Master2

Nguyen Le Xuan bach

2018-06-20

# Introduction

Ce travail s’est déroulé du 15/02/2012 au 15/06/2012 à l’Unité Mixte de Recherche « Ecologie des forêts de Guyane » (ECOFOG) en Guyane française qui dépend de 5 tutelles : AgroParisTech (745), l’INRA (745), le CNRS (8172), le CIRAD (93) et l’Université Antilles-Guyane (43). ECOFOG fait partie du laboratoire d’excellence « Centre d’Etude de la Biodiversité Amazonienne (Labex CEBA) » qui réunit un ensemble d’acteurs de la recherche et de l’enseignement supérieur en Guyane, aux Antilles et en métropole, autour d’un contenu scientifique d’excellence sur le thème de la biodiversité amazonienne : environnement, écologie, biodiversité, santé et écotechnologie. Ce travail a bénéficié d’une aide de l’Etat gérée par l’Agence Nationale de la Recherche au titre du programme Investissements d’avenir portant la référence ANR-10-LABX-0025

*Cecropia* Loefl. est un des genres les plus emblématique des néotropiques (Berg and Franco-Rosselli [2005](#ref-Berg2005)). Il regroupe des espèces d’arbres pionniers qui colonisent les chablis forestiers ainsi que les zones déboisées et défrichées pleinement exposées à la lumière. *Cecropia spp.* se distribuent naturellement du sud du Mexique jusqu’au nord de l’Argentine ainsi qu’aux Antilles (Fig. 1). Ce sont des arbres de dimensions souvent restreintes (5-15 m) bien que certaines espèces puissent culminer à une quarantaine de mètres (*e.g. C. sciadophylla*). Ce sont des plantes dioïques conformes au modèle architectural de Rauh (Hallé and Oldeman [1970](#ref-HalleOledeman1970); Hallé, Oldeman, and Tomlinson [1978](#ref-Halle1978)). L’ensemble des axes est orthotrope ; le tronc porte des étages de branches bien marqués (ramification rythmique), et développe souvent à sa base des racines échasses qui donnent à l’arbre une silhouette caractéristique. La floraison est latérale. Les axes, peu nombreux, sont formés d’une succession de nœuds facilement repérables tout au long de la vie de la plante à cause de la cicatrice circulaire laissée par le capuchon stipulaire, *i.e.* la calyptre (Heuret et al. [2002](#ref-Heuret2002); Zalamea et al. [2008](#ref-Zalamea2008)). Les feuilles sont simples, plus ou moins lobées, de grande taille et sont disposées autour de l’axe selon une phyllotaxie alterne spiralée.

Les *Cecropia* sont intéressants à plus d’un égard : (i) Leur caractéristique d’arbres pionniers leur confère une importance écologique toute particulière puisqu’ils constituent les peuplements initiaux de la succession forestière et des peuplements de forêts secondarisées. A ce titre, *C. obtusa* et *C. sciadophylla* se sont révélées être d’excellentes plantes marqueurs permettant de dater très exactement l’âge d’une perturbation. En effet, ces deux espèces montrent une ramification et une floraison annuelle laissant des cicatrices caractéristiques tout au long de la vie de la plante et mettent en place un nombre de feuille par an d’une extraordinaire régularité permettant de dater aisément l’âge d’un individu et donc de la perturbation à l’origine de son installation (Davis [1970](#ref-Davis1970); Heuret et al. [2002](#ref-Heuret2002); Zalamea et al. [2008](#ref-Zalamea2008)) . Une bonne connaissance de leur écologie est donc capitale pour comprendre les mécanismes de résilience/cicatrisation des forêts perturbées;  
(ii) introduit à plusieurs reprises dans des jardins botaniques en dehors de leurs aires de distributions, plusieurs espèces se sont échappées et sont considérées aujourd’hui comme envahissantes. Par exemple, *C. peltata* est présent en Afrique de l’Ouest (Cameroun) où il concurrence son homologue africain *Musanga cecropioides* (McKey [1988](#ref-McKey1988)). *C. peltata* et *C. schreberiana* se trouvent sur la liste de l’UICN des 100 espèces exotiques envahissantes parmi les plus néfaste au monde [(link)](http://www.issg.org/database/welcome/). Les introductions de *Cecropia* sont cependant souvent mal identifiées et il existe peu de connaissances sur l’état d’invasion et la dynamique de colonisation des *Cecropia* dans leur nouvel environnement (Webber et al. [2011](#ref-Webber2011));  
(iii) vivant tous en association avec des fourmis (en majorité le genre *Azteca*), les *Cecropia* sont de parfaits sujets pour les travaux visant à comprendre la relation de mutualisme entretenue entre plantes et insectes (Janzen [1973](#ref-Janzen1973); Folgarait and Davidson [1994](#ref-Folgarait1994); Gianoli et al. [2008](#ref-Gianoli2008); Dejean et al. [2009](#ref-Dejean2009));  
(iv) de par leur architecture simple, et l’expression de processus de croissance cycliques (e.g. ramification rythmique), ils constituent d’excellents arbres ‘modèles’ pour définir et évaluer des modèles mathématiques de type structure-fonction pour comprendre et simuler le architectural des arbre (Letort et al. [2012](#ref-Letort2012));  
(v) enfin, les *Cecropia* sont traditionnellement utilisés par les populations locales dans la composition de différents remèdes : la sève est utilisée contre les verrues, les cals, les ulcères, et les diarrhées ; les feuilles sont utilisées contre les troubles cardiaques, le traitement de l’asthme, et comme diurétique (Berg and Franco-Rosselli [2005](#ref-Berg2005)). Plusieurs propriétés anti-inflammatoires et antidiabétiques ont ainsi été mises en évidence (Costa et al. [2011](#ref-Costa2011)). En fait, depuis une dizaine d’années, la moitié des travaux publiés sur les *Cecropia* concernent à présent les propriétés chimique/pharmaceutique de certaines espèces (Fig. 2). Certains médicaments homéopathiques sur le marché contiennent déjà des extraits de *C. palmata* (Poconeol N°20, N°48) [(link)](http://www.vidal.fr/Substance/cecropia_palmata-843.htm).

