



Ecologie, développement architectural et évolution de la tribu des Cecropieae

Patrick Heuret

► To cite this version:

Patrick Heuret. Ecologie, développement architectural et évolution de la tribu des Cecropieae. Systématique, phylogénie et taxonomie. Université de Montpellier, 2019. tel-03028146

HAL Id: tel-03028146

<https://hal.inrae.fr/tel-03028146>

Submitted on 27 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Université de Montpellier

École Doctorale GAIA

Mémoire de synthèse

En vue de l'obtention de

L'Habilitation à Diriger des Recherches

présenté par

Patrick HEURET

UMR botAnique et Modélisation de l'Architecture
des Plantes et des végétations AMAP
CIRAD CNRS INRA IRD UM
TA A51/PS2, Boulevard de la Lironde,
34398 Montpellier Cedex 05 (France)

**ÉCOLOGIE, DEVELOPPEMENT ARCHITECTURAL ET EVOLUTION DE LA TRIBU DES
CECROPIEAE**

Soutenue le 22/10/2019

Devant le jury composé de :

M. Hans Beeckman
Mme Meriem Fournier
M. Francis Colin
M. Pierre-Eric Lauri
M. Ivan Scotti

Professeur
Directrice de recherche
Directeur de recherche
Ingénieur de recherche
Directeur de recherche

Rapporteur
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur, Président du jury

SOMMAIRE

1. FORMATION ET PARCOURS PROFESSIONNEL	3
1.1. CURRICULUM VITAE.....	3
1.1.1. État Civil.....	3
1.1.2. Diplômes et titres universitaires.....	3
1.1.3. Prix et qualifications universitaires.....	3
1.1.4. Activités professionnelles dans la recherche.....	3
1.1.5. Formations et qualifications diverses	4
1.1.6. Connaissances Linguistiques.....	4
1.2. ACTIVITES SCIENTIFIQUES.....	4
1.2.1. Responsabilité de projets collaboratifs pluri-équipes comme coordinateur scientifique	4
1.2.2. Participation à des projets collaboratifs pluri-équipes.....	5
1.2.3. Administration de la recherche	6
1.2.4. Participation à l'organisation de colloques.....	6
1.2.5. Mission à l'étranger / Expérience de terrain (hors conférences).....	6
1.2.6. Évaluation d'articles et participation à des jurys de Master / Thèse.....	6
1.2.7. Encadrement scientifique d'étudiants	7
1.2.8. Production scientifique.....	11
1.2.9. Enseignements.....	19
1.2.10. Support de cours.....	20
1.2.11. Collectes et révisions d'herbiers.....	20
2. SYNTHESE DES TRAVAUX REALISES	23
2.1. INTRODUCTION ET TRAJECTOIRE PROFESSIONNELLE	24
2.1.1. Un bref historique du contexte scientifique.....	24
2.1.2. Mon parcours personnel	25
2.1.2. Conclusion partielle sur l'interdisciplinarité et la pluridisciplinarité.....	35
2.2. FOCUS SUR QUELQUES TRAVAUX REALISES.....	38
2.2.1. Méthodes d'analyse rétrospectives du développement des plantes.	38
2.2.2. Relations structure-fonction au sein de l'architecture de l'arbre et plasticité phénotypique.....	63
2.2.3. Taxonomie intégrative du genre <i>Cecropia</i>	69
3. PROJET DE RECHERCHE	76
3.1. SYSTEMATIQUE DU GENRE <i>CECROPIA</i>	78
3.2. ÉTUDE ARCHITECTURALE DES RELATIONS STRUCTURE-FONCTION ET DE LA PLASTICITE PHENOTYPIQUE CHEZ MES CECROPIEAE	83
3.3. VERS UNE APPROCHE INTEGRATIVE DE L'ÉVOLUTION, L'ÉCOLOGIE ET LE DÉVELOPPEMENT DU GENRE <i>CECROPIA</i>	88
4. ENSEIGNEMENT ET FORMATION	89
5. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	90
6. SELECTION D'ARTICLES SIGNIFICATIFS	98

1. Formation et parcours professionnel

1.1. Curriculum vitae

1.1.1. État Civil

Nom : HEURET

Prénom : Patrick

Date et lieu de naissance : le 16 janvier 1975 à Bois-Colombes (92)

Nationalité : Française

Situation de famille : Pacsé, 2 enfants

Adresse personnelle : 29 rue Lou Pradas, 34830 Jacou

1.1.2. Diplômes et titres universitaires

2002 Doctorat de biologie forestière obtenu le 04 janvier 2002 à l'Université des sciences Henri Poincaré NANCY I. « Analyse et modélisation de séquences d'événements botaniques : applications à la compréhension des processus de croissance, de ramification et de floraison ». Thèse obtenue avec la mention très honorable et les félicitations du jury.

1998 Diplôme d'Etudes Approfondies de biologie forestière, option modélisation de la croissance des arbres et des peuplements forestiers. Mention Bien. Université des sciences Henri Poincaré NANCY I.

1997 Maîtrise de biologie des populations et des écosystèmes, option écologie et évolution des milieux terrestres. Mention Assez Bien. Université des sciences MONTPELLIER II.

1996 Licence de biologie, option biologie animale et végétale. Mention Assez Bien, major de promotion. Université des sciences NICE – Valrose.

1995 DEUG B, option sciences biologiques. Université des sciences NICE – Valrose.

1992 Baccalauréat D - Sciences naturelles et de la vie (Mention Assez Bien).

1.1.3. Prix et qualifications universitaires

2005 Médaille d'argent de l'Académie d'agriculture de France pour mes travaux de thèse.

2003 Qualification sur les listes de Maître de conférence du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris ; section 67 et 68

2002 Qualification sur les listes de Maître de conférence du ministère de la recherche ; section 67 et 68

1.1.4. Activités professionnelles dans la recherche

Fev. 2018 - Chargé de recherche (CRCN) à l'INRA Montpellier (UMR AMAP).

Sep. 2010 - Jan. 2018 Chargé de recherche 1^{ère} classe (CR1) à l'INRA Antilles-Guyane (UMR ECOFOG).

Sep. 2007 - Aou. 2010 Chargé de recherche 1^{ère} classe (CR1) à l'INRA Montpellier (UMR AMAP).

Sep. 2003 - Aou. 2007 Chargé de recherche 2^{ème} classe (CR2) à l'INRA Montpellier (UMR AMAP).

Nov. 2003 - Aou. 2002 Post-doctorat (VCAT) à l'INRA de Kourou (UMR ECOFOG).

Juin. 2002 - Oct. 2002 Contrat à Durée Déterminée à l'INRA (UMR AMAP).

Nov. 2001- Fev. 2002 Contrat à Durée Déterminée au CIRAD-Amis (UMR AMAP).

Oct. 1998 - Sep. 2001 Doctorant (Bourse ministérielle MENRT) au CIRAD-Amis (UMR AMAP).

1.1.5. Formations et qualifications diverses

2012 & 2016 Formation « Habilitation électrique du personnel effectuant des opérations simples et des manœuvres BS-BE et HE 'EL/B081) – APAVE » - 2 jours

2013 – Stage « hygiène & sécurité » - ½ journée

2012 - Formation « Extincteur » - ½ journée

2006 - Formation « Secouriste sauveteur du travail » - 5 jours

2006 - Formation de statistique en analyse multivariée (Formation permanente de L'INRA) - 2 jours ; **2005** - Formation au logiciel Capsis (simulateur de croissance d'arbres en peuplements avec élaboration d'itinéraires sylvicoles) – 3 Jours

2004 - Formation du CNRS : initiation au langage PYTHON. ADHARA informatique, Montpellier – 4 jours

1.1.6. Connaissances Linguistiques

Français : Langue maternelle

Anglais : lu, parlé, écrit

Espagnol : lu, parlé

1.2. Activités scientifiques

Thèmes de recherche abordés -

1. Architecture des plantes : diversité, variabilité et plasticité du développement architectural des plantes et des arbres en particulier :

- Modalités d'expression des processus de croissance, de floraison, de ramification, de réitération dans l'espace et dans le temps ;

- Variations de l'allocation et de la partition de la biomasse en fonction des stades ontogéniques et des contraintes sur le développement des plantes.

- Analyse rétrospective du développement des plantes en milieu tropical.

2. Modélisation du développement architectural des plantes : modèles stochastiques ; modèles structure-fonction.

3. Évolution, écologie et développement des Cecropieae

1.2.1. Responsabilité de projets collaboratifs pluri-équipes comme coordinateur scientifique

2018 AAP du Labex CEBA « Bordered pits provide a mechanistic understanding of embolism resistance in branch and leaf xylem of tropical rainforest trees from French Guiana (PIXiE) » (15 k€)

2013 AAP du Labex CEBA « Species delimitation within the neotropical genus Cecropia in French Guiana: integrating morphological and molecular techniques » (9 k€)

2013 Projet Innovant INRA « Étude de l'influence de la saisonnalité sur la croissance des Cecropia en Guyane française : une perspective dendroclimatologique » (9 k€)

2012 AAP du Labex CEBA « La diversité taxonomique du genre Cecropia Loefl. : réalisation d'une clef d'identification multi-entrée sous Xper² » (5 k€)

- 2009-2010** AIP « Vers une intégration de processus biophysiques (lumière et biomécanique) dans le modèle GreenLab pour l'étude de la plasticité architecturale des arbres » en soutien aux actions communes INRA/INRIA pour l'EPI Digiplante. (15 k€)
- 2008-2010** Projet EcosNord N° C08A01 « Régularité d'expression des processus de croissance, de ramification et de floraison chez le Cecropia. Application à l'estimation de l'âge de zones perturbées » en partenariat avec l'université Los Andes à Bogota (Colombie) (~ 45 k€).
- 2008** AIP « Calibration du modèle GreenLab pour une application à l'analyse de la plasticité de l'architecture des arbres » en soutien aux actions communes INRA/INRIA pour l'EPI Digiplante. (20 k€)

1.2.2. Participation à des projets collaboratifs pluri-équipes

- 2017-2020** Participation au projet FEDER "ForestTreeCulture2" (Responsable : E. Nicolini, CIRAD, UMR AMAP). Coresponsable du WP « Suivi de croissance et développement architectural des arbres »
- 2017-2020** Participation au projet FEDER "GFclim : Gestion Forestière et Changement Climatiques en Guyane Française" (Responsable : B. Hérault, CIRAD, Forêts et sociétés).
- 2016-2019** Participation au projet du Ceba DROUGHT "Functional diversity and response to drought in tropical forests" (Responsable : D. Bonal, INRA, UMR EEF)
- 2013-2016** Participation au projet du Ceba AMAZOMICS "Genomics of adaptation in Amazonian ecosystems" (Responsable : I. Scotti, INRA, UMR ECOFOG). Responsable du modèle d'étude biologique « Cecropia » parmi les 5 modèles biologiques traités dans ce projet.
- 2012** Participation au projet "OntoFun: Does ontogeny influence species functional strategy across habitats and climate gradients in Amazonian forests?"; AAP du Labex CEBA (Responsable : C. Fortunel).
- 2010** Participation au projet PPES – EDD « Impacts environnementaux (plantes et écosystèmes) engendrés par des migrants sur une île du Pacifique Sud (Vanua Lava, Vanuatu) ? Evaluation croisée par une ethnobiologiste et un écologue. » ; (Responsable : S. Caillon CNRS, UMR CEF, Montpellier)
- 2007-2010** Participation au projet Guyafor « estimation du stockage de Carbone des forêts Guyanaïses » ; (Responsable : L. Blanc, CIRAD, UMR ECOFOG, Kourou).
- 2008-2010** Participation au projet DENDROTROPIC dans le cadre de l'appel d'offre « Amazonie » du CNRS (Responsable : S. Ponton, UMR EEF, Nancy).
- 2005-2007** Participation à l'ACI « arborescence » (Responsable : Y. Guédon, CIRAD, UMR AMAP, Montpellier).
- 2005-2006** Participation au projet CPER "Régénération de quelques espèces forestières de Guyane", Action 2.4. (Responsable L. Blanc, CIRAD, UMR ECOFOG, Kourou)
- 1998** Participation au projet de l'union Européenne européenne PL 95 0823 « New silvicultural alternatives in young oak high forest. Consequences on high quality timber production ». (Responsable : F. Colin, INRA, UMR LERFOB, Nancy).

1.2.3. Administration de la recherche

- 2015-2017** Co-responsable de l'axe "développement et fonctionnement des plantes (DFP)" au sein de l'UMR EcoFOG (avec B. Clair, CNRS). Membre du comité de direction de l'UMR EcoFOG.
- 2009-2010** Correspondant Amap (avec S. Dufour-Kowalsky) pour la mission d'audit informatique du département EFPA de l'INRA réalisée par Ernst & Young.
- 2005-2010** Représentant élu des chargés de recherche au conseil de laboratoire de l'UMR AMAP.

1.2.4. Participation à l'organisation de colloques

- 2016** Co-organisateur du séminaire « Retrospective analysis of the growth of trees from their anatomy and morphology (ragtag) » au colloque International de l'ATBC, 20-23 Juin 2016, Montpellier, France. (avec E. Fonty, M. de Ridder, Y. Caraglio, D.-Y. Ouedraogo)
- 2004** Membre du comité d'organisation du colloque FSPM 04 (4TH International Workshop on Functional-Structural Plant Models, Montpellier).

1.2.5. Mission à l'étranger / Expérience de terrain (hors conférences)

Afrique : Gabon, Cameroun;

Amériques et Caraïbes : Argentine, Guyane française, Brésil, Colombie;

Asie : Inde;

Pacifique : Vanuatu.

1.2.6. Évaluation d'articles et participation à des jurys de Master / Thèse

- *Relecture et évaluation d'articles*

- 2005-** Relecteur pour les revues internationales : Estuarine coastal and Shelf Science (1); Tree Structure and Function (3); Botany (ex Canadian Journal of Botany)(2); Annals of Botany (2); Annals of Forest science (3); Austral Ecology (1); Western American North Naturalist (1); Journal of Linnean society (1); Bois et Forêts des Tropiques (2); Ecological Modeling (1); Universitas Scientiarum (1).

- *Evaluation de projets*

- 2017-** Examineur de projets pour la fondation de recherche Flanders (Fonds Wetenschappelijk Onderzoek – Vlaanderen, FWO).

- *Jury de thèses*

- 2017** Examineur de la thèse de Jialin Song intitulée « Analyser l'architecture génétique de la qualité du bois et de la ramification du chêne en combinant la tomographie à rayon X et l'information génomique » soutenue le 9 juin 2017 à AgroParisTech Nancy.
- 2009** Examineur de la thèse de Paul Camilo Zalamea intitulée « Cecropia growth pattern periodicity: could be a Neotropical genus a good biological clock to estimate the age of disturbed areas? » soutenue (i) le 14 décembre 2009 à l'université Montpellier II (France) - (en tant qu'encadrant en l'absence d'HDR) et (ii) le 11/06/2010 à l'université de Los Andes à Bogota (Colombie) - (en tant que directeur de thèse) - dans le cadre de la cotutelle de thèse établie entre ces deux universités.
- 2008** Examineur de la thèse de Sabrina Coste intitulée « Diversité et plasticité des traits foliaires en forêt tropicale humide » soutenue en le 2 juillet 2008 à AgroParisTech (France).

2006 Examineur de la thèse d'Annie Plourde intitulée « Croissance, développement et architecture des structures aériennes et souterraines de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) en peuplements naturels et plantés » soutenue en le 1^{er} novembre 2006 à l'université du Québec à Chicoutimi (Canada).

- ***Jury de Master***

2018 Membre du jury de sélection en entrée en Master 1 Biodiversité, Ecologie et Evolution (B2E) parcours Biodiversité Végétale et Gestion des Écosystèmes Tropicaux (BioGET) (évaluation de ~80 dossiers).

2016 Rapporteur du M1 de Aurore Rimlinger intitulé « Wild coffee-tree from Madagascar : Evolutionary history and Architectural traits ». Mention Biodiversité, Ecologie, Evolution ; Parcours Biodiversité végétale et gestion des écosystèmes tropicaux – AgroParisTech / Université Montpellier II. Soutenu le 30 juin 2017 à l'université de Montpellier II.

2015 Rapporteur du M1 de Marilou Hircq intitulé « Etude de la surface foliaire de grands arbres du bassin du Congo : établissement d'équations allométriques et calibrage de données LIDAR ». Master Ecologie – Biodiversité ; Spécialité Biologie Végétale Tropicale – Université Montpellier II. Soutenu le 29 juin 2016 à l'université de Montpellier II.

2015 Rapporteur du M1 de François Valès intitulé « Comment améliorer la rentabilité de la culture du caféier hybride *Coffea arabusta* en Guyane ? » Master Ecologie – Biodiversité ; Spécialité Biologie Végétale Tropicale – Université Montpellier II. Soutenu le 29 juin 2016 à l'université de Montpellier II.

2013 Rapporteur du M2 de Chloé Bourden intitulé « Bilan sur les mesures de biomasse aérienne et de carbone en mangroves amazoniennes. Conséquences pour le paiement pour services écosystémiques (PSE). » Master Ecotrop, université des Antilles et de la Guyane. Soutenu le 24/06/2013 à Kourou.

- **Comités de thèse**

Participation aux comités de thèse de : Maryline Laurans (2008-2013, UMR AMAP), Jean-Baptiste Morisset (2009-2012, UMR LERFOB), Estelle Noyer (2013-2017, UMR LERFOB) ; Guangqi Zhang (2018-, UMR AMAP)

1.2.7. Encadrement scientifique d'étudiants

(% = ma part d'investissement personnel dans l'encadrement)

- **Thèses**

[R46] 2017-2023 Thèse de CLAIRE BAUDOUX intitulée « Etude du processus d'invasion de l'espèce *Cecropia peltata* en Afrique Centrale ». Université Libre de Bruxelles U.L.B. Co-direction (O. Hardy, ULB, B. Webber, CSIRO) (30 %).

[R45] 2016-2019 Thèse de XUAN BACH NGUYEN LE intitulée « Étude de la diversité des *Cecropia* spp. (Urticaceae) du plateau Guyanais : une approche morphologique, moléculaire et biogéographique ». Université de Guyane. Co-direction (H. Caron, INRA, Umr Ecofog) (80 %).

