades les plus jeunes jusqu'aux stades les plus avancés, nous espérons pouvoir décrire la manière dont s'établit le *S. longifolia*.

Dans ce sous-chapitre, nous décrirons l'organisation spatiale de la population de *Spirotropis longifolia* sur le site de la Montagne des Chevaux. Nous étudierons dans un premier temps la répartition spatiale du *S. longifolia* et de ses différents stades de développement afin de tenter de décrire l'histoire de cette population. À partir de nos conclusions sur ce domaine d'étude, nous proposerons ensuite un scénario pour comprendre la dynamique d'installation du *S. longifolia*.

### A. Matériel et méthode

#### 1. Site d'étude

Pour comprendre la dynamique du *Spirotropis longifolia*, nous avons choisi d'étudier la répartition des individus au niveau d'une zone de contact entre une plaque de *Spirotropis longifolia* et la forêt non-dominée. C'est *a priori* à ce niveau que les processus de progression, ou de régression, de la plaque sont les plus actifs. Le relevé spatialisé réalisé à montagne des

Chevaux (*cf.* chapitre II), couvre une surface totale 4,3 ha centrée sur la limite de la plaque de *S. longifolia* qui s'y développe. Aucun signe n'indique le retrait de la plaque de *S. longifolia* au niveau de cette zone de contact (aucune observations de chandelles, souches ou troncs couchés de *S. longifolia* au sein du peuplement non-dominé). Il semble donc que la limite observée soit l'aire maximale atteinte la population. L'ensemble des arbres de  $D_{130} \geq 10$  cm ont été mesurés, cartographiés et, pour les individus de *Spirotropis longifolia*, affectés à un stade de développement (*cf.* chapitre I). Nous avons effectué nos analyses sur la zone de relevé dominée par le *S. longifolia*, ci-après nommé domaine d'étude. Ce domaine d'étude couvre une surface de 2,4 ha, soit près d'un tiers de la surface totale de la plaque de *S. longifolia* (7 ha).

## B. Traitement statistique

### a. Analyse de la répartition spatiale des individus

Pour décrire et analyser la répartition spatiale des plantes, deux approches statistiques se distinguent suivant le mode d'échantillonnage (Legendre & Legendre 1998, Dale 1999). La première vise à analyser les données collectées dans des placettes positionnées dans l'espace, l'information spatiale est donc dégradée (résumée au niveau de la placette) mais l'observateur y gagne en temps de collecte des données. La seconde approche intègre la distance entre les individus et permet de traiter un maximum d'informations spatiales. Cependant, elle nécessite de connaître la position précise des individus et représente donc un effort d'échantillonnage plus important, mais l'observateur y gagne en précision. Nous voulons analyser la structure de la population à une échelle fine, aussi la seconde approche nous a paru la plus appropriée.

Parmi les méthodes basées sur la distance, nous avons choisi la méthode de Ripley (1977) et ses dérivées qui permettent de déterminer si un semis de points présente une répartition aléatoire (hypothèse nulle), régulière ou agrégée, et ce, à plusieurs échelles. Pour un processus ponctuel homogène, Ripley définit la fonction  $K(r)$  comme le rapport entre  $v(r)$ , l'espérance du nombre de voisins d'un point  $i$  de la zone d'étude dans une surface de rayon  $r$ , et  $\lambda$  l'intensité de ce processus :

$$K(r) = \frac{v(r)}{\lambda}$$

Il démontre que ce rapport est égal à la surface  $\pi.r^2$  dans le cas d'une répartition aléatoire du semis de point. En revanche, si la répartition des points est agrégée, l'espérance du nombre de voisin  $v(r)$  augmentera pour atteindre un maximum lorsque  $r$  sera égale au rayon des agrégats. À l'inverse, pour une répartition régulière des points,  $v(r)$  diminuera pour atteindre un minimum lorsque  $r$  sera égal à la distance entre les points. En conséquence,  $K(r)$  sera  $> \pi r^2$

pour une répartition agrégée du semis de points et  $< \pi r^2$  pour une répartition régulière de ce semis.

En pratique, on préfère la fonction  $L(r)$  modifiée de Besag (1977) qui ne prend plus pour valeur de référence  $\pi r^2$  mais la valeur 0 en appliquant la transformation suivante :

$$L(r) = \sqrt{\frac{K(r)}{\pi}} - r$$

Cette méthode, particulièrement bien adaptée à l'analyse des écosystèmes forestiers où la position de tous les arbres dans la parcelle constitue le semis de point à étudier. On peut estimer les valeurs de la fonction de Ripley  $\hat{K}(r)$  pour tout  $r$  :

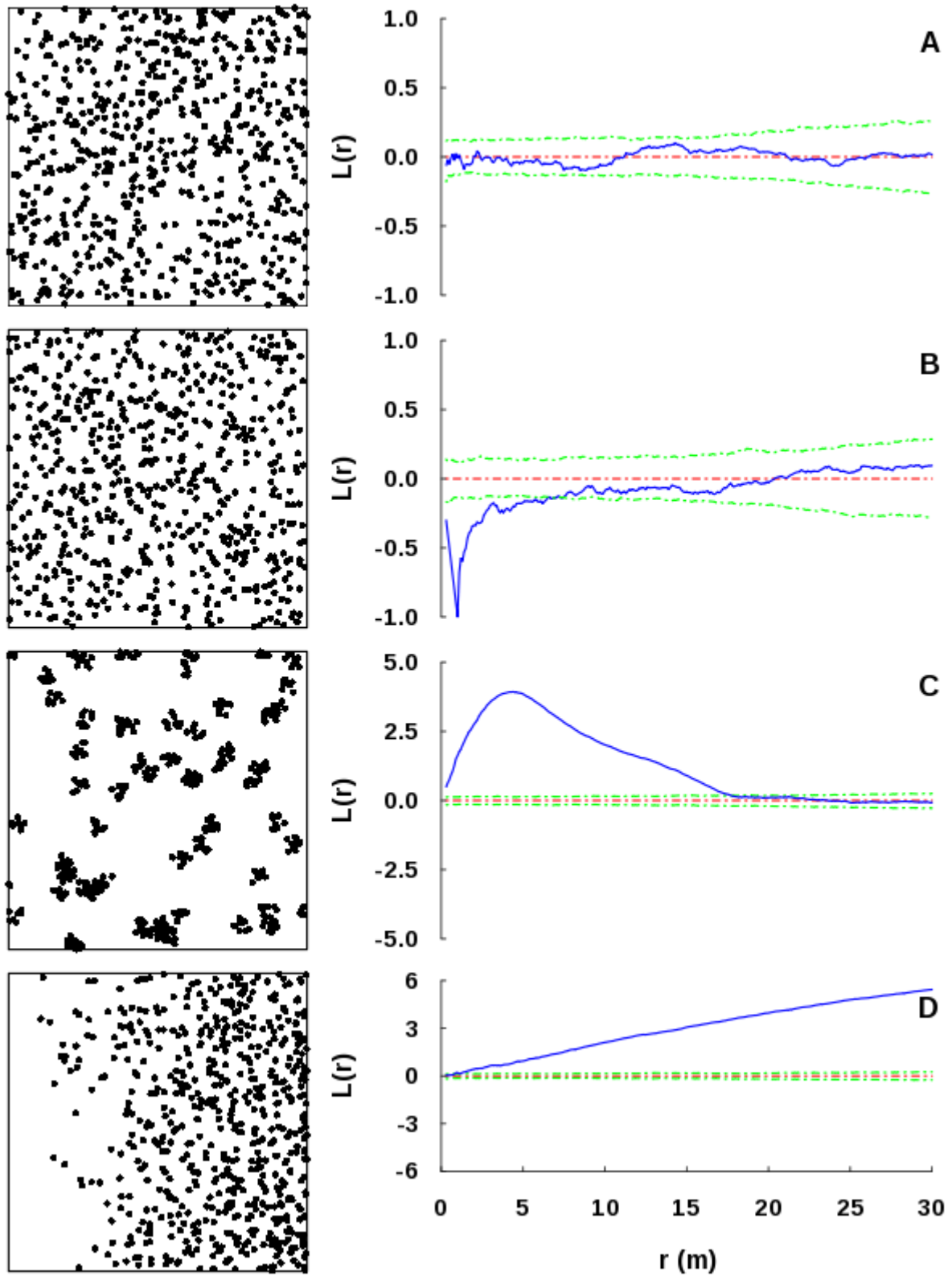
$$\hat{K}(r) = \frac{V(r)}{\hat{\lambda}}$$

avec  $\hat{\lambda}$  l'estimateur de l'intensité du processus et  $V(r)$  le nombre moyen de voisins. Ces valeurs sont calculées à partir de nos données observées :

$$\hat{\lambda} = \frac{N}{A}$$

$$V(r) = \frac{1}{N} \sum_i^N \sum_{j \neq i}^{N-1} I(i, j, r) \times \frac{C_{int}}{C_{tot}}$$

$N$  étant le nombre d'individus recensés dans le domaine d'étude d'aire  $A$ ,  $\hat{\lambda}$ , l'estimateur de l'intensité, est donc la densité d'arbres dans le domaine d'étude.  $I(i, j, r)$  est une fonction indicatrice prenant la valeur 1 pour tous points  $j$  dont la distance à  $i$  est  $\leq r$  et 0 autrement. Notons que cette fonction doit être corrigée des effets de bord pour les points  $i$  trop proches des limites du domaine étudié. Ripley (1977) propose de pondérer la fonction  $I(i, j, r)$  par le rapport  $\frac{C_{int}}{C_{tot}}$  où  $C_{tot}$  est la circonférence du cercle de rayon  $r$  et  $C_{int}$  est le périmètre de ce même cercle, centré sur  $i$  et inscrit dans le domaine d'étude (voir aussi Goreaud & Pélissier (1999)). À partir de l'estimateur  $\hat{K}(r)$ , on pourra calculer l'estimateur  $\hat{L}(r)$ , dont on testera s'il prend une valeur significativement différente de 0. Pour cela, on simulera un grand nombre de semis aléatoires de points (1000) par un processus de ponctuel de Poisson d'intensité  $\hat{\lambda}$ . Pour toutes distances  $r$  et pour un risque  $\alpha$  donné (5%), les bornes de l'intervalle de confiance seront les valeurs marquant le premier et le dernier  $(N - \frac{\alpha}{2})$  quantiles.



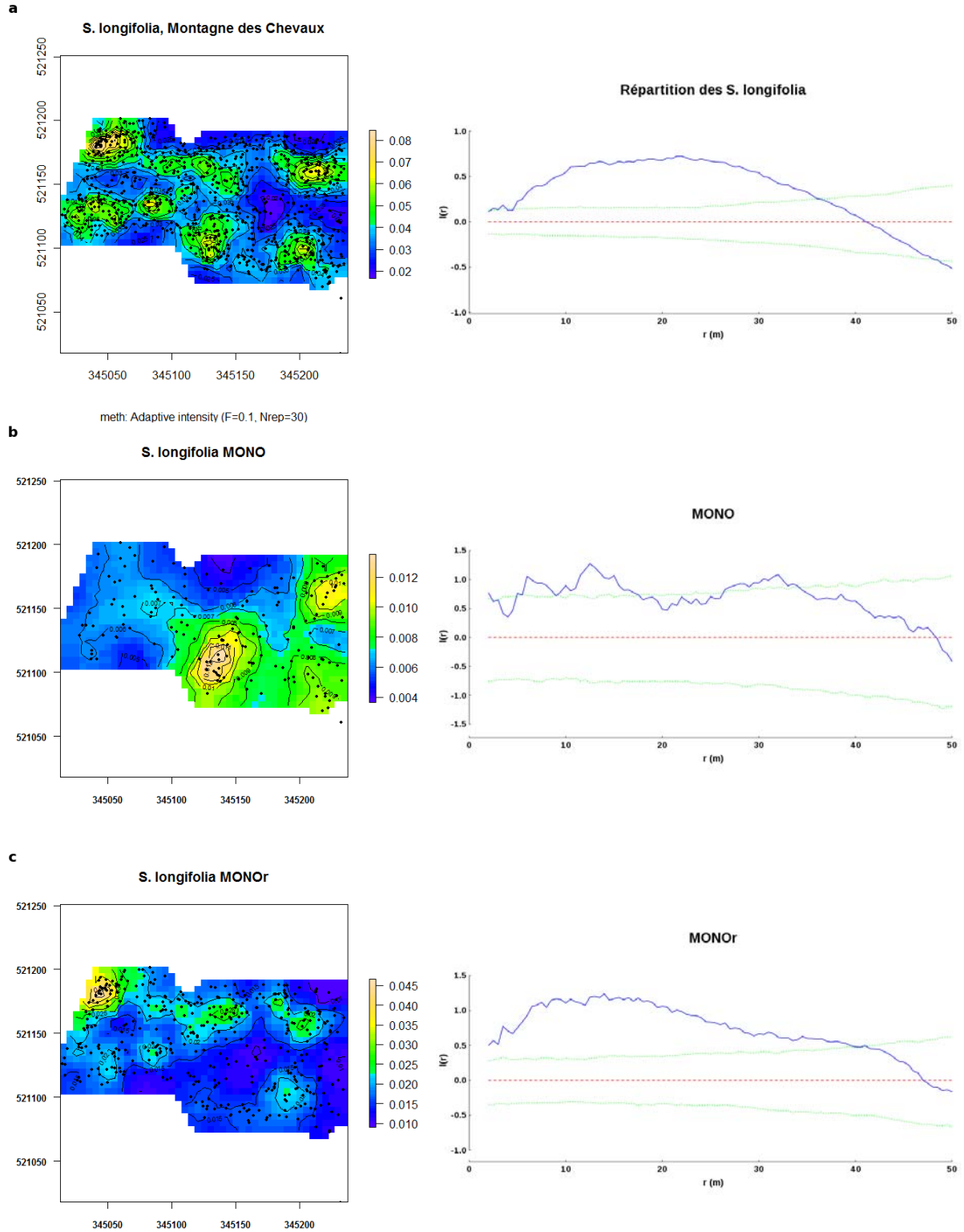
**Illustration 38 :** Semis de points, d'intensité  $\lambda = 600 \text{ pt. ha}^{-1}$  (à gauche) et courbes  $\hat{L}(r)$  de Besag correspondantes (à droite). Semis de point aléatoire (A) ; semis de point régulier éloignement d'un mètre (B) ; semis de point agrégé, agrégats de trois mètres de rayon en moyenne (C) ; semis de points hétérogène (D).

Les résultats sont classiquement présentés sous forme d'un graphique où l'on suit l'évolution de l'estimateur  $\hat{L}(r)$ , en ordonnées, le long des pas de distance  $r$  pour lesquels il a été calculé, en abscisse. On interprète la répartition spatiale observée en fonction de cette évolution, lorsque l'estimateur  $\hat{L}(r)$  sort de l'intervalle de confiance et prend des valeurs positives, la répartition est considérée comme significativement agrégée et le(s) mode(s) de  $\hat{L}(r)$  nous indiquent le diamètre moyen de ces agrégats. À l'inverse, si  $\hat{L}(r)$  prend des valeurs négatives en dehors de l'intervalle de confiance, la répartition est considérée comme significativement régulière et les modes  $\hat{L}(r)$  nous indiquent la mise à distance moyenne observée. Si  $\hat{L}(r)$  est compris dans l'intervalle de confiance, la répartition est considérée comme aléatoire. Un dernier cas de figure peut être décrit dans le cas d'un gradient de densité au sein de la surface étudiée,  $\hat{L}(r)$  trace alors une courbe ne regagnant pas l'intervalle de confiance. Nous avons choisi pour nos analyses un intervalle de confiance présentant un risque  $\alpha = 5\%$ . L'illustration 38 (p.108) est extraite de la thèse de doctorat de Goreaud (2000) et présente 3 exemples de les variations de  $\hat{L}(r)$  en regard de répartition de points (agrégée, régulière et hétérogène [gradient]) simulées par des processus connus.

Lotwick & Silverman (1982) (dans Goreaud 2000) proposent une version modifiée des fonctions de Ripley, baptisée fonction intertype ( $L_{1,2}(r)$ ), qui permet d'étudier les relations entre les répartition de types de points distincts (e.g. deux espèces, deux stades de développement). Deux hypothèses nulles peuvent être testées suivant nos connaissances *a priori* des deux types de points considérés (Goreaud & Péliissier 2003). (1) L'hypothèse « d'indépendance » suppose que la répartition des deux types de points est le résultat de deux processus distincts. Une telle hypothèse peut être émise pour étudier la répartition entre une cohorte de semenciers, dont la répartition intègre toute la vie de la cohorte (installation, compétition, mortalité ...) et leur progéniture, dont la répartition résulte uniquement d'un processus de dispersion. En revanche, (2) l'hypothèse « de répartition aléatoire des marques » suppose que la répartition des deux types de points est le résultat de deux processus hiérarchisés, le premier aboutissant à la répartition de l'ensemble des points, le second à la répartition des « marques » permettant de les différencier. Une telle hypothèse peut être émise lorsqu'il s'agit d'étudier la répartition de la mortalité au sein d'une population, la répartition des individus morts étant contrainte par la répartition initiale des individus.

Nous étudierons la répartition des différents stades du *S. longifolia* les uns par rapport aux autres et vis-à-vis des autres espèces. *A priori*, la répartition de chacun de ces groupes est issu d'un processus qui lui est propre, nous testerons donc l'hypothèse nulle d'indépendance.





**Illustration 39 :** Carte de répartition des *Spirotropis longifolia* de  $D_{130} \geq 10$  cm et variations de la fonction  $\hat{L}(r)$  associée. (a) Ensemble de la population de *S. longifolia* ; (b) *S. longifolia* de type MONO ; (c) *S. longifolia* de type MONOr. Pour chaque répartition considérée, la figure de gauche présente la carte des arbres (WGS 84, UTM 22) ainsi qu'une interpolation de l'intensité ; la figure de droite illustre les variations de  $\hat{L}(r)$  (—), l'hypothèse nulle d'une répartition aléatoire (---) et l'enveloppe de confiance avec un risque  $\alpha = 5\%$  (···). Les valeurs de  $\hat{L}(r)$  supérieures à l'enveloppe indiquent une agrégation significative des arbres à cette distance tandis que les valeurs inférieures indiquent une mise à distance des individus. (Illustration 39 d-f page suivante).

Ces analyses ont été menées grâce au logiciel de statistique R en utilisant la bibliothèque `ads` développée par Pélissier & Goreaud (2007).

#### b. Interpolation

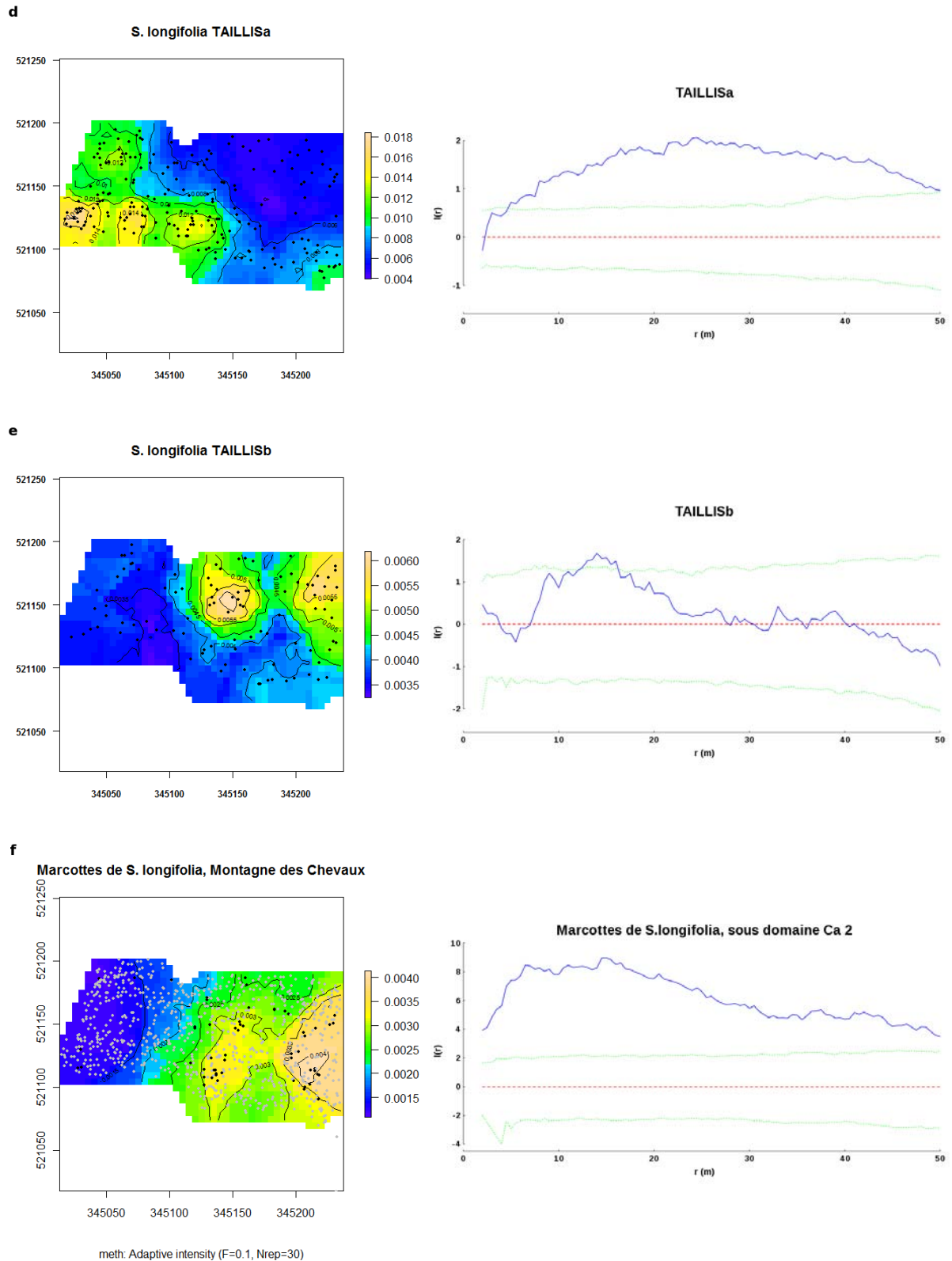
En complément des fonctions de Ripley, nous proposons des cartes de répartition des arbres sur l'aire d'étude. Afin de mieux identifier les structures observées, nous avons représenté en fond de carte l'interpolation de l'intensité créée par une méthode de tessellation (Ogata *et al.* 2003) à partir de la répartition observée. Pour ce faire, 10% des points sont tout d'abord utilisés pour diviser la zone d'étude en polygones contigus représentant la zone la plus proche de chacun de ces points. On compte alors le nombre de points, parmi les 90% restants, qui se trouvent dans chaque polygone. Cette procédure est répétée un grand nombre de fois et les valeurs observées sont moyennées au sein de cellules (ici de 25m<sup>2</sup>). La valeur observée est donc bien une valeur d'intensité (espérance du nombre de points par unité de surface) et non une valeur de densité locale (nombre de points par unité de surface). Cette méthode nous est apparue plus adéquate qu'une interpolation de la densité basée sur des kernels dont nous aurions eu à estimer les paramètres sans idée *a priori*.

Ces interpolations ont été réalisées grâce à la bibliothèque `spatstat` (Baddeley & Turner 2005) créée pour le logiciel de statistique R.

### C. Le domaine d'étude pris dans son ensemble

#### 1. Analyse de la répartition spatiale des *Spirotropis longifolia*

L'illustration 39 (p.110) présente les variations de  $\hat{L}(r)$  le long de  $r$  pour tous les *Spirotropis longifolia* du domaine d'étude. Les valeurs  $\hat{L}(r)$  calculées pour l'ensemble des *S. longifolia* marquent un premier pic, significativement supérieur à 0, pour une distance de 3,5 m qui indique la formation de petits agrégats. Puis, entre 5 et 36 m la courbe présente des valeurs positives formant un plateau entre 10 et 26,5 m sans que l'on puisse établir un mode indiquant le diamètre moyen des agrégats (illustration 39.a, p.110). Cet ensemble de valeurs positives traduit une macro-hétérogénéité (gradient(s) de densité) de la répartition des *S. longifolia* dans le domaine d'étude. On peut d'ailleurs remarquer, sur la carte associée que l'intensité semble plus importante dans la moitié ouest du domaine, en particulier sur la marge nord-ouest.



**Illustration 39 (suite) :** Carte de répartition des *Spirotropis longifolia* de  $D_{130} \geq 10$  cm et variations de la fonction  $\hat{L}(r)$  associée. (d) *S. longifolia* de type TAILLIS<sub>A</sub> ; (e) *S. longifolia* de type TAILLIS<sub>B</sub> ; (f) marcottes de *S. longifolia*. Pour chaque répartition considérée, la figure de gauche présente la carte des arbres (WGS 84, UTM 22) ainsi qu'une interpolation de l'intensité, la figure de droite illustre les variations de  $\hat{L}(r)$  (—), l'hypothèse nulle d'une répartition aléatoire (---) et l'enveloppe de confiance avec un risque  $\alpha = 5\%$  (···). Les valeurs de  $\hat{L}(r)$  supérieures à l'enveloppe indiquent une agrégation significative des arbres à cette distance tandis que les valeurs inférieures indiquent une mise à distance des individus.

Si l'on considère les différents stades pris indépendamment (illustration 39.b-e, p.110-22), on détecte pour le stade *MONO*, trois pics indiquant des agrégats de tailles variées (6 m, 12,5 m et 32 m de rayons). La carte d'intensité fait ressortir les agrégats de plus grande taille situés au sud-est et à l'est du domaine d'étude. Les agrégats détectés à plus petite échelle sont gommés sur ces cartes car probablement inclus dans les agrégats de taille supérieure.

La courbe calculée pour les *MONOR* est très similaire à celle observée pour l'ensemble des *Spirotropis longifolia*, et pour cause, ce stade représente 46% de la population (illustration 39.c, p.110). On détecte la même macro-hétérogénéité, les valeurs de  $\hat{L}(r)$  dépassant de l'intervalle de confiance entre 0 et 29 m, et formant un plateau entre 6 m et 22 m sans réel agrégat moyen. La carte d'intensité indique une très forte agrégation au nord et surtout sur la marge nord-ouest (illustration 39.a, p.110).

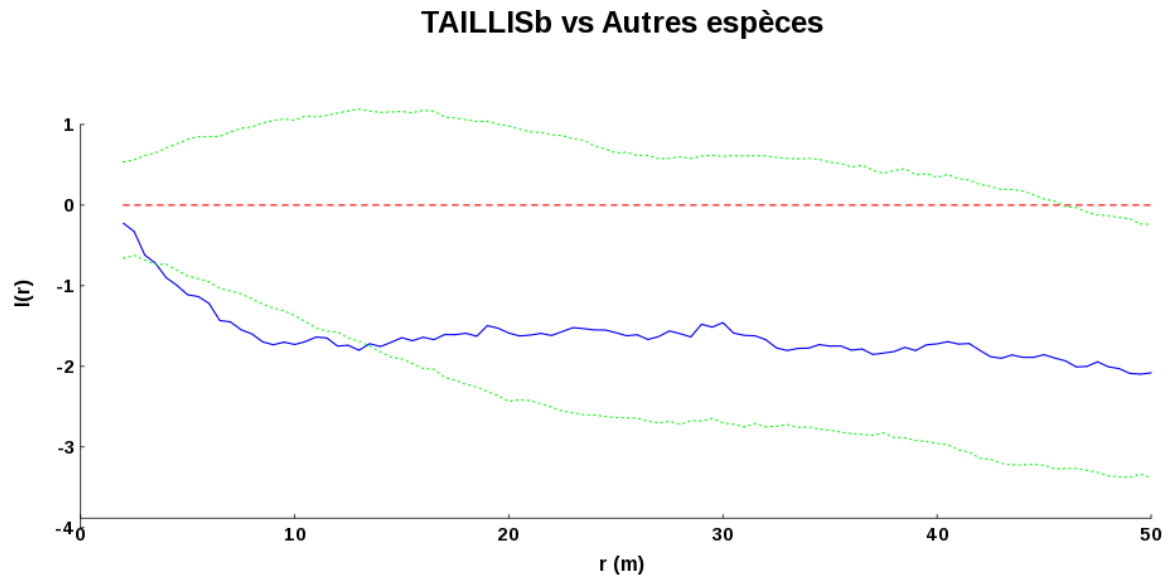
Les valeurs de  $\hat{L}(r)$  pour les *TAILLISA* dépassent l'enveloppe de confiance dès 5 m pour ne plus y revenir, ce qui traduit une nette hétérogénéité de leur répartition au sein du domaine d'étude. Un gradient croissant d'intensité l'est-ouest est bien visible sur les cartes d'intensité (illustration 39.d, p.22).

Les variations de  $\hat{L}(r)$  calculées pour les *TAILLISB* indiquent une légère agrégation autour de 14 m. Ces agrégats sont illustrés par la carte d'intensité où l'on distingue deux concentrations, opposées aux *TAILLISA*, situées au nord et nord-est de la zone d'étude, proche du centre de la population de *Spirotropis longifolia* (illustration 39.e, p.22).

Les marcottes sont majoritairement réparties dans la moitié est du domaine d'étude. Cette macro-hétérogénéité induit des valeurs significativement positives de la fonction  $\hat{L}(r)$  sur l'ensemble des distances (illustration 39.e, p. 110) et masque l'agrégation des individus visible à l'oeil nu. Pour évaluer la taille de ces agrégats, nous avons défini un sous-domaine de densité homogène (Intensité > 0,002, illustration 39.e, p. 110) sur lequel nous avons à nouveau calculé les variations de  $\hat{L}(r)$ . Les variations de  $\hat{L}(r)$  dans ce sous-domaine indique que les marcotte forment des agrégats de 5 à 10 m (données non présentées).