Bien que plusieurs espèces de *Cecropia* soient étudiées pour des aspects très divers, la systématique du genre est paradoxalement très mal connue. D’un point de vue taxonomique, le genre *Cecropia* appartenait à la famille des Cecropiaceae, qui a été recombinée récemment en tribu des Cecropieae dans les Urticacées par l’APG III (The Angiosperm Phylogeny [2009](#ref-apg3)). Les Cecropieae comptent six genres : trois néotropicaux (*Cecropia, Pourouma, Coussapoua*), deux africains (*Musanga, Myrianthus*) et un asiatique (*Poikilospermum*). Le genre *Cecropia* a fait l’objet d’une révision récente au travers d’un volume de la collection Flora Neotropica (Berg and Franco-Rosselli [2005](#ref-Berg2005)) et 61 espèces, et deux sous-espèces, sont reconnues. Malgré ce travail remarquable, plusieurs points méritent d’être soulignés : (i) Il n’existe à ce jour aucune phylogénie du genre et les espèces ne sont identifiées qu’au travers d’une approche taxonomique traditionnelle. B&FR2005 en soulignent bien les limites en introduction de leur ouvrage (p.7). Tout d’abord, il n’existe que très peu de collections d’herbiers. Dans une étude portant sur la phénologie du genre au travers de l’observation de spécimens d’herbiers (Zalamea et al. [2011](#ref-Zalamea2011))) ont pu observer dans les principaux herbiers mondiaux 3668 spécimens fertiles pour l’ensemble des 61 espèces. Certaines espèces ne sont décrites qu’au travers de très peu d’échantillons (*e.g. C. silvae* : 5 échantillons ; Fig. 3). Les collecteurs rechignent en effet à collecter ce qui semble être une banalité (au premiers abords, tous les *Cecropia* se ressemblent), avec des feuilles de grandes dimensions difficiles de mettre en herbiers et la présence de fourmis agressives qui jouent leur rôle dissuasif. Par ailleurs, la dioécie ajoute une difficulté supplémentaire puisque les deux sexes ne sont pas systématiquement récoltés. Ainsi, beaucoup d’espèces restent méconnues comme en témoigne la figure 6-2 issue de la thèse de (Zalamea 2009) qui présente pour chaque espèce (i) le nombre d’échantillons d’herbiers récoltés et consultable dans les grand herbiers internationaux, (ii) le nombre total de citation google © ou (iii) le nombre de citation Web of science ou l’espèce figure dans le titre ou les mots-clefs d’un article. En l’état actuel des choses, nous avons donc très peu d’éléments pour statuer sur la distribution géographiques des espèces, leur variations morphologiques et les causes de cette variabilité (étude de la plasticité) et leur existence réelle alors que des phénomènes d’hybridation sont fortement suspectés (Webber et al. [2011](#ref-Webber2011)); (ii) Le travail de B&FR2005 propose une clef dont l’entrée principale repose sur la localisation géographique. Ces auteurs argumentent leur choix en disant qu’une clef générale aurait des entrées trop faibles en raison de la dioécie et de la grande variabilité des caractères. Or, comme nous l’avons vu, de nombreuses espèces de *Cecropia* se trouvent aujourd’hui en dehors de leur aire d’origine et sont alors envahissantes. Les problèmes d’identification sont courants et donnent lieu à de vives polémiques (Douglas Sheil and Padmanaba [2011](#ref-Sheil2011a); D. Sheil and Padmanaba [2011](#ref-Sheil2011b); Webber et al. [2011](#ref-Webber2011)); (iii) Les critères décrits par B&FR2005 sont ont été essentiellement observés sur planches d’herbiers et certains se révèlent difficilement utilisables sur le terrain. Les critères tels que les couleurs ou certaines dimensions (diamètre de pétiole ou de l’axe des inflorescences) sont particulièrement sensibles à la déshydratation subie pour le conditionnement en herbiers; (iv) Seules 34 sur 61 espèces sont illustrées aux travers de planches de dessin. Par ailleurs beaucoup de critères utilisés pour la discrimination des espèces ne sont pas illustrés ce qui rend leur identification difficile pour le néophyte; (v) Le dernier problème est inhérent aux clefs dichotomiques : la non indentification d’un seul caractère bloque la poursuite de l’identification.

Ainsi, bien que ce volume de *Flora Neotropica* soit sans conteste une avancée majeure et une synthèse remarquable pour l’identification des différentes espèces, l’exercice reste souvent compliqué sur le terrain. Compte de tenue de l’importance du genre dans les différents domaines cités, une bonne identification taxonomique est un pré-requis absolument indispensable à ces études. Comme le souligne (Evans et al. [2007](#ref-Evans2007)) à propos plantes introduites invasives, l’identification correcte d’une espèce et une compréhension solide de sa biologie constitue l’exigence minimale pour la lutte biologique ciblée.

Quelles voies pouvons-nous suivre pour progresser dans la compréhension de la systématique du genre *Cecropia* et l’identification des espèces ? La motivation de nouvelles collectes et observations au travers d’une approche collaborative en réseau est absolument nécessaire pour aborder un genre avec une aire de répartition aussi vaste. Un tel réseau ne peut exister que si des protocoles et des outils communs sont partagés afin d’assurer une homogénéité des données récoltées. Dans ce contexte les objectifs de ce travail ont été de (i) construire une clef de détermination multi-entrées et illustrée pour le genre *Cecropia* à l’aide du logiciel Xper2 [(link)](http://lis-upmc.snv.jussieu.fr/lis/?q=ressources/logiciels/xper2) en se basant dans un premier temps sur le travail de B&FR2005 ; (ii) de regrouper des illustrations photographiques pour l’ensemble des espèces (planches d’herbiers et plantes fraiches), (iii) de tester cette clef sur les différents Cecropia trouvés en Guyane Française et (iv) de proposer des protocoles de description et de prise de vue photographique des specimens et mener une réflexion sur les modalités de mise en place d’un réseau d’observation international de ce genre.

# Matériels et Méthodes

## Construction d’une base de donnée photographique

Une première étape de ce travail a été de regrouper le plus possible d’illustrations disponibles sur *Cecropia* et de les assembler dans une base de donnée sous le logiciel Aperture© [(link)](http://www.apple.com/fr/aperture/). Pour les plantes fraiches, j’ai intégré les photographies des photothèques personnelles de différents botanistes (P. Heuret, P.C. Zalamea, D. Sabatier, M. Kostlin, J. Grosfeld, E. Nicolini) et j’ai moi-même photographié de nombreux spécimens en Guyane Française. J’y ai également intégré plusieurs photographies disponibles sur internet sous une licence « Creative Commons [(link)](http://fr.wikipedia.org/wiki/Creative_Commons)» comme celles publiées par le Field Museum de Chicago [(link)](http://fm2.fieldmuseum.org/plantguides/results.asp?genus=Cecropia). J’ai bénéficié également de photographies de planches d’herbiers prises par P.C. Zalamea dans les herbiers de New-York (NY) et du muséum national de Paris (P). J’ai complété cela avec de nombreuses photographies téléchargées depuis les sites internet des principaux herbiers internationaux [(link)](http://en.wikipedia.org/wiki/Virtual_herbarium) (Kew [(link)](http://apps.kew.org/herbcat/navigator.do), Field Museum [(link)](http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc/), Missouri Botanical Gardens [(link)](http://www.tropicos.org/ImageSearch.aspx)) ou bien sous Jstor [(link)](http://plants.jstor.org/). Enfin, à l’aide d’un microscope digital KEYENCE VHX-500F, j’ai également pris plusieurs clichés de détails (e.g. types de poils, grain de pollen) sur du matériel frais et sur des spécimens de l’herbier de Cayenne.