- [R44] 2016-2019 Thèse de SEBASTIEN LEVIONNOIS intitulée «Plasticité du fonctionnement et de l'architecture hydraulique des arbres vis-à-vis de la sécheresse: études de cas en forêt tropicale humide guyanaise». Université de Guyane. (100 %).
- [R43] 2012-2018 Thèse de MARCELO KOSTLIN intitulée «Análisis arquitectural fenológico y ecofisiológico de *Cecropia pachystachya* tréc. (ambay), potencial bioindicador de edades de claros en la selva misionera». Université de Bariloche, Argentine ; Co-direction : J. Grosfled et J. Puntieri (Université de Bariloche, Argentine). Thèse non terminée. (30 %).
- [R42] 2009-2012 Thèse de THOMAS MANGENET intitulée «Approche rétrospective des cycles phénologiques chez quelques espèces guyanaises. Vers une nouvelle branche de la dendrochronologie ?» Co-direction : E. Nicolini (Dir : E. Nicolini, CIRAD, Umr Amap); Thèse soutenue le 12 Mars 2013 à l'Université Montpellier II). (50 %).
- [R41] 2006-2009/10 Thèse de de PAUL CAMILO ZALAMEA, en cotutelle entre l'université de Los Andes à Bogota (Colombie) et l'université Montpellier II (France), intitulée « Régularité d'expression des processus de croissance, de ramification et de floraison chez quelques espèces pionnières tropicales. Application à l'estimation de l'âge de zones perturbées et à la compréhension de la dynamique forestière. ». Encadrant vis à vis de l'université Montpellier II en l'absence d'Hdr (Dir: D. Barthélémy, Inra, Umr Amap), Directeur de thèse vis à vis de l'université de Los Andes à Bogota (Colombie). Thèse soutenue le 14/12/09 à l'université Montpellier II et le 11/06/10 à l'université de Los Andes. (90 %).
- **DEA / DES/ Master 2 (Bac+5)**
- [R40] TCHANA WANDJI R., 2018. Etude des liens entre l'anatomie du bois, la conductivité hydraulique et la vulnérabilité à la cavitation chez quelques essences forestières de Guyane française. Master II BEE, Parcours BioGet, Université des Antilles et de la Guyane – En cours (Co-direction : S. Levionnois (Cnrs, Umr Ecofog & J. Beauchêne (CIRAD, Umr Ecofog)). (30 %)
- [R39] HATTERMANN T., 2018. Multivariate morphometric analysis and species delimitation in group 'peltata' inside the Neotropical Genus *Cecropia*. Master II BEE, Parcours BioGet, Université des Antilles et de la Guyane – En cours (Co-direction : X.B. Nguyen LE, Université de Guyane, Umr Ecofog). (50 %)
- [R38] PEZET T., 2016. Anatomie du xylème et fonctionnement hydraulique de trois espèces de palétuviers dans les mangroves de Guadeloupe. Master II Ecologie des Forêts Tropicales, Université des Antilles et de la Guyane, 37 p. + annexes (Co-direction : M. Dulormne, Université des Antilles, Umr Ecofog). (50 %)
- [R37] LEVIONNOIS S., 2016. Variabilité phénotypique du fonctionnement et du développement architectural de *Cecropia obtusa* (Urticaceae) : une comparaison entre type de sol. Master II Biologie Tropicale Végétale, Université Montpellier II, 47 p. + annexes. (100 %)
- [R36] NGUYEN LE X. B., 2012. La diversité taxonomique du genre *Cecropia* Loefl. : Réalisation d'une clef d'identification multi-entrée sous Xper². Master II Biologie Tropicale Végétale, Université Montpellier II, 25 p. + annexes. (100 %)
- [R35] MARTIN O., 2011. Développement architectural du *Cecropia sciadophylla* Loefl. en relation avec la biomécanique de l'arbre. Master II Sciences et Technologie, Université Montpellier II, 15 p. + annexes (Co-direction : T. Fourcaud, Cirad, Umr Amap). (80 %)
- [R34] BERNAL RODRIGUEZ M., 2008. Relation between primary and secondary growth in *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae). Maestría en Biología, Universidad de Los Andes (Colombie), 36 p. (Co-direction : S. Madrinan, Université de los Andes, Colombie) (80 %)

- [R33] ZALAMEA P. C., 2006. Periodicidad y sincronización en procesos de crecimiento, ramificación y floración en una especie pionera Neotropical: *Cecropia sciadophylla*. Maestría en Biología, Universidad de Los Andes (Colombie), 26 p. (Co-direction : P. Stevenson, S. Madrinan, Université de los Andes, Colombie). (80 %)
- [R32] GARRAUD L., 2003. Caractérisation des traits fonctionnels relatifs à la photosynthèse chez *Tachigali melinonii* (Caesalpiniaceae): Effets du stade de développement architectural et de l'environnement lumineux. Stage de DEA Environnement tropical et valorisation de la biodiversité, Université Antille-Guyane. (Co-direction J.-C. Roggy, S. Coste, INRA, Umr Ecofog). (30 %)
- [R31] BACHELIER J., 2003. Étude de la variabilité du mode d'organisation de la ramification chez le genre *Cupressus*. Confrontation avec l'étude de la diversité moléculaire et de la phylogénie du genre à partir de marqueurs Aflp et Its. Stage de DEA systématique végétale et animale, Muséum d'histoire naturelle. (Co-direction : C. Pichot (INRA), S. Sabatier (CIRAD)). (50 %)
- [R30] BACHELIER J., 2002. Étude de la variabilité architecturale des formes horizontales et fastigiées chez le Cyprès méditerranéen (*Cupressus sempervirens* L.). Modélisation des processus de ramification. Stage de DES, Université Paris VI. (Co-encadrement : S. Sabatier, CIRAD, Umr Amap). (80 %)

- **Master 1 (Bac+4)**

- [R29] SALMON, C., 2018. Anatomie de la pousse feuillée d'arbres de canopée guyanais : vers une interprétation fonctionnelle de la relation feuille-tige. Rapport de Master 1 Biologie Tropicale Végétale, Université de Montpellier, 47 p. (Co-encadrement : C. Heinz, UM, Umr Amap). (50 %)
- [R28] LEVIONNOIS S., 2015. Dans quelle mesure la fonction hydraulique supporte la loi de Corner ? Une approche anatomique de la relation pétiole-limbe chez *Cecropia obtusa* Trécul (Urticaceae). Rapport de Master 1 Biologie Tropicale Végétale, Université de Montpellier, 60 p. (100 %)
- [R27] ZALAMEA S., 2004. Patrones arquitectonicos de *Cecropia sciadophylla* y *Cecropia ficifolia* dentro de claros en la reserva CercaViva en el Amazonas Colombiano. Tesis B.Sc. Biología, Universidad de los Andes, Bogotá. (100 %)

- **Licence (Bac+3)**

- [R26] FUNG FONG YOU, F. 2017. Effet de la saisonnalité sur l'anatomie et le fonctionnement des feuilles de *Cecropia obtusa* Trécul. Licence 3 Biologie-Biochimie, Université de Guyane. (Co-encadrement avec S. Levionnois, doctorant CNRS, UMR Ecofog) (50 %)
- [R25] TAXILE, D. 2015. Étude anatomique et fonctionnelle du pétiole chez *Cecropia obtusa* Trécul (Urticaceae). Licence 3 Biologie-Biochimie, Université de Guyane, 25 p. (100 %)
- [R24] HARTWIG, M. 2015. Ontogenetical trends in the wood anatomical features of *Cecropia obtusa*: a functional approach. Stage de césure (6 mois) - International Degree Course in Biomimetics (B.Sc.), University of Applied Sciences Bremen (Germany). (100 %)
- [R23] MARAIS, N. 2015. Étude sur la délimitation et la diversité génétique du genre *Cecropia* en Guyane française. Bachelor's degree, Université du Québec à Trois-Rivières, 38 p. (Co-encadrement: H. Caron, INRA, Umr Ecofog). (50 %)

- **Projet tutoré de M2 (Bac+5)**

- [R22] TCHANA WANDJI R., MONJOIN T. 2017. Pollination and dissemination in the genus *Cecropia*: contrast between different species. Rapport bibliographique, Master 2 Ecologie des Forêts Tropicales, AgroParisTech, 9 p. (100 %)

- [R21] MIRABEL A., CAKPO C. B., RISSER L. 2014. Foliar traits variations in *Cecropia obtusa*: traits correlations and variations within the tree crown and during the ontogeny, Master 2 Ecologie des Forêts Tropicales, AgroParisTech, 13 p. (Co-encadrement: S. Coste, UG & C. Stahl, INRA, Umr Ecofog) (50 %)
- [R20] ANDRZEJEWSKI C., ROUMAZEILLES M., 2013. Estimation of recent climate variation in Neotropical opened forest based on node length fluctuation in *Cecropia species*. Projet tutoré du master « Ecosystèmes Forestiers Tropicaux », Master 2 Ecologie des Forêts Tropicales, AgroParisTech, 11 p. (100 %)
- **Stage du module de formation « Forêt Tropicale Humide (FTH – Engref / AgroParisTech) 10 j.**
 NB : Jusqu'au 2004 inclus cet exercice incluait la rédaction d'un rapport scientifique
- [R19] FAVRICHON, E., SARDA M., MARCELLIN, M. 2018. Étude du développement de 4 espèces forestières dans un essai de plantation en Guyane française. Stage de terrain du module FTH (AgroParisTech) ; (Co-encadrement : E. Nicolini) (50 %)
- [R18] CADET, V., PACHOLSKI H., VIDEAU N. 2017. Étude du défilement vertical de l'aubier conducteur et de sa relation avec la surface foliaire chez *Cecropia obtusa*: une approche ontogénétique. Stage de terrain du module FTH (AgroParisTech) ; (Co-encadrement : S. Levionnois) (50 %)
- [R17] GUILLOT, B., MOUSNY E., PERRET J., VIENNES, O 2017. Démographie du genre *Cecropia* en forêt naturelle et perturbée : quel rôle dans la cicatrisation forestière ? Stage de terrain du module FTH (AgroParisTech) ; (Co-encadrement : X.B. Nguyen Le, S. Traissac) (30 %)
- [R16] CAILLEAU, M.-G., CARIAT J., DAULLE, S., LIBEAU M. 2016. Réalisation d'une clef d'identification multi-entrées pour le genre *Pourouma* (Urticaceae). Stage de terrain du module FTH (AgroParisTech) ; (Co-encadrement : X.B. Nguyen Le) (50 %)
- [R15] HAPPERT S., HASLE DE BARRAL, A., JOUAUX C., LEGRAVERANT Y., MORCRETTE A. 2015. Comparaison des dynamiques de croissance de *Cecropia obtusa* : sable blancs vs. sols ferralitiques. Stage de terrain du module FTH (AgroParisTech) (100 %)
- [R14] BARON F., BOUCETTA A., BUISSART F., FRANÇOIS Y., 2011. Variabilité des traits foliaires chez *Cecropia sciadophylla*: quelles influences de l'ontogénie et de la saisonnalité ? Stage de terrain du module FTH (AgroParisTech) (100 %)
- [R13] LUFTFALLA S., PUIG C., TRAMON M., VALDEBOUZE C., ZILLIOX C., 2011. La loi de Corner et la théorie du Pipe-Model de Shinozaki : Peut-on analyser rétrospectivement chez *Cecropia sciadophylla* la croissance en épaisseur de l'arbre à partir de lois allométriques. Stage de terrain du module FTH (AgroParisTech) (100 %)
- [R12] LE CROM M., DIEDHIOU P.-M., DUCLERCQ M., FELIX G., FOUILLAND A., MANGENET T., VOGT H., 2009. Étude architecturale de *Schefflera morototoni* (Araliaceae) et *Pourouma spp.* (Cecropiaceae) Stage de terrain du module FTH (Engref) (100 %)
- [R11] AMINE K, JEACQUE A., KAUSHALENDRA KUMAR J., MENARD L., 2008. Relation between primary and secondary growth for *Cecropia sciadophylla*. Stage de terrain du module FTH (Engref). (100 %)
- [R10] BERNAL M., DELORME A., MARTINET M., SARMIENTO C., 2007. Étude préliminaire du développement architectural de *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don, Bignoniaceae. Stage de terrain du module FTH (Engref). (Co-encadrement: E. Nicolini) (50 %)

- [R09] MIGEOT J., ODDI A., PEUCH M., WIESINGER T.-K., 2006. L'Architecture des *Cecropia*, un outil pour diagnostiquer l'âge des perturbations ? Application sur la piste forestière de Counami (Guyane française). Stage de terrain du module FTH (Engref). (Co-encadrement : P.C., Zalamea) (40 %).
- [R08] BARBARREAU H., FONTY E., LAVAL M., RUTISHAUSER E., 2006. Structuration spatiale d'une régénération mélangée de *Cecropia obtusa* et *Cecropia sciadophylla*. Stage de terrain du module FTH (Engref). (Co-encadrement : E. Nicolini, H. Schimman, E. Marcon) (60 %).
- [R07] BUTEAU F., DHORNE P., GAVINET J., IROLA S., LERMYTE C., SANCHEZ-PEREZ C., DELNATTE C., 2006. Étude de la plasticité architecturale de *Cecropia obtusa* et *Cecropia sciadophylla* dans un peuplement en phase d'auto éclaircie. Stage de terrain du module FTH (Engref). (Co-encadrement : E. Nicolini, H. Schimman) (60 %).
- [R06] AUBERT P.-M., BERNACCHI A., DIROU S., GERBAUD S., MARTINEZ S., VITEL., C., 2005. Synchronismes et périodicité dans les processus de croissance, de ramification et de floraison chez *Cecropia sciadophylla* une espèce pionnière tropicale. Stage de terrain du module FTH (Engref). (Co-encadrement : P.C., Zalamea) (80 %)
- [R05] BARRABÉ L., HENRY M., PROVOT L., 2004. Évolution de la forme architecturale d'une population de Tachigali (*Tachigali melinonii* (Harms) Zarucchi et Herend. (Caesalpiniaceae), Rapport de stage de terrain du module FTH (Engref), 22 p. (Co-encadrement : L. Blanc) (50 %)
- [R04] BACHELIER J., 2004. Influence de la fermeture du couvert forestier sur l'architecture et les performances photosynthétiques de *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) de sous-bois. (Co-encadrement : J.C. Roggy) (50 %).
- [R03] ALBAN N., ALLIER G., BACHELIER J., DAHRINGER G., DUPIN B., LEROUX A., MADELAINE C., MORVAN X., 2003. Relation entre architecture et performances photosynthétiques chez *Symphonia globulifera* (Clusiaceae). Rapport de stage de terrain du module FTH (Engref), 30 p. (Co-encadrement : S. Coste) (50 %)
- [R02] COULMIER X., TANCRE J., 2000. Architecture et rythmicité chez *Cecropia obtusa*, Trécul., Cecropiaceae. Rapport de stage de terrain du module FTH, Engref. (100 %)
- [R01] COURCELAUD A., ZITT A.-C., 1999. Étude de l'architecture caulinaire et des rythmes de croissance chez trois espèces ligneuses de Guyane. Rapport de stage de terrain du module FTH, Engref. (Co-encadrement : C. Atger) (50 %).

1.2.8. Production scientifique

- *Rapports diplômants*

- [D03] HEURET P., 2002. Analyse et modélisation de séquences d'événements botaniques : applications à la compréhension des processus de croissance, de ramification et de floraison. Thèse de doctorat : Université de Nancy I : 144 p.
- [D02] HEURET P., 1998. Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., Fagaceae). Mémoire de DEA : Université de Nancy I. 20 p.

[D01] HEURET P., 1997. Observations morpho-architecturales qualitatives et quantitatives sur le hêtre européen *Fagus sylvatica* L. Etude comparative avec le chêne vert *Quercus ilex* L. et le chêne blanc *Quercus pubescens* Willd. Mémoire de Maîtrise : Université Montpellier II.

- **Publication dans des revues internationales à comité de lecture (ISI)**

NB : En souligné figurent les noms des étudiants que j'ai encadrés

Articles publiés

- [Pi21] LENHEBACH R., BEYER, R., LETORT, V., **HEURET, P.** 2018. The Pipe-Model Theory half a century on: a review. *Annals of Botany* 121(5): 773-795.
- [Pi20] MOREL H., MANGENET T., BEAUCHÊNE J., RUELLE J., NICOLINI E., **HEURET P.**, THIBAUT B., 2015. Seasonal variations in phenological traits: leaf shedding and cambial activity in *Parkia nitida* Miq. and *Parkia velutina* Benoist (Fabaceae) in tropical rainforest. *Trees, Structure and Function* 29(4):973-984.
- [Pi19] ZALAMEA P.-C., SARMIENTO C., STEVENSON P.R., RODRIGUEZ M., NICOLINI E., **HEURET P.** 2013. Effect of rainfall seasonality on the growth of *Cecropia sciadophylla* : Intra-annual variation in leaf production and node length. *Journal of Tropical Ecology* 29, 361-365 (IF-2011 :).
- [Pi18] MATHIEU A., LETORT, COURNÈDE P.-H., ZHANG B. G., **HEURET P.**, DE REFFYE P. 2012. Oscillation in functional structural plant growth models. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena* 7, 47-66. (IF-2011: 0.633).
- [Pi17] ZALAMEA P.-C., **HEURET P.**, RODRIGUEZ M., BERTHOULY A., SARMIENTO C., NICOLINI E., GUITET S., DELNATTE C., BARTHÉLÉMY D., STEVENSON P. 2012. The genus *Cecropia*: a biological clock to estimate the age of disturbed areas in the Neotropics. *PLoS ONE* 7(8): e42643. doi:10.1371/journal.pone.0042643. (IF-2011: 4.092).
- [Pi16] NICOLINI E., BEAUCHENE J., LEUDET DE LA VALLEE B., RUELLE J., MANGENET T., **HEURET P.** 2012. Crown development and annual longitudinal/radial growth pattern in *Parkia velutina* (Mimosoïdeae), an emergent tree of neotropical rain forests. *Annals of Forest Science* 69:543-555. (IF-2011: 1,788).
- [Pi15] LETORT V., **HEURET P.**, ZALAMEA P. C., DE REFFYE P., NICOLINI E. 2011. Analysing the effects of local environment on the source-sink balance of *Cecropia sciadophylla*: a methodological approach based on model inversion. *Annals of Forest Science* 69(2): 167-180. (IF-2011 : 1,788).
- [Pi14] ZALAMEA P. C., MUNOZ F., SABATIER D., STEVENSON P., **HEURET P.**, 2011. Continental-scale patterns of *Cecropia* phenology: Evidence from herbarium specimens. *Proceedings of the royal society B : biological sciences*. Published online before print January 12, **2011**, doi: 10.1098/rspb.2010.2259. (IF-2011: 5,415).
- [Pi13] COSTE S., ROGGY J.-C., GARRAUD L., **HEURET P.**, NICOLINI E., DREYER E., 2009. Does ontogeny modulate the irradiance-elicited plasticity of leaf traits in saplings of rain-forest tree species? A test with *Dicorynia guianensis* Amshoff and *Tachigali melinonii* (Harms) Barneby (Caesalpiniaceae). *Annals of Forest Science* 66(7): 7p. (IF-2011: 1,788).
- [Pi12] PROISY C., GRATIOT N., ANTHONY E. J., GARDEL A., FROMARD F., **HEURET P.**, 2009. Mud bank colonization by opportunistic mangroves: a case study from French Guiana using lidar data. *Continental Shelf*

Research. Special Issue "On the dynamics of mud deposits in coastal areas", 29(3): 632-641. (IF-2011: 2,088)

- [Pi11] PUNTIERI J., GROSFELD J., HEURET P., 2009. Sexuality in *Nothofagus alpina* and *N. obliqua* at the growth unit level. *Annals of Botany* 103: 411 – 421. (IF-2011: 4.030).
- [Pi10] ZALAMEA P. C., STEVENSON P. R., MADRINAN S., AUBERT P.-M., HEURET P., 2008. Growth pattern and age determination for *Cecropia sciadophylla* (Urticaceae). *American Journal of Botany*, 95(3): 1-10 (IF-2011: 2,664)
- [Pi09] LEROY C., HEURET P., 2008. Phyllode acquisition modality in *Acacia mangium* Willd. seedlings. *Comptes rendus Biologie Série B*, 331(2) : 127-136 (IF-2011: 1.533)
- [Pi08] GUÉDON Y., CARAGLIO Y., HEURET P., LEBARBIER E., 2007. Analyzing growth components in trees. *Journal of Theoretical Biology* 225:301-325. (IF-2011: 2.208).
- [Pi07] HEURET P., MEREDIEU C., COUDURIER T., COURDIER F., BARTHÉLÉMY D., 2006. Ontogenetic trends in the morphological features of main stem annual shoots of *Pinus pinaster* Ait. (Pinaceae). *American Journal of Botany* 93: 1577-1587. (IF-2011: 2,664).
- [Pi06] ROGGY J-C., NICOLINI E., IMBERT P., CARAGLIO Y., BOSC A., HEURET P., 2005. Links between tree structure, leaf morpho-anatomy and functioning in the tropical forest tree *Dicorynia guianensis* amshoff (caesalpinaceae). *Annals of Forest Science* 62 : 553-564. (IF-2011: 1,788).
- [Pi05] GUÉDON Y., HEURET P., COSTES E., 2003. Comparison methods for branching and axillary flowering sequences extracted from plant architecture. *Journal of Theoretical Biology* 225:301-325. (IF-2011: 2.208).
- [Pi04] HEURET P., GUÉDON Y., GUÉRARD N., BARTHÉLÉMY D., 2003. Analysing branching pattern in plantations of young red oak trees (*Quercus rubra* L., Fagaceae). *Annals of Botany* 91(4): 479-492. (IF-2011: 4.030).
- [Pi03] HEURET P., BARTHÉLÉMY D., GUÉDON Y., COULMIER X., TANCRE J., 2002. Synchronisation of growth, branching and flowering processes on an individual and stand level in the South American tropical tree *Cecropia obtusa* Trécul (Cecropiaceae). *American Journal of Botany* 89(7): 1180-1187. (IF-2011: 2,664).
- [Pi02] NICOLINI E., BARTHÉLÉMY D., HEURET P., 2000. Le développement architectural de jeunes chênes sessiles (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) croissant sous des couverts forestiers de densités différentes. *Canadian Journal of Botany*. 78: 1531-1544. (IF-2011: 1,251).
- [Pi01] HEURET P., BARTHÉLÉMY D., NICOLINI E., ATGER C., 2000. Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) en sylviculture dynamique. *Canadian Journal of Botany* 78 : 361-373. (IF-2011: 1,251).

Articles acceptés avec révision

- [Pi22] LEVIONNOIS S., COSTE S., NICOLINI E., STAHL C., MOREL H., HEURET P. 2019. Scaling of petiole anatomies, mechanics and vasculatures with leaf size in the widespread Neotropical pioneer tree species *Cecropia obtusa* Trécul (Urticaceae). Article accepté avec révisions à Tree Physiology (préprint : doi: <https://doi.org/10.1101/259036>)

[Pi23]. LEVIONNOIS S., TYSKLIND N., NICOLINI E., FERRY B., TROISPOUX V., LE MOGUEDEC G., MOREL H., STAHL C., COSTE S., CARON H., **HEURET P.** 2019. Growth trajectories, better than organ-level functional traits, reveal intraspecific response to environmental variation. Article accepté avec révision a PCI Ecology Article (préprint : doi: <https://doi.org/10.1101/351197>).

Articles soumis

[Pi24] ZIEGLER C., COSTE S., STAHL C., DELZON S., LEVIONNOIS S., CAZAL J., COCHARD H., ESQUIVEL-MUELBERT A., GORET J.-Y., **HEURET P.**, JAUEN G., SANTIAGO L.S., BONAL D. 2019. Large hydraulic safety margins protect Neotropical canopy rainforest tree species against hydraulic failure during drought. Soumis à Plant, Cell & Environment (Manuscript ID PCE-19-0142).