## 2. Analyses conjointes des répartitions des stades de développement

Les variations de l'estimateur  $\hat{L}_{1,2}(r)$  indiquent des répartitions indépendantes des différents stades de développement du *Spirotropis longifolia*, quel que soit le couple considéré. La fonction intertype calculée entre les *S. longifolia* et les autres espèces du domaine d'étude indique une tendance, non significative, à la répulsion de ces deux répartitions. Prises séparé-



**Illustration 40 :** Variations de  $\hat{L}_{1.2}(r)$  calculées entre la répartition des *Spirotropis longifolia* et celle des autres espèces. (a) Tous *S. longifolia* confondus (b) MONO (c) MONOR (d) TAILLIS<sub>A</sub> (e) TAILLIS<sub>B</sub>. — : variations de  $\hat{L}_{1.2}(r)$  ; - - - : hypothèse nulle d'une répartition aléatoire ; ... : enveloppe de confiance au seuil  $\alpha = 5\%$ .

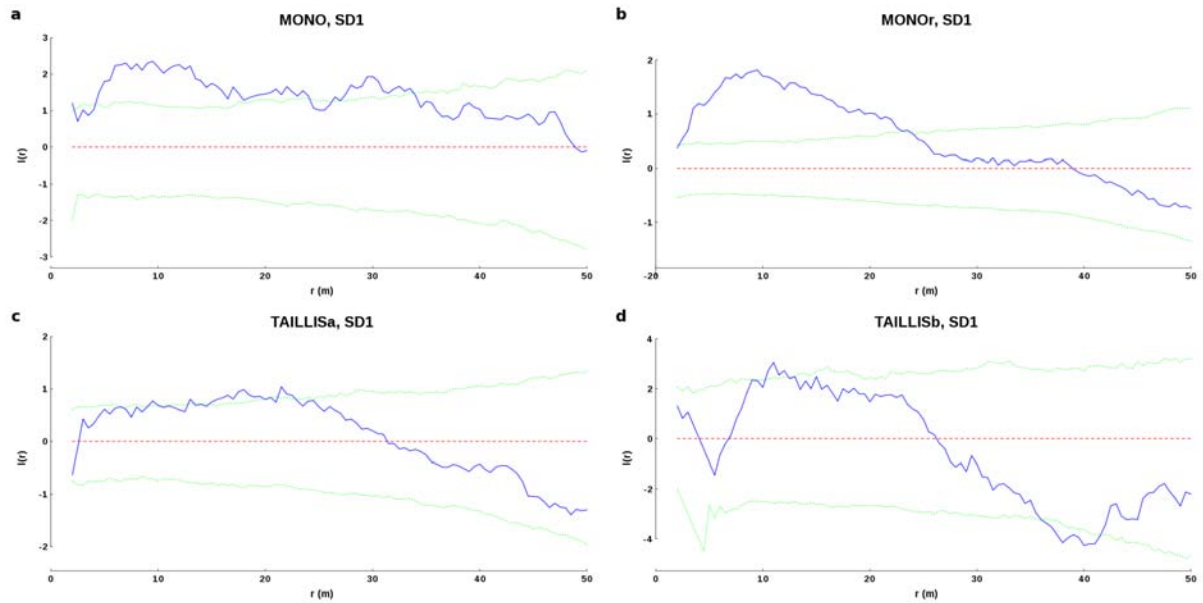
ment, les répartitions des stades de développement du *S. longifolia* sont indépendantes de celles des autres espèces, excepté pour les  $\text{TAILLIS}_B$  où l'on observe une mise à distance entre 4 m et 13 m.

### 3. Interprétations

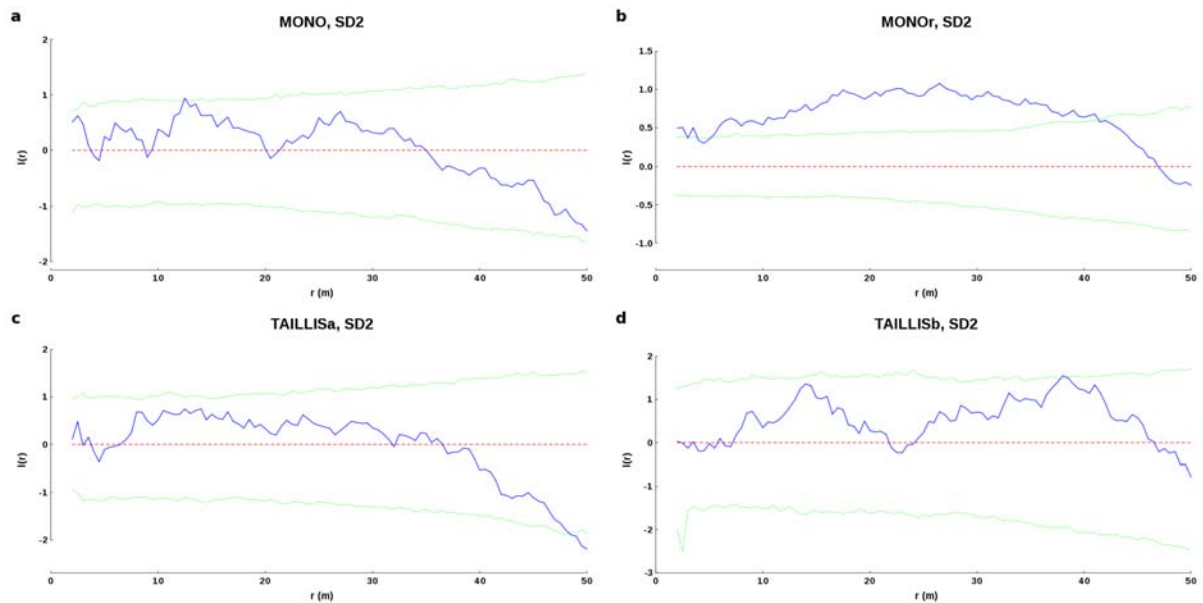
Il n'apparaît pas de véritable front de colonisation homogène porté par le plus jeune stade (*i.e.*  $\text{MONO}$ ), auquel cas nous aurions observé une hétérogénéité marquée de leur répartition. Cette hétérogénéité aurait été d'autant plus importante si le *S. longifolia* était soumis à un effet densité-dépendance (Janzen 1970, Connell 1971) qui aurait provoqué une mise à distance de ce stade vis-à-vis des stades considérés comme plus âgés ( $\text{TAILLIS}_A$ ,  $\text{TAILLIS}_B$ ). Mais les variations de la fonction intertype  $\hat{L}_{1,2}(r)$  ont toujours indiqué une indépendance entre les répartitions des différents stades pris deux à deux, ce qui exclu cette hypothèse pour le *S. longifolia*.

Cependant, plusieurs éléments convergent pour indiquer une installation plus ancienne du *Spirotropis longifolia* dans la moitié est du dispositif. La densité des individus considérés comme les plus anciens, les  $\text{TAILLIS}_B$ , y est plus importante. À l'inverse, les  $\text{TAILLIS}_A$ , stade moins évolué et considéré comme plus jeune, sont surtout répartis dans la moitié ouest du domaine d'étude, ce qui est mis en évidence par les variations de la fonction  $\hat{L}(r)$  et la carte d'intensité (illustration 39.e, p. 110). De même, la répartition des  $\text{MONO}_R$  forme un gradient décroissant d'ouest en est, avec une très forte concentration d'individus au niveau de la marge nord-ouest.

Considérant le développement du *Spirotropis longifolia* décrit au chapitre I, nous interprétons ces résultats comme une différence de maturité de la population de *S. longifolia* au sein du domaine d'étude. À partir de ces résultats, nous avons défini deux sous-domaines où seront effectuées nos analyses ultérieures. Le sous-domaine SD1 (le plus à l'ouest) délimite le peuplement que nous considérons comme le moins mature (abondance de  $\text{TAILLIS}_A$ ) et toujours en progression (abondance de  $\text{MONO}_R$ ), tandis que le sous-domaine SD2 est considéré comme représentatif de la monodominance en place (abondance de  $\text{TAILLIS}_B$ ). Nous pouvons remarquer que c'est dans ce sous-domaine que nous avons recensé une grande partie des marcottes de *S. longifolia* ce qui suggère une augmentation de la reproduction végétative avec le temps.

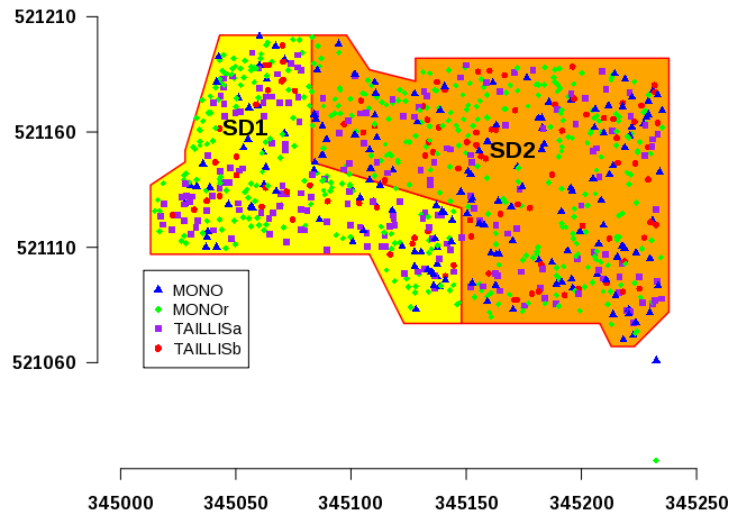


**Illustration 41 :** Variations de l'estimateur  $\hat{L}(r)$  des différents stades du *Spirotropis longifolia* dans le sous domaine SD1. — : variations de  $\hat{L}(r)$  ; --- : hypothèse nulle d'une répartition aléatoire ; ... : enveloppe de confiance au risque  $\alpha = 5\%$ .



**Illustration 42 :** Variations de l'estimateur  $\hat{L}(r)$  des différents stades du *Spirotropis longifolia* dans le sous domaine SD2. — : variations de  $\hat{L}(r)$  ; --- : hypothèse nulle d'une répartition aléatoire ; ... : enveloppe de confiance au risque  $\alpha = 5\%$ .

### Sous-domaines SD1 et SD2



**Illustration 43 :** Carte illustrant les limites des deux sous-domaines d'étude. La limite a été fixée selon la courbe d'iso-intensité des TAILLIS<sub>A</sub>  $I=0,08 \text{ ind.m}^{-2}$ .

## D. Étude des sous-domaines

### 1. Analyse de la répartition des différents stades de développement

Dans le sous-domaine SD1, les variations de  $\hat{L}(r)$  des MONO et des MONOR indiquent une répartition agrégée des individus entre 5 et 20m avec un rayon moyen des agrégats qui peut être estimé à 10 m (illustration 40.a-b, p.114). Autour de 30 m, on observe à nouveau un pic marquant une agrégation significative des MONO. Les valeurs de  $\hat{L}(r)$  calculées pour les TAILLIS<sub>A</sub> dépassent parfois l'enveloppe de confiance à 5% mais prises dans leur ensemble les variations ne forment pas de mode caractéristique d'une agrégation marquée (illustration 40.c, p.114). Nous considérerons donc que la répartition des TAILLIS<sub>A</sub> est aléatoire dans le sous-domaine SD1. Les variations de  $\hat{L}(r)$  calculées pour les TAILLIS<sub>B</sub> indiquent en revanche une légère agrégation des individus à 10 m puis une mise à distance de 36 à 42 m (illustration 40.d, p.114). Dans le sous-domaine SD2, les variations de  $\hat{L}(r)$  indiquent une répartition aléatoire de tous les stades de développement à l'exception des MONOR (illustration 43, p.117), pour lesquels on observe à nouveau des variations indiquant un gradient dans ce sous domaine (valeurs positives entre 8 et 42 m).



## 2. Interprétations

Comme discuté dans la partie précédente, les sous-domaines que nous avons définis semblent délimiter deux sous-populations caractérisées par des stades de maturité différents. Selon cette hypothèse, il nous est possible d'étudier les modalités (1) d'installation de la population *Spirotropis longifolia* dans le sous-domaine SD1 et (2) de maintien de cette population dans le sous-domaine SD2.

L'agrégation (autour de 10 m) des jeunes stades du *Spirotropis longifolia*, MONO et MONO<sub>R</sub>, dans le sous domaine SD1 suggère que la progression du *S. longifolia* se fasse par la constitution de petites pseudo-cohortes. De nombreuses espèces autochores présentent une répartition agrégée de leur recrutement en raison de leur mode de dispersion (Collinet 1997, Condit *et al.* 2000, Traissac 2003). De la même manière, ces petits agrégats pourraient se former autour de pieds ayant atteint leur maturité reproductive en marge de la plaque. La taille moyenne des agrégats correspond d'ailleurs à la faible distance de dispersion estimée pour le *S. longifolia* (*cf.* chapitre I). La progression de la plaque serait alors extrêmement lente, se faisant de proche en proche. Le front de colonisation serait alors composite avec des secteurs qui paraîtraient plus actifs (accès d'un individu au statut reproducteur et installation de nouvelles recrues) et d'autres plus passifs (croissance des nouvelles recrues).

Ces agrégats marginaux seraient voués à s'étendre à mesure qu'un plus grand nombre d'individus accèdent au statut de reproducteur. Cette multiplication aboutirait à la fusion des agrégats qui se traduirait par l'agrégation multi-échelle observée dans le sous-domaine SD2 pour les MONO<sub>R</sub>. Les traces de cette agrégation disparaîtraient progressivement comme semblent l'indiquer les faibles tendances à l'agrégation observées pour les TAILLIS<sub>A</sub> dans le sous-domaine SD1, qui peuvent être interprétées comme la réminiscence de leur installation en pseudo-cohorte, effacée par les processus de mortalité, ou d'évolution vers le stade suivant.

Enfin, lorsque la population est installée, la densité d'individus reproducteurs est élevée et suffisamment uniforme dans le domaine pour qu'aucune structuration spatiale n'apparaisse chez leurs descendants, menant à la répartition aléatoire observée pour les MONO dans le sous-domaine SD2.

Le rôle de la reproduction végétative dans les progression de la plaque reste à déterminer. Il semble qu'elle soit plus importante en arrière du front, lorsque le peuplement est déjà installé. Mais, comme nous l'avons évoqué au chapitre II, il est possible que les stigmates de cette reproduction disparaissent, en particulier lorsque les axes porteurs sont de petits  $D_{130}$ .

### III. Conclusions

Les sols sur lesquels se développe le *Spirotropis longifolia* à piste de Saint-Élie sont globalement fins et hydromorphes. Il sont néanmoins largement répartis en Guyane et ne constituent pas une barrière environnementale forte pour la grande majorité des espèces de la forêt guyanaise. L'analyse de l'organisation spatiale de la plaque de *S. longifolia* a, par ailleurs, confirmé que sa dominance n'était pas astreinte à des conditions environnementales singulières et contraignantes.

L'analyse de la répartition spatiale des arbres de la montagne des Chevaux nous apporte de précieuses informations quant à l'écologie du *Spirotropis longifolia* et sur les modalités de l'installation de sa dominance sur ce site. Les différents stades de développement décrits dans le chapitre I ne s'excluent pas dans l'espace, ce qui nous indique que le *Spirotropis longifolia* ne semble pas soumis à l'effet densité-dépendance (Janzen 1970, Connell 1971) ce qui implique que la plaque est capable de se maintenir une fois en place.

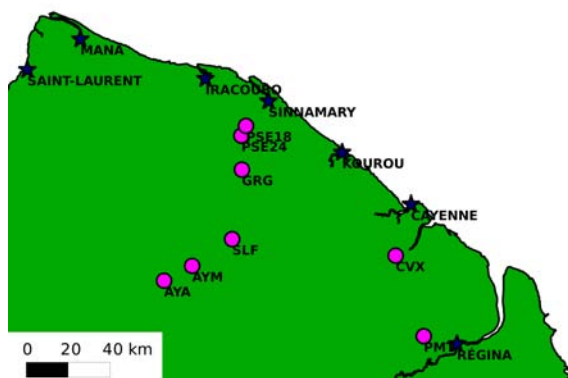
Par ailleurs, la répartition des stades de développement des *Spirotropis longifolia* nous permet de décrire deux secteurs de maturité différente. À l'est, la colonisation semble être plus ancienne ; les TAILLIS<sub>B</sub> y sont plus abondants, mais la régénération du *S. longifolia* n'est pas bloquée, comme en témoigne la présence de stades moins développés (MONO). À l'ouest, la population est probablement d'installation plus récente ; elle est dominée par les stades MONO<sub>R</sub> et TAILLIS<sub>A</sub> n'ayant pas achevé leur transformation.

La progression de la plaque semble se faire de proche en proche par l'accès à la maturité reproductrice des individus situés à la marge. Compte tenu de la faible distance de dispersion et l'absence d'effet densité-dépendance, les plaques s'étendent probablement très lentement. De plus, le mode de recrutement semble évoluer d'une zone à l'autre, le marcottage étant plus abondant dans les secteurs les plus vieux. Une approche génomique permettrait de vérifier cette hypothèse.

Enfin, la répulsion observée entre les TAILLIS<sub>B</sub> et les autres espèces dominées par le *S. longifolia* renforce l'hypothèse selon laquelle le maintien des individus sur le long terme (*i.e.* persistance de niche *sensu* Bond et Midgley 2001) participe à l'exclusion des autres espèces du peuplement. Le mécanisme d'exclusion reste à déterminer mais implique probablement la limitation de leur recrutement.



## **Chapitre IV : Approche génétique**



**Illustration 44** : Carte indiquant la situation des populations de *Spirotropis longifolia* échantillonnées en vue des analyses de génétique des populations. ★ : principales villes ; ● : sites d'échantillonnages



**Illustration 45** : Panoplie du généticien de terrain. De bas en haut et de droite à gauche : marteau, lot de pinces, emporte-pièce, carnet & crayon, boîte-portoire de tubes Eppendorf®, couteau. La ceinture de charpentier se révèle être très pratique pour contenir ce matériel et laisser les mains libres. (photographie : F. Narcy)



**Illustration 46** : Prélèvement de l'assise suberophellodermique et du cambium. (photographie : F. Narcy)



**Illustration 47** : Séparation du cabium de l'assise suberophellodermique au couteau. (photographie : F. Narcy)



**Illustration 48** : Prélèvement de cambium conditionné dans un tube Eppendorf® contenant du silicagel. (photographie : F. Narcy)



**Illustration 49** : Veillée à la chandelle pour le renouvellement du Silicagel sur le terrain. (photographie : É. Fonty)

# I. Matériel et méthode

## A. Stratégie d'échantillonnage

Nous avons choisi d'extraire l'ADN à partir de cambium prélevé selon la méthode décrite par Colpaert *et al.* (2005). Ce mode de prélèvement nous a semblé préférable au prélèvement de feuilles, bien que celles-ci soient accessibles sur de nombreux *Spirotropis longifolia* par la présence de rejets basaux. Le prélèvement de feuille, s'il n'est pas réalisé par un grimpeur, est effectué au fusil. Dans les deux cas il représente un coût important en temps et en argent. De plus, lors d'un échantillonnage au fusil, les feuilles de plusieurs individus peuvent être abattues et mélangées, en particulier dans le cas d'une espèce monodominante. Le prélèvement de cambium est effectué directement sur le tronc ce qui élimine le risque de mélange lors de l'échantillonnage. Les échantillons ont été prélevés à l'emporte-pièce (1 cm de diamètre, illustrations 45 & 46, p.122). Le cambium a été séparé du phelloderme au moyen d'une lame de couteau puis placé dans une tube Eppendorf® de 2 mL contenant du silicagel (illustrations 47 & 48, p.122). Ce dernier a été renouvelé dans les 24 H qui suivent le prélèvement afin d'assurer la conservation de l'ADN (illustration 49, p.122).

Entre Juillet 2009 et juillet 2010, nous avons prélevé des échantillons de cambium sur au moins 30 d'individus choisis au hasard dans chaque population que nous avons visitée (illustration 44, p.122). Deux sites ont fait l'objet d'un effort d'échantillonnage plus important à savoir : Camp Aymara (AYM, Réserve de la Trinité) et Montagne des Chevaux (CVX). La population située à proximité du camp Aymara se trouve au sommet d'une petite colline, couvert de Djougoung Pété, et s'étend sur environ un quart d'hectare. Elle est constituée de 58 d'individus de  $D_{130} \geq 5$  cm qui ont tous été échantillonnés. Compte tenu de l'effectif, cette population ne peut être considérée comme monodominante, néanmoins tous les stades de développement y sont représentés. Une autre population, beaucoup plus importante (en effectif et en surface) a été découverte après notre passage. Il est très probable que ces deux populations soit liées génétiquement. À montagne des Chevaux, nous avons prélevé le cambium de tous les *Spirotropis longifolia* ayant été cartographiés lors de nos inventaires floristiques (chapitre II). Au terme de nos prospections, nous avons échantillonné 1263 *S. longifolia* dont la grande majorité (879 ind.) se trouve à montagne des Chevaux.

Nous avons extrait l'ADN total à partir de 30 mg de cambium sec grâce au kit d'extraction "DNeasy 96 Plant Kit" commercialisé par la société QIAGEN. Au préalable, les échantillons ont été déchiquetés en copeaux de 3-4 mm de cotés, puis conditionnés dans des tubes

d'extraction à -80 °C pendant 24 H au minimum. Le jour de l'extraction, les tubes ont été plongés dans de l'azote liquide afin d'optimiser le broyage des copeaux de cambium par une broyeuse automatique (2' à 15 Hz), cette opération a été répétée deux fois avant de suivre le protocole d'extraction fourni par la société QIAGEN.

Nous avons ainsi obtenu des solutions d'ADN de concentration égale à  $14,8 \pm 0,4$  ng.mL ( $0 - 54,1$  ng.mL) en moyenne. Le rapport DO260/DO280<sup>11</sup>, égale à  $1,55 \pm 0,003$  ( $1,36 - 1,75$ ) en moyenne, nous indique que ces solutions présentent de légères impuretés.

## **B. Les marqueurs génétiques**

### **1. Choix des marqueurs**

Nous avons pris le parti d'utiliser des marqueurs microsatellites pour étudier la structuration spatiale des populations de *Spirotropis longifolia*. Un locus microsatellite est caractérisé par la répétition d'un motif de base qui peut être mono- à hexa-nucléotidique (*e.g.* TC, CGT, TCC). Ils ont un pouvoir discriminant élevé, nous permettant d'aborder la structuration génétique spatiale à fine échelle et d'étudier les relations de parenté entre individus. Ces séquences ne sont *a priori* pas soumises à sélection ce qui permettrait d'aborder des questions ayant trait à la dynamique des populations de *S. longifolia* à travers la Guyane française. Le développement des techniques de séquençage les rend par ailleurs très accessibles et leur usage tend à se généraliser (Selkoe & Toonen 2006).

Malheureusement, le développement de la banque de microsatellite s'est révélé, dans notre cas, très peu performant car le génome du *Spirotropis longifolia* s'est avéré très pauvre en séquences répétées en tandem. Aussi n'avons nous pas pu isoler un nombre suffisant de marqueur utiles pour aborder l'analyse de la structure spatiale des populations de *S. longifolia*. Nous ne présenterons ici que les caractéristiques de certains des marqueurs créés et les tests de validations préalables à leur emploi (Selkoe & Toonen 2006).

### **2. Développement des marqueurs microsatellites**

Une première tentative de développement de marqueurs microsatellites a été entreprise par des méthodes classiques de transformation bactérienne à partir d'une banque de gènes de *Spirotropis longifolia*. Cette méthode, relativement lourde, n'a donné que peu de résultats. Parmi les 1292 fragments isolés, un seul microsatellite polymorphe a été identifié. Le génoty-

---

<sup>11</sup> Le rapport DO260/DO280 est un indicateur de la pureté des solutions d'ADN qui peuvent être polluées (par des protéines, notamment) après extraction. Une solution d'ADN optimale devrait présenter une valeur comprise entre 1,8 et 2,2.

page de ce marqueur sur des *S. longifolia* provenant de plusieurs populations nous a révélé qu'il pouvait se trouver en plusieurs copies dans le génome ce qui nous a poussé à l'abandonner.

Nous avons donc fait appel à la société GENOSCREEN pour le développement des marqueurs microsatellites présentés ci-après. Le protocole suivi est décrit par Malausa *et al.* (2011), et nous en résumerons ici les principales étapes. La première consiste à créer une banque d'ADN génomique enrichie en séquences répétées. Un mélange d'extraits d'ADN total de 8 *Spirotropis longifolia* échantillonnés à travers la Guyane a ainsi été digéré par des enzymes de restriction. Ce lysat a ensuite été enrichi au moyen de 8 sondes (TG, AAC, AGG, ACAT, TC, AAG, ACG et ACTC) et subi une première amplification. La seconde étape consiste à séquencer un grand nombre de fragments pour détecter des séquences microsatellites et les séquences adjacentes à partir desquelles seront créées les paires d'amorces. Une fraction de la banque de gènes a donc été séquencée par pyroséquençage. Un total de 18156 séquences ont été produites puis analysées par le logiciel QDD (Megléczy *et al.* 2010) ; 3516 séquences ont été identifiées comme présentant une séquence microsatellite. Des couples d'amorces ont été créés pour 256 d'entre elles de manière à pouvoir suivre le protocole d'amplification et de marquage par queue M13 permettant des économies non négligeables sur les réactifs (Shuelke 2000).

### 3. Amplification et génotypage

Un premier test d'amplification par « Polymerase Chain Reaction » (PCR) a été effectué par la société GENOSCREEN sur un lot de 7 *Spirotropis* échantillonnés à travers la Guyane pour 95 des 256 paires d'amorces développées. Les paires d'amorces encadrant les microsatellites au nombre de répétitions les plus longs ont été testées en priorité (7-15 répétitions de motif bi- ou tri-nucléique). Le protocole d'amplification fut celui décrit par Shuelke (2000) pour le marquage par queue M13 en utilisant des amorces M13 non marquées. Le mélange d'amplification était composé de :

Taq DNApolymerase	:	1	U
dNTP	:	6	pmol
MgCl <sub>2</sub>	:	37,5	pmol
Amorce brin sens	:	2	pmol
Amorce brin complémentaire	:	8	pmol
Amorce M13-Fwd	:	8	pmol
ADN	:	10	ng
Volume total	:	50	µL



Les cycles d'amplification furent les suivants :

95 °C	10 '	
95 °C	30 ''	} × 30
T <sub>H</sub>	45 ''	
72 °C	45 ''	
95 °C	30 ''	} × 8
53 °C	45 ''	
72 °C	45 ''	
72 °C	10 '	

La température d'hybridation (T<sub>H</sub>) a été fixée à 56 °C. 5µL du produit d'amplification ont été déposés sur un gel d'agarose à 2% afin de vérifier la présence de fragments amplifiés.

Au terme de ce test, 56 paires d'amorces ont été validées. Nous avons repris 10 d'entre elles (là encore la priorité a été donnée aux microsatellites les plus longs) et optimisé le protocole d'amplification en déterminant la température d'hybridation la plus efficace (tableau 17, p.128). Nous avons ensuite testé le polymorphisme et la fiabilité de ces marqueurs sur un lot de 64 individus (8 par population échantillonnée ; tableau 16, p.126). Le marquage des fragments a suivi le même protocole d'amplification que celui décrit précédemment mais en intégrant des amorces M13 liées à un fluorochrome (-FAM, produisant une fluorescence bleue). La longueur des fragments amplifiés et marqués a été déterminée par migration dans un séquenceur ABI 3130xl. Les résultats sont présentés pour les 5 marqueurs ayant produit des résultats stables et reproductibles.

**Tableau 16** : Situation géographique des populations et succès lors de l'amplification des marqueurs microsatellites. ID : identifiant des populations ; N<sub>TOT</sub> : Nombre total de *Spirotropis longifolia* séquencés par population ; Slon83 à Slon92 : nombre de *S. longifolia* ayant pu être génotypé pour un marqueur donné

Population	ID	Coordonnées	N <sub>TOT</sub>	Slon83	Slon86	Slon87	Slon88	Slon91	Slon92
Camps Aya	AYA		8	7	8	8	8	8	8
Camp Aymara	AYM		8	8	7	7	8	8	8
Montagne des Chevaux	CVX		8	8	8	8	6	8	8
Crique Grégoire	GRG		9	8	8	8	6	9	9
Petite Montagne Tortue	PMT		4	4	4	4	3	4	4
Piste de Saint-Élie pk18,2	PSE18		7	7	6	7	7	7	7
Piste de Saint-Élie pk 24	PSE24		8	8	8	8	8	8	7
Saut Lucifère	SLF		8	8	8	8	7	8	8
total			60	58	57	58	50	60	60

## C. Statistiques

L'une des premières vérifications est de tester la fiabilité de nos marqueurs, nous avons donc génotypé une seconde fois 10% des individus et calculé le taux d'erreur pour chaque marqueur (Selkoe & Toonen 2006). Il y a de fortes raisons de penser que les microsatellites suivent un modèle de mutation par étapes, où les allèles seraient produits par l'insertion ou la délétion d'un motif de base (Kimura & Otha 1978). Cette spécificité a donné lieu au développement de statistiques adaptées à ce type de marqueur (Goldstein *et al.* 1995, Slatkin 1995, Michalakis & Excoffier 1996). Or, ces statistiques sont très sensibles au respect de ce modèle de mutation, nous avons donc vérifié que les allèles de chaque marqueur soient conformes au modèle de mutation par étapes.