J’ai pu ainsi regrouper environ 2200 photographies. Pour la grande majorité de celles-ci, je me suis attelé à les retoucher (ex : amélioration de l’exposition, du contraste) et renseigner l’information associée aux champs IPTC : copyright, lieu (avec si possible les coordonnées GPS), légende, mots-clefs (selon un thesaurus homogène) etc. Ces différentes photographies sont publiées pour l’instant sur le site internet [ici](http://joomeo.com/patrick.heuret) et consultable sous avec le login « nlxbach » et le mot de passe « 2jkej6 ».

Cette base de données m’a permis à tout instant de mieux comprendre et de valider les caractères morphométriques proposés par B&FR2005 et d’intégrer des illustrations pertinentes à la clef de reconnaissance multi entrées que j’ai développée sous Xper2. Pour 22 espèces ou j’avais des illustrations suffisamment diversifiées, j’ai réalisé des fiches illustrées pour l’aide à la reconnaissance (Annexe 1).

## Construction d’une base de données relatives aux échantillons d’herbiers sous le logiciel BRAHMS et édition des cartes de répartition des espèces.

Pour réaliser leur travail sur la phénologie de reproduction du genre *Cecropia*, Zalamea et al. (Zalamea et al. [2011](#ref-Zalamea2011)) ont récolté les informations relatives à 3306 spécimens d’herbiers le tout portant sur les 35 espèces les plus abondamment récoltées. Après la publication de l’article, P.C. Zalamea a complété ces données pour les 26 espèces restantes (305 spécimens d’herbiers) portant ainsi le nombre d’échantillon total à 3611. Après remaniement, j’ai construit une base de donnée sous le logiciel BRAHMS [(link)](http://herbaria.plants.ox.ac.uk/bol/) dédié à la gestion et l’analyse des collections d’herbiers. Ainsi j’ai pu générer des cartes de repartions pour chacune des espèces sous le logiciel Google Earth© (fichiers .kmz) ainsi que sur le portail GeoCAT [(link)](http://geocat.kew.org/). Durant la durée de mon stage, je n’ai pas eu le temps de recouper et les informations que j’ai compilées dans la base de données photographique et la base de données sur les herbiers compilée par P. C. Zalamea.

## Construction d’une matrice de caractère à partir de l’ouvrage de Berg et Rosselli (2005) et intégration au logiciel Xper2

Dans l’ouvrage de B&FR2005, l’information relative à la morphologie des 61 espèces de *Cecropia* se trouve à deux niveaux : (i) synthétisée dans les clefs dichotomiques que les auteurs proposent par régions en début d’ouvrage et (ii) dans les fiches de description détaillées pour chacune des espèces et (ii). J’ai procédé de manière méthodique en construisant une matrice de caractères morphométriques sur la base de ceux proposés comme discriminant dans la clef dichotomique, puis en complémentant l’information manquante pour certaine espèces ou en rajoutant des caractères à partir des descriptions détaillées pour chaque espèces.

## Construction de la clef interactive multi-entrée sous XPER2, une plate-forme dédiée à l’identification assistée par ordinateur

La plate-forme XPER2 est développée par l’UMR ‘Laboratoire informatique et systématique (LIS) » à Paris [(link)](http://lis-upmc.snv.jussieu.fr/lis/?q=ressources/logiciels/xper2). Elle s’organe autours de 4 modules principaux : (i) La définition d’un modèle descriptif standardisé qui consiste à lister l’ensemble des caractères ainsi que leur états possibles selon une terminologie unifiée et, éventuellement, des dépendances entre caractère (niveaux de hiérarchie). (ii) La description des taxons en renseignant les caractères et leur état tel que précédemment définis. Que ce soit à l’échelle des taxons ou des caractères, il est possible d’y associer des définitions, des commentaires ou description textuelles ainsi que des photographies. (iii) Des outils de gestion qui permettent de vérifier la cohérence de la matrice de caractère ou d’éditer divers documents de travail. (iv) Une clef d’identification multi-entrées. Pour construire cet outil d’identification dédié au genre *Cecropia*, j’ai procédé aux différentes étapes suivantes : 1-J’ai construit directement ma matrice de caractère sous XPER en désignant les 61 espèces, les caractères et leurs différentes modalités.  
2-J’ai testé la cohérence de cette base de donnée en vérifiant les conflits d’identification pour des plusieurs espèces et cela à partir des photographies contenues dans la base de données que j’ai construite.  
3-Pour chacun des caractères, j’y ai associé des définitions adéquates (issues de différents ouvrages en botanique) ainsi que des illustrations sous formes de schémas ou de photos. Pour cela, j’ai réalisé sous Adobe illustrator© plusieurs dessins vectoriels adaptés pour rendre compte de la morphologie des *Cecropia*. Pour chacune des espèces j’ai associé plusieurs photographies en essayant de respecter une logique ou les caractères les plus pertinents sont visibles sur les vues choisies.  
J’ai utilisé l’anglais pour nommer les caractères et renseigner les différentes définitions afin de permettre une meilleure diffusion de l’outil et rendre possible son utilisation conjointe avec l’ouvrage de B&FR2005. Ces caractères et états sont traduits en français dans le texte de ce rapport mais restent en anglais sur les figures obtenues par capture d’écran et dans les tableaux. Pour une meilleure compréhension, j’évoquerai à chaque fois l’indice de numérotation du caractère pour permettre une lecture plus aisée.

## Analyse de la matrice de caractère

### Analyse du pouvoir discriminant des caractères morphométriques

Afin de statuer sur l’information discriminante attachée aux différents caractères j’ai utilisé trois indices proposés directement sous Xper2 : (i) l’indice de Jaccard (Jaccard [1901](#ref-Jaccard1901)), (ii) l’indice de Sokal & Michener (Sokal and Michener [1958](#ref-Sokal1958)) et (iii) un indice original « xper2’s index » inspiré des travaux de Lebbe (Lebbe 1991). Ces mesures sont des évaluations quantitatives de la capacité que possède un caractère pour distinguer les espèces entre eux. Afin d’illustrer didactiquement la manière dont ces indices sont calculés, je m’appuierait sur un exemple simplifié d’une matrice de caractère ; Soit 4 espèces décrites selon 3 caractères : (i) 1. la présence de trichilia (avec 2 états ‘absent’ ou ‘présent’), (ii) 22. la présence de nervure tertiaires (avec 2 états ‘absent’ ou ‘présent’) et (iii) 12. Le degré de découpage du limbe en lobe (avec 3 états selon que le limbe est découpé en lobes allant ‘jusqu’au pétiole’, ‘proche du pétiole’ ou ‘avec un partie soudé à la base importante (i.e. ‘Not down to petiole’))

# 1. Presence of trichillia 22. Lateral veins: ramification 12. Lamina: segment incision  
# 1. C. distachya Present Branched Not down to petiole  
# 2. C. obtusa Present Unbranched Not down to petiole  
# 3. C. sciadophylla Absent Unbranched Down to petiole  
# 4. C. silvae Present Unbranched Near to petiole

On transforme cette matrice en tableau disjonctif complet ou les états deviennent des variables codées par des valeurs binaires avec 0 = Absent et 1 = Présent ;