Articles soumis, rejetés et en révision

[Pi25] MANGENET T., MOREL H., **HEURET P.**, CIMINERA M., LECLERCQ A., LE PAPE A., SAUVAGNAT M., LEUDET DE LA VALLÉE B., NICOLINI E. Reconstructing the past phenological history of tropical trees: the illustrative case of *Recordoxylon speciosum* (Benoist) Gazel ex Barneby.

Articles en préparation

[Pi26] LEVIONNOIS S., JANSEN S., TCHANA WANDJI R., BEAUCHÊNE J., ZIEGLER C., COSTE S., STAHL C., DELZON S., AUTHIER, L., **HEURET P.** Linking drought-induced xylem embolism resistance to wood anatomical traits in Neotropical trees.

[Pi27] LEVIONNOIS S., ZIEGLER, C., JANSEN S., CALVET, E., COSTE, S., STAHL, C., SALMON, C., DELZON, S., GUICHARD, C., **HEURET P.** Vulnerability and hydraulic segmentations at the stem–leaf transition: coordination across Neotropical trees

[Pi28] LEVIONNOIS S., SALMON C., CLAIR B., ZIEGLER C., COSTE S., STAHL C., **HEURET P.** Allometric scaling of hydraulics and mechanics drive the leaf-stem spectrum for 42 Neotropical tree species.

[Pi29] BOSSU J., **HEURET P.**, MOREL H., LEHNEBACH R., CLAIR B., DIAS-FEREIRA F., NICOLINI E. *Cordia alliodora* (Boraginaceae) as a candidate for tree plantation in French Guiana: a retrospective analysis of tree growth in natural stands.

[Pi30] NGUYEN LE X.B., WEBBER B.L., VIGNES-LEBBE R., NICOLINI E., ZALAMEA P.C., GONZALEZ S., **HEURET P.** Disentangling a Neotropical icon: historical context and a multi-entry key to improve taxonomic clarity in *Cecropia* (Urticaceae).

[Pi31] **HEURET P.**, TYSKLIND N., WEBBER B.L., NGUYEN LE X.B., NICOLINI E., GONZALEZ S., SCOTTI-SAINTAGNE C., CARON H. Hybridization and ontogeny confuses species identification and delimitation: a case study in the iconic Neotropical genus *Cecropia* (Urticaceae).

- **Publication dans des revues nationales à comité de lecture non indexées**

[Pn01] **HEURET P.**, NICOLINI E., EDELIN C., ROGGY J.-C., 2003. Approche architecturale pour l'étude des arbres de forêt tropicale humide guyanaise. Revue forestière française LV, numéro spécial 2003: 158-178

- **Publication dans des ouvrages**

[B01] MALAU C., MALAU A., MALAU E. F., LEO J., HOLMES, K. 2011. The language and Life of Vanua Lava. ISBN : 978-0-646-58577-2. 140 p. / [illustrations photographiques pour les 70 taxons présentés dans cet ouvrage]

NB: Pour les colloques nationaux (Cn) et internationaux (Ci), les références associées à une étoile* concerne les manifestations ou j'étais physiquement présent ; Le symbole ✕ indique l'auteur qui a présenté oralement la conférence.

- **Colloques internationaux avec actes référencés sous web of science**

[Ci34] LETORT V., HEURET P., ZALAMEA P. C., DE REFFYE P. 2009. Analysis of *Cecropia sciadophylla* morphogenesis based on an index of internal trophic competition. In "Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications", Li B., Jaeger M., Guo Y. (Eds), Proceedings - PMA2009, 9-13 novembre 2009, Beijing, China. pp 10-17.

- **Colloques internationaux avec recueil de résumés**

--- A venir

[Ci30]* LEVIONNOIS S., SALMON C., CLAIR B., ZIEGLER C., COSTE S., STAHL C., HEURET P.✕ 2019. Allometric scaling of hydraulics and mechanics drive the leaf-stem spectrum for 42 Neotropical tree species. 4rd Xylem International Meeting, 25-27 September 2019, Padua, Italy.

[Ci29]* LEVIONNOIS S.✕, CALVET E., ZIEGLER C., COSTE S., STAHL C., E., SALMON C., JANSEN S., DELZON S., HEURET P. 2019. Hydraulic and vulnerability segmentations at the leaf-stem interface: Do they exist and are they coordinated across Neotropical trees? 4rd Xylem International Meeting, 25-27 September 2019, Padua, Italy.

[Ci28]* ZIEGLER C. ✕, COSTE S., STAHL C., DELZON S., LEVIONNOIS S., HEURET P., GORET JY., CAZAL J., JAOUEN G., ESQUIVEL-MUELBERT A., COCHARD H., SANTIAGO L., BONAL D. 2019. How resistant are Neotropical canopy rainforest tree species to branch embolism and are they at risk of hydraulic failure during the dry season? Poster présenté au 4rd Xylem International Meeting, 25-27 September 2019, Padua, Italy.

[Ci27]* LEVIONNOIS S.✕, COSTE S., NICOLINI E., STAHL, C., MOREL, H., HEURET P. 2017. Size-, age- and season-related changes in petiole anatomy, petiole hydraulics and lamina photosynthesis in the Neotropical pioneer tree *Cecropia obtusa* Trécul (Urticaceae). 3rd Xylem International Meeting, 27-29 september 2017, Bordeaux, France.

[Ci26]* HEURET P. ✕, CARAGLIO Y., SABATIER, S., BARTHÉLÉMY D., NICOLINI E. 2016. Retrospective analysis of plant architecture: an extended definition of dendrochronology. ATBC2016, 20-23 Juin 2016, Montpellier, France. Abstract ID: O9-07.

[Ci25]* BOSSU J. ✕, MOREL H., NICOLINI E., HEURET P., 2016. *Cordia alliodora* (Boraginaceae) as a candidate for tree plantations in French Guiana: Characteristics and development of natural populations in Saül vicinity. ATBC2016, 20-23 Juin 2016, Montpellier, France. Abstract ID: O9-06.

- [Ci24]* CARAGLIO Y.[✉], BARTHÉLÉMY D., EDELIN C., **HEURET P.**, NICOLINI E. 2016. Understanding plant growth dynamics: links between morpho-anatomical structure and phenology. ATBC2016, 20-23 Juin 2016, Montpellier, France. Abstract ID: O9-04.
- [Ci23]* MOREL H.[✉], MANGENET T., **HEURET P.**, NICOLINI E., 2016. Studying phenology of tropical forest trees using a morphological and anatomical retrospective analysis: the case of *Moronobea coccinea* Aubl. (Clusiaceae). ATBC2016, 20-23 Juin 2016, Montpellier, France. Abstract ID: O9-05.
- [Ci22]* **HEURET P.**[✉], TYSKLIND N., WEBBER B.L., NGUYEN LE X.B., NICOLINI E., GONZALEZ S., SCOTTI-SAINTAGNE C., CARON H, 2015. Hybridization and ontogenetic trends in the morphological features of genus *Cecropia* as cause of fuzzy species delimitation. Flora of the Guianas (FOG) Meeting and Seminars. Celebration of the 50th Anniversary of the CAY Herbarium. "The importance of the herbarium in Plant Sciences". 5 to 8 Octobre 2015, Cayenne, French Guiana
- [Ci21] MOREL H.[✉], MANGENET T., BEAUCHENE J., RUELLE J., NICOLINI E., **HEURET P.**, 2012. Studying phenology through a morphological and anatomical retrospective analysis under tropical climate. An example on *Parkia velutina*. ATBC2012, 18-22 Juin 2012, Bonito, Brazil. Abstract ID: S13.CO.07.
- [Ci20] MANGENET T., MOREL H., CIMINERA M., LECLERCQ A., LE PAPE A., SAUVAGNAT M., LEUDET DE LA VALLEE B., **HEURET P.**, NICOLINI E., 2012. Reconstructing the past phenological history of tropical trees: the illustrative case of *Recordoxylon speciosum* (Benoist) Gazel ex Barneby. Poster présenté à l'ATBC2012, Number S13.P.09, 18-22 Juin 2012, Bonito, Brazil.
- [Ci19] ZALAMEA P.-C.[✉], MUNOZ F., STEVENSON P. R., PAINE C. E. T., SARMIENTO C., SABATIER D., **HEURET P.**, 2012. Application of Fourier spectral analysis to study phenology: the case of *Cecropia* in the Neotropics. ATBC2012, 18-22 Juin 2012, Bonito, Brazil. Abstract ID: S13.CO.07.
- [Ci18] KHEFFACHE R.[✉], COUTURIER E., BASTIEN R., **HEURET P.**, DOUADY S., 2011. Is the oscillating motions of leaves during their unfolding necessary for their straightening? IBC 2011, Melbourne, Australie.
- [Ci17] GRIFFON S., TAUGOURDEAU O., BARCZI J.-F., DE COLIGNY F., REY H., **HEURET P.**, FOURCAUD T., CARAGLIO Y., 2011. Xplo: a software for plant architecture exploration. EPoster P0612, IBC 2011, Melbourne, Australie.
- [Ci16] TAUGOURDEAU O., BARTHELEMY B., CARAGLIO Y., CHARLES-DOMINIQUE T., EDELIN C., **HEURET P.**, MEYER-BERTHAUD B., NICOLINI E., REY H., SABATIER S., 2011. Plant architecture: from concepts to applications. EPoster P0688, IBC 2011, Melbourne, Australie.
- [Ci15] BERNAL M.[✉], **HEURET P.**, NICOLINI E., MADRINAN S., 2010. Relation between primary and secondary growth in *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae). Poster présenté à Botany 2010, Number PDS003, Abstract ID : 185; 31 Juillet-4 Août 2010, Rhode Island, Etats-unis.
- [Ci14] PAINE C. E. T.[✉], **HEURET P.**, ZALAMEA P.-C., NICOLINI E., RUTISHAUSER E. AND FONTY E., 2011. The effects of competition and climate on the growth of *Cecropia*. ATBC2011, 12-16 Juin 2011, Arusha, Tanzanie. Abstract ID: 255
- [Ci13] ZALAMEA P.-C.[✉], MUNOZ F., STEVENSON P. R., PAINE C. E. T., SARMIENTO C., SABATIER D., **HEURET P.**, 2011. Continental-scale patterns of *Cecropia* reproductive phenology. ATBC2011, 12-16 Juin 2011, Arusha, Tanzanie. Abstract ID: 96

- [Ci12] ZALAMEA P.-C.[¤], NICOLINI E., RODRIGUEZ M., SARMIENTO C., STEVENSON P., **HEURET P.**, 2010. Annual growth pattern of *Cecropia sciadophylla*: a comparison between two populations with contrasting precipitation seasonality. Botany 2010, Number 7003, Abstract ID : 565; 31 Juillet-4 Août 2010, Rhode Island, Etats-unis.
- [Ci11] ZALAMEA P. C.[¤], **HEURET P.**, STEVENSON P., RODRIGUEZ M., GUITET S., C. SARMIENTO, DELNATTE C., NICOLINI E., BERTHOULY A., BARTHELEMY D., 2010. *Cecropia*: a biological clock to estimate the age of disturbed areas in the Neotropics. ATBC2010, 19-23 juillet 2010, Bali, Indonésie.
- [Ci10] LETORT V.[¤], **HEURET P.**, ZALAMEA P. C., DE REFFYE P. 2009. Analysis of *Cecropia sciadophylla* morphogenesis based on an index of internal trophic competition. PMA2009, 9-13 novembre 2009, Beijing, Chine.
- [Ci09]* ZALAMEA P. C., **HEURET P.**, MUNOZ F., SABATIER D., STEVENSON P.. 2009. Continental-scale patterns of *Cecropia* phenology: Evidence from herbarium specimens. Poster présenté à l'ATBC2009, Number P37-02, 27-30 juillet 2009, Marburg, Allemagne.
- [Ci08]* ZALAMEA P. C.[¤], **HEURET P.**, NICOLINI E., SARMIENTO C., FONTY E., RUTISHAUSER E., STEVENSON P., 2008. The coexistence of two *Cecropia* species: a morphological study approach. Botany 2008, Number 66004, Abstract ID : 636; 26-30 juillet 2008, Vancouver, Canada.
- [Ci07] ZALAMEA P.C., STEVENSON P., NICOLINI E., SARMIENTO C., DELNATTE C., RODRIGUEZ M., **HEURET P.**, 2008. Periodicity and growth pattern variability for six *Cecropia sciadophylla* populations in the Amazon basin and Guiana shield. Poster présenté à l'ATBC2008, Number P1.39, 9-13 juin 2008, Paramaribo, Suriname.
- [Ci06]* GUEDON Y., CARAGLIO Y., **HEURET P.**, LEBARBIER E., MEREDIEU C., 2007. Identifying and characterizing the ontogenetic component in tree development. FSPM07, 4-9 novembre 2007, Napier, Nouvelle-Zélande.
- [Ci05]* **HEURET P.**, DURAND J.-B., NICOLINI E., COSTE S., BACHELIER J., CARAGLIO Y., 2007. Exploring morphogenetical gradient plasticity using hidden Markov tree models in young individuals of the tropical species *Symphonia globulifera* (Clusiaceae). Poster présenté à FSPM07, 4-9 novembre 2007, Napier, Nouvelle-zélande.
- [Ci04]* DURAND J.-B., CARAGLIO Y., **HEURET P.**, NICOLINI E., 2007. Segmentation approaches for characterising plant architecture and assessing its plasticity at different scales. Poster présenté à FSPM07, 4-9 novembre 2007, Napier, Nouvelle-Zélande.
- [Ci03]* **HEURET P.**[¤], GROSFELD J., GUEDON Y., BACHELIER J., SABATIER S., BARTHELEMY D., 2007. Branching pattern in Cupressaceae. Botany 2007, Number CP39006, Abstract ID: 1339; 7-11 juillet 2007, Chicago, États-Unis.
- [Ci02]* ZALAMEA P.C.[¤], **HEURET P.**, MADRINAN S., STEVENSON P., 2007. Determination of growth pattern and age in the Southe Amerisan tropical tree *Cecropia sciadophylla* Mart. Poster présenté à Botany 2007, Number P48012, Abstract ID : 1473; 7-11 juillet 2007, Chicago, États-Unis.
- [Ci01] PROISY C., GRATIOT N., GARDEL A., ANTHONY E., **HEURET P.** 2006. Relation mud bank altitude to mangrove communities. International Symposium on Mud deposit in coastal areas, Porto Allegre, Brésil, 13-17/11/2006.

- *Colloques nationaux*

- [Cn15] SOUSA ABREU, I.[¤], LAINE BORGES, S., MATOS DA SILVA, N., **HEURET, P.**, BELLONI SCHMIDT, I. 2018. Testando Embaúbas (*Cecropia pachystachya* Trécul) como relógios biológicos : protocolo de datação para determinar idades de distúrbios recentes em capoeiras no Cerrado. 4e Congresso da Sociedade International de Ergologia, 27 a 29 da Agosto de 2018, Brasília – DF.
- [Ca14]* ZIEGLER C., COSTE S., STAHL C., CAZAL J., GORÊT J.-Y., LEVIONNOIS S., **HEURET P.**, BURBAN B., DELZON S., BONAL D., 2018. Stem and leaf drought-resistance in canopy rainforest tree species of French Guiana. Poster présenté à un séminaire de l'école doctorale de l'Université de Lorraine, 13 février 2018.
- [Cn13] KOSTLIN M. R.[¤], GROSFELD J., PUNTIERI J., **HEURET P.** 2014. *Cecropia pachystachya* Tréc. y su contribución como posible bioindicador de patrones fenológicos del bosque atlántico (Misiones, Argentina): análisis arquitectural y ecofisiológico bajo diferentes situaciones de irradiancia". XXVI Reunión Argentina de Ecología (RAE). Comodoro Rivadavia, Chubut. 2 al 5 de Noviembre 2014.
- [Cn12]* **HEURET P.**[¤], CARON H., NICOLINI E., GONZALEZ S., SCOTTI I., FORTUNEL C., SCOTTI-SAINTAGNE C. 2013. Species delimitation within the neotropical genus *Cecropia* in French Guiana: integrating morphological and molecular techniques. 11ème journées annuelles du CEBA, 8-9 octobre 2013, Cayenne, Guyane Française.
- [Cn11] KOSTLIN M. R.[¤], DI FRANCESCANTONIO D., CAMPANELLO P.I., GROSFELD J., **HEURET P.** 2013. Análisis arquitectural de árboles juveniles y adultos de *Cecropia pachystachya* Trécul mediante marcadores morfológicos". XXXIV Jornadas Argentinas de Botánica, La Plata, Buenos Aires. 2 al 6 de septiembre. Bol. Soc. Argent. Bot. 48 (Supl.).
- [Cn10]* **HEURET P.**[¤], NGUYEN LE X.B., GONZALEZ S., NICOLINI E. 2012. Development of a free Access identification key for the genus *Cecropia*. 1ère journées annuelles du CEBA, 27-28 septembre 2012, Cayenne, Guyane Française.
- [Cn09]* LETORT V.[¤], SABATIER S., ZALAMEA P.C., NICOLINI E., TAUGOURDEAU O., BOUROULIOU B., DE REFFYE P., **HEURET P.**[¤], 2009. Calibration du modèle GreenLab pour une application à l'analyse de la plasticité de l'architecture des arbres. Séminaire INRA / INRIA Sophia Antipolis, 10-11/12/2009.
- [Cn08] BERNAL M.[¤], ZALAMEA P.C., STEVENSON P., NICOLINI E., HEINZ C., BEAUCHENE J., GUEROULT M., MADRIÑAN S., **HEURET P.**, 2009. Relación entre el crecimiento primario y secundario en las especies pioneras *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae) y *Cecropia sciadophylla* (Urticaceae). Congreso Colombiano de Botanica. Narino - San Juan de Pasto, 19-24 abril 2009.
- [Cn07]* ZALAMEA P. C.[¤], STEVENSON P., NICOLINI E., SARMIENTO C. RODRIGUEZ M., **HEURET P.**, 2008. Périodicité et variabilité dans les processus de croissance, ramification et floraison pour 5 populations de *Cecropia sciadophylla* sur le plateau Guyanais et dans le bassin Amazonien. Séminaire du Groupe d'Etude de l'Arbre, Montpellier, Octobre 2008.
- [Cn06]* **HEURET P.**[¤], CARAGLIO Y., BARTHÉLÉMY D., NICOLINI E., 2006. Modalités d'expression des processus de croissance, de ramification et de floraison ; Régularités temporelles et structurelles. École pluridisciplinaire de Berder, 26 mars – 1er Avril 2006.

- [Cn05] GROSFELD J.[✉], PUNTIERI J.G., STECCONI M., BRION C., GHIRARDI S., **HEURET P.**, BARTHELEMY, D. 2005. Ramificación de especies arbóreas Patagónicas: aplicaciones de modelos markovianos. XXX jornadas argentinas de botánica.
- [Cn04] MELIUS A.[✉], PROISY C., **HEURET P.**, BOUDON F., 2004. Coupling *Avicennia* tree architecture to radar backscatter models for estimating mangrove forest biomass. Ecolab, Cayenne.
- [Cn03]* ROGGY J-C.[✉], NICOLINI E., IMBERT P., CARAGLIO Y., BOSC A., **HEURET P.**, 2003. Relations entre l'architecture de l'arbre, la morphologie, l'anatomie et le fonctionnement foliaire chez une espèce de forêt tropicale humide, *Dicorynia guianensis* Amshoff (Caesalpiniaceae). Poster présenté aux secondes rencontres d'écophysiologie de l'arbre, 8-12 décembre 2003, La rochelle.
- [Cn02]* **HEURET P.**[✉], NICOLINI E., BARTHELEMY D., 1998. « Influence de la densité du couvert forestier sur le développement de jeunes chênes sessiles âgés de 7 ans ». Séminaire du groupe chêne, Bordeaux 23-26 avril 1998.
- [Cn01] * NICOLINI E.[✉], BARTHÉLÉMY D., **HEURET P.**, 1998. « Séquence de développement du chêne sessile. ». Séminaire du groupe chêne, Bordeaux 23-26 avril 1998

1.2.9. Enseignements

Depuis 2000, ~ 1350 heures équivalent TD dispensées (~75 eq. TD.an)

- [E11] 2015-2018 Enseignements dans le Master "Ecologie des Forêts Tropicales" organisé par AgroParisTech. "Morphologie et développement architectural des arbres", (6h de cours); "Utilisation de processus Markoviens pour l'analyse et la modélisation de l'architecture des plantes", (3h de cours). Responsable du module "botanique évolutive" depuis 2016.
- [E10] 2015 Cours sur la reconnaissance des familles botanique tropicales (3 h) à l'occasion d'un atelier régional sur les modèles statistique de calcul de biomasse pour du personnel de services forestiers de 4 pays du plateau des Guyanes organisée dans le cadre du projet REDD+ plateau des Guyanes (organisation : B. Hérault)
- [E09] 2014 Organisation d'une formation d'initiation à la botanique pour les agents du Parc Amazonien de Guyane (PAG) (en collaboration avec E. Nicolini et R. Girault) financée par le programme Terres et Mers Ultramarines. Intervention pour 35 h de cours théoriques et 35 h de sorties de terrain. Distribution de supports de cours en PDF et de clefs comme aide à l'identification des familles botanique sur le terrain et en herbier.
- [E08] 2011 Enseignements (3 h de cours) à l'école chercheur CIRAD / EMBRAPA « First French-Brazilian Meeting on Functional-Structural Plant Modeling», The International Consortium in advanced biology (CIBA). Campinas, Parana, Brésil.
- [E07] 2010, 2011 ECOLE CENTRALE DE PARIS ; 2ème année d'école d'ingénieur. « Utilisation de processus Markoviens pour l'analyse et la modélisation de l'architecture des plantes ». (3 h de cours).
- [E06] 2006-2009 ENGREF, Nancy; 1^{ère} année de Formation des Ingénieurs Forestiers (FIF). Module « développement de l'arbre : développement et architecture des arbres », (6 h de cours, 4 h terrain).
- [E05] 1999-2000 et 2003-2018 Module Forêt Tropicales Humides organisé par l'ENGREF/AGROPARISTECH de Kourou. « Introduction aux forêts tropicales humides », (3 h de cours) ; « Morphologie des plantes à fleurs », (3 h de cours) ; « fruits et légumes tropicaux », (1 h de cours) ; « Familles tropicales de plantes

à fleurs », (3 h de cours) ; « introduction à la phénologie des forêts tropicales humides », (3 h cours) ; « développement et architecture des arbres », (12 h terrain) ; encadrement d'étudiants lors d'un stage de terrain de 10 jours.