Nous avons calculé la richesse et la diversité génétique de nos marqueurs. L'hétérozygotie est une mesure de la diversité génétique. Nous avons mesuré l'hétérozygotie observée ( $H_o$ ) et attendue ( $H_e$ ) de chaque couple marqueur/population (Nei 1973). La première mesure est simplement la proportion d'individus hétérozygotes pour un locus parmi les individus génotypés. La seconde est la fréquence théorique des individus hétérozygotes sous l'hypothèse que la population soit à l'équilibre d'Hardy-Weinberg<sup>12</sup> (EHW). Compte tenu du faible nombre d'individus génotypés dans nos populations ( $<10^{13}$ ), nous avons corrigé l'hétérozygotie attendue selon la méthode proposée par Nei (1978). À partir de ces valeurs corrigées, nous avons calculé l'indice de fixation  $f$  qui est un indicateur de l'écart d'une population à l'EHW (Weir & Cockerham 1984, Hamilton 2009, Holsinger & Weir 2009), ou de la présence d'allèles nuls pour un marqueur (Dakin & Avise 2004). Nous avons calculé les indices de fixation de chaque population à partir des moyennes d' $H_e$  et  $H_o$  calculées sur l'ensemble des marqueurs génotypés. Nous avons ensuite testé le déficit en hétérozygotes pour chaque couple marqueur/population et au sein de nos populations considérant l'ensemble de nos marqueurs par un test exact (Raymond & Rousset 1995). Le même test a été utilisé pour tester le déséquilibre de liaison génotypique entre paires de marqueurs au sein des 8 populations. L'ensemble de ces calculs a été effectué grâce au logiciel GENEPOP-4.1 développé par Raymond & Rousset (1995).

---

12 Hardy et Weinberg définissent une population idéale posant les hypothèses suivantes : (1) une population de taille infinie, (2) la panmixie, (3) l'absence de migration, (4) l'absence de mutation, (5) l'absence de sélection, (6) des générations non-chevauchantes. Dans ces conditions la fréquence des génotypes pour un locus donné est fixée dès la première génération. Ce modèle, irréaliste pour la plupart des espèces ligneuses, est la base à partir de laquelle sont étudiés les processus démographiques et évolutifs (Hamilton 2009).

13 Nous aurions pu nous passer de cette correction si nos échantillons avaient dépassé 50 individus par population (Hamilton 2009).

**Tableau 17** : Caractéristiques des 6 amorces polymorphes développées pour le *Spirotropis longifolia*. Motif : composition du motif microsatellite, le nombre de répétitions annoncé par la société GENOSCREEN est indiqué en indice ; **F** : brin sens (Forward), **R** : brin complémentaire (Reverse) , M13- : séquence M13 liée au brin sens (TGTAACGACGGCCAGT) ;  $T_H$  : Température d'hybridation (°C) ; Taille : longueur des fragments attendue indiquée par la société GENOSCREEN (pb) ; Allèles : longueur des allèles observés sur l'ensemble des 8 populations de *S. longifolia* (pb), leur fréquence allélique sur l'ensemble des populations est indiquée au dessous, l'allèle le plus fréquent est indiqué en gras ; Nb : nombre d'allèle microsatellite reconnus ;  $\epsilon_L$  : taux d'erreur lors de la lecture (%).

Locus	Motif	Amorces	$T_H$	Taille	Allèles	Nb	$\epsilon_L$
<i>Slon83</i>	(TC) <sub>10</sub>	<b>F</b> : M13-ATGGGGAATTGAACTTATATGAATG <b>R</b> : CAAAAGGAATAGCCAACAAATTC	60	112	(pb) 125 – <b>127</b> – 129 – 131 – 139 – 141 – 143 – 144 (%) 4 – <b>47</b> – 4 – 19 – 4 – 20 – 1 – 1	7	7%
<i>Slon86</i>	(TG) <sub>10</sub>	<b>F</b> : M13-TACAGTTCAGTCACTGTAAAGGGT <b>R</b> : GAAGTCATTTCTTCTCAGGAAATATAG	60	290	(pb) <b>308</b> – 310 – 312 (%) <b>49</b> – 32 – 19	3	8%
<i>Slon87</i>	(CT) <sub>11</sub>	<b>F</b> : M13-CCACATCAATTGTACGGCAC <b>R</b> : TGGTTATGGCTGATGAGCTG	53	102	(pb) 111 – <b>113</b> – 115 – 117 – 119 – 121 – 123 – 128 (%) 2 – <b>64</b> – 16 – 3 – 8 – 2 – 4 – 1	8	0%
<i>Slon88</i>	(CT) <sub>10</sub>	<b>F</b> : M13-CACCCACCATCTATCCAAGG <b>R</b> : TCTTGTGTTGCCTTTGAGTCTT	53	128	(pb) 137 – <b>141</b> – 143 (%) 18 – <b>76</b> – 6	3	0%
<i>Slon91</i>	(TCT) <sub>12</sub>	<b>F</b> : M13-CTCCCCCTCTTGGCTGAACTC <b>R</b> : AGGCGGCACACTTAAGATAA	60	114	(pb) 117 – <b>132</b> – 138 – 141 – 144 – 150 (%) 12 – <b>63</b> – 9 – 9 – 1 – 5	6	0%
<i>Slon92</i>	(CA) <sub>12</sub>	<b>F</b> : M13-CCCTGTCAAAACCTGTCAATC <b>R</b> : TGGCAACAGAGCAATTAGTCA	60	122	(pb) 134 – <b>135</b> – 136 – 137 – 138 – 139 – 143 (%) 5 – <b>44</b> – 1 – 7 – 7 – 33 – 1	-	22%

## II. Résultats

Les fragments que nous avons observés sont en moyenne plus longs que ce qu'annoncé par la société GENOSCREEN (15 pb en moyenne). Nous avons considéré que cet écart était attribuable à la différence entre les instruments de mesure (séquenceur) et considéré l'allèle ayant la fréquence allélique la plus élevée comme présentant le nombre de répétition identifié par la société GENOSCREEN. Ainsi pour le marqueur *Slon83* l'allèle que nous avons le plus fréquemment mesuré était long de 127 pb et nous avons supposé que pour cet allèle le motif microsatellite TC était répété 10 fois, etc.

La taille des allèles observés ne correspond pas toujours à l'insertion ou la délétion d'un multiple du nombre de bases du motif en partant de l'allèle le plus fréquent. Pour un marqueur donné, ces allèles sont en général très peu fréquents dans notre échantillon (<1%) et nous avons considéré que ces allèles devaient être rapprochés de l'allèle le plus fréquent qui leur était le plus proche (mesurant en général 1 pb de moins). Ces allèles sont d'autant plus fréquents que le taux d'erreur est élevé, à l'image du marqueur *Slon92* (tableau 17, p.128). Nous soupçonnons que ce marqueur ne suit pas le même modèle de mutation qu'un microsatellite classique, aussi avons nous choisi de l'écarter des analyses ultérieures.

Nous n'observons pas de déséquilibre de liaison significatif (au seuil de 5%) entre nos marqueurs ni au sein des populations, ni lorsqu'elles sont considérées dans leur ensemble.

La richesse allélique moyenne de nos marqueurs calculée à partir des allèles microsatellites ainsi reconnus est de 5,4 allèles. L'hétérozygotie attendue de nos marqueurs varie de 0,39 à 0,7 ; elle est minimale pour le marqueur *Slon88* pour lequel l'allèle 141 pb représente plus de 85% des allèles dans la moitié de nos populations.

Un déficit significatif en individus hétérozygotes est détecté au seuil de 5% pour le marqueur *Slon83* dans la moitié des populations (AYA, AYM, GRG, SLF), toutes situées dans le bassin de la Sinnamary. Un même déficit est observé pour le marqueur *Slon91*, mais uniquement dans la population AYM. De plus, les marqueurs *Slon88* et *Slon91* sont monomorphes dans au moins une population. Toutes populations confondues, on retrouve un déficit significatif d'hétérozygote pour les marqueurs *Slon83* et *Slon91* (tableau 18, p.130). Aucune population ne présente de déficit en hétérozygote significatif sur l'ensemble des marqueurs.

**Tableau 18** : Richesse, diversité et coefficient de fixation pour chaque marqueur dans chaque population.  $N_A$  : richesse allélique ;  $H_o$  : hétérozygotie observée ;  $H_e$  : hétérozygotie attendue ;  $f$  : indice de fixation ;  $f_{MULT}$  : indice de fixation multiloci.

Population	<i>Slon83</i>				<i>Slon86</i>				<i>Slon87</i>				<i>Slon88</i>				<i>Slon91</i>				<i>All</i>
	$N_A$	$H_o$	$H_e$	$f$	$N_A$	$H_o$	$H_e$	$f$	$N_A$	$H_o$	$H_e$	$f$	$N_A$	$H_o$	$H_e$	$f$	$N_A$	$H_o$	$H_e$	$f$	$f_{MULT}$
AYA	4	0,43	0,74	<b>0,40</b> *	3	0,50	0,49	-0,02	3	0,50	0,54	0,08	2	0,75	0,5	-0,56	3	0,25	0,42	0,42	0,09
AYM	6	0,38	0,73	<b>0,51</b> *	3	0,71	0,62	-0,17	3	0,43	0,38	-0,13	2	0,38	0,33	-0,17	3	0,13	0,59	<b>0,80</b> *	0,25
CVX	3	0,63	0,54	0,32	3	0,38	0,51	0,28	2	0,13	0,12	0	2	0,17	0,17	0	2	0,38	0,53	0,3	0,10
GRG	4	0,25	0,77	<b>0,69</b> *	2	0,67	0,55	-0,25	5	0,63	0,68	0,09	3	0,33	0,53	0,39	1	-	-	-	0,25
PMT	4	0,33	0,87	0,67	2	0,50	0,43	-0,2	4	1,00	0,75	-0,41	1	-	-	-	3	0,25	0,46	0,5	0,16
PSE18	3	0,29	0,38	0,27	3	0,33	0,53	0,4	3	0,57	0,65	0,13	3	0,43	0,54	0,22	3	0,29	0,60	0,55	0,30
PSE24	4	0,38	0,65	0,44	3	0,38	0,51	0,28	3	0,75	0,54	-0,42	1	-	-	-	2	0,25	0,40	0,4	0,17
SLF	4	0,25	0,59	<b>0,59</b> *	3	0,88	0,58	-0,58	5	0,63	0,68	0,08	2	0,71	0,49	-0,5	2	0,38	0,53	0,3	0

### III. Discussion

Le recours aux entreprises spécialisées dans le développement de marqueurs microsatellites est de plus en plus courant, l'amélioration des techniques de séquençage ayant permis une augmentation du volume de données produites et une réduction du coût de l'opération. Il s'est avéré nécessaire dans le cas du *Spirotropis longifolia* où les méthodes classiques n'ont pas donné de résultats positifs. En un temps à peu près équivalent, la société GENOSCREEN a produit 14 fois plus de séquences que la méthode d'isolement par transformation bactérienne que nous avons entreprise. Le budget de l'opération (3795 €) est par ailleurs relativement modeste et peut-être en grande partie compensé par les économies réalisées sur la consommation de matériel courant (notamment polymère et fluorochrome utilisés lors du séquençage et du génotypage). Ces entreprises représentent donc une solution efficace pour développer un lot de marqueurs en un temps limité.

Cependant, malgré le nombre de fragments séquencés, la création de marqueurs microsatellites directement opérationnels n'a pas un très bon rendement. Près de la moitié des 95 paires d'amorces n'ont pas donné de produit d'amplification en suivant un protocole standard ( $T_H = 53^\circ\text{C}$ ). Un certain nombre de ces séquences pourraient néanmoins fournir des marqueurs opérants par l'optimisation de la température d'amplification des  $T_H$  ou la redéfinition des paires d'amorces, mais ces étapes n'ont pu être menées à bien dans le temps imparti.

Nous avons suivi les recommandations proposées par Selkoe & Toonen (2006) pour vérifier la qualité de 11 marqueurs ayant passé le test d'amplification. Cinq d'entre eux ont été écartés dès la première étape car ils généraient des produits d'amplification multibandes. Le marqueur *Slon92* a lui aussi été écarté car il présentait un taux d'erreur de lecture trop important et des allèles non conformes au modèle de mutation par étapes (Kimura & Otha 1978) que sont supposés suivre les microsatellites. Cette non-conformité peut induire un biais important dans le calcul des statistiques spécialisées pour ce type de marqueur (Slatkin 1995, Michalakis & Excoffier 1996, Balloux & Lugon-Moulin 2002). Pour les 5 marqueurs restants (*Slon83*, *Slon86*, *Slon87*, *Slon88*, *Slon91*) le taux d'erreur de lecture est inférieur à 10 %. Nous n'avons pas mis en évidence de déséquilibre de liaison entre eux, ils sont indépendants les uns des autres.

La richesse allélique de nos marqueurs n'est pas très élevée (5,6 allèles en moyenne) mais se trouve dans la fourchette des valeurs observées pour d'autres espèces fréquentes en forêt guyanaise. Les marqueurs développés pour *Dicorynia guianensis*, *Vouacapoua ameri-*

*cana*, *Sextonia rubra*, *Carapa guianensis* présentent en moyenne une richesse allélique supérieure à 8 allèles, certains marqueurs pouvant atteindre 24 allèles (Dutech *et al.* 2004, Hardesty *et al.* 2005, Cloutier *et al.* 2007), alors que d'autres espèces peuvent présenter des valeurs bien plus faibles (*e.g.* *Ficus insipida* : 3, (Vignes *et al.* 2006)). La richesse allélique est généralement corrélée au nombre de répétitions du motif microsatellite (Dutech *et al.* 2004). Celui annoncé par la société GENOSCREEN pour nos marqueurs n'était pas très élevé ( $\approx 10$ ), il n'est donc pas étonnant que nos marqueurs ne soient pas très riches. Par ailleurs, nous n'avons testé ces amorces que sur 60 *Spirotropis longifolia* et le génotypages d'un plus grand nombre d'individus pourrait révéler de nouveaux allèles.

Trois des cinq marqueurs présentent un déficit en hétérozygote vis-à-vis de l'EHW dans deux populations au moins. Deux interprétations sont possibles pour expliquer ce déficit : (1) les plaques pourrait être constituées d'agrégats ayant été isolés génétiquement (*e.g.* par la distance), dans ce cas le déficit en hétérozygote révélerait un effet Wahlund caché<sup>14</sup>. Mais nous avons montré que la progression de la population de *Spirotropis longifolia* se fait probablement de proche en proche (chapitre III), ce qui limite l'apparition d'un effet Wahlund. (2) Ce déficit peut également indiquer une certaine consanguinité au sein de ces populations qui pourrait être causée par l'isolement des différentes plaques de *Spirotropis longifolia*. Néanmoins il faut rester prudent avec cette interprétation. Le nombre d'individus inclus dans l'analyse est restreint, notre objectif initial étant avant tout d'explorer le polymorphisme de nos marqueurs. Par ailleurs, ces déficits ne sont généralement pas concomitants entre marqueurs, ce qui serait attendu en cas de consanguinité avérée.

Le déficit en hétérozygotes pourrait aussi s'expliquer par la présence d'allèles nuls (Dakin & Avise 2004, De Woody *et al.* 2006, Selkoe & Toonen 2006). Ces allèles ne peuvent être amplifiés lors de la PCR et ne sont donc jamais repérés lors de la chromatographie. Un individu hétérozygote comportant cet allèle paraît donc homozygote puisqu'un seul de ses allèles est identifié. Le facteur le plus évident à l'origine d'allèles nuls est le cas d'une mutation au niveau de la séquence complémentaire de l'amorce. Cette dernière ne pouvant s'hybrider à la matrice, elle ne pourra initier sa réplication et l'allèle ne sera pas observé. Un autre est connu sous le nom de « large allele dropout ». Lors du processus d'amplification les allèles courts ont plus de chance d'être synthétisés dans leur totalité au cours des cycles de PCR. Ils

---

14 Wahlund (1928) formalise l'écart à l'hypothèse de panmixie supposé par l'EHW en démontrant que considérer deux populations, échangeant peu de gènes et ayant leur fréquence allélique propre, comme une seule et même population conduit à observer un déficit en hétérozygote vis-à-vis de l'EHW. Dans le modèle qu'il décrit, Wahlund considère que l'isolement des populations par la distance est responsable de faible flux de gène.

sont donc favorisés vis-à-vis des allèles plus longs et risquent de dominer le produit d'amplification.

Il n'existe pas de méthode simple pour repérer la présence d'allèles nuls et les gérer par la suite. L'étude de la généalogie est la méthode la plus sûre (Dakin & Avise 2004, De Woody *et al.* 2006) mais elle nous est inaccessible et demanderait une logistique trop importante pour être réalisée en conditions naturelles. La conception de nouvelles paires d'amorces, complémentaires d'une autre séquence est envisageable mais hasardeuse et ne réglerait pas la problème du « large allele dropout ».

L'approche la plus adaptée à l'étude des populations naturelles serait probablement l'approche multilocus. Si plusieurs marqueurs respectent les proportions de l'EHW, on peut raisonnablement penser que l'ensemble de la population est à l'équilibre. On peut ainsi identifier les marqueurs pour lesquels les écarts sont flagrants (De Woody *et al.* 2006). C'est peut-être le cas du marqueur *Slon83* qui présente un déficit en hétérozygotes dans la moitié des populations alors que les marqueurs *Slon86*, *Slon87* et *Slon88* semblent à l'EHW. Plusieurs logiciels libres permettent de tester la présence d'allèles nuls et de calculer leur fréquence dans la population (*e.g.* GENEPOP, MICRO-CHECKER, FREE-NA) (Raymond & Rousset 1995, Van Oosterhout *et al.* 2004, Chapuis & Estoup 2007), mais les effectifs de nos populations étaient trop réduits pour obtenir des tests performants.

Notons qu'il existe très peu d'études sur l'erreur d'interprétation que pourraient engendrer les allèles nuls (Chapuis & Estoup 2007). Lorsqu'ils sont explicitement pris en compte, on évalue généralement leur fréquence et ils sont traités comme les autres allèles. Mais cela revient à négliger leur variabilité (Dakin & Avise 2004, De Woody *et al.* 2006). Aussi est-il plutôt recommandé d'écarter ces marqueurs des analyses, en particulier si l'on souhaite étudier la structure génétique spatiale à fine échelle ou si l'on s'intéresse à l'assignation de parenté (Dakin & Avise 2004).



## IV. Conclusions

Nous avons identifié 5 marqueurs microsatellites polymorphes susceptibles d'être employés pour l'étude génétique de *Spirotropis longifolia*. Selon Cavers *et al.* (2005), ce lot de microsatellites est suffisant pour étudier la structuration génétique spatiale des populations à l'échelle locale et régionale. Des tests complémentaires sur un plus grand nombre d'individus par population seront néanmoins nécessaires pour vérifier qu'ils ne présentent pas d'allèles nuls, auquel cas ils devraient être mis à l'écart. En outre, un grand nombre de séquences microsatellites ont été identifiées et plusieurs dizaines de paires d'amorces restent à optimiser. Cette base de données est à s'enrichir dans les années à venir.

## **Chapitre V : Discussion générale**

## I. Où se place-t-elle parmi les espèces monodominantes ?

Cette étude est la première à traiter de la monodominance du *Spirotropis longifolia* et à étudier son écologie. Le *S. longifolia* est avant tout une espèce à répartition agrégée. À notre connaissance, il n'a jamais été observé d'individu de *S. longifolia* isolé en Guyane française et les planches d'herbiers que nous avons pu consulter mentionnent généralement son abondance dans le peuplement. Dans chaque station que nous avons visitée, nous avons toujours constaté une transition très brève entre la plaque de *S. longifolia* et la forêt adjacente dont il paraît virtuellement absent. En forêt guyanaise, l'agrégation des effectifs est courante, 22 des 28 espèces dont Collinet (1997) a analysé la répartition sur le dispositif de Paracou ont une répartition agrégée. Pour 17 d'entre elles, cette agrégation aboutit à la formation de plaques de densité locale supérieure la moyenne (e.g. : *Eperua falcata* : 42 ind.ha<sup>-1</sup>, *Licania alba* : 33 ind.ha<sup>-1</sup>, *Sloanea cf. guianensis* : 31 ind.ha<sup>-1</sup>, *Sagotia racemosa* : 25 ind.ha<sup>-1</sup>). Mais aucune de ces espèces ne rivalise avec la densité du *S. longifolia*. Sur nos parcelles d'inventaire, nous avons mis en évidence une très forte dominance du *S. longifolia*, ce dernier pouvant constituer de 56 à 74% des arbres supérieurs à 10 cm de D<sub>130</sub>, soit des densités 7 à 10 fois supérieures aux espèces les plus agrégées citées (300 ind.ha<sup>-1</sup>). Ces valeurs placent le *S. longifolia* parmi les 10 espèces dont la monodominance en forêt de terre ferme est la plus forte. La monodominance du *S. longifolia* interpelle donc non seulement par son importance mais aussi par le contraste qu'elle produit avec les autres espèces d'arbre qui la côtoient. Mais au delà de ce constat, que peut-on attendre de ce nouvel exemple de forêt monodominante ? Pour répondre à cette question, nous allons replacer le *S. longifolia* au sein de la classification de la monodominance que nous avons établie dans l'introduction.

### A. Le *Spirotropis longifolia* : une espèce spécialisée ?

Plusieurs observations suggèrent que le *Spirotropis longifolia* est lié à des sols amincis présentant un certain degré d'hydromorphie. Ses populations sont fréquemment situées à proximité d'une petite crique, d'un bas-fond ou de Djougoung-Pété, et nous n'avons jamais observé de *S. longifolia* sur des sols à drainage vertical libre. Nous avons recueilli deux noms vernaculaires pour cette espèce, l'un en langue Sranan Tongo<sup>15</sup> : « Wata-tiki », auprès des ouvriers de l'ONF (Brunaux, ONF, comm. pers.), l'autre en langue Arekuna<sup>16</sup> : « Turä-yek », sur les herbiers de Bernardi (Bernardi #1692), que nous traduisons par « arbre de rivière »<sup>17</sup>.

15 Le Sranan Tongo est la langue officielle du Surinam. C'est un créole de base néerlandaise.

16 Les Arekuna sont un peuple amérindien qui habite à la frontière entre le Guyana et le Venezuela. Leur langue est rattachée aux langues karibbes.

17 « Wata-tiki » dérive de l'anglais « water stick » : bâton d'eau. Nous n'avons pas eu accès à un dictionnaire bilingue Arekuna vs langue européenne, mais avons pris la liberté de traduire « Yek » par « arbre », car il

Cette indication est, bien sûr, à considérer avec précaution (Conklin 1962), en Guyane plus qu'ailleurs un nom vernaculaire peut correspondre à plusieurs espèces (Lescure 1984), mais ils concordent avec nos observations de terrain. Par ailleurs, on pourrait reconnaître au *S. longifolia* une certaine adaptation à la vie en bas-fond. La production d'un épais système racinaire, comme posées sur le sol, ou le dôme de racines créé par la prolifération de racines adventives à la base des troncs pourraient être interprétés comme une alternative au pneumatophores. En cas d'inondation du bas fond, une partie de ce système resterait en effet toujours en conditions aérobies tandis que le dense enchevêtrement de racines permettrait de maintenir l'alimentation en eau par capillarité. De plus, sa capacité à marcotter pourrait être une réponse à un environnement dans lequel le couvert forestier est instable et soumis aux chablis (Morneau 2007) et, en forêt tropicale humide, les espèces capables de marcotter se rencontrent souvent sur des sols hydromorphes (e.g. *Tetramerista glabra* - Theaceae (Gavin & Peart 1999), *Dryobalanops rappa* - Dipterocarpaceae (Yamada & Suzuki 2004), *Scaphium longiflorum* - Sterculiaceae (Yamada *et al.* 2001), *Taralea cf. oppositifolia* (F. Hallé, comm. pers.)). Mais la relation entre ces contraintes édaphiques et le *S. longifolia* sont-elles si intimes qu'elles puissent expliquer sa monodominance ?

Au sein d'une même station, nous avons montré que le *S. longifolia* était capable de coloniser les reliefs depuis le bas-fond jusqu'au sommet, s'exposant ainsi à des contraintes de drainage variées. De plus, sa monodominance ne semble pas être affectée par les variations de la couverture édaphique (chapitre III). Les sols des deux sites d'études que nous avons choisis pour évaluer la monodominance du *S. longifolia* diffèrent par leur origine pétrographiques, par leur texture ainsi que par leur fertilité chimique (chapitre II). Par ailleurs, les différences observées entre nos deux sites sont plus importantes que les différences observées entre la forêt dominée et la forêt non dominée adjacente. On ne peut donc pas expliquer la monodominance du *S. longifolia* par des conditions édaphiques singulières ni le qualifier de sténobionte au contraire d'un arbre de mangrove ou de forêts inondée.

En Guyane, les sols amincis et hydromorphes peuvent effectivement limiter l'installation de certaines espèces (e.g. *Boco prouensis*, *Licania canescens*, *Chrysophyllum prieurii*, (Lescure & Boulet 1985)) et une légère diminution de la diversité peut être observée (Sabatier *et al.* 1997, Paget 1999). Néanmoins, les cortèges floristiques qui sont associées aux sols amincis sont encore très diversifiés, comme l'attestent nos parcelles de comparaison (141-183 esp. ha<sup>-1</sup>). Il semble donc peu probable que les conditions édaphiques constituent une barrière

---

figure dans plusieurs noms vernaculaires d'espèces ligneuses rapportés par Bernardi, et de rapprocher « Turä » du mot « Tunna » qui signifie en Wayana, autre langue Karibbe, la rivière (Fleury, MNHN, comm. pers.).

environnementale à l'installation d'une forêt plus diversifiée. Les communautés dominées par le *S. longifolia* conservent d'ailleurs une certaine richesse spécifique (63-90 esp.ha<sup>-1</sup>). Nous plaçons donc la monodominance du *S. longifolia* dans la catégorie des monodominances en communauté riche.

## **B. *Spirotropis longifolia* et perturbation**

Aucune des courbes de distribution en classe de  $D_{130}$  du *Spirotropis longifolia* dans les quatre parcelles dominées ne présente un déficit en petites classes de  $D_{130}$  (10 et 15 cm) caractéristique d'un peuplement héliophile sénescant (chapitre II), par ailleurs nous avons montré que la répartition des individus considérés comme les plus jeunes (stade MONO) était indépendante de la répartition des individus considérés comme plus âgés (MONO<sub>R</sub>, TAILLIS<sub>A</sub> et TAILLIS<sub>B</sub> ; chapitre III). Ces éléments laissent à penser que le *S. longifolia* serait capable de recruter sous son propre couvert.

Hormis son système racinaire superficiel et sa plasticité phénotypique, le *Spirotropis longifolia* ne présente aucun caractère propre aux espèces pionnières (Swaine & Whitmore 1988). Ses graines sont dispersées par autochorie à faible distance du pied parental et germent rapidement. Cette vitesse de germination est probablement un moyen pour le *S. longifolia* de se prémunir contre un effet densité-dépendance (Janzen 1970, Connell 1971) en réduisant leur période d'exposition aux insectes (Hammond *et al.* 1999). En contrepartie, elle limite probablement la dispersion secondaire par les animaux, la reprise d'une graine déjà germée étant plus difficile. La vitesse de germination est d'ailleurs considérée comme une adaptation Cette rapidité de germination est d'ailleurs Ses feuilles sont rarement consommées ce qui suggèrent qu'elle dispose de défenses chimiques, son bois est très dense et les plantules peuvent rentrer dans une phase d'attente prolongée (illustration 51, p.141). Par ailleurs, un relevé des juvéniles ( $2\text{ cm} \leq D_{130} < 10\text{ cm}$ ) installé au centre de la parcelles Ps1' sur une surface de 4000 m<sup>2</sup> (20 x 100 m) a révélé que le *Spirotropis longifolia* représente 35% des juvéniles sur cette parcelle (Fonty *et al.* 2011). De plus, nous avons observé une relation positive entre la densité relative du *Spirotropis longifolia* au stade juvénile et la densité relative du *S. longifolia*  $\geq 10\text{cm}$  de  $D_{130}$  (Fonty *et al.* 2011). Il semble donc évident que le *S. longifolia* est capable de recruter sous son propre couvert et que sa monodominance puisse ainsi se perpétuer *in situ*.

Nous concluons donc que la monodominance du *Spirotropis longifolia* relève avant tout de son interaction avec le reste de la communauté plus que de facteurs environnementaux. Nous allons donc maintenant nous pencher sur la nature des interactions.