# 1. Presence of trichillia 22. Lateral veins: ramification 12. Lamina: segment incision  
# Present Absent Branched Unbranched Not down to petiole Near to petiole Down to petiole  
# 1. C. distachya 1 0 1 0 1 0 0  
# 2. C. obtusa 1 0 0 1 1 0 0  
# 3. C. sciadophylla 0 1 0 1 0 0 1  
# 4. C. silvae 1 0 0 1 0 1 0

On compare alors deux à deux les espèces en calculant pour l’ensemble des états définis : a = le nombre d’états communs à deux espèces ;  
b = le nombre d’états associés à l’espère i mais non associés à l’espèce j ;  
c = le nombre d’états associés à l’espère j mais non associés à l’espèce i ;  
d = le nombre d’états associés ni à l’espèce i, ni à l’espèce j ;

Dans notre cas avec 3 espèces, 6 comparaisons sont possibles deux à deux :

Pour chaque paire d’espèces, les indices sont calculés de la manière suivante : (i) L’indice de Jaccard est un coefficient d’association connu pour étudier la dissimilarité entre objets pour des données binaires de présence-absence :

(ii) L’indice de Sokal et Michener est calculé suivant la formule suivante :

Dans ce cas, l’ensemble des états est pris en compte, y compris ceux qui ne sont associé à aucune des espèces considérées. (iii) L’indice Xper2 est basé sur l’incompatibilité entre descriptions. Deux espèces sont incompatibles (ou dissimilaires / discriminées) pour un descripteur s’ils n’ont aucun état de caractère possible en commun a = 0. Formule : dXper = 1 si a = 0 ; sinon dXper = 0

### Classification hiérarchique des espèces

J’ai travaillé à partir d’une matrice de caractères comprenant le tableau disjonctif des caractères qualitatifs et les minimas et maximas des caractères continus. Une première étape a été de trouver une solution pour les valeurs manquantes. - Depuis la parution de l’ouvrage de B&FR2005 de nouvelles observations ont été faîte (photos, herbiers) et j’ai pu pour *C. silvae* par exemple renseigner des valeurs manquantes. - Lorsque une seule espèce ne possédait pas d’information pour un caractère avec peu d’état, j’ai mis la valeur 1 par défaut stipulant ainsi que l’espèce peut potentiellement présenter tous les états. - J’ai enlevé des variables concernant les minimas. En effet une longueur de pétiole minimale n’a pour moi que peu de sens puisque cela dépend des stades de développement échantillonnés.

Enfin, lorsque rien n’était possible, j’ai privilégié l’abandon d’un caractère plutôt que l’abandon d’une espèce. J’ai ainsi travaillé sur une matrice de 61 lignes et 138 colonnes (dont 117 variables binaires et 21 variables continues). J’ai effectué 3 types de classification hiérarchique. La première repose sur une analyse mixte des variables binaires et des variables continues. La métrique choisie pour calculer la distance sur les variables binaires est celle de Dice (Dice [1945](#ref-Dice1945)) tandis que c’est celle de Gower (Gower [1971](#ref-Gower1971)) choisie pour les variables continues. La classification hiérachique est construite selon la méthode UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean). Pour les deux suivantes, j’ai travaillé séparément soit sur les variables binaires (Fig. 10b, indice de Dice, méthode UPGMA), soit sur les variables continues (Fig. 10c, distance euclidienne, méthode UPGMA) ce qui a permis de faire un test de bootstrap pour vérifier la robustesse des différents nœuds de l’arbre (1000 répétitions). Les analyses ont été effectuées avec le logiciel PAST (PAlaeontological STatistics (Clarke [1993](#ref-Clarke1993))

## Etude de cas en Guyane française

Finalement, cette clef a été testée sur le terrain en Guyane Française (Fig. 4) ou 7 espèces de *Cecropia* sont censées être présentes : *C. obtusa, C. sciadophylla, C. palmata, C. distachya, C. silvae, C. latiloba* et *C. granvilleana* (Boggan et al. 1997 données de l’herbier de Cayenne). J’ai essentiellement prospecté (i) dans l’ouest de la Guyane, sur la route St-Laurent du Maroni-Apatou qui a été récemment ouverte en 2006, (ii) dans l’ouest, sur la piste forestière de la Mataroni sur la route Régina-St-Georges et (iii) vers Iracoubi, sur la piste forestière de Counami. J’ai eu l’occasion d’observer toutes les espèces en dehors de *C. granvilleana*. Il n’existe que 4 échantillons au monde pour cette espèce qui pousse sur les inselbergs. Je l’ai cherché à Savanne-Roche virginie (N4°11’03,8’‘W52°08’07,4’’) sans succès. J’ai pu ainsi tester ma clef multi-entrées sur de nombreux morphotypes et je présenterai les limitations que j’ai rencontrées dans la partie « Résultats ». Ces observations m’ont permis de mener une réflexion sur la mise au point de protocole d’observation et de prise de vue photographique formaté pour une prise de données pertinente et homogène par le plus grand nombre.

# Résultat

## La base de donnée de *Cecropia*

A partir de l’ouvrage de B&FR2005 j’ai retenu 59 caractères morphométriques que j’ai divisé 9 grandes classes selon la partie de la plante concernée : (i) le trichilium – 9 caractères, (ii), le limbe – 16 caractères, (iii) le pétiole – 3 caractères, (iv) la calyptre – 6 caractères, (v) l’inflorescence mâle – 7 caractères, (vi) l’inflorescence femelle – 7 caractères, (vii) la spathe – 6 caractères, (viii) le fruit – 3 caractères et (ix) la tige – 2 caractères. A cela j’ai rajouté un 60ème caractère (qui constitue la 10ème classe) concernant la localisation géographique et qui est le point d’entrée de la clef dichotomique de B&FR2005. 39 caractères correspondent à des variables catégorielles pour un total de 191 états. Les 20 caractères restant correspondent à des variables numériques. 50 des caractères correspondent à ceux utilisés par B&FR2005 dans leurs clefs de début d’ouvrage. J’ai rajouté à cela 10 caractères à partir des descriptions détaillées qu’ils ont fait pour chaque espèce et qu’ils n’ont apparemment pas jugé utile d’utiliser comme caractères discriminants (voir le détail en Annexe 2). L’ouvrage de B&FR2005 ne m’a pas permis de renseigner l’ensemble de ces caractères pour les 61 espèces et la matrice est renseignée à 77.46 %. ## Notice d’utilisation de la clef multi-entrée : l’exemple de *C. distachya* En mode identification, la clef que j’ai développée sous Xper2 se présente de la manière suivante (Fig. 5): dans la sous-fenêtre (A) se trouve la liste des caractères morphométriques. Il est possible de les filtrer par groupes et de les classer selon les valeurs des indices Xper, Jaccard ou Sokal & Michener. J’ai rajouté un groupe appelé ‘je propose’ avec les caractères que j’ai jugé comme les plus pertinents quelque soit la partie de la plante qu’ils concernent (le choix de ces caractères sera discuté par la suite). Dans la sous-fenêtre (B), se trouvent les différents états possibles du caractère sélectionné. J’ai illustré la plupart des caractères et leurs états possibles avec des dessins ou des photographies (D) et j’y ai associé une définition dans la majorité des cas (C) Dans la sous-fenêtre (E) figure la liste des 61 espèces qui sont conformes aux critères sélectionnés. Dans la sous-fenêtre (F), figurent les espèces qui ne sont pas conformes aux critères sélectionnés. En double-cliquant sur une espèce on accède à une fiche détaillée avec (i) la description textuelle de B&FR2005, (ii) un ensemble d’illustrations judicieusement choisies dans la photothèque que j’ai construite et (iii) la description formatée pour l’ensemble des caractères renseignés dans la matrice et rassemblés selon les groupes définis (Fig. 6). Si l’espèce sur laquelle on clique se trouve parmi la liste de celles qui ne sont pas retenues dans la description courante (sous-fenêtre F) alors les caractères qui ne sont pas en accord avec les choix effectués apparaissent en rouge. En sélectionnant plusieurs espèces dans les fenêtres (E) ou (F) et en faisant clique-droit > Comparaison on visualise la matrice de caractère avec les critères qui sont discriminants pour les espèces sélectionnées. Avec clique-droit > Particularité(s) ont obtient une liste des états possédés uniquement par les espèces choisies. En l’état actuel, 470 images et illustrations sont associées aux différentes descriptions (caractères, états, espèces). A titre d’exemple d’utilisation, je prendrais la planche d’herbier présentée Fig. 7. Sur cette photographie, **13 caractères** morphométriques sont observables:

1. L’inflorescence mâle comporte 10 épis ; En renseignant **« 35. Staminate spikes: number» = 10** alors 34 espèces sont exclues. 27 espèces restent en course et sont potentiellement celles que l’on cherche à identifier.
2. Le nombre de lobes est de 8 ; En renseignant **« 11. Number of segment (or main vein) » = 8** alors 8 espèces supplémentaires sont exclues et 19 espèces restent en course.
3. Le plus grand épi possède un diamètre de 3 mm ; En renseignant **« 40. Staminate spikes: maximal diameter» = 3** alors 6 espèces supplémentaires sont exclues et 13 espèces restent en course.
4. Les nervures secondaires sont connectées ensembles sur la marge du limbe ; En renseignant **« 21. Lateral veins: type of connection » > ‘Marginally’** alors 6 espèces supplémentaires sont exclues et 7 espèces restent en course.
5. Les nervures secondaires portent des nervures tertiaires ; Ce caractère n’est pourtant visible que sur le lobe situé le long du pétiole ce qui pourrait être une sorte d’anomalie (en fait, dans le cas de cette espèce, c’est plutôt le fait que ce caractère soit si peu marqué qui en est une) ; En renseignant **« 22. Lateral veins: ramification » > ‘Branched’** alors deux espèces supplémentaires sont exclues. Face à l’ambigüité du spécimen nous décidons de ne pas renseigner ce critère.
6. Le pétiole mesure 22.4 cm ; En renseignant **« 26. Petiole : length » = 22.4** alors deux espèces supplémentaires sont exclues et 5 restent en course
7. Le plus grand épi mesure environ 8.5 cm de longueur ; En renseignant **« 39. Staminate spikes: maximal length» = 8.5** alors une nouvelle espèce est écartée. 4 espèces restent en course.
8. Les lobes sont entiers dans le sens ou ils ne sont pas redécoupé eux-mêmes en feuille de chêne ; En renseignant **« 14. Free part of the mid-segment: form(a)” > ‘Entire’** alors une nouvelle espèce est écartée et 3 espèces restent en course.
9. La partie libre du lobe principal est plutôt d’une forme obovale, c’est à dire que la largeur maximale se trouve au delà de la partie médiane ; En renseignant **« 16. Free part of the mid-segment: form(b)” > ‘Obovate’** alors une nouvelle espèce est écartée et 2 espèces restent en course.