[E04] 2003 Université Antille-Guyane, Cayenne; licence professionnelle protection de l'environnement: «Rappels de biologie végétale», (5 h cours, 8 h terrain)

[E03] 2002 Enseignements (40 h de cours) à l'école chercheur EMBRAPA «Workshop sobre digitalização de arquitetura tridimensional – 3D em sistemas agroflorestais», Curitiba, Parana, Brésil.

[E02] 2001 Enseignements (4 h de TD) à l'école chercheur CIRAD-INRA «Mesure et analyse de l'architecture des plantes», Montpellier.

[E01] 2000-2001 Morphologie et anatomie végétale en 1^{ère} année de DEUG B (84 h TP et 32 h TD soit 88 h Eq. TD de vacances) à l'université des sciences de Montpellier II.

1.2.10. Support de cours

Supports de cours principaux régulièrement mis à jour et distribués aux étudiants des différentes formations ou j'interviens (section 1. 3.)

[Sc06] HEURET P. «utilisation de processus Markoviens pour l'analyse et la modélisation de l'architecture des plantes», 87 diapositives

[Sc05] HEURET P. «Introduction aux forêts tropicales humides», 160 diapositives

[Sc04] HEURET P., BARTHÉLÉMY D., BARALOTO C., NICOLINI E., «Les familles tropicales de plantes à fleur; quels critères pour les reconnaître», 230 diapositives

[Sc03] HEURET P., ZALAMEA P.C., SABATIER D. «Introduction à la phénologie des forêts tropicales humides», 70 diapositives

[Sc02] HEURET P., PROISY C. «Les forêts de mangroves Guyanaises dans un contexte Amazonien», 70 diapositives

[Sc01] HEURET P., NICOLINI E., BARTHÉLÉMY D. «Morphologie et architecture des arbres», 250 diapositives

1.2.11. Collectes et révisions d'herbiers

. Récolte de 332 numéros d'herbiers déposés principalement à l'herbier de Cayenne (CAY) et l'herbier National du Vanuatu (PVNH) avec des duplicatas à P, NY, MO, VEN, MG, MO ; Récolte de 46 numéros d'herbiers sous la numérotation 'BioGET' à vocation pédagogique pour les travaux pratiques en floristique du Master B2-BioGET.

. Révision des collections du genre *Cecropia* dans les herbiers internationaux de CAY (régulièrement), P (2012, France), MPU (2013, France), U (2016, Pays-Bas), MG et IAN (2016, Brésil), BG (2017, Norvège).

BILAN DES PUBLICATIONS

REVUES INTERNATIONALES AVEC COMITE DE LECTURE (REFERENCES ISI)				
Titre abrégé de la revue	Total	IF2016	Notoriété (NORIA)	Discipline
P ROY SOC B-BIOL SCI	1	4.823	Exceptionnelle	Biology
ANN BOT-LONDON	3	3.982	Excellente	Ecology
PLOS BIOL	1	3.057	Excellente	Multidiscip.sci.
AM J BOT	3	2.811	Excellente	Plant sci.
ANN FOREST SCI	4	2.086	Excellente	Plant sci.
J THEOR BIOL	2	2.049	Excellente	Math.comput.biol
TREES-STRUCT FUNCT	1	1.706	Excellente	Forestry
CONT SHELF RES	1	2.011	Correcte	Oceanography
BOTANY	2	1.317	Acceptable	Plant sci.
CR BIOL	1	1.064	Acceptable	Biology
J TROP ECOL	1	0.975	Acceptable	Ecology
MATH MODEL NAT PHENO	1	0.820	Acceptable	Multidiscip.sci.
Biorxiv (PREPRINT) ¹	2	-	-	-
TOTAL	23			
REVUES NATIONALES SANS COMITE DE LECTURE				
REVUE FORESTIERE FRANCAISE	1	-	-	Forestry
TOTAL	1			
ACTES DE COLLOQUE INTERNATIONAL AVEC COMITE DE LECTURE (REFERENCES ISI)				
PMA09	1	-	-	Math.comput.biol
TOTAL	1			

BILAN DES COMMUNICATIONS EN COLLOQUES ET SEMINAIRES

COLLOQUES INTERNATIONAUX		
	Communications orales	Posters
ATBC/ATBC2019(07-2019) ²	9	3
BOTANY (BSA)	3	2
FSPM/PMA	2	2
IBC	1	2
XIM3/XIM4(09-2019)	1(+2)	0(+1)
Flora of the Guianas	1	0
Autres	1	0
TOTAL	18(+5)	9(+1)
COLLOQUES & SEMINAIRES NATIONAUX		
TOTAL	13	1

¹ Ces 'préprints' correspondent à deux papiers accepté avec révisions [P22,P23] dont nous finalisons actuellement les corrections;

² Entre parenthèses figurent les colloques à venir d'ici la fin de l'année et pour lesquels nous avons soumis des proposition d'exposés/poster (accepté pour XIM4 [Ci31-33] et en cours d'évaluation pour ATBC [Ci28-30]).

BILAN DES ENCADREMENTS D'ETUDIANTS

	Terminé	En cours (taux d'encadrement)
Doctorants	2	3 (50%, 80%, 100%)
DEA / Master 2	11	0
Maitrise / Master 1	3	0
L3	4	0
Projets tutorés (niveau M2)	3	0
Stages de terrain (module FTH)	17	0
TOTAL	40	3

2. Synthèse des travaux réalisés

J'ai beaucoup hésité dans la manière d'organiser cette première partie de ce document. D'une part, une narration chronologique permettait à mon sens de mieux saisir comment a évolué ma pensée et la manière dont j'ai construit mes projets de recherche. Mais cette forme narrative chronologique manquerait d'esprit de synthèse en raison de la diversité des questions traitées et le fait qu'elles aient pu l'être à différents moments de ma carrière, avec différents degrés de maturité. Une autre option, plus classique, était d'organiser mes travaux par thème en regroupant des études indépendamment du moment où elles se situent dans le temps. L'exercice est plus conforme, il me semble, à ce qu'on attend d'une habilitation à diriger les recherches ou l'on doit livrer une vision synthétique de ce qui a été accompli. Mais ce choix ne rend pas compte de la trajectoire personnelle et peu vite prendre la forme d'un catalogue. J'ai très vite choisi d'ancrer profondément ma démarche scientifique par une approche interdisciplinaire en me plaçant aux interfaces. Mon objectif a toujours été de comprendre avant toute chose la biologie des organismes végétaux arborescents au sens le plus large. Contrairement à des carrières qui se sont concentrées sur une thématique/discipline plus délimitée, argumenter mon nomadisme scientifique nécessitait à mon sens cette double lecture à la fois chronologique et synthétique.

Ainsi, dans une première partie, je présenterai mon parcours professionnel d'un point de vue chronologique et factuel en exposant les différents thèmes de recherche abordés, mes implications dans différents projets et mes expériences dans l'encadrement d'étudiants. Les thèmes de recherches seront parcourus sans pour autant rentrer dans les détails à la fois du contexte scientifique de l'étude ni de l'ensemble des résultats obtenus. Dans une seconde partie, j'organiserai le travail que j'ai effectué par grands thèmes de recherche en mettant en avant la cohérence de mes activités de recherche. Enfin, je terminerai ce document par le projet scientifique que je défendrai pour les années à venir. Tout au long de ce document, les références entre crochets renvoient aux différents éléments cités dans les parties 1.2.7 (Encadrement d'étudiants) et 1.2.8 (production scientifique) de mon curriculum vitae. Les autres références avec les noms d'auteur et les années de publication renvoient de manière classique à la partie 'bibliographie' à la fin de ce document.

Afin de commencer les présentations, je suis botaniste, spécialiste en morphologie et architecture des plantes. Je m'intéresse essentiellement à la diversité, la variabilité et la plasticité du développement des arbres à travers (i) des modalités d'expression des processus de croissance, de floraison, de ramification dans l'espace et dans le temps et (ii) des variations de l'allocation et de la partition de la biomasse en fonction des impératifs et contraintes auxquels les arbres font face au cours de leur ontogénie. J'explore les relations qu'il existe entre la phénologie des processus (règles d'expression dans le temps) et la morpho-anatomie qui en résulte, afin de mettre au point des méthodes permettant de comprendre rétrospectivement le développement passé des plantes. Ceci reste un challenge en milieu tropical où les saisons sont moins marquées et les rythmes biologiques bien plus diversifiés qu'en milieu tempéré. Pour cela je me base sur des descriptions morpho-anatomiques et architecturale des plantes, des analyses statistiques adaptées à l'étude des séries temporelles et de la modélisation (modèles stochastiques ; modèles structure-fonction). Bien qu'ayant abordé la biologie de nombreuses espèces, j'ai aujourd'hui comme modèle d'étude privilégié la tribu tropicale des Cecropieae (Urticaceae) qui possèdent de mon point de vue des propriétés remarquables en tant qu'arbres 'modèles' pour (i) étudier l'architecture sous

un angle 'fonctionnel' de par leur architecture simple et l'expression de phénomènes cycliques, ii) pour leur rôle essentiel dans la succession forestière, iii) pour les problèmes qu'ils soulèvent en tant que plantes exotiques invasives et iv) pour leur intérêt en tant que plantes indicatrices ou leurs propriétés pharmaceutiques. La difficulté à circonscrire les espèces dans cette tribu et la disparition en 2012 du dernier spécialiste systématique en date (C.C. Berg) m'ont par ailleurs amené à entamer un travail de révision taxonomique du genre *Cecropia*. Pour cela, j'adopte une approche en taxonomie intégrative, en analysant comment des points de vue morphologiques, phénologiques, écologiques ou moléculaires permettent ou non de converger vers la définition de taxons.

2.1. Introduction et trajectoire professionnelle

2.1.1. Un bref historique du contexte scientifique

L'analyse architecturale permet d'interpréter de manière dynamique la structure globale des plantes et comprendre les mécanismes morphogénétiques qui lui ont donné naissance (processus de croissance, ramification, floraison, réitération). Inspirés des travaux du botaniste E.J.H. Corner (1949, 1953, 1954a, 1954b), F. Hallé et R.A.A. Oldeman en ont défini les bases conceptuelles majeures dans le courant des années 1970 (Hallé et Oldeman, 1970 ; Hallé et al., 1978) à partir de l'étude des formes de jeunesse de nombreuses espèces tropicales (Côte d'Ivoire, Guyane française...). Ces auteurs ont montré qu'indépendamment des espèces ou des familles, les plantes pouvaient être regroupées en fonction de leur mode de développement. La considération des modalités de croissance, de ramification, la différenciation morphologique des axes ou la position de la sexualité leur ont permis de dégager 23 modes d'organisation simples qui rendaient compte de l'architecture et du développement de l'ensemble des plantes observées : les "modèles architecturaux". Alors que l'analyse morphologique classique n'était jamais parvenue à décrire des structures arborescentes en raison du niveau extrêmement fin des informations habituellement recueillies, le modèle architectural s'est avéré, en tant que concept synthétique, être un outil efficace pour l'étude du mode de développement des grands organismes de la forêt exhibant une organisation complexe et tourmentée. La possibilité d'analyse des structures arborescentes étant ouverte, d'autres découvertes suivirent. Oldeman (1974) constata que beaucoup de plantes dupliquaient leur modèle de base de manière spontanée ou à l'occasion d'un événement particulier pour pouvoir poursuivre leur développement, construire leur couronne et accéder au stade mature. Il proposa le concept de "réitération du modèle architectural". Edelin (1977) constata que, quel que soit le modèle architectural, l'architecture d'une plante peut être considérée comme un système ramifié hiérarchique dans lequel les axes peuvent être groupés en catégories selon leurs caractéristiques morphologiques et fonctionnelles (le nombre de catégories d'axes étant déterminé pour une espèce donnée). "L'unité architecturale" fut alors définie comme un stade précis du développement où toutes les catégories d'axes sont exprimées (Barthélémy et al., 1989). Sur la base de ces concepts majeurs, de nombreuses études, réalisées notamment en Guyane française, ont enrichi la discipline par l'apport de nouvelles connaissances sur divers aspects du développement des plantes : les modalités d'expression de la floraison (Barthélémy, 1988), le développement des systèmes racinaires (Atger, 1992), la sénescence des arbres (Drénou, 1994), leurs réponses aux traumatismes (Genoyer, 1994), le déterminisme de la variabilité architecturale (Loup 1994), la phénologie et notamment les rythmes de croissance (Comte, 1993 ; Loubry, 1994). Ces travaux ont permis d'établir un cadre méthodologique et conceptuel dédié à l'étude de l'évolution de la structure d'un organisme végétal tout au long des phases successives de son

développement. Cette analyse architecturale repose sur l'étude d'individus parvenus à des âges différents, dans des environnements variés, en considérant l'organisme à différentes échelles depuis le niveau d'organisation du métamère à celui de la plante entière. Par l'étude des caractères invariants, l'ensemble de ces observations permet de préciser la séquence de développement optimale d'une espèce donnée et de comprendre comment cette séquence est modulée par les contraintes du milieu environnant (Barthélémy et Caraglio, 2007).

Inspiré des travaux de Hallé et Oldeman, de Reffye va donner un cours nouveau à l'analyse architecturale des végétaux par la transcription mathématique des concepts architecturaux et par la réalisation d'un modèle mathématique de développement du caféier (de Reffye, 1979). Ce mouvement s'est maintenu dans les années 80, au sein de l'unité de modélisation des plantes du CIRAD, structure regroupant botanistes, agronomes, mathématiciens et informaticiens (Barthélémy et al., 1995). Dès lors, les efforts se sont portés sur les plantes des climats tempérés (Nicolini, 1997 ; Sabatier, 1999) et les descriptions architecturales, jusqu'alors très qualitatives, inclurent de plus en plus de critères quantitatifs nécessaires à toute modélisation et simulation du développement des arbres (Godin et Sinoquet, 2005 ; Fourcaud, 2008). Parallèlement, les travaux menés en écophysiologie étaient en plein essor dans les années 90 (p. ex. fonctionnement hydraulique de l'arbre, processus photosynthétiques ...). Mon parcours de recherche commence ainsi à la fin des années 90. Les études architecturales se veulent plus quantitatives. C'est également le début de l'essor des modèles structure-fonction ; l'architecture d'une plante intercepte de la lumière, assimile, conduit de l'eau, est biomécaniquement stable... bref, est plus fonctionnelle.

2.1.2. Parcours personnel

Avant la thèse – C'est dans ce contexte que j'ai commencé à travailler sur la morphologie et l'architecture des plantes dès mon stage de Maîtrise effectué en 1996-1997 à l'Institut de Botanique de Montpellier sous la direction de B. Thiébaud. J'ai alors abordé le développement architectural de plusieurs Fagaceae : le chêne vert (*Quercus ilex* L.), le chêne pubescent (*Quercus alba* L.) et le Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) [D01]. L'année suivante, j'ai suivi le DEA de biologie forestière de l'université Henri Poincaré à Vandœuvre-lès-Nancy et j'ai effectué mon stage à Montpellier, à « l'atelier de modélisation de l'architecture des plantes (AMAP) » qui était alors une unité mixte de recherche CIRAD-INRA. Mon travail se plaçait dans le cadre d'un projet européen OakKey (dir. F. Colin, INRA) et j'ai étudié le développement architectural du chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., Fagaceae) en situation de sylviculture dynamique sous la direction de D. Barthélémy (INRA) et coencadré par E. Nicolini [D02, Pi01, Pi02, Cn01, Cn02].

Mes travaux de thèse – C'est dans cette même unité que j'ai continué ma thèse qui s'est effectuée sous la responsabilité de D. Auclair (INRA) et D. Barthélémy, tout en travaillant en étroite collaboration avec Y. Guédon, mathématicien de l'unité (CIRAD). L'unité est devenue alors une UMR regroupant le CIRAD, le CNRS l'EPHE, l'INRA, l'IRD et l'Université Montpellier 2 et s'est intitulée « botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes (AMAP) ». Mon travail de thèse a porté sur l'application de modèles statistiques (principalement des processus Markoviens) dédiés à l'analyse de séquences d'événements botanique (p. ex. succession de nœuds ramifiés et non ramifiés) pour étudier la régularité spatiale et temporelle des processus de croissance, de ramification et de floraison [D03, Pi03, Pi04, Pi05, Cn05, Cn06]. Les objectifs de ce travail étaient d'évaluer comment ces outils peuvent permettre de mise en évidence de régularités « cachées » dans la structure (non décelable à l'œil nu ou avec des traitements statistiques classiques basés sur des relations allométriques) et de poser les bases d'une réflexion

originale sur les mécanismes sous-jacents à leur expression. Ma curiosité et mon intérêt pour la botanique et la bio-informatique m'ont amené au cours de ce travail à aborder des domaines variés tels que l'agronomie, l'écophysiologie ou la phylogénie, la structure des plantes restant à tout instant le fil directeur. Cette thèse m'a permis de me perfectionner, dans l'utilisation du logiciel Amapmod (logiciel développé à l'UMR AMAP et permettant de constituer et explorer des bases de données architecturales) dont je suis aujourd'hui spécialiste. Les résultats présentés dans ma thèse portaient principalement sur (i) l'organisation de la ramification chez le chêne rouge (*Quercus rubra* L., Fagaceae) et la comparaison de différents types d'unités de croissance résultants du polycyclisme [Pi04]; (ii) Sur le synchronisme de la floraison et de la ramification à l'échelle de l'individu et du peuplement chez *Cecropia obtusa* Trécul (Urticaceae), une plante pionnière de Guyane française [Pi03]; (iii) l'organisation de la ramification chez 8 espèces de cyprès (*Cupressus spp.*, Cupressaceae). Outre les résultats sur la biologie des espèces, cette thèse a permis de contribuer au développement de nouvelles méthodes d'analyses comme les chaînes de Markov d'ordre variable qui sont une généralisation des chaînes de Markov d'ordre fixe. Mon travail de thèse a été récompensé en 2005 par la médaille d'argent de l'académie d'agriculture de France. C'est durant ma thèse que j'ai commencé à donner des enseignements en tant que vacataire à l'université Montpellier 2. J'ai depuis toujours accordé une place très importante aux enseignements dans ma carrière qui a suivi.

Postdoctorats – À la suite de ma thèse, j'ai enchaîné deux CDD à l'UMR AMAP ou j'ai été amené à reprendre et compléter des analyses faites sur le Pin maritime (*Pinus pinaster* Aiton, Pinaceae) au début des années 90 dans le cadre d'un programme "Ecosystème Forestier Landais" du GIP-ECOFOR pour valoriser ce travail au travers d'un article scientifique [Pi06]. Puis de novembre 2002 à août 2003, j'ai effectué un stage postdoctoral dans le cadre d'un volontariat civil à l'aide technique (VCAT) à l'INRA Antilles-Guyane en Guyane française (UMR ECOFOG). Au cours de ce séjour, j'ai rejoint une thématique initiée par J-C Roggy (INRA, UMR ECOFOG) et E. Nicolini (CIRAD, UMR AMAP) visant à caractériser l'évolution et la variabilité des performances photosynthétiques des feuilles au cours de l'ontogénie. Un premier travail était alors en cours sur l'angélique (*Dicorynia guyanensis*). L'idée était de considérer la séquence ontogénique de développement de cette espèce au travers de stades architecturaux (définis par un syndrome de caractères tels que le nombre de folioles présent sur les feuilles, la présence de la ramification ou de la réitération, le nombre de nœuds par unité de croissance) plutôt que des critères de hauteur (pour une même hauteur, plusieurs stades pouvaient être atteints selon l'histoire de l'individu). Cette étude a révélé comme résultat majeur (i) qu'un échantillonnage selon le stade architectural de développement induit moins de variabilité pour les paramètres de photosynthèse mesurés qu'un échantillonnage sur la base de critères de hauteur (ii) un faible potentiel d'ajustement des capacités photosynthétiques à la disponibilité en lumière et une grande plasticité morphologique chez l'angélique [Pi06, Cn03]. Puis j'ai renforcé cette thématique en travaillant sur deux nouvelles espèces. C'est ainsi que j'ai participé au coencadrement du stage de DEA de L. Garraud [R32] qui portait sur le *Tachigali melinonii* (Harms) Zarruchi & Herend. (Fabaceae). Plus personnellement, j'ai travaillé sur *Symphonia globulifera* L.f. (Clusiaceae) en étudiant la variabilité du fonctionnement des feuilles en fonction de leur position au sein de l'architecture chez de jeunes individus en sous-bois. Ce postdoctorat m'a permis de bien me familiariser avec les écosystèmes tropicaux et de me former à l'écophysiologie. C'est également durant ce séjour que j'ai muri, la nécessité de développer un programme de recherche visant à mieux comprendre les relations entre la phénologie des processus de croissance, de ramification et de floraisons

et les marqueurs morpho-anatomiques qui en résultent pour pouvoir aborder de manière rétrospective le développement des arbres tropicaux. Parallèlement, j'ai coencadré avec S. Sabatier (CIRAD, UMR AMAP) le stage de DES puis de DEA de J. Bachelier qui a continué de travailler sur l'architecture des Cyprès [R30, R31], poursuivant ainsi le travail que j'avais initié durant ma thèse. Depuis cette période, j'interviens chaque année dans les enseignements du module « Forêt Tropicale Humide » organisé par AgroParisTech (ex- ENGREF) à Kourou. Cela consiste en une dizaine d'heures de cours magistraux, accompagné de sorties de terrains et d'un stage de terrain de deux semaines [R01-R19]. Ces stages de terrain ont toujours permis d'alimenter mes thématiques de recherches et plusieurs d'entre eux ont été le socle de publications scientifiques.