## II. Les stratégies du *Spirotropis longifolia* ?

### A. Floraison et fructification massive

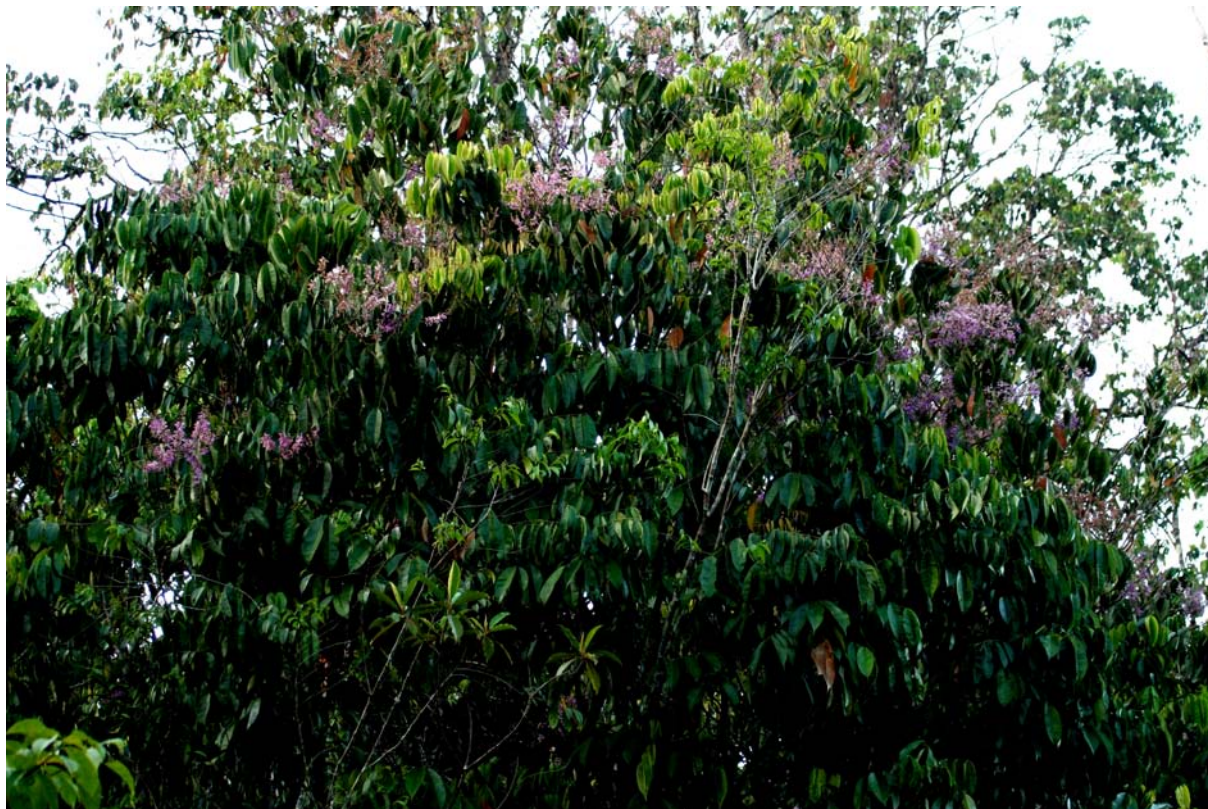
La synchronie de la floraison et de la fructification pourrait fournir certains avantages compétitifs aux espèces qui l'exhibent (Kelly & Sork 2002). Les événements de floraison massive peuvent être essentiels à une pollinisation efficace notamment en permettant le croisement entre individus qui limite les risques de consanguinité et sont essentiels aux espèces auto incompatibles (Kelly & Sork 2002). Ces événements peuvent aussi être essentiels aux espèces pollinisées par les animaux en améliorant l'attraction des pollinisateurs (Augspurger 1981). La fructification massive succède généralement à la floraison massive bien que ces événements puissent être indépendants (Sabatier 1983). Le principal avantage d'une fructification synchrone serait alors de permettre la survie d'une fraction de la cohorte graine tandis que le reste de la production mènerait les prédateurs à satiété (Janzen 1971, Augspurger 1981).

Des événements de fructification massive ont été observés pour certaines espèces monodominantes (*e.g.* *Quercus oleioides* (Boucher 1981), *Gilbertiodendron dewevrei* (Hart 1995, Blake & Fay 1997), *Dicymbe corymbosa* (Henkel *et al.* 2005), *Microberlinia bisulcata* (Newbery *et al.* 2006), *Brosimum rubescens* (Marimon & Felfili 2006)), mais l'avantage effectif pour la monodominance est mitigé. Lors des événements de fructification massive, certains auteurs observent effectivement une diminution de la prédation des germinations (Boucher 1981, Hart 1995, Henkel 2003), notamment par les grands prédateurs sédentaires (*e.g.* mammifères). Mais il arrive aussi que la concentration de cette ressource attire toute une variété de prédateurs rendant caduc le mécanisme de satiété évoqué plus haut (Blake & Fay 1997). De plus, la prédation par les insectes ne semble pas être affectée par les événements de fructification massive, au contraire, elle génère des dégâts considérables (Hart 1995). Nous estimons donc que ce mécanisme n'est probablement pas une clef de voûte de la monodominance.

Des événements de floraison massive nous ont été rapportés pour le *Spirotropis longifolia* (Chapitre I), mais nous n'en avons pas observés de 2008 à 2011. Ces floraisons massives peuvent être particulièrement importante pour limiter l'exposition des populations à la dépression de consanguinité. Avril 2009, fut la plus importante période de fructification à laquelle nous avons assisté, notamment à montagne des Chevaux. Les fruits de plusieurs individus arrivèrent à maturité simultanément, mais la totalité du peuplement était loin d'être concernée. Localement des tapis de germinations (illustration 50, p.141) ont été constitués dès la chute

des





**Illustration 50 :** *Spirotropis longifolia* en fleur à montagne des Chevaux en septembre 2009. Cet individu était un taillis constitué de plusieurs axes de  $D_{130}$  supérieur à 5 cm, plusieurs d'entre eux étaient en fleur. (photographie : É. Fonty)



**Illustration 51 :** Tapis de plantules de *Spirotropis longifolia* installées après la fructification d'avril 2009, la photographie a été prise en septembre de la même année. (photographie : É. Fonty)



graines. Un suivi régulier sur plusieurs années permettrait probablement d'observer à nouveau un événement de reproduction massive.

## **B. “mycorrhiza hypothesis”**

Étant donnée l'importance que la “mycorrhiza hypothesis” a eu sur les recherches concernant la monodominance (*cf.* Introduction), il nous était impossible de ne pas la considérer pour le *Spirotropis longifolia*. Cette hypothèse, formulée par Connell & Lowman (1989), se base sur l'observation qu'un grand nombre d'espèces monodominantes appartiennent à la tribu des Detarieae (Cæsalpinoideae) et établissent une symbiose ectomycorhizienne (ECM), dans un contexte où la grande majorité des espèces tropicales établissent presque exclusivement une symbiose endomycorhizienne (ENM) (Janos 1980). Tels que le résumant Connell & Lowman (1989, tableau 4 et p.99-103), les avantages que pourrait apporter l'ECM vis-à-vis de l'ENM sont multiples : (1) une meilleure exploitation des ressources disponibles, (2) une meilleure protection de l'hôte vis-à-vis des pathogènes (3) une modification de la communauté microbienne en faveur de la plante hôte, ce qui (3a) limiterait l'installation des autres espèces par exclusion compétitive de leur partenaire (ENM) et (3b) faciliterait l'installation de ses propres recrues par transfert de matière organique via le réseau mycorhizien. À ces avantages s'ajoute le fait que (4) le réseau mycorhizien puisse servir de réserves utilisées lors d'événements de fructification massive (Newbery 2005). À ce jour, la seule véritable démonstration de l'avantage compétitif que fournit l'ECM à une espèce monodominante est apportée par l'expérience de Mac Guire (2007) sur le *Dicymbe corymbosa*. Cette auteur observa un plus fort taux de mortalité et une plus faible croissance des plants de cette espèce isolés du réseau mycorhizien par des sacs de toile fine.

Nous avons mis en évidence la capacité du *Spirotropis longifolia* à établir une ENM (chapitre I), en revanche nous n'avons jamais observé d'ECM sur cette espèce. Il n'est pas exclu que l'on découvre un jour que le *S. longifolia* soit ectomycorhizé, ces deux symbioses ne sont pas exclusives comme le prouve d'ailleurs le cas du *Dicymbe corymbosa* (Mac Guire *et al.* 2008). Néanmoins, les individus sur lesquels nous avons réalisé nos observations étaient tous issus de peuplements monodominants, or, selon les mécanismes décrits par Connell & Lowman (1989), si la “mycorrhiza hypothesis” avait été déterminante pour la monodominance du *S. longifolia*, tous les individus de la population monodominante devraient être colonisés par le champignon symbiotique. Nous concluons donc que la monodominance du *S. longifolia* ne relève pas de la “mycorrhiza hypothesis”, du moins en ce qui concerne la capture des nutriments et le soutien aux juvéniles.

### C. La réitération et reproduction végétative

Il est largement admis que les trouées (“gap”), qu’elles soient produites par la chute d’un arbre (chablis) ou d’une partie de son houppier (volis), jouent un rôle structurant majeur dans la dynamique de régénération et la composition des communautés forestières (Hartshorn 1980). Ces perturbations génèrent des opportunités pour l’installation de nouveaux individus d’espèces aux tempéraments variés (Grubb 1977) ; la juxtaposition de petites unités de régénération (20-200m<sup>2</sup>) produit les partons de diversité observés (Denslow 1980, Denslow 1987). Mais dans ce modèle, on néglige généralement le maintien d’un des individus comme une autre force majeure façonnant la communauté.

En complément du concept de niche de régénération (Grubb 1977), Bond & Midgley (2001) ont développé celui de « niche de persistance », i.e. « la capacité d’une plante établie à se maintenir in situ », et ont souligné l’importance qu’elle pouvait avoir sur la richesse en espèces des communautés végétales. De la même manière que la trouée joue un rôle déterminant dans le concept de niche de régénération, la réitération (“sprouting” stricto sensu<sup>1</sup>) et la reproduction végétative jouent un rôle déterminant dans le concept de niche de persistance.

La réitération est définie par Oldemann (1974) (p.37) comme « l’apparition d’axes latéraux (ci-après rejets<sup>18</sup>) traduisant des séquences de différenciation mises en place lors de la réalisation du modèle ; qu’elles soient latérales, qu’elles résultent de la dédifférenciation d’un méristème terminal, ou qu’elles proviennent d’une néoformation de méristèmes, ces séquences traversent une phase de latence avant de mener à la réalisation d’une architecture partiellement ou totalement conforme au modèle initial ». Par ce biais, les plantes ont la capacité de retrouver un stade ontogénique moins avancé (réjuvénation) et de maintenir leur place dans la communauté.

La reproduction végétative constitue un cas particulier de réitération en ceci que les rejets peuvent acquérir leur indépendance et participent à la survie ou à la multiplication de l’individu génétique (genet) dans la communauté (Jeník 1994). Elle couvre un grand nombre de modalités que Jeník (1994) groupe en 2 catégories<sup>19</sup>. Il définit tout d’abord (1) la reproduction végétative primaire, pour laquelle le développement des ramets fait partie du développement architectural de la plante, et illustre ce groupe en évoquant les arbres polyaxiaux suivant les modèles de Tomlinson, Shoute ou Mac Clure (Hallé *et al.* 1978). Jeník (1994) définit

---

<sup>18</sup> NDLA

<sup>19</sup> Dans son article original Jeník (1994) place la réitération *sensu* Oldeman comme une troisième catégorie de reproduction végétative mais reconnaît lui-même que la réitération n’implique pas l’indépendance du rejet vis-à-vis du pied parental et qu’en conséquence ces concepts devraient être considérés comme parallèles.

ensuite (2) la reproduction végétative opportuniste pour laquelle les ramets sont mis en place, soit à partir de méristèmes dédifférenciés, soit à partir de méristèmes adventifs, suite à un déséquilibre de l'arbre (sénescence, stress hydrique, herbivorie, chablis, pathogènes ...).

La simple reproduction végétative n'implique pas nécessairement la dispersion des ramets (*e.g.* un taillis peut se morceler, mais les ramets occuperont à peu près le même espace que le pied parental). Sans dispersion, la reproduction végétative joue un rôle très similaire à la réitération *sensu* Oldemann (1974), mais si un processus de dispersion s'y additionne (*e.g.* marcottage), la reproduction végétative devient une véritable stratégie de colonisation de l'espace. C'est pourquoi nous souhaitons ajouter aux catégories définies par Jeník (1994) la notion de propagation végétative, qui implique la dispersion des ramets à distance du pied parental et permet à un genet de coloniser un espace qu'il n'aurait pu atteindre par le seul développement de son module initial.

Dans les écosystèmes fréquemment perturbés (incendies, coups de vent, glissements de terrain ...), où la reproduction est la plus flagrante, l'impact de la niche de persistance sur la communauté végétale a fait l'objet de nombreux travaux (Boucher *et al.* 1990, Kauffman 1991, Sakai *et al.* 1997, Van Bloem *et al.* 2005, Otterstrom *et al.* 2006, Keith *et al.* 2007, Nzunda *et al.* 2008). Les forêts tempérées sont aussi bien documentées à ce sujet (Johnston & Lacey 1983, Read & Hill 1985, Koop 1987, Ohkubo 1992, Jeník 1994, Del Tredici 2001, Paillet 2002, Dietze & Clark 2008). En revanche, la niche de persistance a été relativement négligée dans la compréhension de la dynamique des forêts tropicales humides ; lorsque ce mécanisme a été pris en compte, la question fut principalement abordé sous l'angle de la réitération après perturbation (Putz *et al.* 1983, Putz & Brokaw 1989, Paciorek *et al.* 2000, Poorter *et al.* 2010), la reproduction végétative quant à elle étant supposée très peu fréquente en forêt tropicale (Richards 1996, mais consulté Jeník (1994) pour un certain nombre d'exemple dans la famille des Arecaceae). Nous pensons que les étonnantes capacités du *Spirotropis longifolia* à produire des rejets sont liées à sa monodominance par la niche de persistance. Si des espèces ayant une stratégie de réitération efficace contribuent à maintenir de la diversité en cas de perturbation à large échelle ou récurrente, la présence de ces mêmes espèces dans un écosystème où les perturbations sont de faible intensité (*e.g.* les forêts tropicales humides) peuvent avoir un impact négatif sur la diversité. Par la perpétuelle réjuvenation de leurs axes, ces espèces maintiennent leur position dans la communauté bloquant ainsi la niche de régénération aux autres espèces. Kruger & Midgley (2001) ont observé, dans les forêts du Cape (Afrique du Sud), une corrélation négative entre l'abondance des espèces produisant des rejets



**Illustration 53** : Champignons lignivores observés sur des tronc de *Spirotropis longifolia*. (a) cf. *Fomes* sp. (Polyporaceae), l'arbre portant ces carpophores était encore en vie et n'avait pas de rejets ; (b) *Xylaria* sp. (Xylariaceae), le tronc portant ces carpophores était mort mais un rejet avait remplacé l'axe principal. (Détermination : M. Ducousso, LSTM, comm. pers. ; photographie : É. Fonty)



**Illustration 52** : Vue de la canopée de la population de *Spirotropis longifolia* de montagne des Chevaux. (photographie : É. Fonty)

et la richesse spécifique, montrant ainsi la réalité d'un tel phénomène. Par ailleurs, la capacité de produire des rejets est signalée pour quelques espèces monodominantes tropicales : *Eusideroxylon zwageri* (Lauraceae) (Whitten *et al.* 2000, Irawan 2004), *Dicymbe altsonii* (Cæsalpinoideae) (Isaacs *et al.* 1996, Zagt *et al.* 1997), *D. corymbosa* (Cæsalpinoideae) (Henkel 2003, Woolley *et al.* 2008).

Les deux espèces de *Dicymbe* forment elles aussi des peuplements monodominants sur le bouclier guyanais, mais ne sont pas phylogénétiquement proche du *Spirotropis longifolia*. Ces deux espèces sont également ectomycorhizée (Henkel *et al.* 2002), et cette symbiose est apparemment impliquée dans un recyclage efficace de la matière organique de la litière piégée par les rejets et surtout de ses troncs pourrissants (Mayor & Henkel 2006, Woolley *et al.* 2008). Un mécanisme similaire pourrait être à l'œuvre chez le *S. longifolia*. Nous avons fréquemment observé la production de racines adventives opportunistes visiblement en vue d'exploiter des pools de matière organique (illustration 54, p.147) ; la formation des dômes de racines à la base des rejets peut également être interprétée en ce sens.

Nous ne savons pas ce qui initie la transformation du *Spirotropis longifolia* depuis son port d'arbre forestier classique jusqu'à son port en taillis. Nous l'avons vu, la réitération est généralement une réponse à un stress. Dans le cas du *Dicymbe corymbosa*, l'axe principal est souvent fragilisé par un champignon lignivore (*Phelinus robustus*) qui colonise le coeur et provoque sa chute. La limite entre champignon saprophyte et champignon parasite est ténue (Thomma 2003, Winder & Shamoun 2006) aussi Woolley *et al.* (2008) suggèrent que la capacité à produire des rejets du *D. corymbosa* soit une réponse évolutive à l'infection quasi systématique, par *P. robustus*. Des champignons lignivores ont aussi été observé sur le *Spirotropis longifolia* (illustration 52, p.145 ), mais nous ne savons pas dans quelle mesure ils sont impliqués dans la perte de l'axe principal. Une autre hypothèse est envisageable pour expliquer la perte de l'axe principal. Le *Spirotropis longifolia* est une espèce de petite stature qui se placerait parmi les espèces du sous-bois (Collinet 1997). Lorsqu'il ne domine pas le peuplement, il atteint le sous-étage et son houppier reste souvent surplombé par celui des autres espèces ; dans ces conditions, il est relativement protégé contre l'évapotranspiration. Par ailleurs, étant fréquemment associé aux conditions d'hydromorphie, on peut supposer qu'il ait tendance à moins bien réguler sa transpiration que d'autres espèces, la ressource en eau étant potentiellement moins limitante. Si le houppier de l'arbre surplombant celui du *S. longifolia* vient à disparaître, la demande évaporative serait alors plus importante, ce qui pourrait générer des embolies dans le tronc du *S. longifolia*. La production de rejets basaux serait alors une réaction à une mauvaise gestion de l'évapo-transpiration, mais permettrait à l'individu de se main-





**Illustration 54 :** Opportunisme des racines adventives du *Spirotropis longifolia*. (a) Un rejet de *S. longifolia* ayant développé son système racinaire dans la souche décomposée dont il est issu, l'instabilité de cet édifice a provoqué son affaissement, remarquez cependant la production de nouveaux rejets au niveau du « collet » ; (b) racines adventives ayant investi la fente d'une branche ; (c) mât racinaire produit à 1,8 m de haut, probablement dans une ancienne termitière ; (d) les racines de la marcotte de *S. longifolia* (à droite) ont colonisé le tronc parental que l'on devine sous l'enchevêtrement de racines. (Photographies : É. Fonty)

tenir sous ces nouvelles conditions. Se faisant, le *S. longifolia* remplacerait progressivement la canopée haute et stratifiée de la forêt adjacente par une canopée plus basse. Les brusques décrochements de la hauteur de canopée peuvent être un signe de cette conquête progressive de la forêt non dominée par le *S. longifolia*. Certains gros arbres du peuplement dominé culminent parfois bien au dessus de la canopée de *S. longifolia* (illustration 53, p.145). Ces individus pourraient également être des reliques d'une forêt dont la canopée était auparavant plus élevée ; à première vue, ces individus ne semblaient pas appartenir à des espèces émergentes.

La propagation végétative a été très peu décrite en forêts tropicales humides ; on considère généralement que le destin inéluctable d'un arbre mis à terre est de se décomposer (Putz *et al.* 1983, Putz & Brokaw 1989). Le *Spirotropis longifolia* conserve ses capacités à produire des rejets et des racines adventives tout le long du tronc. Il est donc non seulement capable de reproduction végétative mais aussi de propagation végétative. Les marcottes bénéficient d'un certain nombre d'avantages vis-à-vis des plantules issues de graines. (1) Elles n'ont pas besoin d'être dispersées au bon endroit, au bon moment, de par leur origine elles se trouvent déjà là où les ressources générées par la trouée sont les plus abondantes. (2) En cas de soulèvement partiel du tapis racinaire, ce qui arrive fréquemment chez le *S. longifolia*, les marcottes bénéficient d'un système racinaire déjà en place. (3) Par ailleurs elles ont à leur disposition des réserves bien plus importantes que les jeunes plantules, par la mobilisation des réserves du tronc parental et, éventuellement, par le maintien partiel du système photosynthétique (Negrelle 1995, Sakai & Sakai 1998). Ces avantages leur permettent une croissance plus forte que celle des plantules (Irawan & Gruber 2004, Dietze & Clark 2008). Le marcottage du *S. longifolia* lui ferait donc gagner un temps considérable pour l'installation de nouveaux individus vis-à-vis de la reproduction sexuée qui passe par une phase d'attente après la germination. Le marcottage du *S. longifolia* peut lui aussi contribuer à limiter l'installation d'autres espèces en saturant la niche de régénération. Le maintien des espèces héliophiles dans le peuplement de *S. longifolia* pourrait justement être dû au fait qu'elles soient les seules dont la croissance puisse rivaliser avec celle des marcottes et des rejets de *S. longifolia*.

#### **D. L'influence du système racinaire**

Il paraît, cependant, peu vraisemblable que l'exclusion des espèces classiques de la forêt non dominées soient le simple fait d'une compétition pour la lumière. La plupart de ces espèces sont adaptées à supporter des environnements peu lumineux au stade juvénile. Par ailleurs, nous avons montré que la canopée du *Spirotropis longifolia* permettait à une plus grande pro-

portion de rayons d'atteindre le sous-bois, la canopée du *S. longifolia* étant plus basse et moins stratifiée. L'avantage de la niche de persistance ne réside peut-être donc pas dans l'occupation perpétuelle d'un volume aérien mais dans l'occupation perpétuelle d'un volume souterrain, et la monodominance *S. longifolia* pourrait s'imposer par le sol (Bever *et al.* 1997, Bever *et al.* 2010).

En effet le système racinaire est le seul à se maintenir réellement en place, soit lors de la perte de l'axe principal, soit lors de chablis partiel. Le système racinaire du *S. longifolia* est très épais ce qui peut créer, de plus, une barrière physique à l'installation des plantules, notamment en saison sèche si elles n'ont pas réussi à atteindre des horizons possédant une plus importante réserve en eau utile.

Un autre mécanisme peut également être envisagé. La plupart des espèces tropicales sont dépendantes de champignons symbiotiques pour leur croissance, qu'ils soient ecto- ou endomycorhiziens (Janos 1980). En revanche, le *S. longifolia* semble très peu mycotrophe et la concentration de composés antifongiques dans ses racines laissent à penser qu'il pourrait avoir un impact sur la communauté fongique de la forêt qu'il domine. Ce type de modification s'inscrit sur le long terme (Janos 1980, Connell & Lowman 1989), aussi, la persistance d'un système racinaire pourrait se révéler utile pour maintenir une pression sur la communauté fongique et, à travers elle, sur la communauté végétale. Dans cette optique, il est intéressant de remarquer que les espèces héliophiles sont généralement peu dépendantes de leur partenaire symbiotique (Janos 1980) ; elles sont en effet amenées à coloniser des milieux perturbés dont ils sont potentiellement absents. Tout comme la “mycorrhiza hypothesis”, ce mécanisme relève de la construction de niche (Odling-Smee *et al.* 2003), dans ce cas elle ne se ferait pas au bénéfice réciproque d'un micro-organisme et d'une plante, mais au seul bénéfice de la plante. De tels mécanismes ont été décrits pour certaines espèces envahissantes notamment de la famille des Brassicaceae produisant des isothiocyanates (*e.g. Alliaria petiolata*) (Vaughn & Berhow 1999, Stinson *et al.* 2006, Callaway *et al.* 2008, Wolfe *et al.* 2008).

### **III. Quels enseignements pour l'exploitation forestière ?**

Les principales espèces exploitées de Guyane (*e.g. Dicorynia guianensis, Qualea rosea, Vouacapoua americana, Eperua* spp.) ont une répartition agrégée de leurs effectifs. Cependant, cette agrégation est loin de rivaliser avec celle du *Spirotropis longifolia* qui se place loin devant dans un gradient théorique d'agrégation et il semble qu'il faille passer les frontières pour trouver les maillons intermédiaires de ce gradient (*e.g.* au Guyana : *Mora gongripii*,



L'agrégation du *Spirotropis longifolia* peut être en partie expliquée par sa faible distance de dispersion, tant du point de vue de la propagation végétative que la dispersion des graines, menant à la formation de pseudo-cohortes réunies au sein de plaques hétérogènes. Le mécanisme menant à l'agrégation des individus est donc proche de celui décrit pour la *Vouacapoua americana* (Traissac 2003). Dès lors, quelles différences empêchent le *V. americana* de former des peuplements monodominants ? Nous avons discuté précédemment de diverses stratégies susceptibles de favoriser la monodominance du *S. longifolia* parmi lesquelles l'absence d'un effet densité-dépendance délétère et la possible allélopathie envers les autres espèces semblent jouer un rôle important. Ces stratégies sont inscrites dans la biologie du *S. longifolia*, il est donc peu probable qu'elles puissent être transposées à d'autres espèces, n'ayant pas les mêmes capacités, pour augmenter leur représentation dans le peuplement.

Une grande partie des travaux de recherche entrepris en Guyane en vue de pérenniser la ressource forestière s'est intéressée au renouvellement du stock d'individus par voie sexuée. L'étude du *Spirotropis longifolia* apporte un éclairage sur l'importance de la régénération végétative (réitération et reproduction végétative) lors de la reconstitution des peuplements. Si la capacité de produire des rejets est exacerbée chez le *S. longifolia*, il loin d'être la seule espèce à en avoir l'apanage. La régénération par voie végétative est largement intégrée dans le mode de culture sur brûlis (Kauffman 1991, De Rouw 1993, Kammesheidt 1998, Van Nieuwstadt *et al.* 2001), en revanche peu d'études ont considéré que ce mode de régénération puisse avoir un rôle actif lors de l'exploitation forestière (Suselo 1983, Hartshorn 1989, Rijks *et al.* 1998, Negreros-Castillo & Hall 2000, Irawan 2004, Mostacedo *et al.* 2009).

La plupart des espèces d'arbre possèdent cette capacité de produire des rejet (Paciorek *et al.* 2000, Poorter *et al.* 2010) bien que sa vitalité diminue généralement avec le temps. Fait intéressant, la première essence de Guyane *Dicorynia guianensis* parvient parfois à rejeter à partir d'une souche exploitée (illustration 55, p.151) et même à marcotter (illustration 56, p.151). D'autres espèces exploitées pourraient présenter les mêmes capacités, Zagt *et al.* (1997) mentionnent le *Vouacapoua macropetala*, espèce proche du *V. americana*, ce qui indique la prédisposition de ce genre. Les potentialités de ces espèces ne sont évidemment pas du même ordre que celle du *Spirotropis longifolia*, mais elles ouvrent la voie à des pistes de gestion intéressantes. À première vue, il semble peu probable que ce mode de régénération puisse renouveler le stock de tiges exploitables pour la confection de bois de construction. Le pourrissement des souches rend ces taillis instables (*cf.* illustration 54.a, p.147 pour un exem-



**Illustration 55 :** Souche de *Dicorynia guianensis* ayant développé des rejets (5) après exploitation à piste de Saint-Élie . (photographie : É. Fonty)



**Illustration 56 :** Deux marcottes de *Dicorynia guianensis*. À droite une marcotte à atteint  $\approx 8$  cm de  $D_{130}$ , on voit à sa base les reste de l'ancienne écorce. Au centre se trouve une jeune marcotte ( $\approx 1$  m de haut) qui s'est elle aussi développée sur le reste d'écorce, la flèche indique l'ancien point de jonction entre les deux individus. En arrière plan, on discerne un tronc en décomposition pouvant être celui de l'axe parental.

ple sur *S. longifolia*) et nous pensons qu'il y a de faibles chances que ces axes atteignent le diamètre moyen d'exploitation ( $\approx 55$  cm). Cependant ces individus peuvent probablement atteindre le stade reproducteur et pourraient servir à conserver une certaine diversité génétique sur les parcelles exploitées (Irawan 2004, Irawan & Gruber 2004). De plus, on s'interroge aujourd'hui sur la mise en place de filière bois-énergie en Guyane (Guitet *et al.* 2009). La régénération végétative devrait être considérée dans ce mode de gestion, car elle permettrait sûrement un renouvellement plus rapide de la ressource en bois.

## IV. Conclusion et perspectives

Notre étude est la première à décrire la monodominance du *Spirotropis longifolia* et étudier son écologie. Le *S. longifolia* figure parmi les quelques espèces monodominantes de fin de succession en communauté riche au même titre que d'autres espèces bien documentées telles : *Gilbertiodendron dewevrei*, *Dicymbe corymbosa* ou *Eusideroxylon zwageri*. Sa monodominance relève vraisemblablement d'un ensemble d'interactions avec la communauté adjacente au sein de laquelle il peut visiblement progresser, lentement mais sûrement.

Le *Spirotropis longifolia* possède plusieurs traits qui lui permettent d'exploiter efficacement une niche de persistance : (1) une extraordinaire capacité à produire des rejets, (2) un bois très dense et (3) un cocktail de composés antifongique qui le prémunissent probablement des pathogènes. Cette dernière hypothèse reste à tester sur des souches de champignons phytopathogènes. Par ailleurs, les facteurs à l'origine de la perte de l'axe principal restent aussi à déterminer avec plus de précision (phytopathogène, stress hydrique ...) car cet élément semble essentiel à la monodominance du *S. longifolia*.

Le *Spirotropis longifolia* a une stratégie de reproduction qui lui permet maintenir et accroître sa dominance sur le peuplement. Contrairement à d'autres espèces à répartition agrégée (*e.g. Vouacapoua americana*) ses juvéniles ne semblent pas soumis à l'effet densité-dépendance ce qui permet l'installation de nouveaux individus au sein du peuplement déjà dominé. Par ailleurs, le *S. longifolia* est l'une des rares espèces d'arbre de forêt tropicale humide capable de propagation végétative par marcottage. Ce mode de reproduction pourrait fournir un avantage considérable au *S. longifolia*.

Dans ce manuscrit, nous n'avons pas abordé la question de la régénération du *Spirotropis longifolia* pour des classes de diamètre inférieure à 10 cm de  $D_{130}$ . Des relevés ont cependant été effectués (Salomon 2009, Fonty *et al.* 2011) et leur analyse est en cours. Par ailleurs, les marqueurs microsatellites que nous avons développés seront prochainement employés

pour évaluer avec précision la part que représente ce mode de reproduction dans le renouvellement et l'expansion des populations de *S. longifolia*.

Au sein des peuplements dominés, la communauté reste relativement riche. Les espèces qui constituent le peuplement dominé sont également présentes dans le peuplement non-dominé, cependant nous observons une dérive de la composition floristique en faveur des espèces héliophiles. Cette dérive suggère que le *S. longifolia* agisse comme un filtre sur l'installation des autres espèces. Nous proposons que ce filtre soit de nature allélopathique et qu'il agisse par l'intermédiaire de la communauté fongique des sols. L'effet des composés extraits des racines du *S. longifolia* sur croissance de mycorhizes et de plantules d'autres d'espèces permettrait de mettre en évidence un tel mécanisme (Castaneda *et al.* 1992).