A ce stade, les 4 derniers critères observables ne permettent pas d’affiner la recherche : 10. On compte environ 16 paires de nervures secondaires sur la partie libre du lobe principal : « 20. Number of pairs of lateral veins in the mid-segment » = 16 ; 11. Les lobes sont soudés à leur base et ne sont pas libre jusqu’à leur insertion sur le pétiole : **« 12. Lamina: segment incision » > ‘Not down to petiole’**; 12. Le lobe principal mesure environ 22.2 cm. La partie soudée représente 7.4 cm tandis que la partie libre représente 14.8 cm. La partie libre représente ainsi 6.7/10 de la longueur totale du lobe : **« 13. Free part of the mid-segment length/Total mid-segment length ratio» = 6.7**; 13. Le pédoncule de l’inflorescence mesure environ 9.4 cm de long: **« 38. Staminate inflorescence: peduncle length » = 9.4**. Les deux espèces sont *C. distachya* et *C. obtusifolia* (Fig. 8). Notons qu’à ce stade le critère **« 22. Lateral veins: ramification? »** n’est pas discriminant puisque ces deux espèces sont censées avoir des nervures tertiaires. En sélectionnant les deux espèces et en faisant clique-droit > comparaison nous pouvons voir les critères qui permettent de les séparer. Seul le type de stigmate ne laisse aucune ambigüité mais il n’est malheureusement pas observable sur cet échantillon mâle. Avec cet unique échantillon, il est donc impossible de trancher entre ces deux espèces. Par contre, l’étiquette indique que ce spécimen a été collecté au Brésil sur le Rio Juruá un des principaux affluents de l’amazone dans l’état de l’Amazonas. En choisissant le critère de la position géographique : **« 60. Location » > ‘Amazonian Brazil’** alors une espèce unique est sélectionnée : *C. distachya* ce qui est effectivement la détermination attribuée à cet échantillon (*C. riparia* étant un synonyme de *C. distachya*). A noter que dans le processus que nous avons décrit ci-dessus, si la position géographique avait été entrée en tant que premier critère, l’espèce aurait été identifié dès que le quatrième critère aurait été renseigné (**« 21. Lateral veins: type of connection? »**). Comparons cette démarche avec celle suivie dans B&FR2005 au travers de la clef dichotomique (Fig. 9 ) : En dehors du critère géographique qui est le premier point d’entrée, on notera que : (i) Pour le critère n°2, les trichilias ne sont pas observables sur notre échantillon mais le fait que les lobes ne sont pas découpés jusqu’à leur insertion sur le pétiole nous permet de faire un choix ; (ii) Le dernier critère relatif au statut érigé ou pendant de l’inflorescence n’est pas observable. En suivant la clef de B&FR2005 deux espèces potentielles seraient retenues : *C. palmata* et *C. distachya*. Dans notre identification par Xper2, *C. palmata* avait été écarté car chez cette espèce (i) le nombre d’épis mâles par inflorescence varie entre 4 et 6 et (ii) Le diamètre des épis mâle varie entre 8 et 18 cm. Pour cet exemple, nous arrivons donc à identifier l’espèce avec 5 critères (dont la position géographique) tandis que avec l’utilisation de cette clef dichotomique, le renseignement de 7 critères nous amène à un dilemme entre deux espèces. ## Analyse discriminante des caractères selon différents indices de dissimilarité Les différents indices de dissimilarité utilisés n’ont de sens que lorsqu’ils traitent des caractères de même type. Nous avons donc travaillé sur deux groupes de caractères selon qu’ils étaient numériques ou catégoriels En ce qui concerne les caractères numériques (Tab. 1), les indices de Jaccard et de Sokal & Michener ne montrent aucune différence. Si l’on prends comme seuil, la moitié de l’indice maximal, 9 variables sont sélectionnées avec l’indice Xper (au delà du seuil de 0.28 ; en bleu). Ces 9 variables sont également sélectionnées avec les indices de Jaccard / Sokal & Michener (au delà du seuil de 0.50) ainsi que 6 variables supplémentaires (en vert). Parmi ces critères, « 26. Petiole: length » et « 46. Pistillate spikes: maximal diameter» sont des critères non utilisé par B&FR2005 dans leurs clefs dichotomiques et pourtant pertinents. En ce qui concerne les caractères catégoriels (Tab. 2), si l’on prends comme seuil, la moitié de l’indice maximal, 11 variables sont sélectionnées avec l’indice Xper (au delà du seuil de 0.26 ; en bleu). Ces 9 variables sont également sélectionnées avec les indices de Jaccard et de Sokal & Michener (au delà du seuil de 0.40 et 0.25 respectivement). L’indice de Jaccard amène à considérer 9 variables supplémentaires (en vert). L’indice de Sokal & Michener amène à considérer 11 variables supplémentaires, dont deux non retenues par l’indice de Jaccard (en orange). Parmi ces critères, « 57. Fruit: surface», « 56. Fruit: form» et « 17. Apex of the mid-segment: form » sont des critères non utilisés par B&FR2005 dans leurs clefs dichotomiques et pourtant pertinents. La plupart des ces critères sont observables sur un minimum de photographie que l’on peut prendre aisément sur le terrain. Dans l’Annexe 3, je propose un ensemble de vues (compilées à partir de différentes espèces) que pourraient prendre n’importe quel néophyte et qui permettrait à priori d’identifier l’espèce. Les caractères importants et qui restent difficile à saisir sur une photographie sans un examen attentif du spécimen sont « 48. Stigma: type », « 57. Fruit: surface », « 10. Lamina: texture » (ex : coriace, chartacée), « 56. Fruit: form » et « 18. Lamina: upper surface « (ex : glabre, pubérulant). En plus de ce protocole photographique que je propose, je propose pour des contributeurs plus confirmés une feuille type comportant les caractères à observer et à renseigner ainsi qu’une illustration de ces caractères (Annexe 4). Les critères concernant les poils sont réduit à la simple observation d’un indumentum arachnoïde sur le pétiole ; en effet la terminologie concernant la pilosité adoptée par B&FR2005 comporte de nombreux états dont nous n’avons pas toujours saisi les nuances. ## Comparaison des espèces via une classification ascendante hiérarchique La première classification est mixte et intègre aussi bien les caractère qualitatifs qui sont ici binarisé (les états sont devenu les caractères) que les caractères quantitatifs exprimés au travers d’une valeur minimal et maximale (Fig. 10a). Les deux autres classifications concernent soit les variables binaires (Fig. 10b), soit les variables continues (Fig. 10c). Les coefficients de corrélation pour ces 3 classifications sont respectivement de 0.699, 0.6953, 0.8911. Les tests de Bootstrap montrent cependant une robustesse toute relative des classifications. On remarque entre autre la grande proximité entre *C. concolor* et *C. engleriana*. Pour ces deux espèces nous n’avons effectivement aucun critère qui permet de les discriminer complètement. *C. engleriana* possède un nombre de paire de veines sur la partie libre du segment principal plus élevée que *C. concolor* (respectivement 24-32 vs. 16-24) et des épis mâles et femelles un peu plus longs. ## La diversité des espèces Guyanaise : études de cas. Dans la plupart des cas, je n’ai eu aucun mal à identifier les différentes espèces de Guyane avec ma clef multi-entrée. L’espèce la plus stable du point de vue des traits morphométriques est sans aucun doute *C. sciadophylla*. Cependant, plusieurs problèmes ont été rencontrés et certains morphotypes restent non identifiés. Cas N°1 – La Figure 11 montre un spécimen photographié par D. Sabatier en novembre 2011 sur la piste forestière de la Mataroni (N 04°06’13,9" W 52°04’40,1“, Herbier Sabatier D., Smock J.-L. & Tarcy M. 5805, CAY). 11 caractères morphométriques sont observables/mesurables. Alors que l’ensemble de ces critères nous amène à identifier *C. distachya* sans avoir besoin de renseigner la localisation géographique, la présence de 6 épis par inflorescence contredit ce diagnostic. Pour B&FR2005, le nombre d’épis femelles varie de 2 à 4. Cette fourchette a été établie à partir de l’observation de 45 échantillons dont deux seulement provenait de la Guyane française. Face au faible nombre d’échantillon observé par B&FR2005 et au fait que tous les critères semblent désigner *C. distachya* en dehors du nombre d’épis femelles, nous concluons que l’identification est exacte mais que la variabilité de ce critère est sous-estimé dans l’ouvrage de B&FR2005. Nous avons été confronté au même genre de cas (1 ou 2 caractères non conformes aux fourchettes établies par B&FR2005) pour un échantillon mâle de *C. distachya* (avec un nombre d’épis trop peu élevé et des pétioles trop longs), un échantillon stérile de *C. silvae* (avec des lobes légèrement soudés à leur base) et un échantillon de *C. obtusa* (avec des nervures tertiaires). Cas n°2. La Figure 12 montre un spécimen stérile photographié par P. Heuret en mars 2011 sur la piste forestière de Counami (N5°21’33’‘W53°12’49’‘, Herbier Heuret n° 123, CAY). 10 caractères morphométriques sont observables/mesurables. Cette description n’amène à aucune espèce parmi les 61 décrites. Plusieurs critères entrent à chaque fois en conflit. L’espèce les plus proche de cette description est *C. angustifolia*. Cependant, celle-ci possède un indumentum arachnoïde sur le pétiole alors que dans ce cas le pétiole est glabre. Mais surtout l’échantillon collecté le plus proche de la Guyane se trouve au Vénezuela à 1700 km. Si l’on regarde les espèces attendues en Guyane Française, les plus proche sont *C. sciadophylla* et *C. silvae*. Mais *C. sciadophylla* (i) ne présente cependant pas de trichilium, (ii) les lobes sont découpés jusqu’à leur base et s’insèrent directement sur le pétiole et (iii) il n’y a pas de nervures tertiaires ; ces critères sont ici pourtant clairement exprimés. Quand à *C. silvae*, les différences avec cet échantillon sont nombreuses : (i) il possède un indumentum pubérulent ou hirsute sur le pétiole, (ii) Le nombre de lobes est plus élevé et va de 15 à 20 alors que nous en observons 11, (iii) Le nombre de nervures latérales est également plus élevé et va de 40 à 58 alors que nous en observons 32 paires et (iv) il n’y a pas de nervures tertiaires. Cet échantillon n’est donc conforme à aucune espèce déjà décrite. Après prospection à l’endroit où il a été récolté, nous n’avons pas été capable de retrouver un morphotype similaire. Cas n°3 : Le spécimen que j’ai photographié en avril 2012 sur la route entre Saint-Laurent du Maroni et Apatou; N5°14’54.3’’ W54°15’48.3’’ Herbier Heuret&Nguyen n° 127, CAY (Fig. 13). A partir de la clef de B&FR2005 j’arrive à un choix entre *C. obtusa* et *C. peltata*. Après avoir renseigné 17 caractères avec ma clef multi-entrées, ces deux espèces sont écartées car elles sont incompatibles avec 5 et 3 caractères respectivement. Par contre, j’arrive à une proposition qui est *C. obtusifolia*. Nous sommes par contre bien loin de son aire de répartition puisqu’elle se trouve sur la cordillère des Andes en Equateur et Colombie ainsi Amérique centrale. Je précise cependant que je n’ai pas observé la forme du stigmate qui est un caractère important.