Recrutement à l'Umr AMAP et mise en place de mon programme de recherche – J'ai été recruté à l'INRA en septembre 2003 et affecté à l'UMR AMAP à Montpellier. Le profil de poste sur lequel j'ai été recruté affichait comme objectif principal la mise en œuvre d'approches pour intégrer l'information relative à l'architecture des arbres vers l'échelle du peuplement. Au sein de l'Umr AMAP, l'objectif était de renforcer les liens entre l'équipe 2, « analyse, modélisation et simulation de la morphologie et de l'architecture des plantes » et l'équipe 3 « Structure et dynamique des peuplements végétaux et des paysages » où j'étais intégré. L'objectif général de l'équipe 2 était de comprendre, décrire et prédire la structure et le développement des plantes. À cette fin, certains thèmes portaient plus spécifiquement sur la conception et la mise en œuvre de méthodes originales de mesure, d'analyse, de modélisation et de simulation de l'architecture et de la croissance des plantes. Ces recherches, à caractère cognitif et méthodologique, avaient également pour vocation de déboucher sur des applications agronomiques ou forestières (outils de diagnostic et d'aide à la décision), le niveau d'approche privilégié dans cet axe de recherche étant l'individu. L'objectif général de l'équipe 3 était de comprendre, prédire et simuler la dynamique ou la production de peuplements végétaux : pionniers, forestiers, ou agricoles et agroforestiers ; simuler des paysages ruraux ou urbains en vue de reconstituer l'évolution de l'environnement passé, de représenter les conséquences d'aménagements ou d'analyser l'impact des stratégies de gestion des territoires. Les ponts entre équipe 2 et équipe 3 résultaient des besoins d'intégration des individus dans les peuplements et les paysages, de moyens communs d'analyse et du développement des individus généralement de manière non isolée, mais au contraire le plus souvent au sein d'un peuplement ou d'un paysage.

Pour répondre en partie à ces attentes, j'ai développé un programme de recherche qui reposait sur deux approches complémentaires (i) la recherche de critères architecturaux permettant de diagnostiquer la vigueur et la dynamique de croissance des jeunes arbres dans le sous-bois des forêts guyanaises pour caractériser leur capacité et stratégie d'attente et comprendre leur rôle dans la régénération forestière et (ii) l'étude architecturale des espèces de mangroves guyanaises en relation avec la structure du peuplement pour une meilleure interprétation de la rétrodiffusion radar en télédétection (Coll. C. Proisy, IRD). Au cours du premier volet, j'ai continué de travailler sur les espèces abordées pendant mon postdoctorat (*T. melinonii*, *S. globulifera*) [Ci04, Ci05]. L'objectif de ce travail était d'établir des idéotypes permettant de caractériser l'état de vigueur d'individus et établir ainsi des groupes d'espèces sur la base de ces critères (par exemple si la présence de gourmands semble être indicatrice d'une faible vigueur chez l'Angélique ou le *Tachigali*, ce critère ne s'exprime pas chez le *Symphonia* et c'est plutôt un désynchronisme entre tronc et branches qui sera caractéristique d'une situation d'attente). Concernant l'étude de la mangrove, les principaux objectifs étaient (i) d'analyser le développement architectural des *Avicennia germinans* (L.) L. (Aviceniaceae) qui est la première espèce qui colonise les bancs de vase

migrant le long des côtes Guyanaises. Au lieu de voir comment la croissance en hauteur - diamètre des arbres est affectée par la compétition comme il est fait de manière classique dans les modèles d'arbres dépendant des distances, le but de ce travail était de voir comment les paramètres d'un modèle individuel d'arbre stochastique variaient selon différents indices de compétition. Le modèle de peuplements couplés à des modèles individuels d'arbres devait être développé par l'intermédiaire de la plate-forme CAPSIS. Les sorties des modèles de simulation d'arbres avaient également pour but de fournir une description géométrique précise du couvert forestier qui répond au besoin des télédéTECTEURS pour alimenter les modèles radar qui, en retour, peuvent être un outil précieux pour étudier les caractéristiques de certains peuplements et éviter des mesures fastidieuses [Pi12, Ci01, Cn04]. De manière transversale à ces activités, j'ai poursuivi mon travail avec Y. Guédon (CR Cirad, UMR AMAP) et J.-B. Durand (postdoctorant AMAP puis Imag, INRIA Grenoble) sur le développement de modèles Markoviens pour l'analyse et la modélisation du développement des plantes (participation au projet INRIA VirtualPlant, ACI analyse des arborescences).

Une réorientation de mon programme de recherche – À partir de 2006, deux éléments majeurs m'ont amené à réorganiser sensiblement mes activités de recherche : premièrement, Y. Guédon et C. Godin (alors CR Cirad, UMR AMAP) ont quitté l'unité. Je me suis réorienté sur le développement de modèles de type structure-fonctions au travers d'un autre projet INRIA intitulé DigiPlante (Direction P. de Reffye). En second lieu, j'ai dirigé en 2004/2005 les stages de Master 1 et 2 de Paul Camilo Zalamea (étudiant colombien de l'université de Los Andes, Bogota, Colombie) sur le développement architectural de *Cecropia sciadophylla* Mart. et *C. ficifolia* (Urticaceae), plantes pionnières emblématiques d'Amazonie [R27, R33]. Ce travail se plaçait dans la continuité de mon travail de thèse où j'avais déjà travaillé sur *C. obtusa*. Cette recherche a montré très vite des résultats extrêmement prometteurs avec notamment la possibilité d'estimer de manière très précise l'âge de ces arbres et ainsi l'âge de la perturbation à l'origine de leur installation.

Dans ce contexte, j'ai réorienté mon projet de recherche imaginé pour les mangroves en le transposant aux peuplements pionniers de terre ferme qui offraient plus de facilités en tant que support d'étude. Ce changement de cap, s'est fait au malheureusement au détriment de la valorisation d'un certain nombre de travaux que j'avais déjà engagé. Mes recherches se sont alors construites autour de la mise en place d'un cadre théorique et méthodologique permettant de reconstruire le développement des plantes tropicales : (i) de manière intégrée via l'étude conjointe des marqueurs morpho-anatomiques de la croissance primaire et secondaire, de la floraison et de la ramification et (ii) la recherche de régularités structurelles pouvant mener à une interprétation temporelle de la dynamique de développement des arbres et de leur réponse aux conditions environnementales. Les études sur le genre *Cecropia* ont constitué le socle de ce programme. Je l'ai ensuite étendu à d'autres plantes pionnières avec travers de différents stages étudiants [R10, R12, R34] puis à l'étude du développement des couronnes des arbres adultes de terre ferme par la codirection de la thèse de Thomas Mangenet avec E. Nicolini [R42].

J'ai rédigé le projet de thèse de PC Zalamea [R41] et obtenu une bourse auprès du DSF de l'IRD (2006-2009). Cette thèse a été conduite en cotutelle avec l'université de Los Andes à Bogota (ou j'étais officiellement directeur et P. Stevenson, professeur à Los Andes, codirecteur) et l'université Montpellier 2 (direction : D. Barthélémy). J'ai également dirigé autour de cette thématique cinq stages étudiants au cours des modules de formation « Forêt Tropicale Humide (FTH) » organisé chaque année à Kourou par l'AgroParisTech [R06-R09, R11]. J'ai par ailleurs rédigé et animé un projet EcosNord (2007-2009) en

partenariat avec l'université de Los Andes. Dans le cadre d'un projet sur la modélisation de *C. sciadophylla*, j'ai également rédigé et animé deux projets AIP INRA-INRIA (2008-09 et 2010-11). En tant que première expérience de direction de thèse, et face à l'efficacité du travail en synergie avec PC Zalamea, j'ai travaillé de manière très imbriquée avec lui pendant 6 ans. E. Nicolini et plusieurs étudiants nous ont très vite rejoints sur cette thématique en apportant une contribution importante lors des mesures de terrain. Les résultats majeurs de son travail de thèse sont (i) que *C. sciadophylla* a un rythme d'émission de nouvelles feuilles d'une extraordinaire stabilité avec une feuille tous les 15-16 jours soit ~23 feuilles par an. Ce rythme ne change ni avec le stade de développement ni avec les saisons et est similaire pour des stations très éloignées (comparaison de sites en Guyane française et en Colombie) indiquant ainsi une forte composante endogène de ce trait. Les feuilles laissant des cicatrices visibles sur les axes tout au long de la vie de la plante (env. une quarantaine d'années), il est possible par simple comptage du nombre de nœuds d'estimer l'âge de la plante et ainsi de la perturbation à l'origine de son installation (Zalamea et al., 2012); (ii) Chez cette même espèce, la longueur des entre-nœuds fluctue avec l'alternance des saisons sèches et humides (Zalamea et al., 2013). Par ailleurs la floraison est annuelle ainsi que la ramification. Ces événements laissent également des cicatrices visibles qui sont autant de marqueurs supplémentaires pour retrouver les limites d'années ; (iii) en s'appuyant sur les collections d'herbiers mondiales, nous avons montré à partir de leur date et de leur lieu de récolte qu'au moins 20 espèces de *Cecropia* ont une floraison annuelle, partageant ainsi potentiellement les mêmes caractéristiques que *C. sciadophylla* et pouvant être des espèces permettant de retrouver l'âge des perturbations (Zalamea et al., 2011). Ce travail a donné lieu à 5 publications scientifiques [Pi10, Pi14, Pi15, Pi17, Pi19], 10 communications dans des colloques internationaux [Ci07-Ci14, Ci19, Ci27], et 3 communications orales dans des colloques nationaux [Cn07-Cn09].

Parallèlement à ces travaux sur le lien entre la structure des arbres et leur construction dans le temps, j'ai initié, en collaboration avec V. Letort, un travail sur la modélisation de *C. sciadophylla*. Ce projet s'est inscrit dans le cadre de l'EPI Digiplante qui développe un modèle de croissance dynamique des plantes nommé GreenLab. Ce modèle est développé en coopération avec l'École centrale (ECP), le CIRAD et le Laboratoire LIAMA de Pékin. Ce modèle explore des aspects algorithmiques et étudie les interactions plante - environnement. Jusqu'alors, le modèle GreenLab avait surtout été testé pour des plantes annuelles et bisannuelles cultivées. Les arbres avaient en revanche été peu étudiés, car ils soulevaient plusieurs difficultés (p. ex. difficulté d'échantillonnage, cumul des erreurs sur un grand nombre d'itérations). Dans ce contexte, nous avons choisi le *Cecropia sciadophylla* comme « arbre modèle » pour évaluer et faire évoluer le modèle GreenLab sur des structures complexes et sur un temps d'intégration relativement long. Nos travaux sur l'architecture des *Cecropia* montraient en effet que *C. sciadophylla* peut être un excellent modèle puisque : (i) c'est un arbre qui vit une quarantaine d'années et peut atteindre de grandes dimensions (jusqu'à 25 m de hauteur et 80 cm de diamètre à 1m30) ; (ii) il présente des marqueurs morphologiques (cicatrices de nœuds, d'inflorescences) et parfois anatomiques (variation de densité du bois) permettant une reconstitution rétrospective exhaustive de son développement passé à tout âge (sauf les racines jusqu'à présent peu étudiées) ; (iii) son architecture, conforme au modèle de Rauh, est relativement simple et il est ainsi possible de décrire explicitement la biomasse allouée dans les différents compartiments au cours de la vie d'un individu. Une première étape fastidieuse a été de récolter les premiers jeux de données puisque la calibration de ce modèle nécessite la connaissance du poids de l'ensemble des phytomères de la structure (feuilles, production axillaire, entre-nœud sous-

jacent) et de la surface des feuilles. Les premières analyses ont montré que notre premier modèle donne des résultats satisfaisants en termes d'estimation de la biomasse et permet de retrouver des rythmes de ramification, propriété émergente du modèle, qui ne rejettent pas l'hypothèse d'une rythmicité de la ramification guidée par le statut carboné de la plante [Pi15, Pi18, Ci28, Cn09].

Enfin, motivés par cette première approche de reconstruction du développement sur le genre *Cecropia*, nous avons débuté avec E. Nicolini une recherche sur les marqueurs morphologiques et anatomiques permettant de reconstruire rétrospectivement le développement d'autres espèces pionnières (*Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don (Bignoniaceae) [R10, R34, Cn08, Ci15], *Schefflera morototoni* (Aubl.) Maguire, Steyererm. & Frodin (Araliaceae)) [R12] ainsi que les branches maîtresses de plusieurs espèces d'arbres adultes constituant la canopée des forêts de terre ferme (*Platonia insignis* Mart. (Clusiaceae), *Parkia velutina* Benoist (Fabaceae), *Caryocar glabrum* (Aubl.) Pers. (Caryocaraceae)) [R42, Vi20, Ci21, Ci23, Pi25]. *J. copaia* a été particulièrement « décortiqué » du point de vue de la relation entre croissance primaire et croissance secondaire en réalisant des profils de tiges à partir de coupes effectuées nœuds à nœuds le long du tronc des arbres (Stage de Master II de M. Bernal, étudiant colombien de l'université de Los Andes [R10]). Cette étude conjointe des marqueurs morphologiques et anatomiques de la rythmicité de la croissance a permis de (i) démontrer que la présence de « faux cernes » était reliée à un ralentissement de croissance du point de vue de la croissance primaire indiquant un ralentissement global de la plante et (ii) de quantifier précisément le volume de bois (et la biomasse sous hypothèse de densité constante) alloué au cours du temps aux différentes parties de la plante, ce qui permet d'aborder des questions génériques sur les règles d'allocation ou les lois d'allométrie chez les plantes [Ci15, Cn08]. Les premiers résultats sur les branches maîtresses des arbres adultes quant à eux ont montré qu'il est possible chez beaucoup d'espèces de retrouver les allongements (c.-à-d. croissance primaire) annuels pour plusieurs dizaines d'années consécutives. Ce résultat est particulièrement novateur pour la croissance primaire puisque la croissance en hauteur des arbres tropicaux est largement méconnue alors que cette donnée est capitale pour estimer la biomasse des arbres par exemple. Ces résultats prometteurs nous ont amenés à définir le sujet de thèse de T. Mangenet [R42]. Nous avons publié avec E. Nicolini un premier article sur *P. velutina* pour ouvrir la voie de cette thématique [Pi16].

Une mobilité vers l'Umr Ecofog – En 2010, à la fin de la thèse de P.C. Zalamea, j'ai demandé à l'INRA une mobilité pour rejoindre l'Umr Ecofog en Guyane française. Plusieurs éléments déterminants ont motivé ma demande. Premièrement, mon mode de fonctionnement sous forme de missions atteignait ses limites face à mes ambitions scientifiques et je voulais me rapprocher ainsi du terrain d'étude que j'avais finalement privilégié depuis mon recrutement. La mise en place de suivis de croissance et d'expérimentations devenait de plus en plus nécessaire pour répondre à mes problématiques. Par ailleurs, E. Nicolini (CIRAD, AMAP), avec qui je travaille en étroite collaboration depuis mon DEA, avait obtenu lui-même sa mobilité depuis 2004. Et depuis 2009, nous co-encadrions la thèse de Thomas Mangenet [R42] sur l'étude des modalités d'expression des processus de croissance, de ramification et de floraison des arbres des forêts tropicales humides guyanaises et d'identifier des marqueurs morphologiques et anatomiques permettant de reconstruire rétrospectivement le développement de la couronne des arbres. Enfin, il y avait aussi pour moi l'occasion de renforcer mes connaissances dans d'autres champs disciplinaires (anatomie du bois, écophysiologie, génétique des populations) et de renforcer mes collaborations locales. C'est ainsi que j'ai rejoint l'Umr Ecofog en septembre 2010 en étant affecté sur place au laboratoire des sciences du bois de Guyane avec Jacques Beauchêne (CIRAD) comme

chef d'équipe. J'ai alors renforcé mon programme de recherche autour de 3 grands thèmes.

Le premier thème, qui s'inscrivait dans la continuité de nos travaux pour l'étude des liens entre phénologie des processus et approche de reconstruction rétrospective du développement sur la base de marqueurs morpho-anatomiques (dendrochronologie). Ce thème se cristallisait autour de la thèse de Thomas Mangenet. Durant sa thèse T. Mangenet a montré (i) la prise en compte simultanée de plusieurs marqueurs de la croissance primaire, secondaire, et de la floraison était d'une grande utilité. En effet, des cernes de taille réduite sont souvent interprétés comme le résultat de mauvaises années climatiques. Ici nous avons pu montrer qu'ils pouvaient être dus à des floraisons massives (Masting). Ensuite, certains processus ne laissent pas de marqueurs permettant de les analyser rétrospectivement (p. ex. absence de cernes de croissance), mais d'autres processus peuvent laisser des marqueurs avec une connotation temporelle évidente (p. ex. floraison annuelle) ; dans un tel exemple, les cicatrices de floraison peuvent permettre de dater une portion d'axe ce qui donne un regard nouveau dans la compréhension de la structure du bois et la recherche de marqueurs anatomiques annuels autre que les cernes de croissance ; (ii) Cette thèse a également montré que l'analyse de régularité dans la structure permettait de comprendre la chronologie des événements liée au développement de la plante et de faire de fortes hypothèses sur leur expression temporelle. Il est alors possible d'imaginer des protocoles de suivis de croissance ciblés et courts permettant rapidement de valider ces hypothèses. (iii) enfin ce travail a montré que la floraison laissait des cicatrices très peu étudiées dans la littérature et qui ont permis ici de retrouver sur plusieurs années l'histoire de la phénologie reproductive des arbres. Ce travail a été valorisé par 1 article scientifique [Pi24] et 1 conférence dans un colloque international [Ci20]. Suite à la réorientation professionnelle de T. Mangenet à la suite de sa thèse, deux autres publications restent à terminer. Toujours dans cette thématique, j'ai travaillé avec Hélène Morel, étudiante en thèse (dir. B. Thibault, J. Ruelle, S. Ponton) sur l'étude de la phénologie cambiale [Pi20, Ci21]. J'ai également travaillé en collaboration avec E. Nicolini et J. Bossu durant sa thèse (dir : B. Clair, J. Beauchêne) sur l'analyse rétrospective du développement du *Cordia alliodora* (Boraginaceae), espèce qui rentre aujourd'hui dans un programme de plantation en Guyane française (Projets Feder 'ForestTreeCulture' 1 & 2). Ce travail sera valorisé par un article dont nous sommes en train de terminer la rédaction [Pi25]. Nous avons organisé en 2016 un séminaire au colloque international de l'ATBC intitulé « Retrospective analysis of the growth form of trees from their anatomy and morphology (ragtag) » (coorganisateurs : E. Fonty, M. de Ridder, Y. Caraglio, D.-Y. Ouedraogo) où nous avons présenté plusieurs travaux que nous avons finalement portés sur ce thème de recherche [Ci23-Ci26]. Je travaille actuellement à la rédaction d'un article de synthèse sur ce sujet.

Le second thème a porté sur l'étude des relations structure-fonction chez les plantes en abordant notamment les fonctions hydraulique et biomécaniques (architecture fonctionnelle). Ce travail s'est placé dans la continuité des travaux que j'avais pu effectuer en postdoc avec J.C. Roggy et S. Coste (UG, Ecofog) sur les modifications des performances photosynthétiques au cours de l'ontogénie chez *D. guianensis* et *T. melinonii* et ce que j'avais initié avec V. Letort. Ce travail a porté dans un premier temps sur le genre *Cecropia* en tant qu'arbre modèle pour les raisons que j'ai évoquées précédemment.