Le *Spirotropis longifolia* rappelle enfin au gestionnaire forestier l'importance de la régénération végétative lors de la reconstitution du couvert forestier. Des travaux de recherche pourraient se porter sur les principales espèces exploitées pour comprendre dans quelles conditions s'expriment la formation de taillis à partir de souches d'exploitation. Un premier passage sur les parcelles exploitées pourrait être l'occasion de faire l'inventaire de ces souches. Plusieurs paramètres pourraient être rapidement évalués (hauteur du plateau de sciage ;  $D_{130}$  ; conditions lumineuses ; sols ; nombre, hauteur et diamètre des rejets ... (Rijks *et al.* 1998)). Ses relevés, effectués sur des parcelles ayant été exploitées à différentes dates pourraient fournir des informations sur le devenir de ces taillis et évaluer la pertinence d'un suivi. Par ailleurs, le développement de la filière bois énergie pourrait se tourner vers l'exploitation de s'espèces ayant de forte potentialité à produire des rejets, et cette capacité pourrait-être évaluée sur un grand nombre d'espèces.



## Bibliographie

- ARIM, M., BARBOSA, O., MOLINO, J.-F. & SABATIER, D. 2002. Humped pattern of diversity: fact or artifact? *Science* 297:1763-1764.
- AUGSPURGER, C. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators in *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62:775-788.
- BADDELEY, A. & TURNER, R. 2005. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software* 12:1-42.
- BAILLON, H. E. 1870. *Histoire des plantes - Tome 2* - E. Martinet, PARIS. 364 pp.
- BALL, M. C. 1980. Patterns of secondary succession in a mangrove forest of Southern Florida. *Oecologia* 44:226-235.
- BALLOUX, F. & LUGON-MOULIN, N. 2002. The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology* 11:155-165.
- BASSET, C., RODRIGUES, A. M. S., EPARVIER, V., SILVA, M. R. R., LOPES, N. P., SABATIER, D., FONTY, É., ESPINDOLA, L. S. & STIEN, D. 2012. Secondary metabolites from *Spirotropis longifolia* (DC) Baill. and their antifungal activity against human pathogenic fungi. *Phytochemistry* .
- BEARD, J. S. 1946. The Mora forests of Trinidad, British West Indies. *Journal of Ecology* 33:173-192.
- BELLINGHAM, P. J. & SPARROW, A. D. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89:409-416.
- BESAG, J. 1977. Contribution to the discussion of Dr. Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B* 39:193-195.
- BEVER, J. D., DICKIE, I. A., FACELLI, E., FACELLI, J. M., KLIRONOMOS, J. N., MOORA, M., RILLIG, M. C., STOCK, W. D., TIBETT, M. & ZOBEL, M. 2010. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 25:468-478.
- BEVER, J. D., WESTOVER, K. M. & ANTONOVICS, J. 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* 85:561-573.
- BLAKE, S. & FAY, J. M. 1997. Seed production by *Gilbertiodendron dewevrei* in the Nouabalé-Ndoki National Park, Congo, and its implications for large mammals. *Journal of Tropical Ecology* 14:885-891.
- BLANCANEAUX, P. 1973. Notes de pédologie guyanaise - Les Djougoung-Pété du bassin-versant expérimental de la crique Grégoire (Sinnamary - Guyane française). *Cahier de l'ORSTOM* 11:29-42.

- BOND, W. J. & MIDGLEY, J. J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution* 16:45-51.
- BOUCHER, D. H. 1981. Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides*, a tropical lowland oak. *Oecologia* 49:409-414.
- BOUCHER, D. H., VANDERMEER, J. H., YIH, K. & ZAMORA, N. 1990. Contrasting hurricane damage in tropical rain forest and pine forest. *Ecology* 71:2022-2024.
- BOULET, R., BRUGUIÈRE, J.-M. & HUMBEL, F.-X. 1979. Relations entre organisation des sols et dynamique de l'eau en Guyane française septentrionale : conséquences agronomiques d'une évolution déterminée par un déséquilibre d'origine principalement tectonique. *Science du Sol* 1:3-18.
- BOULET, R., FRITSCH, E. & HUMBEL, F.-X. 1978. *Méthode d'étude et de représentation des couvertures pédologiques de Guyane française*. IRD (ex-ORSTOM), Cayenne. 24 pp.
- BOULET, R., LUCAS, Y., FRITSCH, E. & PAQUET, H. 1993. Géochimie des paysages : le rôle des couvertures pédologiques. Pp. 55-76 in Paquet, H. & Clauer, N. (Eds.). *Sédimentologie et géochimie de la surface : à la mémoire de Georges Millot*. Académie des Science, Paris. pp.
- BRUNAU, O. & DEMENOIS, J. 2003. Aménagement forestier et exploitation en forêt tropicale humide guyanaise. *Revue Forestière Française* 55:260-272.
- BÉREAU, M., LOUISANNA, E., DE GRANDCOURT, A. & GARBAYE, J. 2003. Symbiose mycorhizienne et nutrition minérale. *Revue Forestière Française* 55:74-83.
- CALLAWAY, R. M., CIPOLLINI, D., BARTO, K., THELEN, G. C., HALLETT, S. G., PRATI, D., STINSON, K. & KLIRONOMOS, J. N. 2008. Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology* 89:1043-1055.
- CAMPBELL, D. G., RICHARDSON, P. M. & ROSAS, A. 1989. Field screening for allelopathy in tropical forest trees, particularly *Duroia hirsuta*, in the Brazilian Amazon. *Biochemical Systematics and Ecology* 17:403-407.
- CASTANEDA, P., BAHENA, A., GRACIA, E., CHAVEZ, D. & MATA, R. 1993. Secondary metabolites from stem bark of *Celaenodendron mexicanum*. *Journal of Natural Products* 56:1575-1579.
- CASTANEDA, P., GARCIA, M. R., HERNANDEZ, B. E., TORRES, B. A., ANAYA, A. L. & R, M. 1992. Effects of some compounds isolated from *Celaenodendron mexicanum* stand (Euphorbiaceae) on seed and phytopathogenic fungi. *Journal of Chemical Ecology* 18:1025-1037.
- CAVERS, S., DEGEN, B., CARON, H., LEMES, M. R., MARGIS, R., SALGUEIRO, F. & LOWE, A. J. 2005. Optimal sampling strategy for estimation of spatial genetic structure in tree populations. *Heredity* 95:281-289.

- CHAPUIS, M.-P. & ESTOUP, A. 2007. Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Biology and Evolution* 24:621-631.
- CHOUBERT, B. 1974. *Le précambrien des Guyanes* BRGM, Paris. 204 pp.
- CLARK, M. L., CLARK, D. B. & ROBERTS, D. A. 2004. Small-footprint LiDAR estimation of sub-canopy elevation and tree height in a tropical rain forest landscape. *Remote Sensing of Environment* 91:68-89.
- CLOUTIER, D., HARDY, O. J., CARON, H., CIAMPI, A. Y., DEGEN, B., KANASHIRO, M. & SCHOEN, D. J. 2007. Low inbreeding and high pollen dispersal distances in populations of two Amazonian forest tree species. *Biotropica* 39:406-415.
- COLLINET, F. 1997. *Essai de regroupements des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (Forêt de Paracou - Guyane)*. Université Claude Bernard (Lyon I), Lyon. 301 pp.
- COLPAERT, N., CAVERS, S., BANDO, E., CARON, H., GHEYSEN, G. & LOWE, A. J. 2005. Sampling tissue for DNA analysis of trees: trunk cambium as an alternative to canopy leaves. *Silvae Genetica* 54:265-269.
- CONDIT, R., ASHTON, P. S., BAKER, P., BUNYAVEJCHEWIN, S., GUNATILLEKE, S., GUNATILLEKE, N., HUBBEL, S. P., FOSTER, R. B., ITOH, A., LAFRANKIE, J. V., LEE, H. S., LOSOS, E., MANOKARAN, N., SUKUMAR, R. & YAMAKURA, T. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288:1414-1418.
- CONDIT, R., SUKUMAR, R., HUBBEL, S. P. & FOSTER, R. B. 1998. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *American Naturalist* 152:495-509.
- CONKLIN, H. 1962. Lexicographical treatment of folk taxonomies. *Reprinted from the International Journal of American Linguistics* 28:119-141.
- CONNELL, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animal and in rain forest trees.. : 298-312.
- CONNELL, J. H. & LOWMAN, M. D. 1989. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *American Naturalist* 134:88-119.
- CORBY, H. D. L. 1988. Types of rhizobial nodules and their distribution among the Leguminosae. *Kirkia* 13:53-123.
- DAKIN, E. E. & AVISE, J. C. 2004. Microsatellite null alleles in parentage analysis. *Heredity* 93:504-509.
- DALE, M. R. T. 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology* Cambridge University Press, Cambridge. 340 pp.



- DAVIS, T. A. W. & RICHARDS, P. W. 1933. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part I. *Journal of Ecology* 21:350-384.
- DAVIS, T. A. W. & RICHARDS, P. W. 1934. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part II *Journal of Ecology* 22:106-155.
- DE CANDOLLE, A. P. 1825a. Belin, PARIS. 406-408 pp.
- DE CANDOLLE, A. P. 1825b. Treuttel & Würtz, PARIS. 423 pp.
- DE ROUW, A. 1993. Regeneration by sprouting in slash and burn rice cultivation, Taï rain forest, Côte d'Ivoire. *Journal of Tropical Ecology* 9:387-408.
- DE WOODY, J., NASON, J. D. & HIPKINS, V. D. 2006. Mitigating scoring errors in microsatellite data from wild populations. *Molecular Ecology* 16:951-957.
- DEL TREDICI, P. 2001. Sprouting in temperate trees. A morphological and ecological review. *Botanical Review* 67:121-140.
- DENSLOW, J. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees *Biotropica* 12:47-55.
- DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.
- DIETZE, M. C. & CLARK, J. S. 2008. Changing the gap dynamics paradigm: Vegetative regeneration control on forest response to disturbance. *Ecological Monographs* 78:331-347.
- DUTECH, C., JOLY, H. I. & JARNE, P. 2004. Gene flow, historical population dynamics and genetic diversity within French Guianan populations of a rainforest tree species, *Vouacapoua americana*. *Heredity* 92:69-77.
- EGGELING, W. J. 1947. Observations on the ecology of Budongo rain forest, Uganda. *Journal of Ecology* 34:20-87.
- ERB, M., LENK, C., DEGENHARDT, J. & TURLINGS, T. C. J. 2009. The underestimated role of roots in defense against leaf attackers. *Trends in Plant Science* 14:653-659.
- FERGUSON, I. K. & SKVARLA, J. J. 1982. Pollen morphology in relation to pollinators in Papilionoideae (Leguminosae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 84:183-193.
- FONTY, E., SARTHOU, C., LARPIN, D. & PONGE, J.-F. 2009. A 10-year decrease in plant species richness on a neotropical inselberg: detrimental effects of global warming? *Global Change Biology* 15:2360-2374.
- FONTY, É., MOLINO, J.-F., PRÉVOST, M.-F. & SABATIER, D. 2011. A new case of neotropical monodominant forest : *Spirotropis longifolia* (Leguminosae-Papilionoideae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 27:641-644.

- FREDERICKSON, M. E. 2005. Ant species confer different partner benefits on two neotropical myrmecophytes. *Oecologia* 143:347-353.
- FREDERICKSON, M. E., GREENE, M. J. & GORDON, D. M. 2005. 'Devil's gardens' bedevilled by ants. *Nature* 437:495-496.
- FRITSCH, E. 1977. *Organisation d'une toposéquence sur schiste Bonidoro en Guyane française (Piste de Saint-Élie)*. ORSTOM, Cayenne. 72 pp.
- FRITSCH, E., BOCQUIER, G., BOULET, R., DOSSO, M. & HUMBEL, F. X. 1986. Les systèmes transformants d'une couverture ferrallitique de Guyane française - Analyse structurale d'une formation supergène et mode de représentation. *Cahier de l'ORSTOM* 22:361-395.
- FROMARD, F., PUIG, H., MOUGIN, E., MARTY, G., BETOULLE, J. L. & CADAMURO, L. 1998. Structure, above-ground biomass and dynamics of mangrove ecosystems: new data from French Guiana. *Oecologia* 115:39-53.
- FUNK, V. A., HOLLOWELL, T., BERRY, P., KELLOFF, C. & ALEXANDER, S. N. 2007. *Checklist of the plants of the Guiana Shield (Venezuela: Amazonas, Bolivar, Delta Amacuro; Guyana, Surinam, French Guiana)*. Smithsonian Institution, New-York. 584 pp.
- GAVIN, D. G. & PEART, D. R. 1997. Spatial structure and regeneration of *Tetramerista glabra* in peat swamp rain forest in Indonesian Borneo. *Plant Ecology* 131:223-231.
- GAVIN, D. G. & PEART, D. R. 1999. Vegetative life history of a dominant rain forest canopy tree. *Biotropica* 31:288-294.
- GOLDSTEIN, D. B., LINARES, A. R., CAVALLI-SFORZA, L. L. & FELDMAN, M. W. 1995. An evaluating of genetic distances for use with microsatellite loci. *Genetics* 139:463-471.
- GOREAUD, F. 2000. *Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes*. ENGREF, Nancy. pp.
- GOREAUD, F. & PÉLISSIER, R. 1999. On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K-function. *Journal of Vegetation Science* 10:433-438.
- GOREAUD, F. & PÉLISSIER, R. 2003. Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K-12 function: population independence vs random labelling hypotheses. *Journal of Vegetation Science* 14:681-692.
- GREEN, J. J. & NEWBERY, D. M. 2002. Reproductive investment and seedling survival of the mast-fruiting rain forest tree, *Microberlinia bisulcata* A. chev. *Plant Ecology* 162:169-187.
- GRESSER, E. 1919. Resumeerend rapport over het voorkomen van ijzerhout op de olieterreinen Djambi. I. *Tectona* 12:283-304.

- GRIMALDI, C., FRITSCH, E. & BOULET, R. 1994. Composition chimique des eaux de nappe et évolution d'un matériaux ferrallitique en présence du système muscovite-kaolinite-quartz. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Série II* 319:1383-1389.
- GRISCOM, B. W. & ASHTON, P. M. S. 2003. Bamboo control forest succession: *Guadua sarcocarpa* in Southeastern Peru. *Forest Ecology and Management* 175:445-454.
- GRISCOM, B. W. & ASHTON, P. M. S. 2006. A self-perpetuating bamboo disturbance cycle in a neotropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 22:587-597.
- GRUBB, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of regeneration niche. *Biological Reviews* 52:107-145.
- GUITET, S., BLANC, L., TROMBE, P.-J. & LEHALLIER, B. 2009. Traitements sylvicoles en forêt tropicale guyanaise : bilan de dix ans d'expérimentations. *Bois et Forêts des Tropiques* 301:7-19.
- HALLÉ, F., OLDEMANN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag, New-York. pp.
- HAMILTON, M. B. 2009. *Population genetics* Wiley, Chichester. 407 pp.
- HAMMOND, D. S., BROWN, V. K. & ZAGT, R. J. 1999. Spatial and temporal patterns of seed attack and germination in large-seede neotropical tree species. *Oecologia* 119:208-218.
- HARDESTY, B. D., DICK, C. W., KREMER, A., HUBBELL, S. & BERMINGHAM, E. 2005. Spatial genetic structure of *Simarouba amara* Aubl. (Simaroubaceae), a dioecious, animal-dispersed Neotropical tree, on Barro Colorado Island, Panama. *Heredity* 95:290-297.
- HARMS, K. E., CONDIT, R., HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89:947-959.
- HART, T B 1985. *The ecology of a single-species-dominant forest and of a mixed forest in Zaire, Africa*. Michigan State University, East Lansing. 200 pp.
- HART, T. B. 1990. Monospecific dominance in tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 5:6-11.
- HART, T. B. 1995. Seed, seedling and subcanopy survival in monodominant and mixed forest of the ituri-forest, Africa. *Journal of Tropical Ecology* 11:443-459.
- HART, T. B., HART, J. A. & MURPHY, P. G. 1989. Monodominant and species-rich forests of humid tropics - Causes for their co-occurrence. *American Naturalist* 133:613-633.
- HARTSHORN, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12:23-30.
- HARTSHORN, G. S. 1989. Application of gap-theory to tropical forest management - Natural regeneration on strip clear-cut in the Peruvian Amazon. *Ecology* 70:567-569.

- HENKEL, T. W. 2003. Monodominance in the ectomycorrhizal *Dicymbe corymbosa* (Caesalpinaceae) from Guyana. *Journal of Tropical Ecology* 19:417-437.
- HENKEL, T. W., MAYOR, J. R. & WOOLLEY, L. P. 2005. Mast fruiting and seedling survival of the ectomycorrhizal, monodominant *Dicymbe corymbosa* (Caesalpinaceae) in Guyana. *New Phytologist* 167:543-556.
- HENKEL, T. W., TERBORGH, J. & VILGALYS, R. J. 2002. Ectomycorrhizal fungi and their leguminous hosts in the Pakaraima mountains of Guyana. *Mycological Research* 106:515-531.
- HOLSINGER, K. E. & WEIR, B. S. 2009. Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting  $F_{ST}$ . *EEB Articles* Paper 22:30 pp.
- HUBBELL, S. P., FOSTER, R. B., O'BRIEN, R., HARMS, K. E., CONDIT, R., WECHSLER, B., WRIGHT, S. J. & LOO DE LAO, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283:554.
- HUMBEL, F.-X. 1978. Caracterisation, par des mesures physiques, hydriques et d'enracinement, de sols de Guyane française à dynamique de l'eau superficielle. *Science du Sol* 2:83-94.
- IMBERT, D., BOHÈME, I., SAUR, E. & BOUCHON, C. 2000. Floristics and structure of the *Pterocarpus officinalis* swamp forest in Guadeloupe, Lesser Antilles. *Journal of Tropical Ecology* 16:55-68.
- IRAWAN, B. 2004. *Ironwood (Eusideroxylon zwageri Teijsm. et Binn.) and its varieties in Jambi, Indonesia*. Cuvillier Verlag, Göttingen. 178 pp.
- IRAWAN, B. & GRUBER, F. 2004. The importance of sprouting ability in conservation and development of Ironwood (*Eusideroxylon zwageri* Teijsm. & Binn.) varieties.. .
- ISAACS, R., GILLMAN, M. P., JOHNSTON, M., MARSH, F. & WOOD, B. C. 1996. Size structure of a dominant neotropical forest tree species, *Dicymbe altsonii*, in Guyana and some factors reducing seedling leaf area. *Journal of Tropical Ecology* 12:599-606.
- JANOS, D. P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12:56-64.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the numbers of tree species in tropical forests *American Naturalist* 104:501-528.
- JANZEN, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:465-492.
- JENÍK, J. 1994. Clonal growth in woody plants: a review. *Folia Geobotanica* 29:291-306.
- JESEL, S 2005. *Écologie et dynamique de la régénération de Dicorynia guianensis (Caesalpinaceae), dans une forêt guyanaise*. INAPG, Paris. 288 pp.

- JOHNSTON, R. D. & LACEY, C. J. 1983. Multi-stemmed trees in rainforest. *Australian Journal of Botany* 31:189-195.
- KAMMESHEIDT, L. 1998. The role of tree sprouts in the restoration of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in Eastern Paraguay. *Plant Ecology* 139:155-165.
- KAUFFMAN, J. B. 1991. Survival by sprouting following fire in tropical forests of eastern Amazon. *Biotropica* 23:219-224.
- KEITH, D., TOZEN, M., REGAN, T. & HM, R. 2007. The persistence niche: what makes it and what breaks it for two fire-prone plant species. *Australian Journal of Botany* 55:273-279.
- KELLY, D. & SORK, V. L. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:427-447.
- KIMURA, M. & OTHA, T. 1978. Stepwise mutation model and distribution of allelic frequencies in a finite population. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 75:2868-2872.
- KOOP, H. 1987. Vegetative reproduction of tree in some European natural forests. *Vegetatio* 72:103-110.
- KOPONEN, P., NYGREN, P., DOMENACH, A.-M., LE ROUX, C., SAUR, E. & ROGGY, J.-C. 2003. Nodulation and dinitrogen fixation of legume trees in a tropical freshwater swamp forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 19:655-666.
- KRUGER, L. M. & MIDGLEY, J. J. 2001. The influence of resprouting forest canopy species on richness in Southern Cape forests, South Africa. *Global Ecology and Biogeography* 10:567-572.
- KÄSS, E. & WINK, M. 1995. Molecular phylogeny of the Papilionoideae (Family Leguminosae): RbcL gene sequences versus chemical taxonomy. *Botanical Acta* 108:149-162.
- KÄSS, E. & WINK, M. 1996. Molecular evolution of the leguminosae: Phylogeny of the three subfamilies based on rbcL-sequences. *Biochemical Systematics and Ecology* 24:365-378.
- KÄSS, E. & WINK, M. 1997. Phylogenetic relationships in the Papilionoideae (family Leguminosae) based on nucleotide sequences of cpDNA (rbcL) and ncDNA (ITS 1 and 2). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 8:65-88.
- LARPIN, D 1993. *Les formations ligneuses sur un inselberg de Guyane française. Etude floristique, structurale et dynamique*. Université P. & M. Curie (PARIS VI), Paris. 332 pp.
- LATHAM, R. E. & RICKLEFS, R. E. 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. Pp. 294-314 in Ricklefs, R. E. & Schluter, D. (Eds.). *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago. pp.

- LE ROUX, C., KOPONEN, P., SABATIER, D., MUNIVE, A. & DE LAJUDIE, P. 2007. New genetic diversity among tree rhizobia in French Guiana's Amazonian forest.. .
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. *Numerical Ecology* (2nd edition). Elsevier, Paris. 853 pp.
- LEROY-DEVAL, J. 1973a. Root anastomosis of *Aucoumea klaineana*. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Série D* 276:3425-3428.
- LEROY-DEVAL, J. 1973b. Liaisons et anastomoses racinaires. *Bois et Forêts des Tropiques* 152:37-49.
- LESCURE, J. P. 1984. *La végétation et la flore dans la région de la Piste de Saint-Élie*. IRD (ex. ORSTOM), Cayenne. 41 pp.
- LESCURE, J. P. & BOULET, R. 1985. Relationship between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* 17:155-164.
- LOSOS, E. C. & LEIGH, E. G. 2004. *Tropical forest diversity and dynamism. Findings from a large-scale plot network*. University of Chicago Press, Chicago. 645 pp.
- LOTWICK, H. W. & SILVERMAN, B. W. 1982. Methods for analysing spatial processes of several types of points. *Journal of the Royal Statistical Society B* 44:403-413.
- LUGO, A. E. 1980. Mangrove ecosystems: successional or steady state? *Biotropica* 12:65-74.
- LUGO, A. E. 1998. Mangrove forests: a tough system to invade but an easy one to rehabilitate. *Marine Pollution Bulletin* 37:8-12.
- LÉVÊQUE, A. 1970. L'origine des concrétions ferrugineuses dans les sols du socle granito-gneissique au Togo. *Cahier de l'ORSTOM* 8:321-345.
- MAC GUIRE, K. L. 2007. Common ectomycorrhizal networks may maintain monodominance in a tropical rain forest. *Ecology* 88:567-574.
- MAC GUIRE, K. L., HENKEL, T. W., GRANZOW DE LA CEDRA, I., VILLA, G., EDMUND, F. & ANDREW, C. 2008. Dual mycorrhizal colonization of forest-dominating tropical trees and the mycorrhizal status of non-dominant tree and liana species. *Mycorrhiza* 18:217-222.
- MAGUIRE, B. 1948. Plant exploration in Guiana in 1944, chiefly to the Tafelberg and the Kaieteur plateau -- IV *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 75:374-438.
- MALAUSA, T., GILLES, A., MEGLÈCZ, E., BLANQUART, H., DUTHOY, S., COSTEDOAT, C., DUBUT, V., PECH, N., CASTAGNONE-SERENO, P., DÉLYE, C., FEAU, N., FREY, P., GAUTHIER, P., GUILLEMAUD, T., HAZARD, L., LE CORRE, V., LUNG-ESCAARMANT, B., MALÉ, P.-J. G., FERREIRA, S. & MARTIN, J.-F. 2011. High-throughput microsatellite isolation through 454 GS-FLX Titanium pyrosequencing of enriched DNA libraries. *Molecular Ecology Resources* 11:638-644.

- MARIMON, B. S. & FELFILI, J. M. 2006. Seed rain in a monodominant *Brosimum rubescens* Taub. forest and an adjacent mixed forest in Araguaia River Valley. Mato Grosso State, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 20:423-432.
- MARIMON, B. S., FELFILI, J. M. & HARIDASAN, M. 2001a. Studies in monodominant forest in eastern Mato Grosso, Brazil : I. A forest of *Brosimum rubescens* Taub. *Edinburgh Journal of Botany* 58:123-157.
- MARIMON, B. S., FELFILI, J. M. & HARIDASAN, M. 2001b. Studies in monodominant forest in eastern Mato Grosso, Brazil : II. A forest in the Areões Xavante Indian Reserve. *Edinburgh Journal of Botany* 58:483-497.
- MARTIJENA, N. E. & BULLOCK, S. H. 1994. Monospecific dominance of a tropical deciduous forest in Mexico. *Journal of Biogeography* 21:63-74.
- MAYOR, J. R. & HENKEL, T. W. 2006. Do ectomycorrhizas alter leaf-litter decomposition in monodominant tropical forests of Guyana? *New Phytologist* 169:579-588.
- MEGLÉCZ, E., COSTEDOAT, C., DUBUT, V., GILLES, A., MALAUSA, T., PECH, N. & MARTIN, J.-F. 2010. QDD: a user-friendly program to select microsatellite markers and design primers from large sequencing projects. *Bioinformatics* 26:403-404.
- MICHALAKIS, Y. & EXCOFFIER, L. 1996. A generic estimation of population subdivision using distances between alleles with special references for microsatellite loci. *Genetics* 142:1061-1064.
- MIGEOT, J. & IMBERT, D. 2011. Structural and floristic patterns in tropical swamp forests: A case study from the *Pterocarpus officinalis* (Jacq.) forest in Guadeloupe, French West Indies. *Aquatic Botany* 94:1-8.
- MILÉSI, J.-P., EGAL, E., LEDRU, P., VERNHET, Y., THIÉBLEMONT, D., COCHERIE, A., TEGYEY, M., MARTEL-JANTIN, B. & LAGNY, P. 1995. Les minéralisations du nord de la Guyane française dans leur cadre géologique. *Chronique de la Recherche Minière* 518:5-58.
- MITTELBAACH, G. G., SCHEMSKE, D. W., CORNELL, H. V., ALLEN, A. P., BROWN, J. M., MARK B. BUSH, M. B., HARRISON, S. P., HURLBERT, A. H., KNOWLTON, N., LESSIOS, H. A., MAC CAIN, C. M., MAC CUNE, A. R., MAC DADE, L. A., MAC PEEK, M. A., THOMAS J. NEAR, T. J., PRICE, T. D., RICKLEFS, R. E., ROY, K., SAX, D. F., SCHLUTER, D., SOBEL, J. M. & TURELLI, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10:315-331.
- MOLINO, J.-F. & SABATIER, D. 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294:1702-1704.
- MOLINO, J.-F., SABATIER, D., PRÉVOST, M.-F., GONZALEZ, S. & BILOT-GUÉRIN, V. 2009. *Établissement d'une liste des espèces d'arbres de la Guyane Française*. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Paris. 58 pp.

- MOREIRA, F. M. S., GILLIS, M., POT, B., KERSTERS, J. & FRANCO, A. A. 1993. Characterization of rhizobia isolated from different divergence groups of tropical leguminosae by comparative polyacrylamide gel electrophoresis of their total proteins. *Systematic and Applied Microbiology* 16:135-146.
- MOREIRA, F. M. S., HAUKKA, K. & YOUNG, J. P. W. 1998. Biodiversity of rhizobia isolated from a wide range of forest legumes in Brazil. *Molecular Ecology* 7:889-895.
- MORNEAU, F. 2007. *Effet d'un gradient d'engorgement sur la structure et la dynamique d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française)*. ENGREF, Nancy. 240 pp.
- MOSTACEDO, B., PUTZ, F. E., FREDERICKSEN, T. S., VILLCA, A. & PALACIOS, T. 2009. Contributions of root and stump sprouts to natural regeneration of a logged tropical dry forest in Bolivia. *Forest Ecology and Management* 258:978-985.
- MULLER-LANDAU, H. C., CONDIT, R. S., HARMS, K. E., MARKS, C. O., THOMAS, S. C., BUNYAVEJCHEWIN, S., CHUYONG, G., CO, L., DAVIES, S. J., FOSTER, R. B., GUNATILLEKE, S., GUNATILLEKE, N., HART, T., HUBBELL, S. P., ITOH, A., KASSIM, A. R., KENFACK, D., LAFRANKIE, J., LAGUNZAD, D., LEE, H. S., LOSOS, E., MAKANA, J. R., OHKUBO, T., SAMPER, C., SUKUMAR, R., SUN, I.-F., SUPARDI, M. N. N., TAN, S., THOMAS, D., THOMPSON, J., R. V., VALLEJO, M. I., MUNOZ, G. V., YAMAKURA, T., ZIMMERMAN, J. K., DATTARAJA, H. S., ESUFALI, S., HALL, P., HE, F., HERNANDEZ, C., KIRATIPRAYOON, S., SURESH, H. S., WILLS, C. & ASHTON, P. 2006. Comparing tropical forest tree size distributions with the predictions of metabolic ecology and equilibrium models *Ecology Letters* 9:589-602.
- NASCIMENTO, H. E. M. & PROCTOR, J. 1997. Soil and plant changes across a monodominant rain forest boundary on Maraca Island, Roraima, Brazil. *Global Ecology and Biogeography Letters* 5:387-395.
- NASCIMENTO, H. E. M., PROCTOR, J. & VILLELA, D. M. 1997. Forest structure, floristic composition and soils of an Amazonian monodominant forest on Maraca Island, Roraima, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 54:1-38.
- NEGRELLE, R. R. B. 1995. Sprouting after uprooting of canopy trees in the Atlantic rain fall forest of Brazil. *Biotropica* 27:448-454.
- NEGREROS-CASTILLO, P. & HALL, R. B. 2000. Sprouting capability of 17 tropical tree species after overstory removal in Quintana Roo, Mexico *Forest Ecology and Management* 126:399-403.
- NEI, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 70:3321-3323.
- NEI, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89:583-590.
- NEWBERY, D. M. 2005. Ectomycorrhizas and mast fruiting in trees: linked by climate-driven tree resources? *New Phytologist* 167:324-326.