# Discussion et Conclusion

## Discussion

Au cours de ce travail, j’ai réalisé une clef d’identification multi-entrées en proposant une nouvelle analyse du travail de B&FR2005. Sans ce travail remarquable, qui est le résultat d’un nombre d’observation considérable, rien n’aurait été possible. Cette nouvelle lecture de cet ouvrage met en avant des critères non considérés par les auteurs et pourtant pertinents car discriminants. Le développement d’une clef sous Xper2 offre des possibilités d’identification plus souples, plus rapides et plus didactiques (grâce aux nombreuses illustrations) que les clefs dichotomiques à entrées régionales proposées par les auteurs. Cela permet également d’identifier les *Cecropia* lorsqu’ils sont exotiques.

Néanmoins les observations que nous avons faites en Guyane montrent que l’outil ne fait tout. Notre état de connaissance sur les *Cecropia* reste faible comme le soulignent B&FR2005 dans leur introduction. Pour mémoire, 22.54% des états restent non décrits dans la matrice de caractère que j’ai synthétisée. Ensuite, nous avons vu que la variabilité phénotypique des espèces est parfois sous-évaluée en raison du nombre limité d’échantillon sur lequel pouvaient s’appuyer B&FR2005 dans les herbiers internationaux. Mais surtout, certains morphotypes ne trouvent pas toujours de correspondance dans les 61 espèces décrites. Pour certains spécimens de Guyane, où nous avons pu attribuer une identification, alors nous nous sommes parfois confronté à une incohérence géographique, l’espèce attribuée ayant une aire de répartition très éloignée.

Les causes de ces problèmes peuvent être multiples. Premièrement, il est fort probable qu’il reste des espèces de *Cecropia* à découvrir. Ensuite, comme le souligne Webber et al. (2011), il est probable qu’il y ait des phénomènes d’hybridations qui rajoutent localement de la variabilité. L’individu observé sur la piste de Counami (Fig. 12) pourrait en être un exemple dans le sens que nous n’avons pas été capable de retrouver un morphotype similaire là ou il avait été échantillonné. Enfin, il ne faut pas perdre de vue que la circonscription des espèces proposée par B&FR2005 puisse dans certain cas être erronée. Une approche moléculaire fait aujourd’hui cruellement défaut. Cependant, une telle approche ne pourra venir qu’en complément d’une étude taxonomique sérieuse et pour cela, nous avons besoin de nouvelles observations l’échelle de l’aire de répartition du genre.

Les *Cecropia* sont très peu récoltés pour être envoyé dans les herbiers internationaux. Pour beaucoup de prospecteurs, ce sont des banalités. Là où plusieurs espèces sont présentes, ils n’en voit souvent qu’une seule (B&FR2005). Les fourmis agressives qui les habitent, la grande dimension des feuilles difficile à mettre en presse, la dioécie sont autant d’obstacles qui freinent leur récolte. Dans ce travail, j’ai montré que la grande majorité des caractères nécessaires à discriminer les espèces, sont observables sur un jeu d’une dizaine de photographies représentant des vues judicieusement choisies. Il est toujours plus délicat de demander à un collègue de mettre en presse et d’envoyer un échantillon d’herbier plutôt que de lui demander quelques photographies qu’il est possible transférer rapidement via internet. Je pense qu’un ‘appel à photographie’ auprès d’une large communauté pourrait trouver un écho positif et nous permettre de collecter rapidement de nouvelles données. C’est en quelque sorte ce que nous avons fait en demandant à plusieurs collègues leur photographies pour créer notre photothèque et les réponse furent toujours positives. Il suffit juste de stimuler de nouvelles prises de vue suivant un protocole un peu plus cadré. On peut voir cela comme des sciences citoyennes ou en complément de la communauté scientifique, des amateurs volontaires, des amateurs éclairés, des spécialistes à la retraite, etc. sont mis à contribution. Plusieurs niveaux pourraient être envisagés depuis la simple prise de photographique jusqu’à la récolte d’un herbier et une descrtiption détaillée des caractères sur la fiche que je propose en annexe 3 et annexe 4. Au travers d’une vitrine que pourrait être un site internet dédié à la tribu, nous pourrions ainsi récolter de quoi construire une matrice de caractère à l’échelle des spécimens et retravailler la circonscription des espèces et les source de leur variabilité phénotypique. Il serait particulièrement intéressant de travailler plus sérieusement la question de la variation des caractères au cours de l’ontogénie. Par ailleurs, les diamètres de pétiole, de pédoncule d’inflorescences ou d’épis varient beaucoup de l’état frai à l’état déshydraté si bien que les valeurs renseignées par B&FR2005 peuvent induire des biais lors de l’identification de matériel frais. La récolte de données en frai et en sec et la recherche de règles de conversion serait également à travailler. La cerise sur le gâteau serait évidemment d’associer pour chaque spécimen un échantillon ADN permettant de comparer variabilité morphométrique et moléculaire.

## Conclusion

Les outils d’aide à l’identification connaissent un grand succès depuis une dizaine d’années car ils permettent de rendre la tache bien plus facile qu’avec des clefs dichotomiques. Ce travail sur le genre *Cecropia* n’est qu’une illustration supplémentaire de la performance de ces outils. Une prochaine étape pourrait être de travailler sur la plate-forme IDAO qui s’affranchit complètement des définitions botaniques pour raisonner principalement par l’image, au travers de « portraits-robots ». Quoi qu’il en soit, ces outils doivent à présent se nourrir de données de terrain pour gagner en précision et en efficacité. Nous l’avons vu, notre méconnaissance du genre rend l’identification de certains spécimens difficile. En Guyane française, qui comporte relativement peu d’espèces par rapport à des pays comme la Colombie, les choses ne sont pas si claires que cela. En dehors de *C. obtusa, C. sciadophylla* et *C. palmata* les autres espèces ont été très peu échantillonnées et sur la nouvelle route st-Laurent-Apatou plusieurs morphotypes ne sont pas identifiés. Ce travail donne de premières pistes pour travailler en réseau et compléter la matrice de caractères.