Un premier volet a concerné l'étude de la dynamique de développement des racines échasses chez *Cecropia sciadophylla* en relation avec sa stabilité mécanique au travers du stage de M2 d'O. Martin que j'ai coencadré avec T. Fourcaud [R35]. À partir de 2012, le Labex Ceba (centre d'étude de la biodiversité amazonienne) a permis le financement de projets structurants ambitieux sur 3 ans ainsi que le

financement de projets innovants annuels. Le projet Amazomics (dir. I. Scotti, INRA) avait comme ambition d'étudier les adaptations génomiques au sein d'une même espèce en fonction de leur environnement (p. ex. adaptation locale des espèces au travers du filtrage environnemental de certains génotypes). Plusieurs modèles biologiques étaient abordés dont *Cecropia obtusa* pour lequel j'ai étudié la variabilité de son développement architectural sur sables blancs (podzols) et sols ferrallitiques. Dans le cadre de ce projet, j'ai constitué un jeu de données ambitieux. Pour 80 individus de *C. obtusa*³ répartis sur 2 sites et 2 types de sols (podzols et sols ferrallitiques), nous avons décrit : (i) leur environnement global au travers (a) d'une description précise du profil pédologique de leur sol incluant le dosage de plusieurs minéraux et (b) l'acquisition des données météorologiques enregistrées par MétéoFrance couvrant la durée de vie de chaque individu ; (ii) le séquençage de leur transcriptome; (iii) une description précise de l'architecture des arbres permettant une reconstruction précise du développement passé de l'arbre et de sa phénologie reproductive ; (iii) un ensemble de traits 'fonctionnels' attachés à chacune des feuilles du houppier et permettant de travailler la question des facteurs qui sous-tendent à la variabilité intra-individuelle et interindividuelle des traits foliaires et du changement d'échelle depuis la feuille vers le houppier (p. ex. dimensions, LMA, dosage des minéraux ; assimilation, respiration, conductance stomatique pour un sous-échantillon d'une douzaine de feuilles) (iv) des descriptions du défilement de la tige et des propriétés du bois (mesures de densité, coupes anatomiques réalisées à plusieurs niveaux du tronc de l'arbre et dans les pétioles). Un premier volet a porté sur la variabilité des trajectoires de développement des arbres en fonction des types de sols en considérant les processus de croissance, de ramification et de floraison. Les arbres d'un site ayant été abattus régulièrement sur une période de 2 années, j'ai initié ces analyses et la synthèse a été l'objet du stage de M2 de S. Levionnois [R37]. Nous avons montré chez *C. obtusa* une grande variabilité des trajectoires de développement que l'on peut attribuer au type de sol sur lequel il se développe tandis que les traits foliaires restent peu variables. Ces résultats, qui font l'objet d'une publication scientifique [Pi23] seront détaillés dans la partie suivante. Par ailleurs, je me suis intéressé à la variabilité du fonctionnement foliaire en regard (i) du stade ontogénétique (ii) de la saisonnalité et (ii) de la sénescence des feuilles. Bien que ces facteurs soient étudiés souvent séparément, la considération conjointe de ces facteurs et leur importance relative n'a jamais été abordée à ma connaissance. Une première étape a consisté à analyser les relations pétiole-limbe au travers d'une approche morpho-anatomique et fonctionnelle et focalisant sur les ajustements anatomiques et le fonctionnement hydraulique de la feuille. L'objectif de cette approche était de pouvoir (i) travailler sur le changement d'échelle depuis le fonctionnement de la feuille individuelle jusqu'au fonctionnement du houppier et (ii) des mieux comprendre les compromis entre la croissance primaire, et la ramification d'une part et la croissance secondaire de l'autre en regard des contraintes fonctionnelles hydrauliques et biomécaniques (Stage de M. Hartwig [R24]). La relation pétiole-limbe a été étudiée à l'occasion du travail de M1 de S. Levionnois [R37] et de deux stages de L3 [R25, R26]. Nous avons notamment montré sur le fait qu'un pétiole plus épais, soit systématiquement associé à des surfaces de limbes plus grandes, était principalement dû à la mise en place d'une proportion de moelle plus importante dans le pétiole plutôt qu'à un ajustement sur la surface de xylème. Par contre, la taille des vaisseaux dans le xylème du pétiole est bien plus importante pour de grosses feuilles que pour des petites

³ Arbres entre 15 et 25 mètres, avec un dbh allant jusqu'à 35 cm, un âge compris entre 7 et 23 ans et un houppier constitué entre 100 et 800 feuilles.

feuilles induisant ainsi une conductivité hydraulique théorique disproportionnellement plus élevée. Ce travail a fait l'objet d'une publication scientifique [Pi22] et d'une présentation lors d'un colloque international [Ci27]. L'analyse de ces données et leur valorisation (y compris les relations phénotypes-génotype, thème porté par N. Tysklind (INRA)) restent en cours de développement. Suite à son M1 et son M2, nous avons obtenu une bourse de thèse CEBA pour S. Levionnois [R44] qui souhaitait étendre le travail que nous avons fait sur les relations pétiole-limbe du *Cecropia* aux relations tige-pétiole-limbe sur une quarantaine d'espèces d'arbres de canopée de Guyane française. Dans le même temps, nous avons proposé dans le cadre du projet structurant Drought (Dir. D. Bonal) du Labex CEBA d'étudier les relations entre l'anatomie du bois et la résistance des espèces en l'embolie provoquée par la sécheresse, problématique intégrée dans la thèse de S. Levionnois. J'ai ainsi monté un projet annuel en collaboration avec S. Jansen (université d'Ulm, Allemagne) (projet PIXIES), pour (i) étudier les caractéristiques des ponctuations intravasculaires et leur influence sur la résistance à l'embolie par la sécheresse chez 25 espèces d'arbres tropicaux et (ii) étudier la segmentation hydraulique et la segmentation des vulnérabilités le long du continuum dans la pousse feuillée. Ces résultats sont en cours de valorisation (3 communications prévues dans des conférences [Ci29, Ci32, Ci33] et 2 articles actuellement en cours de rédaction [Pi29, Pi30]) dans le cadre de la thèse de S. Levionnois dont je suis l'encadrant.

Les réflexions que j'ai pu mener dans ce thème de recherche m'ont par ailleurs amené à avoir un regard critique sur le modèle emblématique qu'est le Pipe-model (Shinozaki, YODA, HOZUMI and KIRA, 1964a; b) et la manière dont celui-ci est utilisé et cité dans la bibliographie. À partir de 2014, j'ai sollicité V. Letort (ECP, Paris) pour réfléchir à un article de synthèse sur ce modèle en produisant (i) une analyse critique des données et conclusion de l'article originel (ii) une formulation claire de l'ensemble des propriétés biologiques induites par le modèle (iii) un bilan sur la validation biologique de ces propriétés et (iv) des recommandations sur les domaines d'application de ce modèle. Nous avons intégré à notre réflexion deux étudiants alors en thèse (R. Lenhebach et R. Beyer) et rédigé cette synthèse en parcourant plus de 250 références bibliographiques [Pi21].

Le troisième thème portait sur une approche en taxonomie intégrative pour réviser le genre *Cecropia*. À partir de 2012, j'ai initié un troisième axe de recherche portant dans un premier temps sur la taxonomie des *Cecropia* puis, dans la continuité, sur la génétique des populations et les processus démographiques de ce qui s'est avéré être un complexe d'espèce. Après avoir focalisé principalement sur l'étude du développement architectural des espèces *C. sciadophylla* et *C. obtusa*, j'ai voulu voir en quelle mesure les autres espèces de *Cecropia* pouvaient avoir un comportement similaire notamment en ce qui concerne la très grande stabilité du phyllochrone, première caractéristique qui permet d'estimer l'âge d'un individu. Très vite, j'ai fait le constat de la grande difficulté à identifier certaines espèces malgré la monographie publiée par Berg et Franco-Rosselli en 2005 dans la collection Flora Neotropica. Les principales difficultés venaient de la structure même de l'ouvrage : (i) il repose sur une clef dichotomique, structure rigide qui fait que si l'on ne peut pas répondre à une question on reste bloqué dans la progression (ii) le vocabulaire botanique est peu illustré et souvent difficile à raccrocher aux observations (concernant notamment les formes de stigmates, ou de poils). Mon travail sur la diversité de l'architecture des plantes a toujours nécessité une culture générale en floristique. D'ailleurs, depuis 2003 je donne régulièrement des cours sur la reconnaissance des familles tropicales dans des cursus universitaires ou pour des professionnels [E05, E09, E10]. Mais la systématique n'était pas à proprement dit mon corps de métier. Motivé dans un premier temps par l'utilité de bien identifier les espèces pour mes études sur l'architecture fonctionnelle

des *Cecropia*, je me suis épanoui dans l'étude de leur systématique pour lequel je suis devenu aujourd'hui spécialiste. Cela a commencé par la volonté de lever ce verrou lié à l'identification par les clefs dichotomiques proposées dans la monographie, tenant alors pour acquise la circonscription des espèces. J'ai monté en 2012 un projet dans la cadre du Labex Ceba et supervisé le stage de X. B. Nguyen Le, étudiant en master II, pour développer une clef d'identification illustrée multientrée sous le logiciel Xper2 développé par le laboratoire LIS à Paris 6 [R36]. Ainsi nous avons (i) constitué une matrice de caractère concernant les 61 espèces de *Cecropia* à partir de l'ouvrage de Berg et Franco-Rosselli (2005) (ii) illustré ces caractères avec des dessins ou des photographies sur échantillons frais ou sur des planches d'herbiers (iii) édité une clef multientrée ou les caractères morphométriques peuvent être renseignés sans suivre un ordre précis et (iv) testé cet outil sur les espèces de *Cecropia* présentes en Guyane française. Ce travail nous a permis de produire un outil plus efficace que la clef dichotomique initialement proposée et surtout de démontrer l'existence de plusieurs morphotypes en Guyane française non conformes avec les descriptions des espèces actuellement reconnues. Dans le même temps, j'ai pris contact avec C.C. Berg, le spécialiste des Moraceae et de cette tribu en particulier, mais aussi le dernier auteur vivant de la monographie, puisque Pilar Franco est décédée en 2000. En collaboration avec un collègue australien qui travaille sur les plantes invasives (B. Webber, CSIRO), nous avons construit un projet pour répondre à un appel à projets du CESAB et visant à revoir la taxonomie du genre au travers d'une approche phénétique, moléculaire et biogéographique. Le projet n'a pas été retenu et malheureusement C.C. Berg est décédé cette même année nous laissant dépositaire de ce projet. Mon affectation à Ecofog m'ouvrait alors l'opportunité de collaborer avec mes collègues du laboratoire d'écologie génétique d'Ecofog (H. Caron, C. Scotti-Saintagne) pour confronter marqueurs moléculaires (SSR + trnH-psbA) et morphologiques mesurés sur des arbres aux stades de développement variés afin de répondre aux questions suivantes : (i) est-ce que les groupes génétiques sont cohérents avec les morpho-espèces ? (ii) existe-t-il des croisements interspécifiques ? (iii) comment se modifie la morphologie des espèces au cours de l'ontogénie et en fonction des environnements ? (iv) dans quelle mesure l'environnement, le stade de développement et l'hybridation génèrent-ils une variabilité morphologique qui génère de la confusion dans une circonscription d'espèce uniquement basée sur des critères morphologiques ? J'ai pu financer ces travaux en répondant à l'APP annuel du Ceba et obtenant un financement (CecroDiv, 2013). Je présenterai plus détail ces résultats dans la section suivante. Suite à son M2, X. B. Nguyen, de nationalité vietnamienne s'est vu recruté comme vice-directeur du département de botanique du Southern Institute of Ecology (Vietnam Academy of Science and Technology). Il souhaitait néanmoins continuer en thèse et j'ai postulé pendant 3 ans à plusieurs sources de financement ce qui a fini par porter ces fruits et j'ai obtenu une bourse de l'université de Guyane en 2016 pour financer un sujet sur une approche en taxonomie intégrative du genre *Cecropia* couplant des approches morphométriques, génétiques et écologiques pour délimiter des taxons au sein de ce genre. J'ai encadré plusieurs étudiants sur ce sujet pour alimenter cette thématique : N. Marais qui a travaillé avec H. Caron sur le développement de microsatellites et l'analyse de la diversité moléculaire des populations de *Cecropia* en Guyane française [R23] et le M2 de T. Hattermann sur une analyse morphométrique de spécimens d'herbiers appartenant au groupe 'peltata' chez *Cecropia* [R39]. Ces travaux ont montré i) que l'hybridation était très fréquente (jusqu'à 12% des individus dans une population), avec des 'backcross' révélant ainsi une longue histoire d'introggression entre les espèces. De forts gradients ontogénétiques ont été quantifiés pour la morphologie des espèces et les hybrides montrent i) soit un mélange de caractères provenant des deux

espèces parentales, ii) soit des caractères intermédiaires ou enfin iii) de nouveaux caractères non exprimés chez les parents [R23]. Nous avons également pu mettre en évidence une nouvelle espèce qu'il nous reste à publier. Au travers de ce travail, la fragilité de l'édifice taxonomique autour de ce genre nous est apparue évidente ; la prise en compte de caractères moléculaires étant une tâche absolument nécessaire face à l'impasse que représente la seule considération des critères morphologiques. Le genre *Cecropia* regroupe ainsi un 'complexe d'espèces' issu sans doute d'une radiation évolutive.

Un retour vers AMAP – après sept années passées en Guyane française, j'ai demandé ma mutation pour rejoindre l'Umr AMAP où j'ai été à nouveau affecté au 1er février 2018. Après avoir énormément investi sur le travail de terrain pendant 7 années tout en travaillant aux interfaces avec mes collègues d'Ecofog, j'ai voulu me rapprocher de ma communauté scientifique d'origine travaillant sur l'architecture des plantes. Ce choix était motivé d'une part par la volonté de me recentrer autour de mon identité disciplinaire, et d'autre part, par la volonté de renforcer cette discipline à AMAP par (i) la diffusion d'article de synthèse rédigé avec mes collègues historiques de la discipline (Y. Caraglio, E. Nicolini, S. Sabatier, D. Barthélémy) (ii) un investissement dans l'animation scientifique de l'unité et (iii) la participation aux cursus de formation de l'université de Montpellier. X.B. Nguyen et S. Levionnois étant en dernière année de thèse, les années à venir seront surtout orientées vers la valorisation scientifique de l'ensemble de mes recherches effectuées en Guyane française où j'ai accumulé beaucoup de données. Mon programme de recherche sera détaillé en dernière partie de ce document.

2.1.2. Conclusion partielle sur l'interdisciplinarité et la pluridisciplinarité

J'ai développé ces trois thèmes de recherche avec le désir d'échanger et d'apprendre avec mes collègues d'Ecofog, ma nouvelle Umr d'affectation en suivant ainsi ma sensibilité pour des approches interdisciplinaires. Au travers du premier thème, j'ai renforcé mes connaissances en anatomie du bois, sur le fonctionnement du cambium et la biomécanique des arbres en étant physiquement situé au laboratoire des sciences du bois de Pariacabo et en échangeant au quotidien avec mes collègues spécialistes de ces disciplines (J. Ruelle, J. Beauchêne et B. Clair). Au travers du second thème, j'ai renforcé mes connaissances en écophysiologie en travaillant avec S. Coste (Univ. Guyane), C. Stahl (INRA) ou Claire Fortunel (IRD). Au travers du troisième thème, j'ai découvert la génétique des populations et acquis des notions sur les processus démographiques et l'évolution des plantes en interagissant avec H. Caron, C. Scotti ou N. Tysklind.

Cela m'amène à une conclusion partielle sur les avantages et inconvénients de se placer aux interfaces disciplinaires. Il convient avant toute chose de distinguer pluridisciplinarité et interdisciplinarité.

Dans une approche pluridisciplinaire, les participants au projet apportent leur savoir-faire et connaissance distincts, mais chacun reste dans sa discipline tout en faisant confiance à l'expertise de ses collègues. Les approches sont parallèles tendant à un but commun par addition des contributions spécifiques. L'interdisciplinarité suppose un dialogue et l'échange de connaissances, d'analyses, de méthodes entre deux ou plusieurs disciplines. Elle implique des interactions et un enrichissement mutuel entre plusieurs spécialistes. Si l'interdisciplinarité est reconnue comme nécessaire pour résoudre les questions de recherches globales et complexes, elle nécessite une forte implication pour acquérir les connaissances et le vocabulaire nécessaires au dialogue transdisciplinaire. J'ai entamé cette démarche dès ma thèse, en travaillant avec Y. Guédon, mathématicien de formation, sur l'application des processus Markovien pour

analyser les séquences d'événements botaniques et interpréter les mécanismes sous-jacents. J'ai poursuivi ces collaborations récurrentes par la suite après mon recrutement dans ma participation aux projets Iniria VirtualPlant et GreenLab (Collaborations avec Y. Guédon, J.-B. Durand, V. Letort). Puis en postdoc, à l'Umr Ecofog, je me suis investi dans l'étude de processus écophysiologiques. À mon recrutement, je me suis investi dans la compréhension des méthodes de télédétection radar en collaboration avec C. Proisy (Ird) dans l'étude des écosystèmes de Mangrove en Guyane française.

L'interdisciplinarité est pour moi un choix entièrement assumé et je pense qu'il est important de s'asseoir sur les branches de l'arbre des connaissances plutôt que d'en explorer uniquement ses extrémités. Cette démarche est à la fois très stimulante d'un point de vue intellectuel, mais également parfois inconfortable. Premièrement, elle demande un fort investissement d'apprentissage (discussions, lectures ...) afin d'acquérir les notions et le vocabulaire nécessaire pour co-construire des projets de recherche avec des collègues d'autres champs disciplinaires. Ensuite, on peut avoir dans des moments de doute avoir un sentiment de dispersion, et par manque d'investissement dans sa propre discipline, ne plus être spécialiste de rien. Je pense en effet qu'il est bien plus confortable de se focaliser sur une thématique précise et d'être à la pointe de l'état de connaissance et du savoir-faire associé. La mouvance actuelle de la recherche demandant à être toujours plus compétitif et plus productif pour voir sa recherche financée ne pousse d'ailleurs pas à l'interdisciplinarité, ou bien à la pluridisciplinarité.

J'ai trouvé personnellement mon équilibre en articulant finalement ma carrière autour de deux grandes démarches qui correspondent plus ou moins avec deux époques. Dans un premier temps, j'ai étudié une grande diversité d'espèces de plante sur des questions relatives à l'architecture des plantes, mon champ de compétence. Fidèle à l'esprit de l'école architecturale montpelliéraine issue du laboratoire d'écologie tropicale de F. Hallé puis de l'UMR AMAP, cette époque m'a apporté de solides connaissances ne m'inféodant pas à une espèce en particulier ou une région géographique. Puis, je me suis beaucoup focalisé dans un second temps sur le genre *Cecropia* en diversifiant les points de vue sur sa biologie et donc en mobilisant différentes disciplines. Je balaye des disciplines telles que les sciences évolutives, la génétique des populations, l'écophysiologie (photosynthèse, hydraulique), les sciences du bois, l'agronomie et bien sûr l'architecture des arbres qui reste mon corps de métier.

En clôture de cette première partie, les mots clefs représentants mes activités de recherche est présenté ici sous la forme d'un nuage de mots (**Fig. 1**).



Figure 1. ‘wordcloud’ réalisé à partir des titres et résumés des différentes productions scientifiques [1.2.8] et rapport de stage des étudiants que j’ai encadrés [1.2.7]

2.2. Focus sur quelques travaux réalisés

Dans cette partie, j'ai choisi de présenter plus en détail les travaux de recherche que j'ai réalisés sur quelques thèmes choisis. Dans une première partie, j'exposerai d'un point de vue méthodologique et conceptuel les travaux visant à reconstruire le développement passé des arbres en contexte tropical. J'appuierai mon discours en prenant l'exemple de jeunes arbres forestiers situé en sous-bois, le développement de plantes pionnières héliophiles, et le développement de la couronne d'arbres forestiers adultes. Dans une seconde partie, j'aborderai la plasticité du développement des arbres et les relations structures-fonctions en m'appuyant principalement sur l'exemple du *Cecropia*, mais aussi en abordant la diversité de la structure de la pousse feuillée chez les arbres tropicaux et les relations entre surface foliaire et anatomie de la pousse porteuse. Enfin, dans une troisième partie, je présenterai mes travaux sur la taxonomie des *Cecropia* en tant que complexe d'espèce.

2.2.1. Méthodes d'analyse rétrospectives du développement des plantes.

À l'heure où les questionnements sur le devenir des écosystèmes et des ressources végétales sont particulièrement prégnants dans le contexte actuel des changements globaux, la compréhension du développement et du fonctionnement des plantes est d'un intérêt capital. En premier lieu, il est nécessaire de bien comprendre les mécanismes d'adaptation des populations et des individus à des environnements changeants. La manière dont une plante exploite et survit dans un environnement donné, d'un point de vue abiotique (p. ex. climat) ou biotique (e.g. interactions), est d'une importance capitale pour la gestion/production, la conservation ou la restauration des écosystèmes.