- NEWBERY, D. M., ALEXANDER, I. J. & ROTHER, J. A. 2000. Does proximity to conspecific adults influence the establishment of ectomycorrhizal trees in rain forest? *New Phytologist* 147:401-409.
- NEWBERY, D. M., CHUYONG, G. B. & ZIMMERMANN, L. 2006. Mast fruiting of large ectomycorrhizal African rain forest trees: importance of dry season intensity, and the resource-limitation hypothesis. *New Phytologist* 170:561-579.
- NEWBERY, D. M. & GARTLAN, J. S. 1996. A structural analysis of rain forest at Korup and Douala-Edea, Cameroon. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh B, Biological Science* 104:177-224.
- NICOLINI, E., CARAGLIO, Y., PÉLISSIER, R., LEROY, C. & ROGGY, J.-C. 2003. Epicormic branches: a growth indicator for the tropical forest tree, *Dicorynia guianensis* Amshoff (Caesalpinaceae). *Annals of Botany* 92:97-105.
- NIETZSCHE, F. 1888. *Le crépuscule des idoles*. . . pp.
- NZUNDA, E. F., GRIFFITHS, M. E. & LAWES, M. J. 2008. Sprouting by remobilization of above-ground resources ensures persistence after disturbance of coastal dune forest trees. *Functional Ecology* 22:577-582.
- ODLING-SMEE, F. J., LALAND, K. N. & FELDMAN, M. W. 2003. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton University Press, Princeton. 455 pp.
- OGATA, Y., KATSURA, K. & TANEMURA, M. 2003. Modelling heterogeneous space-time occurrences of earthquake and its residual analysis. *Applied Statistics* 52:499-509.
- OHKUBO, T. 1992. Structure and dynamics of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim) stools and sprouts in regeneration of the natural forest. *Vegetatio* 101:65-80.
- OLDEMANN, R. A. A. 1974. *L'architecture de la forêt guyanaise* ORSTOM, Paris. 204 pp.
- OLESEN, J. M., LINDBERG, A. B., ESKILSEN, L. I., SVENNING, J.-C. & LINDBERG, R. 2002. Plants in the Devil's garden: intruders in an ant-plant mutualism. *Ecotropica* 8:81-86.
- OTTERSTROM, S. M., SCHWARTZ, M. W. & VELAZQUEZ-ROCHA, I. 2006. Responses to fire in selected tropical dry forest trees. *Biotropica* 38:592-598.
- PACIOREK, C. J., R, C., HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 2000. The demographic of resprouting in tree and shrub species of a moist tropical forest. *Journal of Ecology* 88:765-777.
- PAGE, J. E., MADRINAN, S. & TOWERS, G. H. N. 1994. Identification of a plant growth inhibiting iridoid lactone from *Duroia hirsuta*, the allelopathic tree of the 'Devil's Garden'. *Experientia* 50:840-842.
- PAGET, D 1999. *Étude de la diversité spatiale des écosystèmes Guyannais. Réflexion méthodologique et application*. ENGREF, Nancy. 155 pp.

- PAILLET, F. L. 2002. Chestnut: history and ecology of a transformed species. *Journal of Biogeography* 29:1517-1530.
- PAROLIN, P., OLIVEIRA, A. C., PIEDADE, M. T. F., WITTMANN, F. & JUNK, W. J. 2001. Pioneer trees in Amazonian floodplains: three key species form monospecific stands in different habitats. *Folia Geobotanica* 37:225-238.
- PEH, K. S. H. 2009. *The relationship between species diversity and ecosystem function in low- and high-diversity tropical African forests*. University of Leeds, Leeds. 218 pp.
- PEH, K. S. H., BONAVENTURE, S., LLOYD, J., QUESADA, C. A. & LEWIS, S. L. 2011b. Soil does not explain monodominance in a Central African tropical forest. *PLoS ONE* 6:e16996.
- PEH, K. S. H., LEWIS, S. L. & LLOYD, J. 2011a. Mechanisms of monodominance in diverse tropical tree-dominated systems. *Journal of Ecology* :1-8.
- PENNINGTON, R. T., LAVIN, M., IRELAND, H., KLITGAARD, B. B. & HU, J. M. 2001. Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast trnL intron. *Systematic Botany* 26:537-556.
- PETERS, C. M., BALICK, M. J., KAHN, F. & ANDERSON, A. B. 1989. Oligarchic forests of economic plants in Amazonia: Utilization and conservation of an important tropical resource. *Conservation Biology* 3:341-349.
- PFANNES, K. R. & BAIER, A. C. 2002. "Devil's gardens" in the Ecuadorian Amazon-association of the allelopathic tree *Duroia hirsuta* (Rubiaceae) and its "gentle" ants. *Revista de Biología Tropical* 50:293-301.
- POORTER, L., KITAJIMA, K., MERCADO, P., CHUBINA, J., MELGAR, I. & PRINS, H. H. T. 2010. Resprouting as a persistence strategy of tropical forest trees: relations with carbohydrate storage and shade tolerance. *Ecology* 91:2613-2627.
- PRIN, Y., DREYFUS, B., LE ROUX, C., BENA, G., DIABATÉ, M., DE LAJUDIE, P., BÂ, A., DE FARIA, S. M., MUNIVE, A. & GALIANA, A. 2008. Nodulated tree legumes and their symbiotic *Bradyrhizobium* in African and South-American tropical rainforests. Pp. 73-75 in Dakora, F. D., Chimphango, S. B. M., Valentine, A. J., Elmerich, C. & Newton, W. E. (Eds.). *Biological Nitrogen Fixation: Towards Poverty Alleviation through Sustainable Agriculture..* Springer Science, Netherlands. pp.
- PUTZ, F. E. & BROKAW, N. V. L. 1989. Sprouting of broken trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 70:508-512.
- PUTZ, F. E., COLEY, P. D., LU, K., MONTALVO, A. & AIELLO, A. 1983. Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research* 13:1011-1020.
- PÉLISSIER, R. & GOREAUD, F. 2007. ads : an R package for spatial point patterns analysis.. .

- RANKIN, J M 1978. *The influence of seed predation and plant competition on tree species diversity and abundances in two adjacent tropical rain forest communities in Trinidad, West Indies*. University of Michigan, Michigan. pp.
- RAYMOND, M. & ROUSSET, F. 1995a. An exact test for population differentiation. *Evolution* 49:1280-1283.
- RAYMOND, M. & ROUSSET, F. 1995b. GENEPOP (Version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86:248-249.
- READ, J., HALLAMP, P. & CHERRIER, J. F. 1995. The anomaly of monodominant tropical rain-forests - Some preliminary observations in the *Nothofagus*-dominant rain-forest of New-Caledonia. *Journal of Tropical Ecology* 11:359-389.
- READ, J. & HILL, R. S. 1985. Dynamics of *Nothofagus*-dominated rainforest on mainland Australia and lowland Tasmania. *Vegetatio* 63:67-78.
- RICHARDS, P. W. 1996. *The tropical rain forest*. (2nd edition). Cambridge University Press, Cambridge. 575 pp.
- RIJKS, M. H., MALTA, E. J. & ZAGT, R. J. 1998. Regeneration through sprout formation in *Chlorocardium rodiei* (Lauraceae) in Guyana. *Journal of Tropical Ecology* 14:463-475.
- RIPLEY, B. D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society B* 39:172-192.
- RODRÍGUEZ, L. & COLONNELLO, G. 2009. Caracterización florística de ambientes de la cunenca baja del Río Cucurital, afluente del Río Caroní, Estado Bolívar, Guayana Venezolana. *Acta Amazonica* 39:35-52.
- RODRÍGUEZ, L., HOKCHE, O. & COLONNELLO, G. 2007. Flora arbórea de bosques no ribereños de la cuenca del Río Cucurital, afluente del Río Caroní, Parque Nacional Canaima, estado Bolívar, Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía* 24:386-390.
- ROGGY, J/-C 1998. *Contribution des symbioses fixatrices d'azote à la stabilité de l'écosystème forestier tropical guyanais*. Université Claude-Bernard (LYON I), Lyon. 124 pp.
- ROGGY, J.-C. & PRÉVOST, M.-F. 1999. Nitrogen-fixing legumes and silvigenesis in a rain forest in French Guiana: a taxonomic and ecological approach. *New Phytologist* 144:283-294.
- ROGGY, J.-C., PRÉVOST, M.-F., GARBAYE, J. & DOMENACH, A.-M. 1999a. Nitrogen cycling in the tropical rain forest of Frenc Guiana: comparison of two sites with contrasting soils types using delta15N. *Journal of Tropical Ecology* 15:1-22.

- ROGGY, J.-C., PRÉVOST, M.-F., GOUBIÈRE, F., CASABIANCA, H., GARBAYE, J. & DOMENACH, A.-M. 1999b. Leaf natural  $^{15}\text{N}$  abundance and total N concentration as potential indicators of plant N nutrition in legumes and pioneer species in a rain forest of French Guiana. *Oecologia* 120:171-182.
- SABATIER, D. 1983. *Fructification et dissémination en forêt guyanaise - L'exemple de quelques espèces ligneuses* - Université des Sciences et Technique du Languedoc, Montpellier. 345 pp.
- SABATIER, D., GRIMALDI, M., PRÉVOST, M.-F., GUILLAUME, J., GODRON, M., DOSSO, M. & CURMI, P. 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianian rain forest. *Plant Ecology* 131:81-108.
- SAKAI, A. & SAKAI, S. 1998. A test for the resource remobilisation hypothesis: tree sprouting using carbohydrates from above-ground parts. *Annals of Botany* 82:213-216.
- SAKAI, A., SAKAI, S. & AIKIYAMA, F. 1997. Do sprouting tree species on erosion-prone sites carry large reserves of resources? *Annals of Botany* 79:625-630.
- SALOMON, L. 2009. *Structuration spatiale d'une population de Spirotropis longifolia DC. Baill. (Leguminosae-Papilionoideae) - Cas de monodominance en forêt Guyanaise* - Université Montpellier II, Montpellier. 30 pp.
- SARRAILH, J. M. 1990. *Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais (opération ECEREX)*. INRA, Paris. 273 pp.
- SELKOE, K. A. & TOONEN, R. J. 2006. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters* 9:615-629.
- SHUELKE, M. 2000. An economic method for fluorescent labeling of PCR fragments. *Nature Biotechnology* 18:233-234.
- SLATKIN, M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139:457-462.
- SOLLINS, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology* 79:23-30.
- STINSON, K. A., CAMPBELL, S. A., POWELL, J. R., WOLFE, B. E., CALLAWAY, R. M., THELEN, G. C., HALLETT, S. G., PRATI, D. & KLIRONOMOS, J. N. 2006. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualism. *PLoS ONE* 4:e140.
- STIRTON, C. H. & AYMARD, G. A. 1999. *Spirotropis* Pp. 391-392 in Steyermark, J. A., Berry, P. E., Yatskievych, K. & Holst, B. K. (Eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana Vol. 5*. Missouri Botanical Garden Press, Saint-Louis. 833 pp.
- SUSELO, T B. 1983. *Autoecologie et développement de quatre espèces de bois commerciaux de la forêt de Sumatra - Indonésie*. Université Montpellier II, Montpellier. 101 pp.

- SVENNING, J.-/C. 2003. Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in European cool-temperate tree flora. *Ecology Letters* 6:646-653.
- SVENNING, J.-C., NORMAND, S. & KAGEYAMA, M. 2008. Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology* 96:1117-1127.
- SWAINE, M. D. & WHITMORE, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- TAHARA, S. & IBRAHIM, R. K. 1995. Prenylated isoflavonoids -- An update. *Phytochemistry* 38:1073-1094.
- THOMMA, BART, P. H. J. 2003. *Alternaria* spp.: from general saprophyte to specific parasite. *Molecular Plant Pathology* 4:225-236.
- TOMLINSON, P. B. 1986. *The botany of mangrove* Cambridge University Press, New-York. 413 pp.
- TORTI, S. D. & COLEY, P. D. 1999. Tropical monodominance: a preliminary test for the ectomycorrhizal hypothesis. *Biotropica* 31:220-228.
- TORTI, S. D., COLEY, P. D. & JANOS, D. P. 1997. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in two tropical monodominant trees. *Journal of Tropical Ecology* 13:623-629.
- TORTI, S. D., COLEY, P. D. & KURSAR, T. A. 2001. Causes and consequences of monodominance in tropical lowland forests. *American Naturalist* 157:141-153.
- TRAISSAC, S 2003. *Dynamique spatiale de Vouacapoua americana (Aublet), arbre de forêt tropicale humide a répartition agrégée*. ENGREF, Lyon. 221 pp.
- TROUVELOT, A., KOUGH, J. L. & GIANINAZZI-PEARSON, V. 1986. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle.. : 832.
- TULASNE, L. R. 1844. Légumineuses arborescentes de l'Amérique du Sud. *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle* 4:65-196.
- VAN BLOEM, S. J., MURPHY, P. G., LUGO, A. E., OSTERTAG, R., CAOSTA, M. R., BERNARD, I. R., COLON, S. M. & MORA, M. C. 2005. The influence of hurricane winds on Caribbean dry forest structure and nutrient pools. *Biotropica* 37:571-583.
- VAN NIEUWSTADT, M. G. L., SHEIL, D. & KARTAWINATA, K. 2001. The ecological consequences of logging in the burned forests of east Kalimantan, Indonesia. *Conservation Biology* 15:1183-1186.
- VAN OOSTERHOUT, C., HUTCHINSON, W. F., WILLS, D. P. M. & SHIPLEY, P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* 4:535-538.

- VAN ZON, P. 1915. Mededeelingen omtrent den kamferboom (*Dryobalanops aromatica*). *Tectona* 8:220-4.
- VAUGHN, S. F. & BERHOW, M. A. 1999. Allelochemicals isolated from tissues of the invasive weed garlic mustard (*Alliaria petiolata*). *Journal of Chemical Ecology* 25:2495-2504.
- VICENTE, J 2011. *Spirotropis longifolia* DC (Baill.), espèce localement monodominante en forêt guyanaise : étude de la microflore symbiotique associée à cet arbre. Université Montpellier II, Montpellier. 25 pp.
- VIGNES, H., HOSSAERT MAC KEY, M., BEAUNE, D., FEVRE, D., ANSTETT, M. C., BORGES, R. M., KJELLBERG, F. & CHEVALLIER, M. H. 2006. Development and characterization of microsatellite markers for a monoecious *Ficus* species, *Ficus insipida*, and cross-species amplification among different sections of *Ficus*. *Molecular Ecology Notes* 6:792-795.
- VILLELA, D. M. & PROCTOR, J. 1999. Litterfall mass, chemistry, and nutrient retranslocation in a monodominant forest on Maraca Island, Roraima, Brazil. *Biotropica* 31:198-211.
- VILLELA, D. M. & PROCTOR, J. 2002. Leaf litter decomposition and monodominance in the *Peltogyne* forest of Maraca Island, Brazil. *Biotropica* 34:334-347.
- WAHLUND, S. 1928. Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen vom Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. , . *Hereditas* 11:65–106.
- WATTS, W. A. 1988. Europe. Pp. 155-192 in Huntley, B. & Webb, T. (Eds.). *Vegetation history*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp.
- WEIR, B. S. & COCKERHAM, C. C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358-1370.
- WHITTEN, T., DAMANIK, S. J., ANWAR, J. & HISYAM, N. 2000. *The ecology of Sumatra*. Periplus, North Clarendon. 478 pp.
- WILSON, J. B. 1999. Assembly rules in plant communities. Pp. 130-164 in Weither, E. & Keddy, P. (Eds.). *Ecological assembly rules. Perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge. 418 pp.
- WINDER, R. S. & SHAMOUN, S. F. 2006. Forest pathogens: friend or foe to biodiversity? *Canadian Journal of Plant Pathology* 28:S221-S227.
- WOJCIECHOWSKI, M. F., LAVIN, M. & SANDERSON, M. J. 2004. A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid matK gene resolves many well-supported subclades within the family. *American Journal of Botany* 91:1846-1862.
- WOLFE, B. E., RODGERS, V. L., STINSON, K. A. & PRINGLE, A. 2008. The invasive plant *Alliaria petiolata* (garlic mustard) inhibits ectomycorrhizal fungi in its introduced range. *Journal of Ecology* 96:777-783.

- WOOLLEY, L. P., HENKEL, T. W. & SILLETT, S. C. 2008. Reiteration in the monodominant tropical tree *Dicymbe corymbosa* (Caesalpiniaceae) and its potential adaptive significance. *Biotropica* 40:32-43.
- WRIGHT, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of species coexistence *Oecologia* 130:1-14.
- YAMADA, T., KUMAGAWA, Y. & SUZUKI, E. 2001. Adaptive significance of vegetative sprouting for a tropical canopy tree, *Scaphium longiflorum* (Sterculiaceae), in a peat swamp forest in Central Kalimantan. *Ecological Research* 16:641-647.
- YAMADA, T. & SUZUKI, E. 2004. Ecological role of vegetative sprouting in the regeneration of *Dryobalanops rappa*, an emergent species in a Bornean tropical wetland forest. *Journal of Tropical Ecology* 20:377-384.
- ZAGT, R. J. 1997. *Tree demography in the tropical rain forest of Guyana*. Tropenbos Foundation, Wageningen. 251 pp.
- ZAGT, R. J., MALTA, E.-J. & RIJKS, M. H. 1997. Stem sprouting of the *Dicymbe altsonii* in the tropical rainforest of Guyana: impact of soil type and potential for regeneration. Pp. 55-72 in Zagt, R. J. (Ed.). *Tree demography in the tropical rainforest of Guyana*. Tropenbos Foundation, Wageningen. 251 pp.
- ZAGT, R. J. & WERGER, M. J. A. 1998. Community structure and the demography of primary species in tropical rainforest.. 37: 193-219.
- ZAGT, R. J. & WERGER, M. J. A. 1997. Spatial components of dispersal and survival for seeds and seedlings of two codominant tree species in the tropical rain forest of Guyana. *Tropical Ecology* 38:343-358.







## ANNEXE A

# **A new case of neotropical monodominant forest: *Spirotropis longifolia* (Leguminosae-Papilionoideae) in French Guiana**

**RH:** Monodominance of *Spirotropis longifolia*

**key words:** French Guiana, layering, monodominance, sprouting, supporting strategy, suppressive strategy, tropical rain forests

**Authors:** Émile Fonty <sup>1, 2, 3, 5</sup>, Jean-François Molino <sup>2</sup>, Marie-Françoise Prévost <sup>4</sup> and Daniel Sabatier <sup>2, 5</sup>

<sup>1</sup> ONF, Direction régionale de la Guyane, F-97300 Cayenne.

<sup>2</sup> IRD, UMR AMAP, F-34000 Montpellier.

<sup>3</sup> INRA, UMR EcoFoG, F-97310 Kourou.

<sup>4</sup> IRD, UMR AMAP, F-97300 Cayenne.

<sup>5</sup> Corresponding authors: [emile.fonty@free.fr](mailto:emile.fonty@free.fr) / [daniel.sabatier@ird.fr](mailto:daniel.sabatier@ird.fr)

Address: UMR AMAP, TA A51 / PS2, Boulevard de la Lironde 34398 Montpellier cedex 5.

The main interest in studying monodominant forests in the tropics (i.e. single-dominant forest *sensu* Richards 1996 and Connell & Lowman 1989) is that processes leading to monodominance may highlight mechanisms controlling species diversity (Hart *et al.* 1989). Among the various cases of monodominant forest (Hart 1990), the most intriguing are the rare ones that stand in contact with a considerably more diverse forest, without apparent environmental boundaries, and for many generations (i.e. type I *sensu* Connell & Lowman 1989). Rather than a single mechanism, it is likely that this type of monodominance results from a suite of interacting traits (Torti *et al.* 2001). This has been well illustrated for the neotropical tree *Dicymbe corymbosa* whose monodominance relies on: (1) ectomycorrhizal symbiosis (Henkel *et al.* 2002) linked to (2) mast fruiting (Henkel *et al.* 2005), (3) high seedling survival rate (Henkel *et al.* 2005, McGuire 2007a, b) and, potentially, (4) slow litter decomposition (Mayor & Henkel 2006, McGuire *et al.* 2010), moreover, (5) the reiterative habit of *D. corymbosa* slows the gap dynamics, and reduces species richness (Woolley *et al.* 2008). Thus, a comprehensive understanding of monodominance may only emerge from the comparison of many case studies to point out shared mechanisms. Here, we report a new case of a monodominant species: *Spirotropis longifolia* (DC.) Baill.

*Spirotropis longifolia* is endemic to the Guiana Shield, ranging from Bolívar (Venezuela) to French Guiana (Stirton & Aymard 1999). We recorded only thirty collections in major herbaria (NY, U, CAY, P), most of them from French Guiana. The western Guiana Shield is known to hold several monodominant forests (Davis & Richards 1934, Henkel 2003, Richards 1996). However, the dominance of *S. longifolia* has never been investigated nor reported.

Only 16 French Guianan sites are known to host *S. longifolia*. We prospected eight of them and selected the two most accessible to evaluate *S. longifolia* dominance: a 20-ha population at Piste de Saint-Élie (PSE: 5°16'36"N, 53°3'0.5"W), and a 7-ha one at Montagne des Chevaux (MDC: 4°42'47"N, 52°23'41"W).

We set three 1-ha plots on upland areas at each site, two in forest dominated by *S. longifolia* (Ps1, Ps2 at PSE ; Cs1, Cs2 at MDC) and one on adjacent mixed forest (Pm1 at PSE ; Cm1 at MDC). We censused all living trees with trunk  $\geq 10$  cm in diameter at 130 cm above the ground (dbh). As most *S. longifolia* individuals produce basal sprouts, we pooled all stems  $\geq 10$  cm in dbh to calculate the basal area of each individual. We also counted the number of shoots with  $5 \text{ cm} \leq \text{dbh} \leq 10 \text{ cm}$ , and evaluated the number of thinner sprouts. Soils characterisation followed Lescure & Boulet (1983). In order to evaluate the dominance of *S. longifolia* in the recruitment pool, we censused all individuals  $\geq 2$  cm in dbh on eight  $20 \times 20$ -

m plots, five of them within Ps1 (Ps1-subplot). Individuals were most often identified to species or at least assigned to genus or family. Finally, we evaluated the mycorrhizal status of six *S. longifolia* sampled at PSE. Fine roots and mycorrhizas were cleared and stained according to the methods described by Kormanik & McGraw (1982).

In all sites, *S. longifolia* was present from hilltops to marshy bottomlands, and always aggregated. Populations covered areas ranging from 0.5 ha to hundreds of hectares, in which dominance varied from 20% to 70% of stems  $\geq 10$  cm in dbh (data not shown).

At PSE, topography and soil-cover of the whole *S. longifolia* stand matched the last stage of transformation of a ferrallitic cover on schist, as described by Sabatier *et al.* (1997). At MDC, erosion of the sandstone bedrock (quartzite) produced steep slopes, on which top soil (30 cm depth) was sandy. In spite of their differences in bedrock, topography and soil thickness, the two sites shared thin, superficially drained, hydromorphic soils. Soils of the mixed-forest plots did not differ from those of their neighbouring dominated plots.

In our plots, *S. longifolia* exceeded 50% of stems and/or basal area for trees  $\geq 10$  cm in dbh (Table 1), the standard threshold of monodominance proposed by Connell & Lowman (1989). In Ps1-subplot, *S. longifolia* accounted for 35% of the recruitment pool. Furthermore, we found a significant positive relationship between the relative abundances of *S. longifolia* trees (dbh  $\geq 10$  cm) and its own recruitment pool in our  $20 \times 20$ -m plots (Pearson  $r = 0.79$ ,  $P < 0.01$ ). Tree species richness and diversity were high in mixed-forest plots and considerably lower in dominated plots (Table 1).

In the eight prospected sites, *S. longifolia* was always found as a low-stature tree, 20-25(-30) m high with a maximum observed dbh of 75 cm. Within our plots, 40%-80% of *S. longifolia* trees produced collar sprouts (Table 1), and 18%-30% had at least one reiterated trunk  $\geq 5$  cm in dbh (Table 1, Figure 1a). On Cs1 and Cs2 we estimated that for 10% and 30% of *S. longifolia* individuals, respectively, the dead main stem has been replaced by one or more reiterated trunks (Table 1). Sprout production was concomitant to the proliferation of basal adventitious roots of two kinds: (1) dense mound of roots, often disconnected from the ground, able to accumulate organic matter and (2) strong arching stilt roots that stabilised the clumps (Figure 1a).

At all stages of development, uprooted *S. longifolia* were able to layer, i.e. to produce sprouts, able to become autonomous, along prostrate or fallen stems (Koop 1987) (Figure 1b, c). Layers grew all along the fallen stems and often remained connected to each other, sharing multiple root systems (Figure 1b). On Cs1 and Cs2, respectively 5% and 11% of *S. longifolia*

$\geq 10$  cm in dbh were identified as layers. These figures are conservative estimates, since signs of layering disappear with time (Figure 1c). Roots of *S. longifolia* hosted arbuscular mycorrhizas but we did not find evidence of ectomycorrhizas.

Together with *Pterocarpus officinalis*, which dominates the rear mangrove swamp (Migeot & Imbert 2011), *S. longifolia* is one of the rare Papilionoideae forming monodominant stands in tropical forests. Although absent from deep, freely draining soils, it showed a wide environmental amplitude. Surrounding species-rich forests (Table 1) were similar in diversity to those observed elsewhere in the Guiana Shield (ter Steege *et al.* 2000) and on the same soils at PSE (D. Sabatier, unpubl. data). Yet, *S. longifolia*-dominated forests were relatively species-rich (Table 1). Thus, its monodominance seems to result neither from peculiar environmental conditions nor from a lack of competitors.

Our results emphasised that *S. longifolia* recruits beneath its own canopy. Indeed, as for some other monodominant species (Hart 1985, Henkel *et al.* 2005), *S. longifolia* seeds are dispersed autochorously, less than 10 m from the parent tree. Moreover, seeds germinate within 2 d (pers. obs.) thus post-dispersal movement is limited. This set of life traits places *S. longifolia* among the Type I monodominant species (Connell & Lowman 1989).

Through layering, *S. longifolia* is also able to reproduce and propagate vegetatively. Layering does not only allow the survival of the genet, but also its spread in the understorey, increasing the relative abundance of the species in the recruitment pool (Gavin & Peart 1999). Moreover, in case of tree uprooting, layering species may pre-empt the recruitment niche, not only at the stump, but also all along the fallen stem (Negrelle 1995). As basal sprouts do, young layers benefit from larger resources than seedlings and saplings (Dietze & Clark 2008), and may have access to an already settled root system and even to a still functional photosynthetic system (Sakai *et al.* 1997), allowing them to compete with pioneer species in gap closure (Negrelle 1995).

Bond & Midgley (2001) introduced the concept of the persistence niche (i.e. the capability of an established plant to persist in situ) and pointed out its potential impact on species richness. Indeed, by the constant rejuvenation of their stems and the stabilising effect of their arching stilt roots, the persistence of the clumps of *Dicymbe altsonii* and *D. corymbosa* reduces the gap dynamic, thus contributing to their monodominance (Woolley *et al.* 2008, Zagt *et al.* 1997). The long-lasting ability of *S. longifolia* to form coppice clumps strongly suggests a similar efficiency to exploit a persistence niche and supports this trait as a realistic mechanism leading to monodominance. On the other hand, we found no evidence that ectomycorrhizal

symbiosis could be related to the monodominance of *S. longifolia*.

Thus, *S. longifolia* monodominance seems to rest on the simultaneous use of two strategies: a supporting one (i.e. a competitive advantage for its own recruitment pool by layering) and a suppressive one (i.e. a depletion of the recruitment opportunities of the other species through the persistence niche). However, the relative advantages of these strategies for *S. longifolia* remain to be evaluated. Meanwhile, we suggest that both strategies are not limited to monodominant species and should be better taken into account to explain the variations in alpha diversity observed in tropical rain forests.

### **Acknowledgements**

We are grateful to G. Elfort, J.-L. Smock and M. Tarcy for their help during the fieldwork and to E. Louisiana for her willingness to teach techniques of mycorrhizal research. We also thank H. De Foresta, P. Coutron, F. Munoz and the reviewers for valuable comments. This study was supported by the National Association for Research and Technology and by the European Regional Development Fund in the frame of the DyGePop research programme.