Berg, C. C., and P. Franco-Rosselli. 2005. “Cecropia.” Journal Article. *Flora Neotropica* 94.

Clarke, K. R. 1993. “Non-Parametric Multivariate Analyses of Changes in Community Structure.” Journal Article. *Australian Journal of Ecology* 18 (1): 117–43. doi:[10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x).

Costa, F. P., A. C. de Oliveira, R. Meirelles, M. C. C. Machado, T. Zanesco, R. Surjan, M. C. Chammas, et al. 2011. “Treatment of Advanced Hepatocellular Carcinoma with Very Low Levels of Amplitude-Modulated Electromagnetic Fields.” Journal Article. *Br J Cancer* 105 (5): 640–48. doi:[http://www.nature.com/bjc/journal/v105/n5/suppinfo/bjc2011292s1.html](https://doi.org/http://www.nature.com/bjc/journal/v105/n5/suppinfo/bjc2011292s1.html).

Davis, R. B. 1970. “Seasonal Differences in Internodal Lengths in Cecropia Trees: A Suggested Method for Measurement of Past Growth in Height.” Journal Article. *Turrialba* 20.

Dejean, A., J. Grangier, C. Leroy, and J. Orivel. 2009. “Predation and Aggressiveness in Host Plant Protection: A Generalization Using Ants from the Genus Azteca.” Journal Article. *Naturwissenschaften* 96 (1): 57–63. doi:[10.1007/s00114-008-0448-y](https://doi.org/10.1007/s00114-008-0448-y).

Dice, Lee R. 1945. “Measures of the Amount of Ecologic Association Between Species.” Journal Article. *Ecology* 26 (3): 297–302.

Evans, KJ, Symon DE, Whalen MA, Hosking JR, Barker RM, and Oliver JA. 2007. “Systematics of the Rubus Fruticosus Aggre Gate (Rosaceae) and Other Exotic Rubus Taxa in Australia.” Journal Article. *Australian Systematic Botany* 20: 187–251.

Folgarait, Patricia J., and Diane W. Davidson. 1994. “Antiherbivore Defenses of Myrmecophytic Cecropia Under Different Light Regimes.” Journal Article. *Oikos* 71 (2): 305–20. doi:[10.2307/3546279](https://doi.org/10.2307/3546279).

Gianoli, Ernesto, Sebastian Sendoya, Fernando Vargas, Paula Mejía, Rodolfo Jaffe, Mayanín Rodríguez, and Adrian Gutierrez. 2008. “Patterns of Azteca Ants’ Defence of Cecropia Trees in a Tropical Rainforest: Support for Optimal Defence Theory.” Journal Article. *Ecological Research* 23 (5): 905–8.

Gower, J. C. 1971. “A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties.” Journal Article. *Biometrics* 27: 623–37.

Hallé, F., and Roelof A. A Oldeman. 1970. *Essai Sur L’architecture et La Dynamique de Croissance Des Arbres Tropicaux*. Book. Masson, Paris.

Hallé, F., Roelof A. A Oldeman, and P. B. Tomlinson. 1978. *Tropical Trees and Forests: An Architectural Analysis*. Book. Springer Verlag, Berlin.

Heuret, P., D. Barthélémy, Y. Guédon, X. Coulmier, and J. Tancre. 2002. “Synchronization of Growth, Branching and Flowering Processes in the South American Tropical Tree Cecropia Obtusa (Cecropiaceae).” Journal Article. *American Journal of Botany* 89 (7): 1180–7. doi:[10.3732/ajb.89.7.1180](https://doi.org/10.3732/ajb.89.7.1180).

Jaccard, P. 1901. *Distribution de La Flore Alpine: Dans Le Bassin Des Dranses et Dans Quelques Régions Voisines*. Book. Rouge. <http://books.google.fr/books?id=XeP6ZwEACAAJ>.

Janzen, D. H. 1973. “Dissolution of Mutualism Between Cecropia and Its Azteca Ants.” Journal Article. *Biotropica* 5 (1): 15–28. doi:[10.2307/2989677](https://doi.org/10.2307/2989677).

Letort, Véronique, Patrick Heuret, Paul-Camilo Zalamea, Philippe De Reffye, and Eric Nicolini. 2012. “Analysing the Effects of Local Environment on the Source-Sink Balance of Cecropia Sciadophylla: A Methodological Approach Based on Model Inversion.” Journal Article. *Annals of Forest Science* 69 (2): 167–80. doi:[10.1007/s13595-011-0131-x](https://doi.org/10.1007/s13595-011-0131-x).

McKey, Doyle. 1988. “Cecropia Peltata, an Introduced Neotropical Pioneer Tree, Is Replacing Musanga Cecropioides in Southwestern Cameroon.” Journal Article. *Biotropica* 20 (3): 262–64. doi:[10.2307/2388243](https://doi.org/10.2307/2388243).

Sheil, D., and M. Padmanaba. 2011. “Of Cecropias, Snarks and Boojums.” Journal Article. *Plant Ecology & Diversity* 4 (2-3): 295–300. doi:[10.1080/17550874.2011.610373](https://doi.org/10.1080/17550874.2011.610373).

Sheil, Douglas, and Michael Padmanaba. 2011. “Innocent Invaders? A Preliminary Assessment of Cecropia, an American Tree, in Java.” Journal Article. *Plant Ecology & Diversity* 4 (2-3): 279–88.

Sokal, R. R., and C. D. Michener. 1958. “A Statistical Method for Evaluating Systematic Relationships.” Journal Article. *University of Kansas Scientific Bulletin* 28: 1409–38. doi:[citeulike-article-id:1327877](https://doi.org/citeulike-article-id:1327877).

The Angiosperm Phylogeny, Group. 2009. “An Update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the Orders and Families of Flowering Plants: APG Iii.” Journal Article. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161 (2): 105–21. doi:[10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x).

Webber, Bruce L, Céline Born, Barry J Conn, Julisasi T Hadiah, and Paul-Camilo Zalamea. 2011. “What Is in a Name? That Which We Call Cecropia Peltata by Any Other Name Would Be as Invasive?” Journal Article. *Plant Ecology et Diversity* 4 (2-3): 289–93.

Zalamea, Paul-Camilo, F. Munoz, P. R. Stevenson, C. E. T. Paine, C. Sarmiento, D. Sabatier, and P. Heuret. 2011. “Continental-Scale Patterns of Cecropia Reproductive Phenology: Evidence from Herbarium Specimens.” Journal Article. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278 (1717): 2437–45. doi:[10.1098/rspb.2010.2259](https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2259).

Zalamea, Paul-Camilo, P. R. Stevenson, S. Madriñán, PM. Aubert, and P. Heuret. 2008. “Growth Pattern and Age Determination for Cecropia Sciadophylla (Urticaceae).” Journal Article. *American Journal of Botany* 95 (3): 263–71. doi:[10.3732/ajb.95.3.263](https://doi.org/10.3732/ajb.95.3.263).