Quiconque a essayé de comprendre le développement d'un arbre s'est trouvé confronté à deux problèmes majeurs : (i) comment aborder leurs dimensions, souvent gigantesques, et leur complexité structurelle et (ii) comment aborder leur cycle de vie complet, la durée de vie de ces organismes pouvant être de plusieurs siècles. En termes de dimension, des records sont atteints par le Sequoia (*Sequoia sempervirens*) avec une hauteur maximale mesurée de 115 m (Koch et al., 2004; Moles et al., 2009). ou le Cyprès de Montezuma (*Taxodium mucronatum*) dont le diamètre fait 11.6 mètres. En termes de durée de vie le Pin de Bristlecone (*Pinus longaeva*) peut vivre jusqu'à 4800 ans tandis que certaines études montrent que certaines plantes sont potentiellement immortelles par reproduction clonale (Lynch et al., 1998; de Witte and Stöcklin, 2010). En termes de complexité, la plupart des arbres présentent des couronnes très complexes formées par des milliers d'axes, de feuilles...

- **Aborder les contraintes temporelles.**

En ce qui concerne les contraintes liées au temps, deux approches peuvent être envisagées (Condit et al., 1995; Worbes, 1999); (**Fig. 2**). La première consiste en un suivi de croissance. On imagine bien les limites liées à cette démarche sur des organismes à si longue durée de vie que sont les arbres. Mais, c'est bien ce qui a été initié il y a plus de 150 ans en Europe où l'on voit l'émergence des premiers dispositifs forestiers pour suivre la croissance en diamètre des arbres (Landmann in Pardé, 1981; Marell and Leitgeb, 2005). En revanche, sous les tropiques, les premiers dispositifs permanents n'ont que quelques décennies (p. ex. Paracou, Guyane française, 1986 ; {GourletFleury:uo}). Il est important de noter que les forêts européennes sont bien moins diverses que les forêts tropicales. Là où une centaine d'espèces d'arbres est recensée en Europe, ~ 5000 sont connues en Amazonie et on estime qu'il pourrait y en avoir jusqu'à ~ 16000 (Steege et al., 2013). En Guyane française, 1581 espèces ont été recensées par Molino et Sabatier

(2009) alors que le précédent recensement faisait l'état de ~1059 espèces 20 ans plus tôt (Sabatier and Prévost, 1989). Ainsi, il existe des centaines d'espèces d'arbres connues uniquement par quelques récoltes en herbiers et dont on ignore tout de leur fonctionnement. La seconde approche consiste à retrouver le développement passé de l'arbre en considérant des marqueurs morphologiques et/ou anatomiques. L'analyse des cernes de croissance dans le bois reste l'approche la plus connue dans ce domaine. Pour ces deux approches, on peut considérer (i) des approches diachroniques ou le développement des individus est abordé tout au long de leur ontogénie et (ii) des approches synchroniques ou le développement d'individus à des stades ontogénétiques variés est abordé et la trajectoire suivie extrapolée entre les populations étudiées ; cette approche nécessite ainsi de travailler sur des chronoséquences, c'est-à-dire des populations ayant poussé dans des conditions environnementales similaires ce qui est parfois difficile à valider en condition naturelle.

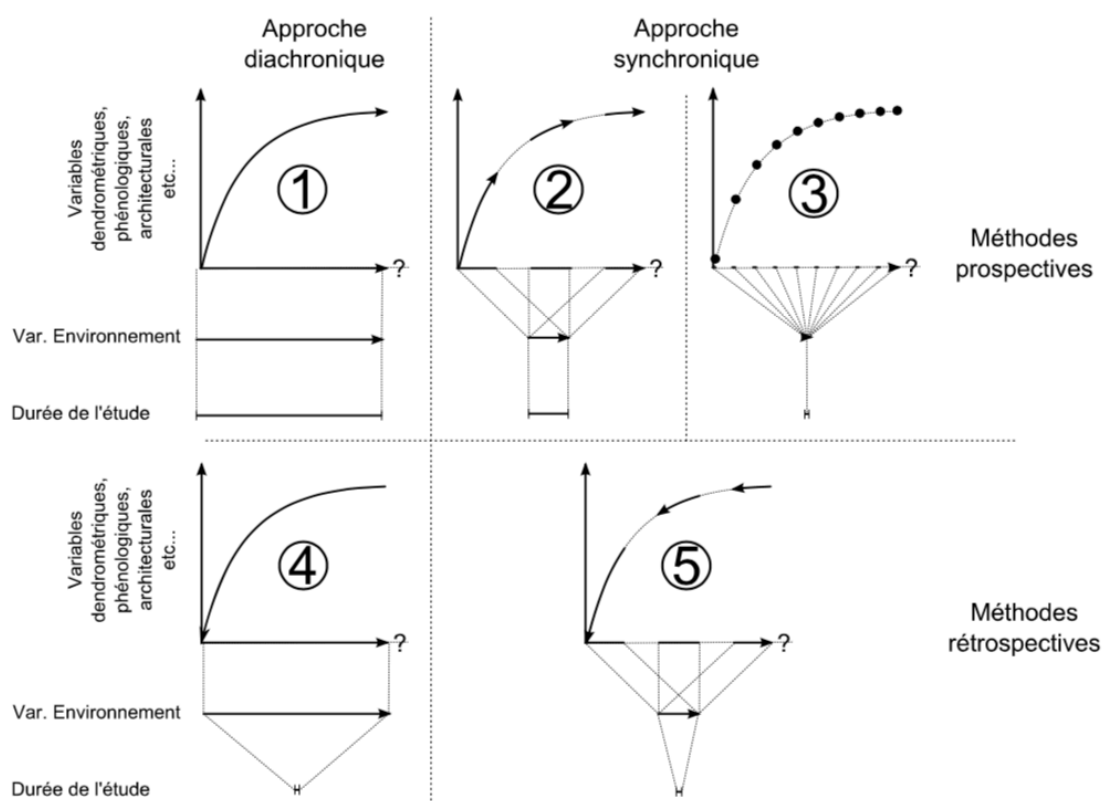


Figure 2 (d'après (Mangenet, 2013)[R42]) : Représentation schématique des principales méthodes d'étude du développement des arbres. Les flèches indiquent la direction temporelle de l'étude le long de la trajectoire ontogénique. 1 et 2 : Méthodes prospectives diachronique et synchronique : Elles offrent un accès important à la trajectoire ontogénique et aux variables environnementales associées, mais ce sont des méthodes chronophages 3 : Méthodes ponctuelles : elles offrent un accès réduit à la trajectoire ontogénique et ses relations avec l'environnement, mais elles ne prennent que très peu de temps. 4 et 5 : Méthodes rétrospectives diachronique et synchronique : Elles offrent un accès à l'ontogénie et aux variables environnementales associées similaire à celui atteint dans les méthodes continues tout en étant nettement plus économe en termes de durée d'étude.

- **Aborder les contraintes structurelles**

En ce qui concerne les contraintes liées à la complexité structurelle, le formalisme proposé par Hallé et Oldeman dans les années 70 et les travaux qui ont suivi en architecture végétale ont permis de définir un cadre conceptuel permettant d'aborder dans un premier temps cette complexité d'un point de vue

qualitatif. L'architecture d'une plante repose sur la nature et l'agencement relatif de chacune de ses parties ; elle correspond à l'expression d'un équilibre entre des processus endogènes de croissance et des contraintes extérieures exercées par le milieu (Barthélémy and Caraglio, 2007).

Le modèle architectural - En s'appuyant sur l'analyse architecturale, le concept de « modèle architectural » (Hallé and Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978) a, dans un premier temps, été établi à partir de l'observation de plantes de la forêt tropicale, puis a ensuite été étendu aux espèces d'autres régions bioclimatiques. Il correspond à la stratégie de croissance, de ramification et de floraison inhérente à l'espèce et représente l'expression de son programme de développement endogène. La typologie des modèles architecturaux repose sur l'observation de quatre groupes principaux de caractères morphologiques : la croissance (rythmique ou continue), la ramification (absente ou présente, monopodiale ou sympodiale, rythmique, continue ou diffuse), la direction de croissance des axes (axes orthotropes, plagiotropes ou mixtes) et la position de la sexualité (terminale ou latérale). Chaque modèle correspond à une combinaison particulière de ces caractères architecturaux : jusqu'à maintenant, 23 modèles ont été décrits pour l'ensemble du règne végétal. (Chomicki et al., 2017) proposent 12 modèles supplémentaires pour les plantes fossiles à ramification terminale.

L'unité architecturale - Le modèle architectural représente une stratégie globale de la plante, mais s'appuie sur des caractères trop généraux pour qualifier l'architecture d'une espèce et la différencier de celle d'individus d'autres espèces. Par exemple, bien qu'un Saguaro, qu'un pin ou qu'une Euphorbe cactiforme se développent selon le modèle architectural de Rauh, chacune de ces espèces exprime le modèle d'une manière spécifique. Confronté au problème lors d'une étude sur l'architecture de divers conifères (Edelin, 1977) établit une typologie des différentes catégories d'axes végétatifs aux propriétés morphologiques homogènes au sein du système aérien ramifié qu'il appelle « diagramme architectural ». Ce concept fut repris plus tard sous le nom d'« unité architecturale » (Barthélémy et al., 1989) et repose sur les principes suivants : l'architecture d'une plante peut être considérée comme un système ramifié hiérarchique dans lequel les axes peuvent être groupés en catégories selon leurs caractéristiques morphologiques et fonctionnelles. Pour chaque espèce, le nombre de catégories d'axes est fini. L'unité architecturale correspond à un stade précis du développement des individus d'une même espèce où toutes les catégories d'axes sont exprimées. Le résultat peut être résumé dans un tableau accompagné d'un diagramme. Les différences entre espèces résultent du nombre, de la nature et de la position relative des différentes catégories d'axes identifiées.

La réitération - certaines plantes peuvent rester conformes à leur unité architecturale durant toute leur vie tandis que d'autres peuvent paraître plus complexes et beaucoup plus ramifiées. Dans ces cas-là, une analyse minutieuse révèle que cette complexité ne provient pas de l'apparition de nouvelles catégories d'axes, mais d'une duplication des catégories d'axes déjà existantes. Cette duplication de tout ou partie de l'architecture de l'arbre a été appelée « réitération » par Oldeman (1974) et la partie dupliquée est appelée « complexe réitéré » (Hallé et al., 1978). La réitération est respectivement qualifiée de « totale » ou « partielle » si c'est respectivement la totalité ou seulement une partie de l'unité architecturale qui est dupliquée. La réitération qui résulte du développement d'un bourgeon latent est qualifiée de « différée » tandis que la réitération qui se met en place à partir d'un méristème déjà existant et fonctionnel est qualifiée d'« immédiate ». On distingue également différents types de réitération en fonction de leur déterminisme supposé. La réitération « traumatique » correspond au développement d'un complexe réitéré à la suite d'un traumatisme subi par la plante ce qui permet à l'arbre de « régénérer » la partie

blessée (Hallé et al., 1978)(Edelin, 1984). La réitération « adaptative » désigne tout type de réitération occasionnelle résultant d'une réaction de la plante à des modifications des conditions du milieu . À l'opposé de ces deux types de réitération plutôt opportunistes, la réitération « séquentielle » définit un phénomène inéluctable s'exprimant de façon automatique au cours du développement de tous les individus (Barthélémy and Caraglio, 2007). Dans ce cas, elle est totalement intégrée à la séquence de développement de la plante.

Les niveaux d'organisation – Le développement d'une plante est assuré par les processus de croissance, de ramification et de réitération qui conduisent à la duplication de structures botaniques élémentaires. Le nombre de ces entités botaniques est réduit et on distingue couramment, du plus simple au plus complexe : le métamère, l'unité de croissance, la pousse annuelle, le module, l'axe, l'unité architecturale, l'arbre entier qui traduisent autant de niveaux d'organisations emboîtés les uns dans les autres (Barthélémy and Caraglio, 2007); (Fig. 3).

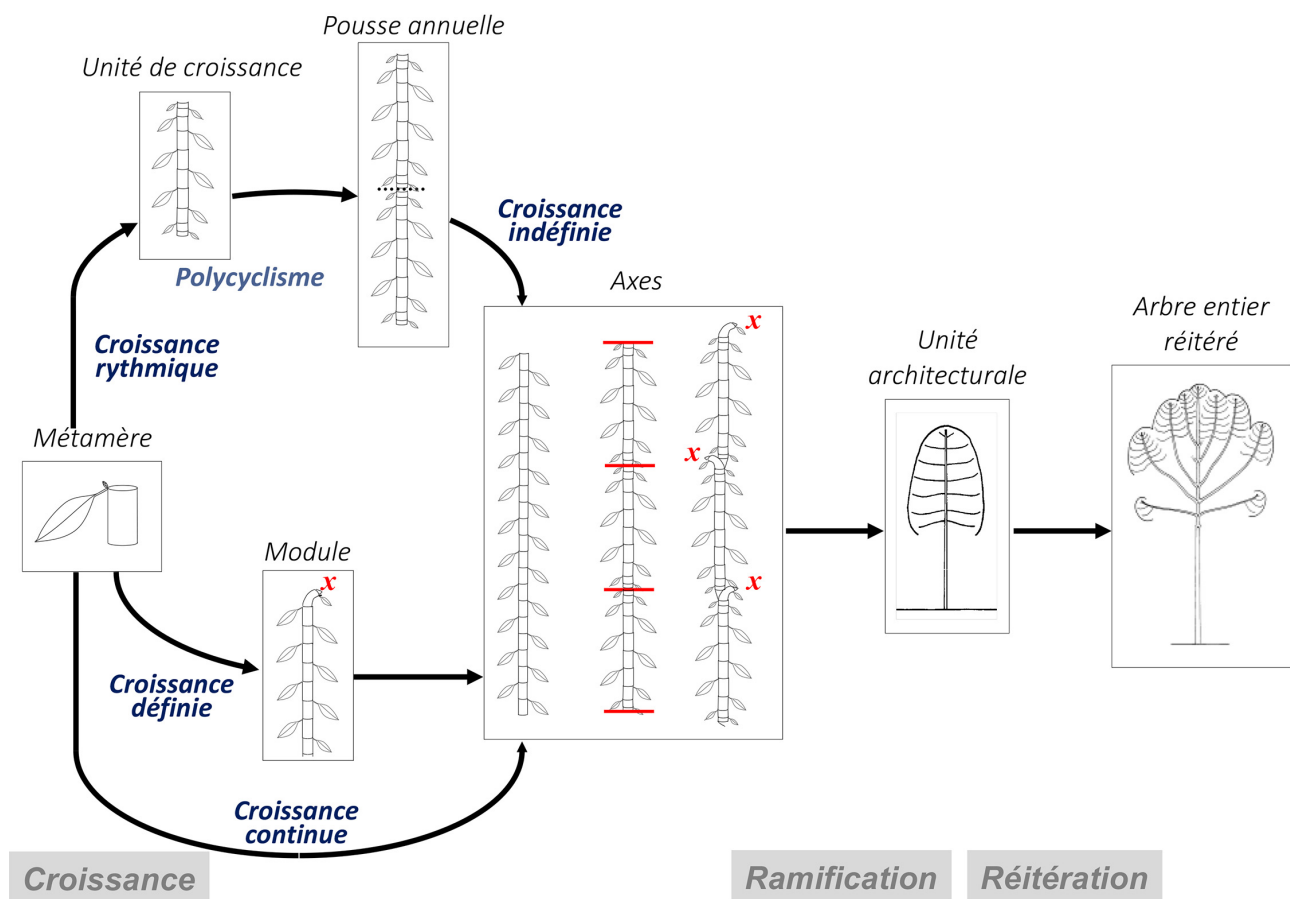


Figure 3. Schéma de synthèse représentant les différents niveaux d'organisation (unités de construction) chez les plantes à graines et les processus à l'origine de leur duplication : la croissance, la ramification et la réitération. Adapté de Barthélémy et Caraglio (2007).

La présence de ces différents niveaux d'organisation dépend du mode du développement de la plante. L'arbre entier peut correspondre à l'unité architecturale en l'absence de réitération dans le cas d'un sapin ou bien être considéré comme une colonie de complexes réitérés chez le chêne adulte où la réitération est séquentielle. Un axe peut être constitué d'une succession de modules dans le cas d'une croissance

définie, d'une succession de pousses annuelles ou d'unités de croissance si la croissance est indéfinie et rythmique (avec respectivement une référence ou non à un pas de temps annuel comme dans les régions tempérées par exemple), ou d'une succession de métamères si la croissance est continue et indéfinie.

Ces différents concepts permettent d'envisager des échantillonnages ciblés dans la structure de l'arbre et pour des stades de développement donné pour des approches plus quantitatives de l'architecture (de Reffye et al., 2008).

Par ailleurs, la modélisation et la simulation se sont avérées être des outils puissants pour tester des hypothèses sur la dynamique de développement d'un arbre sur une longue période de temps ou sur les changements de sa complexité structurelle (Fourcaud et al., 2008).

- ***Les relations structure-temps : la base de la dendrochronologie***

La dendrochronologie est une discipline scientifique qui consiste à retrouver et dater des événements passés dans la structure du bois. D'un point de vue étymologique, ce terme est construit du grec « dendron » = arbre, « khronos » = temps et « logia » = discours, et est associée à l'étude des cernes de croissances dans le bois. Dans beaucoup de cas, le cambium a en effet un fonctionnement où alternent phases de croissance et phases de repos avec une périodicité annuelle. Ce fonctionnement rythmique est associé à la mise en place de cernes de croissance très souvent visibles à l'œil nu. Le comptage des cernes permet alors de dater les structures et leur largeur peut être associée aux conditions environnementales lors de leur formation. Les cernes ne sont rien d'autre que des régularités structurelles au niveau anatomique et peuvent avoir plusieurs origines telles que des variations dans la taille et vaisseaux, des variations de l'épaisseur des parois des fibres ou la présence parenchymes. La base de cette discipline repose donc sur le principe de relier structure et temps. La dendrochronologie est aujourd'hui une science majeure qui est couramment utilisée dans des domaines aussi variés que l'archéologie, l'histoire, la géologie, l'écologie, la climatologie (Eckstein and Schweingruber, 2009). Mais de mon point de vue, deux points méritent d'être soulevés : (i) le terme dendrochronologie est indubitablement attaché à l'étude des cernes dans le bois et donc à la croissance secondaire ; cette conception est à mon sens réductrice, car de nombreux travaux ont montré qu'on pouvait également reconstruire le développement passé de la plante pour la croissance primaire, la ramification ou la floraison au travers de marqueurs morphologiques ; au-delà d'une bataille sémantique, une approche globale en considérant simultanément l'ensemble de ces processus ouvre de nombreuses perspectives que je discuterai ici ; (ii) la périodicité annuelle du fonctionnement cambial étant un prérequis, la dendrochronologie est peu appliquée sous les tropiques où l'on fait le constat de la présence fréquente de « faux cernes », c'est-à-dire des cernes non annuels (Worbes, 2002). Face à ce constat, j'ai suivi comme piste de recherche deux idées majeures : (i) les régularités structurelles morphologiques (variation des longueurs d'entre-nœuds, organisation de la ramification ou de la floraison...) permettent de reconstruire le développement passé de la plante et le fonctionnement de ses méristèmes primaires au même titre que l'analyse des cernes dans le bois ; il convient ainsi de défendre l'idée d'une dendrochronologie en tant que science au-delà de l'étude des cernes. La prise en compte simultanée de différents types de marqueurs (croissance primaire ou secondaire) est un atout majeur pour comprendre les rythmes biologiques d'une plante ; (ii) La recherche de régularité structurelle peut permettre de faire des hypothèses fortes sur l'expression temporelle des processus (phénologie). Si l'étude de la phénologie permet de mieux interpréter les structures, l'inverse est également vrai.

- *Les marqueurs morphologiques de la croissance primaire, de la ramification et de la floraison*

Le cadre conceptuel des niveaux d'organisation permet de décrire la structure d'une plante à différentes échelles et très souvent, de faire des hypothèses sur les modalités d'expression des processus sur la base de la reconnaissance de ces niveaux. Plusieurs marqueurs morphologiques permettent d'identifier ces différents niveaux. **Les phytomères** se distinguent potentiellement même sur des portions d'axes très âgées (i) par les cicatrices des pétioles ou de stipules (ii) les traces foliaires (iii) les cicatrices de branches en cas de ramification continue ou (iv) en suivant l'organisation de la phyllotaxie (**Fig. 4A et B**).



Figure 4A. Marqueurs morphologiques permettant d'identifier les phytomères. a), b) et c) cicatrice des insertion des palmiers sur le stipe de palmiers (Arecaceae); d) cicatrice des pétioles chez un *Philodendron* (Araceae) ; d) cicatrice des pétioles et des stipules chez *Cecropia obtusa* (Uticaceae) ; f) traces foliaires et cicatrices de pétiole chez *Xylopia sp* (Annonaceae)



Figure 4B. La ramification continue permet d'identifier les phytomères. a) et b) *Goupia glabra* (Goupiaceae) ; c), d) et e) *Smallanthus pyramidalis* (Asteraceae) ; f) *Jacaratia spinosa* (Caricaceae)

Les **unités de croissance (UC)**, qui résultent d'une croissance rythmique (alternance de phase d'allongement et de repos), peuvent se distinguer par (i) une diminution de la longueur des entre-nœuds et/ou des modifications de la forme foliaire (ceci aboutissant à la formation de cicatrices en anneaux), (ii) l'alternance de zones ramifiées (ou fleuries) lorsque la ramification est acrotone (iii) une modification du diamètre ou de la couleur de la moelle (Heuret et al., 2000; Longuetaud et al., 2004; Buissart et al., 2015), (iv) des changements de la couleur ou de la texture de l'écorce sur les parties jeunes (**Fig. 5**).