## Literature Cited

- BOND, W. J. & MIDGLEY, J. J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution* 16:45-51.
- CONNELL, J. H. & LOWMAN, M. D. 1989. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *American Naturalist* 134:88-119.
- DAVIS, T. A. W. & RICHARDS, P. W. 1934. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part II *Journal of Ecology* 22:106-155.
- DIETZE, M. C. & CLARK, J. S. 2008. Changing the gap dynamics paradigm: Vegetative regeneration control on forest response to disturbance. *Ecological Monographs* 78:331-347.
- GAVIN, D. G. & PEART, D. R. 1999. Vegetative life history of a dominant rain forest canopy tree. *Biotropica* 31:288-294.
- HART, T B 1985. *The ecology of a single-species-dominant forest and of a mixed forest in Zaire, Africa*. Michigan State University, East Lansing. 200 pp.
- HART, T. B. 1990. Monospecific dominance in tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 5:6-11.
- HART, T. B., HART, J. A. & MURPHY, P. G. 1989. Monodominant and species-rich forests of humid tropics - causes for their co-occurrence. *American Naturalist* 133:613-633.
- HENKEL, T. W. 2003. Monodominance in the ectomycorrhizal *Dicymbe corymbosa* (Caesalpinaceae) from Guyana. *Journal of Tropical Ecology* 19:417-437.
- HENKEL, T. W., TERBORGH, J. & VILGALYS, R. J. 2002. Ectomycorrhizal fungi and their leguminous hosts in the Pakaraima mountains of Guyana. *Mycological Research* 106:515-531.
- HENKEL, T. W., MAYOR, J. R. & WOOLLEY, L. P. 2005. Mast fruiting and seedling survival of the ectomycorrhizal, monodominant *Dicymbe corymbosa* (Caesalpinaceae) in Guyana. *New Phytologist* 167:543-556.
- KOOP, H. 1987. Vegetative reproduction of tree in some European natural forests. *Vegetatio* 72:103-110.



- KORMANIK, P. P. & MCGRAW, A. C. 1982. Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant roots. Pp. 37-45 in Schenck, N. C. (ed.). *Methods and principals of mycorrhizal research*. American Pathological Society, Saint-Paul.
- LESCURE, J. P. & BOULET, R. 1983. Relationship between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* 17:155-164.
- MCGUIRE, K. L. 2007a. Recruitment dynamics and ectomycorrhizal colonization of *Dicymbe corymbosa*, a monodominant tree in the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology* 23:297-307.
- MCGUIRE, K. L. 2007b. Common ectomycorrhizal networks may maintain monodominance in a tropical rain forest. *Ecology* 88:567-574.
- MCGUIRE, K. L., ZAK, D. R., EDWARDS, I. P., BLACKWOOD, C. B. & UPCHURCH, R. 2010. Slowed decomposition is biotically mediated in an ectomycorrhizal, tropical rain forest. *Oecologia* 164:785-795.
- MAYOR, J. R. & HENKEL, T. W. 2006. Do ectomycorrhizas alter leaf-litter decomposition in monodominant tropical forests of Guyana? *New Phytologist* 169:579-588.
- MIGEOT, J. & IMBERT, D. 2011. Structural and floristic patterns in tropical swamp forests: a case study from the *Pterocarpus officinalis* (Jacq.) forest in Guadeloupe, French West Indies. *Aquatic Botany* 94:1-8.
- NEGRELLE, R. R. B. 1995. Sprouting after uprooting of canopy trees in the Atlantic rain fall forest of Brazil. *Biotropica* 27:448-454.
- RICHARDS, P. W. 1996. *The tropical rain forest*. (Second edition). Cambridge University Press, Cambridge. 575 pp.
- SABATIER, D., GRIMALDI, M., PRÉVOST, M.-F., GUILLAUME, J., GODRON, M., DOSSO, M. & CURMI, P. 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianian rain forest. *Plant Ecology* 131:81-108.
- SAKAI, A., SAKAI, S. & AIKIYAMA, F. 1997. Do sprouting tree species on erosion-prone sites carry large reserves of resources? *Annals of Botany* 79:625-630.
- STIRTON, C. H. & AYMARD, G. A. 1999. *Spirotropis*. Pp. 391-392 in Steyermark, J. A., Berry, P. E., Yatskievych, K. & Holst, B. K. (eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana Vol. 5*. Missouri Botanical Garden Press, Saint-Louis.

- TER STEEGE, H., SABATIER, D., CASTELLANOS, H., VAN ANDEL, T. R.,  
DUIVENVOORDEN, J., DE OLIVEIRA, A. A., EK, R., LILWAH, R., MAAS, P.  
& MORI, S. 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of  
Amazonian forest including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical  
Ecology* 16:801-828.
- TORTI, S. D., COLEY, P. D. & KURSAR, T. A. 2001. Causes and consequences of  
monodominance in tropical lowland forests. *American Naturalist* 157:141-153.
- WOOLLEY, L. P., HENKEL, T. W. & SILLETT, S. C. 2008. Reiteration in the  
monodominant tropical tree *Dicymbe corymbosa* (Caesalpinaceae) and its  
potential adaptive significance. *Biotropica* 40:32-43.
- ZAGT, R. J., MALTA, E.-J. & RIJKS, M. H. 1997. Stem sprouting of the *Dicymbe altsonii* in  
the tropical rainforest of Guyana: impact of soil type and potential for  
regeneration. Pp. 55-72 in Zagt, R. J. (ed.). *Tree demography in the tropical  
rainforest of Guyana*. Tropenbos Foundation, Wageningen.

## Figures



**Figure 1**

### Legends to Figures

**Figure 1.** **Sprouting abilities of *Spirotropis longifolia*.** Two *S. longifolia* showing different habits ; the right one was a mono-stemmed tree, the left one was a mature clump made of several reiterated trunks with small arching stilt roots and small mound of roots at its base (a). *S. longifolia* ‘walking’ in the forest and producing layers (b). Two large layers and their ancient connection now rotted (c). (photographs: É. Fonty)

## Tables

**Table 1.** Species richness, diversity and forest structure, for trees  $\geq 10$  cm in dbh, on 1-ha plots of *Spirotropis longifolia*-dominated forest (Ps1, Ps2, Cs1, Cs2) and mixed forest (Pm1, Cm1) at Piste de Saint-Élie (PSE) and Montagne des Chevaux (MDC) sites. R: species richness;  $\alpha$ : Fisher's alpha diversity index; D: plot density (ind. ha<sup>-1</sup>); G: basal area (m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>); DSI: plot density of *S. longifolia* (ind. ha<sup>-1</sup>); relative abundance (%) of *S. longifolia*, as %ind: among all individuals, %stems: among all stems and %G: of basal area; % sprouting: proportion of sprouting *S. longifolia* for three sprout diameter limits (%); %persistent: proportion of *S. longifolia* with at least one dead stem (%).

Site	Plot	R	$\alpha$	D	G	DSI	%ind	%stems	%G	%sprouting			%persistent
										all	$\geq 5$ cm	$\geq 10$ cm	
PSE	Ps1	84	28.6	511	33.0	322	63	65	60	40	18	5	4
	Ps2	83	28.4	500	28.9	280	56	58	56	61	23	10	5
	Pm1	180	101	506	25.2	-	-	-	-	-	-	-	-
MDC	Cs1	63	18.9	508	20.8	376	74	76	67	68	31	12	14
	Cs2	90	30.4	557	26.6	360	65	68	53	80	38	12	9
	Cm1	123	42.7	714	32.0	-	-	-	-	-	-	-	-



## **ANNEXE B**

## Secondary metabolites from *Spirotropis longifolia* (DC) Baill and their antifungal activity against human pathogenic fungi

Charlie Basset <sup>a, b</sup>; Alice M. S. Rodrigues <sup>a, b</sup>; Véronique Eparvier <sup>c</sup>; Maria R. R. Silva <sup>d</sup>; Norberto P. Lopes <sup>e</sup>; Daniel Sabatier <sup>f</sup>; Emile Fonty <sup>f</sup>; Laila S. Espindol\* <sup>a, b</sup>; Didier Stien\* <sup>a, c</sup>

<sup>a</sup>: CNRS, UMR ECOFOG, Université des Antilles et de la Guyane, 97300 Cayenne, France

<sup>b</sup>: Laboratório de Farmacognosia, Universidade de Brasília, Brasília, DF – Brazil

<sup>c</sup>: CNRS – Institut de Chimie des Substances Naturelles, 1 avenue de la Terrasse, 91198 Gif-sur-Yvette cedex, France

<sup>d</sup>: Instituto de Patologia Tropical e Saúde Pública, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO – Brazil

<sup>e</sup>: Núcleo de Pesquisa em Produtos Naturais e Sintéticos, Faculdade de Ciências Farmacêuticas de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP – Brazil

<sup>f</sup>: IRD, UMR AMAP, F-34000 Montpellier, France

\*: Corresponding authors:

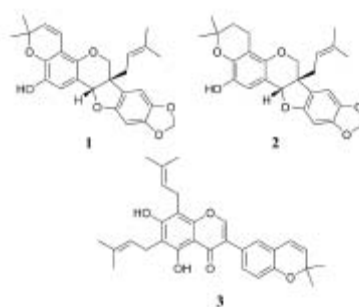
D. Stien:

Tel.: +33 169 82 30 09; Fax: +33 169 07 72 47; E-mail address: [didier.stien@icsn.cnrs-gif.fr](mailto:didier.stien@icsn.cnrs-gif.fr)

L. S. Espindola:

Tel.: +55 61 3107 2016; Fax: +55 61 3107 1943; E-mail address: [darvenne@unb.br](mailto:darvenne@unb.br)

## Graphical abstract



This paper describes the phytochemical and antifungal investigation of *Spirotropis longifolia* and the isolation of three new isoprenylated isoflavonoids: spirotropin A (1), spirotropin B (2), and spirotropone (3).

## Highlights

- This paper describes the phytochemical investigation of *Spirotropis longifolia*.
- We isolated three new and ten known compounds.
- This article provides relevant chemotaxonomic information for the Leguminosae family.
- Some compounds could inspire the discovery of new antifungal agents.
- Secondary metabolites from *Spirotropis longifolia* (DC) Baill and their antifungal activity against human pathogenic fungi.



## Abstract

A phytochemical study of the ethyl acetate extract of the roots and adventitious roots of *Spirotropis longifolia*, a monodominant tree species of the Guianan rainforest, has allowed the isolation of three compounds: 2-hydroxy-8,9-methylenedioxy-2',2'-dimethylpyrano-[5',6':4,3]-6a-prenyl-[6aS,11aS]-pterocarpan (spirotropin A, 1), 2-hydroxy-8,9-methylenedioxy-2',2'-dimethyl-3',4'-dihydropyrano-[5',6':4,3]-6a-prenyl-[6aS,11aS]-pterocarpan (spirotropin B, 2), and 5,7-dihydroxy-6,8-diprenyl-2''',2''''-dimethylpyrano[5''',6''':3',4']-isoflavone (spirotropone, 3). In addition, ten known compounds, trans-oxyresveratrol, trans-resveratrol, piceatannol, daidzein, genistein, isopruneitin, lupeol, latifolol, gnetin D and gnetin E, were also isolated. These compounds were evaluated for their antifungal activity and their cytotoxicity, and their structures were established by 1D and 2D NMR, HRMS, CD and optical rotation measurements.

**Keywords:** *Spirotropis longifolia*, Leguminosae, prenylated pterocarpanes, antifungal, cytotoxic, monodominant species

## 1. Introduction

*Spirotropis longifolia* (DC) Baill. is a tree whose range extends from the state of Bolívar (Venezuela) to French Guiana. This is one of the few species to form monodominant stands (> 50% of individuals) in tropical rain forests and is also known for its self-coppicing ability by the constant rejuvenation of its stems (Fonty *et al.*, 2011). From a taxonomic point of view, *S. longifolia* is the only representative of its genus, which belongs to the tribe of the Sophoreae (Leguminosae – Papilionoideae). The phytochemistry of this genus has never been investigated before, and the genus is not described in terms of plant use or medicinal properties.

In continuation of our search for antifungal compounds from durable woods (Rodrigues *et al.*, 2010; Royer *et al.*, 2010), ethyl acetate extracts of roots and adventitious roots of *S. longifolia* drew our attention during a screen for antifungal activity. We therefore embarked upon studying the antifungal constituents contained in the roots and adventitious roots of this species. In this article, we describe the isolation, structure elucidation from NMR spectral data, and antifungal and cytotoxic activities of all isolated compounds.

## 2. Results and discussion

Roots and adventitious roots were air-dried and extracted separately with ethyl acetate. Both extracts were then subjected to silica gel column chromatography, followed by reverse phase HPLC to yield three new (**1-3**) and ten known (**4-13**) compounds (Fig. 1). In the roots, known compounds were trans-resveratrol (**5**) (Yamada *et al.*, 2004), piceatannol (**6**) (Young Han *et al.*, 2009), daidzein (**7**) (Li *et al.*, 2009), genistein (**8**) (Kozerski *et al.*, 2003), isoprunein (**9**) (Kulesh *et al.*, 2008), and lupeol (**10**) (Fotie *et al.*, 2006). In the adventitious roots, compounds isolated were trans-oxyresveratrol (**4**) (Kanchanapoom *et al.*, 2002), gnetin E (**11**) (Boralle *et al.*, 1993), latifolol (**12**) (Lins *et al.*, 1982), and gnetin D (**13**) (Iliya *et al.*, 2002). These known compounds were identified by comparison of their analytical data with those reported in the literature. Compounds 11, 12 and 13 were isolated for the first time in the Leguminosae – Papilionoideae family.

The structure of molecules **1** and **2** were determined by <sup>1</sup>H and <sup>13</sup>C NMR spectroscopy (Table 1). Two distinct groups were observed by analysing the correlations in the COSY, HMBC and HSQC spectra: a prenyl and a dimethyl-pyrano-pterocarpan.

Compound **1** was isolated as a pale yellow solid. Its molecular formula was determined as

C<sub>26</sub>H<sub>26</sub>O<sub>6</sub> from the HR-ESI-MS spectrum ( $m/z$ : 435.1794 [M+H]<sup>+</sup>). <sup>1</sup>H NMR signal at  $\delta_H$  6.71 (<sup>1</sup>H, s, H-1) and carbon at  $\delta_C$  117.5 (C-1) as well as correlations of proton H-1 with C-2 ( $\delta_C$  141.0), C-3 ( $\delta_C$  142.7), C-4a ( $\delta_C$  144.6), C-11a ( $\delta_C$  83.5), and C-11b ( $\delta_C$  112.5), indicated the presence of a pentasubstituted aromatic ring. In addition, protons at  $\delta_H$  6.56 (<sup>1</sup>H, s, H-7) and 6.34 (<sup>1</sup>H, s, H-10), respectively, borne by carbon atoms at  $\delta_C$  104.8 (C-7) and 94.1 (C-10), and HMBC correlations of H-7 ( $\delta_H$  6.56) with C-8 ( $\delta_C$  149.1), C-9 ( $\delta_C$  142.9), C-10a ( $\delta_C$  155.2) and C-6a ( $\delta_C$  48.2) as well as those of H-10 ( $\delta_H$  6.34) with C-10a ( $\delta_C$  155.2), C-6b ( $\delta_C$  122.4), C-8 ( $\delta_C$  149.1) and C-9 ( $\delta_C$  142.9) together indicated the presence of a 1,2,4,5- tetrasubstituted benzene.

A methylenedioxy moiety with two non-equivalent protons at  $\delta_H$  5.87 (1H, *d*,  $J$  = 1.2 Hz, O-CH<sub>2</sub>-O) and 5.83 (<sup>1</sup>H, *d*,  $J$  = 1.2 Hz, O-CH<sub>2</sub>-O) was also observed in the <sup>1</sup>H NMR spectrum. HMBC correlations of this O-CH<sub>2</sub>-O group ( $\delta_H$  5.87,  $\delta_H$  5.83) with C-8 ( $\delta_C$  149.1) and C-9 ( $\delta_C$  142.9) indicated that the oxygen atoms were linked to carbons C-8 and C-9 in the tetrasubstituted aromatic ring cited above. <sup>1</sup>H NMR signals at  $\delta_H$  6.56 (<sup>1</sup>H, *d*,  $J$  = 10.0 Hz, H-4'), 5.61 (<sup>1</sup>H, *d*,  $J$  = 10.0 Hz, H-3') and 1.41 (6H, *s*, 2'-CH<sub>3</sub>) combined with <sup>13</sup>C NMR signals at  $\delta_C$  117.5 (C-4'), 140.4 (C-3'), 77.3 (C-2'), and 27.7 (2'-CH<sub>3</sub>), and their HMBC correlations indicated the presence of a 2,2-dimethyl-pyran ring. HMBC correlations of H-4' ( $\delta_H$  6.56) with C-3 ( $\delta_C$  142.7), C-4 ( $\delta_C$  111.5) and C-4a ( $\delta_C$  144.6) as well as the chemical shift of carbon atom C-2' at  $\delta_C$  77.3, and the molecular formula of 1 indicated that the 2,2-dimethyl-pyran ring was fused along the C-3 – C-4 bond of the pentasubstituted aromatic ring. The positions of the 2,2-dimethyl-pyran ring and the methylenedioxy group were further confirmed by comparison of NMR data described for closely related 2,3-dihydroxy-8,9-methylenedioxy-pterocarpan and 6a-prenyl-pterocarpan (Miyase *et al.*, 1999; Xiong *et al.*, 2009). Furthermore, <sup>1</sup>H NMR spectrum of 1 (Table 1) presented a sequence of characteristic proton signals at  $\delta_H$  2.37 (2H, *m*, H-1''), 5.17 (<sup>1</sup>H, *br t*,  $J$  = 7.4 Hz, H-2''), 1.66 (3H, *br s*, H-4''), and 1.48 (3H, *br s*, H-5'') linked to carbon atoms at  $\delta_C$  31.6 (C-1''), 119.7 (C-2''), 135.8 (C-3''), 25.9 (C-4'') and 24.0 (C-5''), respectively, attributable to a prenyl subunit in 1. Additionally, <sup>1</sup>H NMR signals of H-6 protons at  $\delta_H$  3.57 (<sup>1</sup>H, *d*,  $J$  = 10.7 Hz, H-6ax) and 3.99 (<sup>1</sup>H, *d*,  $J$  = 10.7 Hz, H-6eq) borne by carbon atom at  $\delta_C$  71.3 (C-6) correlated in HMBC spectra with C-6a ( $\delta_C$  48.2), C-6b ( $\delta_C$  122.4), C-11a ( $\delta_C$  83.5), C-4a ( $\delta_C$  144.6) and C-1'' ( $\delta_C$  31.6), and a proton at  $\delta_H$  5.04 (<sup>1</sup>H, *s*, H-11a) linked to carbon atom at  $\delta_C$  83.5 (C-11a) and correlated to C-1 ( $\delta_C$  117.5), C-11b ( $\delta_C$  112.5), C-4a ( $\delta_C$  144.6), C-6 ( $\delta_C$  71.3) and C-6a ( $\delta_C$  48.2) suggested that this prenyl subunit was linked in C-6a to a pterocarpan-like compound.

The *cis* ring junction was established unambiguously by the observation of NOESY

correlations between protons H-1'' and H-11a (Fig. 2). Additionally, a positive absorption band at 288.3 nm ( $\Delta\epsilon = 2.92$ ) and a negative one at 327.0 nm ( $\Delta\epsilon = -5.42$ ) in the CD spectrum as well as a very high positive value of the optical rotation  $[\alpha]_D^{25} + 147.3^\circ$  (AcOEt,  $c$  0.164) attested of an [6a*S*, 11a*S*] absolute configuration according to literature precedent (Kiss *et al.*, 2003). Hence, **1** has been identified as 2-hydroxy-8,9-methylenedioxy-2',2'-dimethylpyrano-[5',6':4,3]-6a-prenyl-[6a*S*,11a*S*]-pterocarpan and was named spirotropin A after the name of the plant.

Compound **2** was also isolated as a pale yellow solid. Its molecular formula was determined to be C<sub>26</sub>H<sub>28</sub>O<sub>6</sub> by the analysis of the HR-ESI-MS spectrum ( $m/z$ : 437.1961 [M+H]<sup>+</sup>). <sup>1</sup>H and <sup>13</sup>C NMR spectra of **2** (Table 1) were very similar to those of compound **1**. It was possible to identify the penta- and tetrasubstituted aromatic rings as well as the prenyl moiety in C-6a, of a pterocarpan skeleton. The only differences in the NMR signals were protons H-4' and H-3' and carbon atoms C-4' and C-3' shifted upfield from  $\delta_H$  6.56 to  $\delta_H$  2.69 for H-4', from  $\delta_H$  5.61 to  $\delta_H$  1.66 for H-3', from  $\delta_C$  117.5 to  $\delta_C$  19.4 for C-4' and from  $\delta_C$  130.4 to  $\delta_C$  43.3 for C-3'. Otherwise, all other signals were nearly identical. However, we observed the presence of a new gem-dimethyl unit at  $\delta_H$  1.23 (2'-CH<sub>3</sub>), from which it was clearly established that the 2,2-dimethyl-2H-pyran ring had been replaced by a 2,2-dimethyl-3,4-dihydro-2H-pyran ring. Again, the absolute configuration in C-6a and C-11a was ascertained as 6a(*S*), 11a(*S*) from the NOESY correlation between H-11a ( $\delta_H$  5.02) and H-1'' ( $\delta_H$  2.45), the positive sign of the optical rotation  $[\alpha]_D^{25} + 107.6^\circ$  (AcOEt,  $c$  0.054) and the similarity between the CD spectra of compounds **1** and **2**. Hence, **2** was identified unambiguously as 2-hydroxy-8,9-methylenedioxy-2',2'-dimethyl-3',4'-dihydropyrano-[5',6':4,3]-6a-prenyl-[6a*S*,11a*S*]-pterocarpan and was named spirotropin B.

Compound **3** was isolated as a pale yellow solid. Its molecular formula was determined to be C<sub>30</sub>H<sub>32</sub>O<sub>5</sub> from the HR-ESI-MS spectrum ( $m/z$  473.2323 [M+H]<sup>+</sup>). First, it was established from the spectral data (Table 2) that signals at  $\delta_H$  7.18 (1H, *d*,  $J = 2.15$  Hz, H-2'), 7.23 (H, *dd*,  $J = 8.4$  Hz,  $J = 2.2$  Hz, H-6'), and 6.83 (1H, *d*,  $J = 8.4$  Hz, H-5') indicated the presence of a 1,2,5-trisubstituted benzene, while signals at  $\delta_H$  1.45 (6H, *s*, 2''''-CH<sub>3</sub>), 5.63 (1H, *d*,  $J = 9.8$  Hz, H-3'''), and 6.35 (1H, *d*,  $J = 9.8$  Hz, H-4''') were attributable to those of a 2,2-dimethyl-2H-pyran ring. HMBC correlations of H-4''' ( $\delta_H$  6.35) with C-3' ( $\delta_C$  121.8) and C-4' ( $\delta_C$  152.9) as well as the chemical shifts recorded for C-4' ( $\delta_C$  152.9) and C-2'''' ( $\delta_C$  76.0) demonstrated that this ring was fused to the 1,2,5-trisubstituted benzene in positions C-3' and C-4'. This connectivity formed a 2,2-dimethylchromene moiety substituted in C-1' ( $\delta_C$  123.2).

Additionally, an  $^1\text{H}$  NMR signal at  $\delta_{\text{H}}$  7.90 ( $^1\text{H}$ , s, H-2), corresponding to a proton linked to carbon at  $\delta_{\text{C}}$  152.2 and correlated to C-8a ( $\delta_{\text{C}}$  153.2) and C-3 ( $\delta_{\text{C}}$  122.9), was typical of an  $\alpha,\beta$ -unsaturated carbonyl compound linked to an aromatic moiety. These features are common in the isoflavone family.

HMBC correlations of H-2 ( $\delta_{\text{H}}$  7.90) with C-1' ( $\delta_{\text{C}}$  123.2) and of H-2' ( $\delta_{\text{H}}$  7.18) and H-6' ( $\delta_{\text{H}}$  7.23) with C-2 ( $\delta_{\text{C}}$  152.2) indicated that the 2,2-dimethylchromene was linked by its C-1' to the C-3 in the  $\alpha,\beta$ -unsaturated ketone. In addition, HMBC correlations of OH-5 ( $\delta_{\text{H}}$  13.20) with C-4a ( $\delta_{\text{C}}$  109.0), C-5 ( $\delta_{\text{C}}$  157.4) and C-6 ( $\delta_{\text{C}}$  105.4) and those of OH-7 ( $\delta_{\text{H}}$  6.33) with C-6 ( $\delta_{\text{C}}$  105.4), C-7 ( $\delta_{\text{C}}$  159.5), and C-8 ( $\delta_{\text{C}}$  110.0) allowed us to ascertain the presence of a hexasubstituted benzenic ring, confirming the presence of an isoflavone skeleton substituted at C-3 with a 2,2-dimethylchromene moiety. The high chemical shift of proton OH-5 ( $\delta_{\text{H}}$  13.20) is attributable to the proximity of the carbonyl group. It should be pointed out as well that 2 prenyl subunits at  $\delta_{\text{H}}$  3.48 ( $^1\text{H}$ , d,  $J = 6.2$  Hz, H-1''), 5.27 ( $^1\text{H}$ , br t,  $J = 7.1$  Hz, H-2''), 1.77 (3H, br s, H-4''), 1.84 (3H, br s, H-5''), and  $\delta_{\text{H}}$  3.46 ( $^1\text{H}$ , d,  $J = 6.2$  Hz, H-1'''), 5.23 ( $^1\text{H}$ , br t,  $J = 7.3$  Hz, H-2'''), 1.74 (3H, br s, H-4'''), and 1.83 (3H, br s, H-5''') can be clearly designated in the NMR data. HMBC correlations of H-1'' ( $\delta_{\text{H}}$  3.48) with C-5 ( $\delta_{\text{C}}$  157.4), C-6 ( $\delta_{\text{C}}$  105.4), and C-7 ( $\delta_{\text{C}}$  159.5) as well as those of H-1''' ( $\delta_{\text{H}}$  3.46) with C-7 ( $\delta_{\text{C}}$  159.5), C-8 ( $\delta_{\text{C}}$  110.0), and C-8a ( $\delta_{\text{C}}$  153.2) allowed us to determine their positions on the hexasubstituted benzene ring, C-6 and C-8, respectively. Based on this information and comparison with literature data described for related isoflavones (Russell *et al.*, 1990; Xionget al., 2009), compound **3** was designated as 5,7-dihydroxy-6,8-diprenyl-2'',2'''-dimethylpyrano[5''',6''': 3',4']-isoflavone and was named spirotropone.

All compounds isolated were tested for their antifungal activity by microdilution, most of them over 6 strains of dermatophyte fungi and 8 pathogenic yeasts. The antifungal activities were compared to those of positive standards itraconazole and fluconazole. Active compounds ( $\text{MIC} \leq 64 \mu\text{g/mL}$ ) were also tested towards MRC5 normal lung tissue cells and MDA-MB-435 metastatic melanoma cells to evaluate their antifungal selectivity. Meanwhile, inactive compounds were tested against KB human cervical carcinoma cells to evaluate their hypothetical cytotoxicity.

Of all the compounds tested, only **6**, **11** and **12** showed strong antifungal activity, particularly in yeast growth inhibition. Compound **6** showed the best activity against *Candida parapsilosis* LMGO 05 ( $\text{MIC} = 1.0 \mu\text{g/mL}$ ), and compound **12** was able to inhibit *C. albicans* ATCC 10231, *C. parapsilosis* LMGO 05 and *C. krusei* LMGO 174 at a concentration of 2.0

µg/mL. Moreover, compound **12** showed very high anti-yeast selectivities with index values of 62.8 when measured with MRC5 cells and 32 with MDA-MB-435 cells. In addition, the general anti-yeast activity of compound **6** was particularly interesting, with selectivities > 16 with MRC5 cells and ranging from 32 to 103 with MDA-MB-435 cells.

On dermatophytes, the best antifungal activities were observed with gnetin E (**11**), which inhibited the growth of *Trichophyton rubrum* LMGO 06 and *Microsporum gypseum* LMGO 10 at 2.0 µg/mL, with a selectivity index of 13 in MRC5 cells and 31 in MDA-MB-435 cells. Fluconazole inhibited the growth of the latter compound at 32 µg/mL. Considering the new compounds, spirotropin A (**1**) presented a weak antiproliferative activity on KB cells with 56% inhibition at 10<sup>-5</sup> M.

### 3. Concluding remarks

In conclusion, we have isolated and fully characterised three new prenylated isoflavonoids (**1-3**) and three compounds that had never been isolated in the Leguminosae – Papilionoideae subfamily (**11-13**) as well as seven others typical from this subfamily. All compounds except **10** derived from the phenylpropanoid biosynthesis pathway mixed with subsequent addition of several malonyl-CoA (Du *et al.*, 2010) and were generally known to be phytoalexins or precursors of phytoalexins (Dixon and Ferreira, 2002; Lozovaya *et al.*, 2007; Yamada *et al.*, 2004). We demonstrated that several of these compounds were capable of inhibiting the growth of human pathogenic fungi and were presumably synthesised by the tree for protection against fungi-mediated degradation (Lozovaya *et al.*, 2004; Naoumkina *et al.*, 2007). Torti *et al.* (2001) pointed out that monodominance is only allowed by an assemblage of plant traits, not any single one. Our observations may account for the natural durability and monodominance of *Spirotropis longifolia* (Fonty *et al.*, 2011) and suggest that chemical defences are among the plant traits allowing it. In addition, good antifungal activities and low cytotoxicities of piceatannol (**6**) and latifolol (**12**) indicated that these substances could inspire the search of new antifungal agents for the treatment of mycoses. Our study represents the first chemical description of the *Spirotropis* genus and enriches chemotaxonomic information regarding the Leguminosae – Papilionoideae subfamily.

## 4. Experimental

### 4.1 General

The optical rotations were measured on an Anton Paar MCP 300 polarimeter, and the

chiroptical properties were determined with a Jasco J-810 CD spectrometer. The UV spectra were recorded with a Varian CARY 100 apparatus. The infrared spectra were recorded with a FT-IR Perkin Elmer Spectrum 100 system, and melting points were measured with a Büchi B-540 apparatus. Melting points were not corrected. Column chromatography was conducted with silica gel Merck 60 (0.063 – 0.2 mm). Eluting solvents were hexane and ethyl acetate (VWR extraction grade), both distilled before use, as well as methanol (VWR, analytical grade). Nuclear Magnetic Resonance (NMR) spectra were recorded on a Varian 400MR spectrometer equipped with a 5 mm Auto X PGF  $^1\text{H}/^{15}\text{N}-^{31}\text{P}$  inverse detection probe. NMR spectra were recorded at 400 MHz for  $^1\text{H}$  and at 100.6 MHz for  $^{13}\text{C}$ . Chemical shifts ( $\delta$ ) are in ppm downfield from tetramethylsilane, and coupling constants are in Hz. The *s* stands for singlet, *d* for doublet, *t* for triplet, and *br* for broad.

HR-ESI-MS measurements were carried out on a quadrupole-time-of-flight instrument (UltrOTOFT-Q, BrukerDaltonics, Billerica, MA). Analytical HPLC was performed on a Supelco Discovery<sup>®</sup> C<sub>18</sub> column (150 × 4.6 mm, 5  $\mu\text{m}$ ) using a Waters system equipped with a W600 pump, a W2996 photodiode array absorbance detector, and a W2420 evaporative light scattering detector. The flow rate was set to 1 mL/min using a linear gradient of water mixed with an increasing proportion of acetonitrile. Separations were performed on a Supelco Discovery<sup>®</sup> C18 column (150 × 21.2 mm, 5  $\mu\text{m}$ ) using a Waters system equipped with a W600 pump and a W2487 dual wavelength UV detector. The samples were injected manually through a Rheodyne injector at a flow rate of 15 mL/min, and the effluents were monitored at 214 and 254 nm. Analytical TLC plates (Si gel 60 F 254) were purchased from Fisher Scientific (France).

## 4.2 Plant material

Roots and adventitious roots were collected at PK18 Piste de Saint-Elie, Sinnamary, French Guiana. Identification was performed at the Cayenne herbarium, where a voucher has been deposited (CAY VE137).

## 4.3 Extraction and isolation

*Spirotropis longifolia* roots were dried, finely ground (1700 g) and extracted with ethyl acetate (3 × 3 L) at room temperature for 24 h. The organic layers were collected by filtration and combined and evaporated under reduced pressure to give the crude ethyl acetate extract (29.1 g). A portion of this extract (10.0 g) was partitioned in 10 fractions (F01 to F10) by column chromatography with a polarity gradient of hexane-CH<sub>2</sub>Cl<sub>2</sub>-AcOEt-EtOH. Fractions were tested on *Candida albicans* ATCC 10231, and the most active fraction, F-05

(1.2 g), was further separated in 15 sub-fractions F05/01 to F05/15 by column chromatography using a gradient of hexane-ethyl acetate. At this stage, lupeol (**10**, 85.0 mg, 146 ppm) was isolated in pure form. Sub-fractions F05/02 (56.0 mg) and F05/07 (53.0 mg) were purified by reverse-phase semi-preparative HPLC to give spirotropin A (**1**, 2.3 mg, 3.9 ppm) and spirotropone (**3**, 1.0 mg, 1.7 ppm). Fraction F06 was also purified by RP-HPLC to yield spirotropin B (**2**, 3.0 mg, 5.1 ppm), trans-resveratrol (**5**, 3.0 mg, 5.1 ppm), piceatannol (**6**, 8.0 mg, 13.7 ppm), daidzein (**7**, 1.0 mg, 1.7 ppm), genistein (**8**, 1.0 mg, 1.7 ppm), and isopruneitin (**9**, 5.5 mg, 9.4 ppm).

Adventitious roots of *Spirotropis longifolia* were dried, finely ground (85.0 g) and extracted with ethyl acetate (3 × 400 mL) at room temperature for 24 h per extraction. After filtration, the combined ethyl acetate fractions were evaporated to dryness (2.7 g). A portion of this crude extract (250 mg) was purified by RP-HPLC, allowing for the isolation of trans-oxyresveratrol (**4**, 1.5 mg, 0.019 %), gnetin E (**11**, 1.7 mg, 0.022 %), latifolol (**12**, 8.0 mg, 0.10 %) and gnetin D (**13**, 1.5 mg, 0.019 %).

#### 4.4 Spirotropin A (2-hydroxy-8,9-methylenedioxy-2',2'-dimethylpyrano-[5',6':4,3]-6a-prenyl-[6a*S*,11a*S*]-pterocarpan) (**1**)

Pale yellow solid. Mp 193-194 °C;  $[\alpha]_D^{25} + 147.3^\circ$  (AcOEt, *c* 0.16); CD  $[\theta]_{193.8} 14.38$ ,  $[\theta]_{207.0} - 31.17$ ,  $[\theta]_{223.0} 28.25$ ,  $[\theta]_{241.0} 25.17$ ,  $[\theta]_{288.3} 2.92$ ,  $[\theta]_{327.0} - 5.42$  (MeCN, *c* 0.001); UV (MeCN)  $\lambda_{\max}$  nm (log  $\epsilon$ ): 298 (0.99), 210 (2.70); IR (cm<sup>-1</sup>): 3484, 2979, 2924, 2888, 2866, 1740, 1643, 1572, 1473; <sup>1</sup>H NMR (400 MHz, CD<sub>3</sub>OD,  $\delta$  ppm): see Table 1; <sup>13</sup>C NMR (100.6 MHz, CDCl<sub>3</sub>,  $\delta$  ppm): see Table 1; HR-ESI-MS (positive) *m/z*: found 435.1794 [M+H]<sup>+</sup>; calcd for [C<sub>26</sub>H<sub>27</sub>O<sub>6</sub>]<sup>+</sup>: 435.1808.

#### 4.5 Spirotropin B (2-hydroxy-8,9-methylenedioxy-2',2'-dimethyl-3',4'-dihdropyrano-[5',6':4,3]-6a-prenyl-[6a*S*,11a*S*]-pterocarpan) (**2**)

Pale yellow solid.  $[\alpha]_D^{25} + 108^\circ$  (AcOEt, *c* 0.054); CD  $[\theta]_{197.8} -4.34$ ,  $[\theta]_{214.5} 2.95$ ,  $[\theta]_{245.6} 1.56$ ,  $[\theta]_{241.0} 25.17$ ,  $[\theta]_{293.1} 0.53$  (MeCN, *c* 0.001); UV (MeCN)  $\lambda_{\max}$  nm (log  $\epsilon$ ): 309 (0.05); <sup>1</sup>H NMR (400 MHz, CD<sub>3</sub>OD,  $\delta$  ppm): see Table 1; <sup>13</sup>C NMR (100.6 MHz, CD<sub>3</sub>OD,  $\delta$  ppm): see table 1; HR-ESI-MS (positive) *m/z*: found 437.1961 [M+H]<sup>+</sup>; calcd for [C<sub>26</sub>H<sub>29</sub>O<sub>6</sub>]<sup>+</sup>: 437.1964.

#### 4.6 Spirotropone (5,7-dihydroxy-6,8-diprenyl-2''',2'''-dimethylpyrano[5''',6''':3',4']-isoflavone) (**3**)

Pale yellow solid. UV (AcOEt)  $\lambda_{\max}$  nm (log  $\epsilon$ ): 269 (1.27); <sup>1</sup>H NMR (400 MHz, CDCl<sub>3</sub>,  $\delta$  ppm): see Table 2; <sup>13</sup>C NMR (100.6 MHz, CDCl<sub>3</sub>,  $\delta$  ppm): see Table 2; HR-ESI-MS (positive)



*m/z*: found 473.2323 [M+H]<sup>+</sup>; calcd for [C<sub>30</sub>H<sub>33</sub>O<sub>5</sub>]<sup>+</sup>: 473.2328.

#### 4.7 Microorganisms and media

The species of human pathogenic microorganisms used in this study were filamentous dermatophytes *Microsporum gypseum* LMGO 10, *Microsporum canis* (LMGO 25 and LMGO 22), *Trichophyton rubrum* (LMGO 06 and LMGO 08), and *Trichophyton mentagrophytes* LMGO 09. Yeast species were *Candida albicans* (ATCC 10231 and LMGO 102), *Candida parapsilosis* (ATCC 22019 and LMGO 05), *Candida glabrata* LMGO 44, *Candida krusei* LMGO 174, *Candida tropicalis* LMGO 35 and *Cryptococcus gattii* LMGO L1. LMGO (Laboratório de Micologia de Goiás) strains were clinical isolates from patients at the Federal University of Goiás Hospital. Strains were maintained on potato dextrose agar. All strains were cultured onto a new agar plate and incubated at 28°C for 2 days (yeast) or 5 days (filamentous fungi) prior to any antimicrobial test. The strains used in cytotoxicity assays were KB cervical carcinoma cells, MRC5 normal lung tissue cells and MDA-MB-435 metastatic melanoma cells provided by the Ciblotheque Cellulaire of the Institute (ICSN, Gif-sur-Yvette, France).

#### 4.8 Antifungal susceptibility assay by microdilution

The standard microdilution test described by the Clinical and Laboratory Standards Institute guidelines M27-A3 and M38-A2 was used to determine minimal inhibitory concentrations (MIC) against dermatophyte fungi and yeast (CLSI, 2008a, b; Melo e Silva *et al.*, 2009). Pure compounds were tested at concentrations ranging from 64 to 0.125 µg/mL. Fluconazole and itraconazole (Sigma) were used as positive controls and tested at concentrations of 64 to 0.125 µg/mL and 16 to 0.031 µg/mL, respectively. The microplates were incubated at 32 °C, and the results were observed after 5 days for filamentous fungi and 2 days for yeast. The MIC values reported in Table 3 refer to the lowest concentration preventing visible growth in the wells. All assays were conducted in triplicate.

#### 4.9 Cytotoxicity evaluation on mammalian cells

The cytotoxic effect on MRC5, KB and MDA-MB-435 cells was monitored at the Laboratoire de Cultures Cellulaires, ICSN, Gif-sur-Yvette, France (Tempete *et al.*, 1995). On KB cells, the percentage of cell growth inhibition was measured at a concentration of 10<sup>-5</sup> M and read after 72 h incubation. The compounds presenting antifungal activity (MIC ≤ 64 µg/ml) were tested against MRC5 and MDA-MB-435 cells at concentrations of 128 to 0.25 µg/mL and read after 24 h incubation, allowing us to calculate their IC<sub>50</sub> values and to evaluate their antifungal

selectivity ( $IC_{50}/MIC$ ). Docetaxel (Sigma) was used as a positive control and tested at concentrations of 128 to 0.25  $\mu\text{g/mL}$  against MRC5 and MDA-MB-435 cells as well as at  $10^{-5}$  M against KB cells.

## **5 Acknowledgments**

The authors gratefully acknowledge the Programme Amazonie of the CNRS (France), CAPES, CNPq, FAPESP and FAPDF (Brazil) for financial support as well as J. L. Smock (IRD) for his kind help with plant collection.

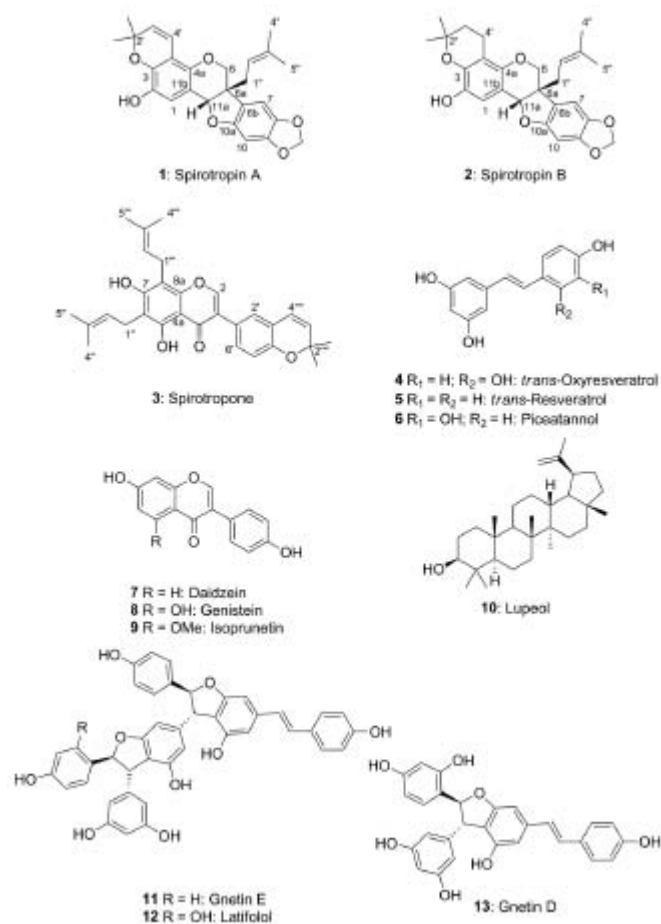
## References

- Boralle, N., Gottlieb, H. E., Gottlieb, O. R., Kubitzki, K., Lopes, L. M. X., Yoshida, M., Young, M. C. M., 1993. Oligostilbenoids from *Gnetum venosum*. *Phytochemistry* 34, 1403-1407.
- CLSI, 2008a. Reference method for broth dilution antifungal susceptibility testing of filamentous fungi; Approved Standard, 2nd edn. Document M38-A2.
- CLSI, 2008b. Reference method for broth dilution antifungal susceptibility testing of yeasts; Approved Standard, 2nd edn. Document M27-A3.
- Dixon, R. A., Ferreira, D., 2002. Genistein. *Phytochemistry* 60, 205-211.
- Du, H., Huang, Y., Tang, Y., 2010. Genetic and metabolic engineering of isoflavonoid biosynthesis. *App. Microbiol. Biotechnol.* 86, 1293-1312.
- Fonty, E., Molino, J.-F., Prévost, M. F., Sabatier, D., 2011. A new case of neotropical monodominant forest: *Spirotropis longifolia* (Leguminosae – Papilionoideae) in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 27 (6), 641-644.
- Fotie, J., Bohle, D. S., Leimanis, M. L., Georges, E., Rukunga, G., Nkengfack, A. E., 2006. Lupeol long-chain fatty acid esters with antimalarial activity from *Holarrhena floribunda*. *J. Nat. Prod.* 69, 62-67.
- Iliya, I., Ali, Z., Tanaka, T., Iinuma, M., Furusawa, M., Nakaya, K. I., Murata, J., Darnaedi, D., 2002. Stilbenoids from the stem of *Gnetum latifolium* (Gnetaceae). *Phytochemistry* 61, 959-961.
- Kanchanapoom, T., Suga, K., Kasai, R., Yamasaki, K., Kamel, M. S., Mohamed, M. H., 2002. Stilbene and 2-arylbenzofuran glucosides from the rhizomes of *Schoenocaulon officinale*. *Chem. Pharm. Bull.* 50, 863-865.
- Kiss, L., Kurtán, T., Antus, S., Bényei, A., 2003. Chiroptical properties and synthesis of enantiopure *cis* and *trans* pterocarpan skeleton. *Chirality* 15, 558-563.
- Kozerski, L., Kamiński, B., Kawecki, R., Urbanczyk-Lipkowska, Z., Bocian, W., Bednarek, E., Sitkowski, J., Zakrzewska, K., Nielsen, K. T., Hansen, P. E., 2003. Solution and solid state <sup>13</sup>C NMR and X-ray studies of genistein complexes with amines. Potential biological function of the C-7, C-5, and C-4'-OH groups. *Org. Biomol. Chem.* 1, 3578-3585.

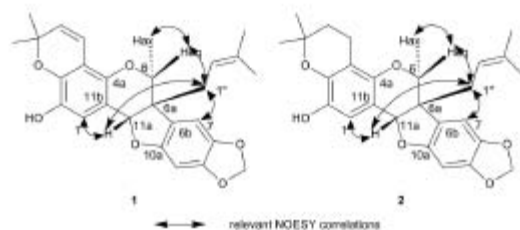
- Kulesh, N. I., Vasilevskaya, N. A., Veselova, M. V., Denisenko, V. A., Fedoreev, S. A., 2008. Minor polyphenols from *Maackia amurensis* wood. *Chem. Nat. Compd.* 44, 712-714.
- Li, S. R., Chen, P. Y., Chen, L. Y., Lo, Y. F., Tsai, I. L., Wang, E. C., 2009. Synthesis of hagin E, equol, daidzein, and formononetin from resorcinol via an isoflavene intermediate. *Tetrahedron Lett.* 50, 2121-2123.
- Lins, A. P., Ribeiro, M. N. D. S., Gottlieb, O. R., Gottlieb, H. E., 1982. Gnetins: Resveratrol oligomers from *Gnetum* species. *J. Nat. Prod.* 45, 754-761.
- Lozovaya, V. V., Lygin, A. V., Zernova, O. V., Li, S., Hartman, G. L., Widholm, J. M., 2004. Isoflavonoid accumulation in soybean hairy roots upon treatment with *Fusarium solani*. *Plant Physiol. Biochem.* 42, 671-679.
- Lozovaya, V. V., Lygin, A. V., Zernova, O. V., Ulanov, A. V., Li, S., Hartman, G. L., Widholm, J. M., 2007. Modification of phenolic metabolism in soybean hairy roots through down regulation of chalcone synthase or isoflavone synthase. *Planta* 225, 665-679.
- Melo e Silva, F., De Paula, J. E., Espindola, L. S., 2009. Evaluation of the antifungal potential of Brazilian Cerrado medicinal plants. *Mycoses* 52, 511-517.
- Miyase, T., Sano, M., Yoshino, K., Nonaka, K., 1999. Antioxidants from *Lespedeza homoloba* (II). *Phytochemistry* 52, 311-319.
- Naoumkina, M., Farag, M. A., Sumner, L. W., Tang, Y., Liu, C. J., Dixon, R. A., 2007. Different mechanisms for phytoalexin induction by pathogen and wound signals in *Medicago truncatula*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 17909-17915.
- Rodrigues, A. M. S., Theodoro, P. N. E. T., Eparvier, V., Basset, C., Silva, M. R. R., Beauchêne, J., Espindola, L. S., Stien, D., 2010. Search for antifungal compounds from the wood of durable tropical trees. *J. Nat. Prod.* 73 (10), 2.
- Royer, M., Herbette, G., Eparvier, V., Beauchêne, J., Thibaut, B., Stien, D., 2010. Secondary metabolites of *Bagassa guianensis* Aubl. wood: a study of the chemotaxonomy of the Moraceae family. *Phytochemistry* 71, 1708-1713.
- Russell, G. B., Sirat, H. M., Sutherland, O. R. W., 1990. Isoflavones from root bark of gorse. *Phytochemistry* 29, 1287-1291.

- Tempete, C., Werner, G. H., Favre, F., Rojas, A., Langlois, N., 1995. In vitro cytostatic activity of 9-demethoxyporothramycin B. *Eur. J. Med. Chem.* 30, 647-650.
- Torti, S. D., Coley, P. D., Kursar, T. A., 2001. Causes and consequences of monodominance in tropical lowland forests. *Am. Nat.* 157, 141-153.
- Xiong, L. I., Wang, D., Ming-yu, X. I. A., Wang, Z. H., Wang, W. N., Cui, Z., 2009. Cytotoxic prenylated flavonoids from the stem bark of *Maackia amurensis*. *Chem. Pharm. Bull.* 57, 302-306.
- Yamada, Y. M. A., Takeda, K., Takahashi, H., Ikegami, S., 2004. Assembled catalyst of palladium and non-cross-linked amphiphilic polymer ligand for the efficient heterogeneous Heck reaction. *Tetrahedron* 60, 4097-4105.
- Young Han, S., Suck Lee, H., Hye Choi, D., Woon Hwang, J., Mo Yang, D., Jun, J. G., 2009. Efficient total synthesis of piceatannol via (E)-selective Wittig-Horner reaction. *Synth. Commun.* 39, 1425-1432.

## Figures & Tables



**Fig. 1:** Compounds isolated from *Spirotropis longifolia*.



**Fig. 2:** NOESY correlations for compounds 1–3.

**Table 19:** <sup>1</sup>H and <sup>13</sup>C NMR spectroscopic data for pterocarpan **1** and **2** in CD<sub>3</sub>OD.

Position	<b>1</b>				<b>2</b>			
	$\delta$ <sup>1</sup> H ( <i>m</i> , <i>J</i> in Hz)	$\delta$ <sup>13</sup> C ( $\delta$ , ppm)	COSY	HMBC ( <sup>1</sup> H→ <sup>13</sup> C)	$\delta$ <sup>1</sup> H ( <i>m</i> , <i>J</i> in Hz)	$\delta$ <sup>13</sup> C ( $\delta$ , ppm)	COSY	HMBC ( <sup>1</sup> H→ <sup>13</sup> C)
1	6.71 (1H, <i>s</i> )	117.5		C2, C3, C4a, C11a	6.70 (1H, <i>s</i> )	111.1		C2, C3, C4a, C11a
2		141.0				140.4		
3		142.7				145.6		
4		111.5				118.2		
4a		144.6				147.6		
6 <sub>ax</sub>	3.57 (1H, <i>d</i> , 10.7)	71.3	6-H <sub>eq</sub>	C4a, C6b, C11a, C1''	3.61 (1H, <i>d</i> , 11.0)	70.9	6-H <sub>eq</sub>	C4a, C11a, C1''
6 <sub>eq</sub>	3.99 (1H, <i>d</i> , 10.7)		6-H <sub>ax</sub>	C4a, C6b, C11a, C1''	3.98 (1H, <i>d</i> , 11.07)		6-H <sub>ax</sub>	C4a, C11a, C1''
6a		48.2				47.8		
6b		122.4				122.8		
7	6.56 (1H, <i>s</i> )	104.8		C8, C9, C10a, C6a	6.72 (1H, <i>s</i> )	104.7		C8, C9, C10a, C6a
8		149.1				142.2		
9		142.9				148.9		
10	6.34 (1H, <i>s</i> )	94.1		C6b, C10a, C8, C9	6.34 (1H, <i>s</i> )	93.9		C6b, C10a, C8, C9
10a		155.2				155.2		
11a	5.04 (1H, <i>s</i> )	83.5		C4a, C6, C6a, C1'', C11b	5.02 (1H, <i>s</i> )	84.1		C4a, C6, C6a, C1'', C11b
11b		112.5				114.2		
2'		77.3				71.4		
2'-CH <sub>3</sub>	1.41 (6H, <i>s</i> )	27.7		C2', C4', 2'-CH <sub>3</sub>	1.23 (6H, <i>s</i> )	28.6		C2', C4', 2'-CH <sub>3</sub>
3'	5.61 (1H, <i>d</i> , 10.0)	130.4	H4'	C2', 2'-CH <sub>3</sub> , C4	1.66 (2H, <i>m</i> )	43.3	H3', H4'	C2', C4
4'	6.56 (1H, <i>d</i> , 10.0)	117.5	H4'	C2', C3, C3', C4, C4a	2.69 (2H, <i>m</i> )	19.4	H3', H4'	C2', C3, C3', C4, C4a
1''	2.37 (2H, <i>m</i> )	31.6	H2''	C2'', C3'', C6b, C6a, C11a	2.45 (2H, <i>m</i> )	31.3	H1'', H2''	C2'', C3'', C6b, C6a, C11a
2''	5.17 (1H, <i>br t</i> , 7.4)	119.7	H1'', H4'', H5''	C4'', C5''	5.20 (1H, <i>br t</i> , 7.3)	119.7	H1'', H4'', H5''	C4'', C5''
3''		135.8				135.6		
4''	1.66 (3H, <i>br s</i> )	25.9	H2''	C2'', C3'', C5''	1.68 (3H, <i>br s</i> )	25.7	H2''	C2'', C3'', C5''
5''	1.48 (3H, <i>br s</i> )	24.0	H2''	C2'', C3'', C4''	1.49 (3H, <i>br s</i> )	17.7	H2''	C2'', C3'', C4''
O-CH <sub>2</sub> -O	5.87 (3H, <i>d</i> , 1.2)	102.3		C8, C9	5.91 (1H, <i>d</i> , 1.1)	102.2		C8, C9
	5.83 (3H, <i>d</i> , 1.2)				5.88 (1H, <i>d</i> , 1.1)			

**Table 20:** <sup>1</sup>H and <sup>13</sup>C NMR spectroscopic data for spirotropone (**3**) in CDCl<sub>3</sub>.

Position	$\delta$ <sup>1</sup> H ( <i>m</i> , <i>J</i> in Hz)	$\delta$ <sup>13</sup> C ( $\delta$ , ppm)	<b>1</b> COSY	HMBC ( <sup>1</sup> H→ <sup>13</sup> C)
2	7.90 (1H, <i>s</i> )	152.2		C1', C3, C8a
3		122.9		
4		181.0		
4a		109.0		
5		157.4		
6		105.4		
7		159.5		
8		110.0		
8a		153.2		
1'		123.2		
2'	7.18 (1H, <i>d</i> , 2.2)	126.6	H6'	C3, C3', C4', C4''', C6'
3'		121.8		
4'		152.9		
5'	6.83 (1H, <i>d</i> , 8.4)	116.5	H6'	C1', C3', C4'
6'	7.23 (1H, <i>dd</i> , 8.4, 2.2)	129.3	H2', H5'	C2', C3', C4'
1''	3.48 (1H, <i>d</i> , 6.2)	21.5	H2''	C2'', C3'', C4'', C5, C5'', C6, C7
2''	5.27 (1H, <i>br t</i> , 7.1)	121.1	H1'', H4'', H5''	C1'', C4'', C5''
3''		135.4		
4''	1.77 (3H, <i>br s</i> )	25.7	H2''	C2'', C3'', C5''
5''	1.84 (3H, <i>br s</i> )	17.7	H2''	C2'', C3'', C4''
1'''	3.46 (1H, <i>d</i> , 6.2)	21.5	H2'''	C2'', C3'', C4'', C7, C8, C8a
2'''	5.23 (1H, <i>br t</i> , 7.3)	121.3	H1''', H4''', H5'''	C1''', C4''', C5'''
3'''		134.4		
4'''	1.74 (3H, <i>br s</i> )	25.7	H2'''	C2''', C3''', C5'''
5'''	1.83 (3H, <i>br s</i> )	17.7	H2'''	C2''', C3''', C5'''
2''''		76.0		
2''''-CH <sub>3</sub>	1.45 (6H, <i>s</i> )	28.0		C2''''-CH <sub>3</sub> , C2''', C3''''
3''''	5.63 (1H, <i>d</i> , 9.8)	130.0	H4''''	C2''''-CH <sub>3</sub> , C2''', C3''''
4''''	6.35 (1H, <i>d</i> , 9.8)	122.1	H3''''	C2''', C3', C4'
OH-5	13.20 (1H, <i>s</i> )			C4a, C5, C6
OH-7	6.33 (1H, <i>s</i> )			C6, C7, C8



**Table 21:** Biological activity of isolated compounds **1** to **13**.

Strain	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Flu*	Itra*	Doc*
Antifungal ctivity (MIC, in *g/mL)																
<i>M. canis</i> LMGO 25	- <sup>a</sup>			32 (>4 <sup>b</sup> )	-	16 (>8)	-		-	-	8 (3.1)		16 (>8)	2	0.5	
<i>M. canis</i> LMGO 22	-			-	-		-		-	-	16 (1.6)		64 (>2)	-	-	
<i>M. gypseum</i> LMGO 10	-			32 (>4)	-	8(>16)	-	-	-	-	2 (12.5)		16 (>8)	32	0.25	
<i>T. rubrum</i> LMGO 08	-			16 (>8)	-	-	-		-	-	64 (0.4)		-	-	-	
<i>T. rubrum</i> LMGO 06	-			16 (>8)	-	8(>16)	-	-	-	-	2 (12.5)		8 (>16)	2	0.25	
<i>T. mentagrophytes</i> LMGO 09	-			8 (>16)	-	64(>2)	-		-	-	8 (3.1)		32 (>4)	-	-	
<i>C albicans</i> LMGO 102	-			-	-	2(>64)	-	16	-	-	16 (1.6)		64 (>2)	-	-	
<i>C albicans</i> ATCC 10231	-			-	-	2(>64)	-		-	-	16 (1.6)		2 (>64)	4	0.5	
<i>C parapsilopsis</i> ATCC 22019	-	-	-	-	-	4(>32)	-		-	-	16 (1.6)	64 (2.0)	64 (>2)	4	0.5	
<i>C parapsilopsis</i> LMGO 05	-			-	-	1(>128)	-	64	-	-	16 (1.6)		2 (>64)	4	0.5	
<i>C glabrata</i> LMGO 44	-			-	-	4(>32)	-		-	-	4 (6.3)		32 (3.9)	8	0.5	
<i>C tropicalis</i> LMGO 35	-			64 (>2)	-	8(>16)	-	16	-	-	16 (1.6)		4 (>32)	1	0.25	
<i>C krusei</i> LMGO 174	-			16 (>8)	-	8(>16)	-		-	-	8 (3.1)		2 (>64)	32	-	
<i>C gattii</i> LMGO L1	-			-	-	16(>8)	-	64	-	-	8 (3.1)		64 (>2)	2	0.25	
Antiproliferative activity (IC <sub>50</sub> in µg/mL)																
MRC5				> 128							25.0 ± 0.1	125.5 ± 0.5	> 128	> 128	> 128	< 0.25
MDA-MB-435				37.7 ± 2.4							60. 9 ± 0.6	64.1 ± 2.9	88.1 ± 21.8	> 128	> 128	< 0.25
Antiproliferative activity at 10 <sup>-5</sup> M (growth inhibition %)																
KB	56	0	11		0											99

<sup>a</sup>: inactive (MIC < 64 g/mL, > 16 g/mL for itraconazole).

<sup>b</sup>: in parenthesis: selectivity index based on cytotoxicity against MRC5 cells, defined as the IC<sub>50</sub>/MIC; blanck: not tested.

\*: Flu: Fluconazole, Itra: Itraconazole, Doc: Docetaxel.