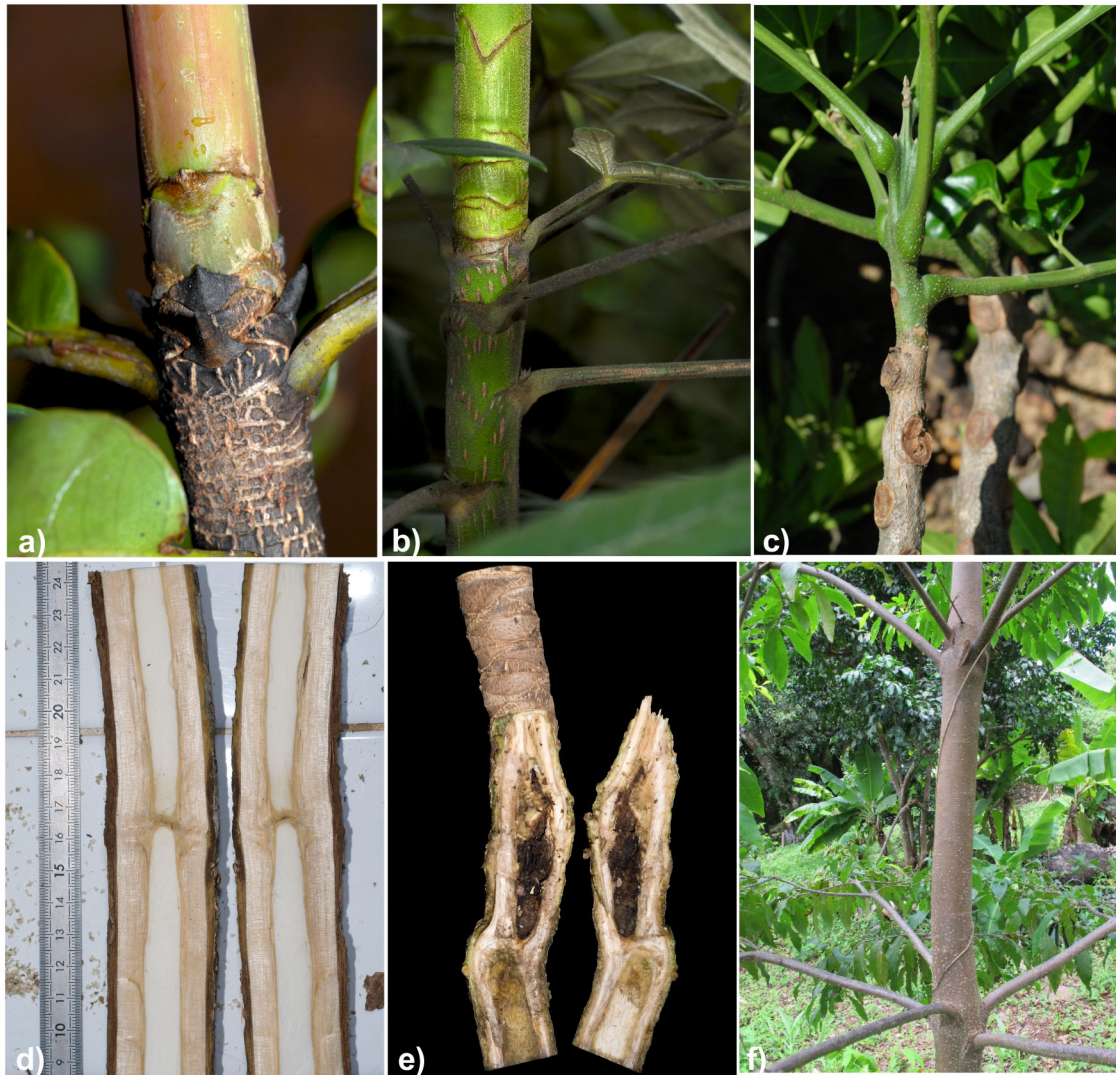


Figure 5. Marqueurs morpho-anatomiques permettant d'identifier des unités de croissance. **a) et b)** diminution de la longueur des entre-nœuds associée à la présence de cataphylles chez *Platonia insignis* (Clusiaceae) et *Oreopanax* sp. (Araliaceae) respectivement ; **c)** Présence d'entre-nœuds courts et changement de la texture d'écorce chez *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae) ; **d)** rétrécissement et densification de la moelle chez *Parkia velutinua* (Mimosaceae) rupture dans la trajectoire de la moelle chez *Schefflera morototoni* (Araliaceae) suite à une floraison terminale, **f)** ramification acrotone chez *Cordia alliodora* (Boraginaceae).

Distinguer des **pousses annuelles** d'unités de croissance revient à distinguer des arrêts de croissance intra-annuels d'arrêts de croissance interannuels. Cette distinction peut se faire sur le nombre de nœuds courts au niveau de l'arrêt (Heuret et al., 2000; Nicolini et al., 2000) ou parce que les UC successives d'une pousse annuelle ont des propriétés qui sont distinctes (longueur, forme des feuilles...). Par exemple, chez les Pins maritimes de plus d'une dizaine d'années, les secondes UC d'une PA sont toujours plus courtes que les premières, portent de branche de plus gros diamètres ; les cônes femelles sont principalement portés sur les premières UC (Heuret et al., 2006). L'observation des cernes de croissance est également très utile puisque le nombre de cernes ne varie généralement pas entre les différentes UC constituant une même PA (Heuret et al., 2000; 2006). Identifier des **modules** revient à identifier une structure sympodiale ou la continuité d'un axe est assurée par un relais issu de la ramification (**Fig. 6**). La cessation d'activité d'un méristème peut être due à sa transformation en une structure telle qu'une vrille, une épine, une fleur ou

une inflorescence, chacune de ces structures pouvant être observables un certain temps ou laisser des cicatrices qui perdureront encore plus longtemps. L'identification des préfeuilles (ou cicatrice de) permet d'identifier un axe issu de la ramification et l'identification de la feuille axillante associée, de son point d'insertion sur l'axe porteur. Enfin, des discontinuités dans la trajectoire de la moelle sur des coupes macro-anatomique permettent clairement d'identifier le sympode (Fig. 5e).

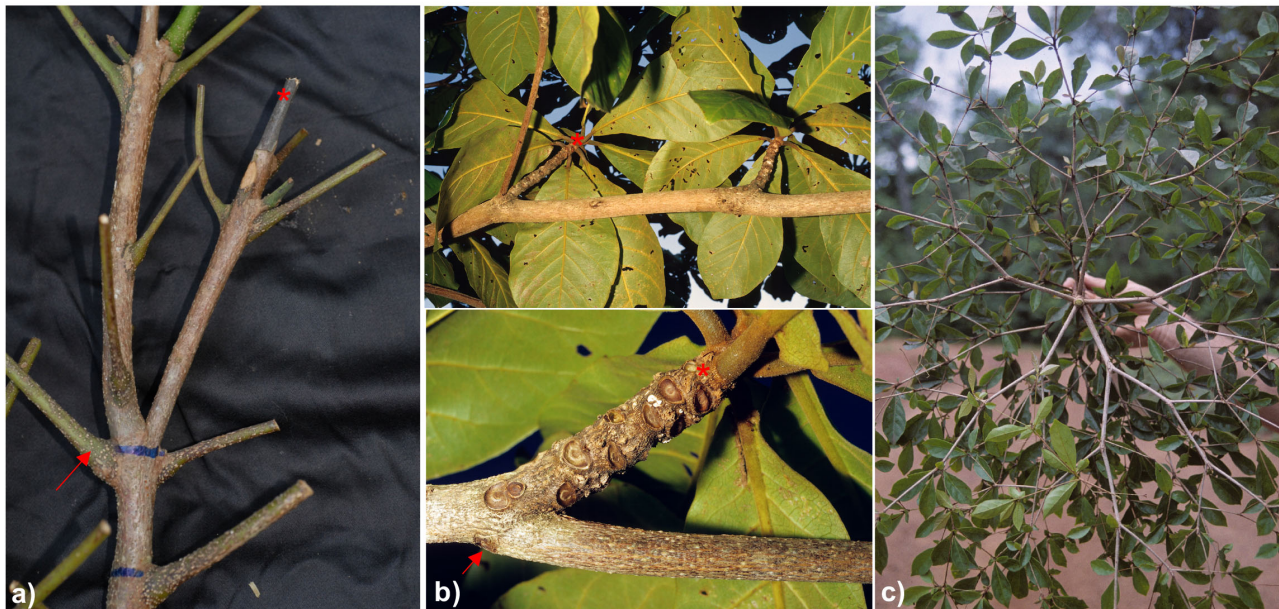


Figure 6. Structures sympodiales et axes mixtes formés par succession de modules. Les étoiles indiquent l'axe porteur et les flèches les axes issus de ramification. **a)** relais après floraison terminale chez *Jacaranda copaia* ; **b)** *Terminalia catappa*; **c)** ramification sympodiale dichotomique chez un *Cordia* (Boraginaceae).

En milieu tempéré, le fonctionnement des méristèmes est synchronisé par les pauses hivernales forcées et chaque année, une pousse (et un cerne) est mis en place sur l'ensemble des axes de l'arbre. À cette régularité temporelle, se superpose dans la majorité des cas une régularité structurelle. La reconstitution du développement passé des plantes repose ainsi essentiellement sur l'identification des UC et surtout des PA. Il est d'ailleurs important de noter que ce sont les seuls niveaux d'organisation explicitement associés à une notion temporelle. L'observation d'arrêt de croissance 'morphologiques' amène à conclure sur l'expression d'un mode de croissance rythmique sans mener de suivi de croissance. Il faut néanmoins garder en tête que la définition de l'UC repose avant tout sur une notion de temps (c.-à-d. la portion de tige allongée au cours 'une période d'allongement ininterrompue ; (Hallé and Martin, 1968)). En milieu tempéré, nous faisons donc l'association directe entre structure et temporalité que ce soit pour les UC, les PA ou les cernes de croissance.

Il devient alors possible de reconstruire la croissance en longueur des axes d'un arbre (tronc, branche) ainsi que l'expression de la ramification et de la floraison au cours du temps. Les seules limitations sont (i) l'estompement des marqueurs morphologique avec le vieillissement des axes et le développement des écorces (ii) l'élagage et la disparition des structures ancienne de la plante.

Cette démarche a été suivie pour de nombreuses espèces de plantes terrestres ou aquatiques, herbacées ou arbustives/arborescentes (Sharpe, 1993; Haraguchi, 1996; Callaghan et al., 1997; Johnstone and Henry, 1997; Heuret et al., 2000; Passo et al., 2002; Heuret et al., 2006; Müller, 2006; Taugourdeau et al., 2012). Il devient ainsi possible de caractériser les gradients morphogénétiques exprimés au cours de

l'ontogénie ou de comparer le développement d'espèces dans des milieux différents pour étudier leur plasticité phénotypique (Figure 7).

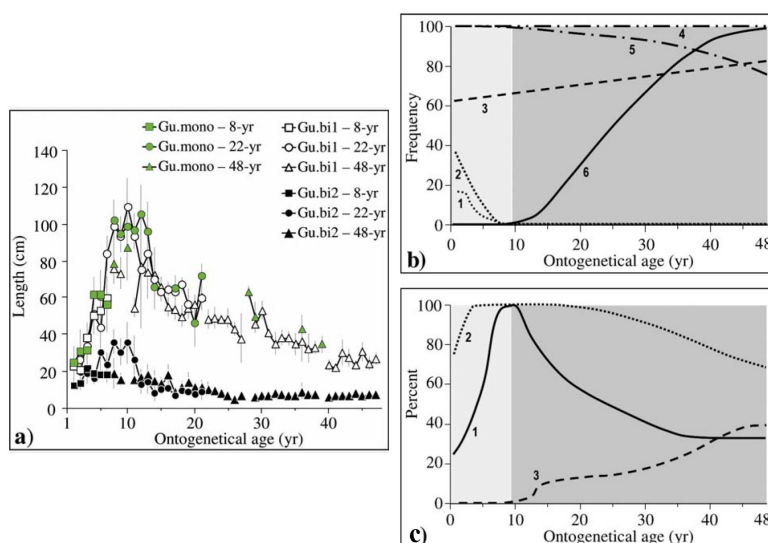


Figure 7. Chez le Pin maritime (*Pinus pinaster*) **a)** longueur des unités de croissance en fonction de leur position au sein de la pousse annuelle et selon l'âge de la plante. Les courbes sont extrapolées entre 3 peuplements d'âge distinct de 8, 22 et 48 ans. GUmono = unique UC d'une pousse annuelle monocyclique. GUbi1 et GUbi2 = 1^{re} et 2^d UC d'une pousse annuelle bicyclique respectivement. À droite, diagramme des **b)** fréquences et des **c)** pourcentages de longueur ou de nombre, traduisant l'évolution des caractéristiques morphologiques des pousses annuelles en fonction de l'âge de l'arbre; (b1) fréquence des pousses annuelles constituées de plus de deux unités de croissance; (b2) fréquence des pousses annuelles avec une Gu.bi2 plus longue que la précédente Gu.bi1; (b3) fréquence des pousses annuelles bicycliques; (b4) fréquence de Gu.mono ou de Gu.bi2 ramifiées; (b5) fréquence de Gu.bi1 ramifiées; (b6) fréquence Gu.bi1 portant des cônes femelles; (c1) longueur des pousses annuelles exprimée en pourcentage de la valeur maximale observée; (c2) nombre de branches et (c3) nombre de cônes femelles par pousse annuelle exprimé en pourcentage de la valeur maximale observée. D'après Heuret et al., 2006 [Pi07].

• Utilisation des marqueurs morpho-anatomiques en milieu tropical

En forêt tropicale humide, les plantes peuvent se développer suivant des schémas plus diversifiés, ce qui pose de nombreux problèmes et limitations à la reconstitution *a posteriori* de la croissance d'un individu dans le temps. Certaines plantes présentent parfois des arrêts de croissance complets ou bien des ralentissements de croissance sans véritables arrêts si bien qu'il existe un gradient entre la croissance rythmique et la croissance continue. Lorsque la croissance est rythmique, conduisant à la formation d'unités de croissance, les alternances de phases d'allongement et de phase de repos peuvent s'effectuer de façon périodique ou bien sans aucune régularité temporelle. Par exemple, *Astrocaryum sciophilum* (Miq.) Pulle (Arecaceae), petit palmier de sous-bois, présente la particularité de mettre en place environ une feuille par an (Charles-Dominique et al., 2003). Chez des individus semenciers de *Ryana speciosa* var. *subuliflora* (Sandwith) Monachino (Flacourtiaceae), deux vagues de croissance s'effectuent de façon régulière chaque année en mars et en juin, le reste de l'année se passant en repos. Chez *Lacistema aggregatum* (Berg.) Rusby (Lacistemataceae), 120±20 jours séparent avec constance deux vagues successives de croissance, quels que soient l'axe et le stade de l'individu considéré (Comte, 1993). À l'opposé, sur l'axe principal de jeunes *Virola michelii* Heckel (Myristicaceae), deux vagues de croissance peuvent être séparées par un laps de temps très variable de 265 à 400 jours (Comte, 1993).

Au niveau de l'individu, les axes peuvent s'allonger globalement de manière synchrone ou chacun peut croître à un rythme qui lui est propre. Dans le premier cas, axe porté et son axe porteur au-dessus de son insertion forme le même nombre d'unités de croissance (à ± 1 Uc près selon le caractère immédiat ou différé de la ramification). Cela se produit par exemple chez *Lacistema aggregatum* ou *Ryana speciosa* ou lorsque les axes s'allongent, ils le font tous en même temps. Par contre, chez *Leandra rufescens* (DC) Cogn. (Melastomaceae), tous les axes s'allongent de manière rythmique, mais les élongations des différents axes sont asynchrones. Deux vagues d'allongement successives sont séparées de 40 à 70 jours indépendamment de la situation topologique de l'axe. Il faut noter le cas particulier de plantes qui possèdent des axes fonctionnant globalement de manière synchrone, mais chez lesquelles un « saut de vague de croissance » peut se manifester ; celui-ci se définit comme l'absence d'élongation d'un axe à un moment dont on sait d'après le cycle global de l'espèce qu'il est propice à l'élongation des axes de cet individu (exemple des mois de mars et juin chez *Ryana speciosa*).

Quel que soit le caractère synchrone ou asynchrone du fonctionnement des axes au niveau individuel un synchronisme peut ou non se manifester à l'échelle du peuplement (voir aussi (Loubry, 1994)).

Enfin les différentes propriétés évoquées ci-dessus ne sont pas figées pour une espèce, mais doivent être considérées pour des catégories d'axes ou bien des stades de développement donnés, des modifications de comportement pouvant intervenir au cours de l'ontogénie. Par exemple chez *Xylopia cayennensis*, les rythmes d'élongation des axes A1, A2 ramifiés et A2 ou A3 feuillés ne sont pas synchrones entre eux, mais sont synchrones pour chaque ordre de ramification. Chez *Ryana speciosa*, 1 seule vague de croissance par an se manifeste chez les jeunes individus tandis que deux caractérisent la croissance de l'arbre adulte. Chez *Xylopia cayennensis* Maas (Annonaceae), la période d'allongement est d'environ 60 jours pour l'axe principal du jeune individu tandis qu'elle n'est que de 40 jours chez l'arbre adulte. Chez *Eperua falcata* Aublet (Ceasalpinaceae), le jeune plant possède des axes qui se mettent en place de manière asynchrone et sans aucune régularité temporelle marquée. À des stades plus avancés, la poussée foliaire est parfaitement synchrone entre tous les axes, mais une irrégularité temporelle persiste (Loubry, 1994).

En plus de cette diversité de fonctionnement, les marqueurs morphologiques ou macro-anatomiques de la croissance primaire ne sont pas toujours présents. Si certaines plantes à croissance rythmique présentent des marqueurs permettant d'identifier *a posteriori* les limites d'UC, d'autres plantes, comme *Lacistema aggregatum*, ne laissent aucune trace des arrêts de croissance qu'elles effectuent. Les mêmes remarques peuvent être émises pour la croissance secondaire : si la plupart des espèces ont un accroissement en diamètre rythmique et forment des cernes de bois successifs plus ou moins visibles, la périodicité de ces anneaux ne correspond pas forcément à un rythme annuel ou à une période de temps fixe.

Au travers de ces considérations, il apparaît que les plantes poussant sous les milieux tempérés sont généralement un cas particulier de ce que peut être la croissance d'une plante : leur croissance est souvent rythmique, périodique, synchrone à l'échelle de l'année pour l'ensemble des axes d'un individu ou d'un peuplement et présente bien souvent des marqueurs qui permettent de caractériser *a posteriori* la croissance de l'arbre. Il faut noter que ces différences entre plantes tempérées et tropicales ne sont pas dues à des dispositions endogènes différentes, mais bien au rôle synchronisateur de la pause forcée hivernale.

Il en résulte que dans les forêts tropicales humides, bien que l'on puisse décrire la topologie de la plante à une échelle plus ou moins fine selon les marqueurs de croissance disponibles, il est difficile d'y superposer une connotation temporelle à partir d'observations rétrospectives. Un suivi de croissance est alors souvent nécessaire. Cependant, les mesures *a posteriori* (qui nécessitent bien moins de temps qu'un suivi) couplées à des méthodes d'analyse statistique ou de modélisation permettent dans certains cas de faire des hypothèses fortes sur le rythme de développement d'une plante tropicale.

- **3 cas de figure : (i) les plantes pionnières (ii) les jeunes arbres sous-bois (iii) la couronne des arbres adultes**

Je présenterai ici 3 cas de figure pour lesquels j'ai recherché comment reconstruire d'un point de vue dynamique la croissance de la plante à partir de l'étude de ses régularités structurelles. (i) Je présenterai dans un premier temps des résultats relatifs aux arbres pionnières héliophiles. Dans ce cas, il est aisé de trouver des individus en grand nombre sur les bords de pistes forestières et à des stades de développement varié. Comme la croissance est rapide, des suivis sont envisageables pour confirmer nos hypothèses. Le développement de l'arbre est abordé depuis la germination jusqu'à la sénescence. (ii) Je présenterai ensuite des résultats obtenus sur le développement des couronnes d'arbres adultes de forêt matures. Dans ce cas, le développement passé est abordé sur quelques branches maitresses. (iii) enfin je présenterai des résultats relatifs à la vie du jeune arbre en sous-bois.

Analyse rétrospective du développement architectural des *Cecropia* - Le genre *Cecropia* regroupe des plantes pionnières depuis le nord de l'Argentine jusqu'au sud du Mexique ainsi qu'aux Antilles. Les *Cecropia* se développent selon le modèle architectural de Rauh (Hallé et al., 1978). Les axes sont orthotropes, à sexualité latérale et à ramification rythmique⁴. La phyllotaxie est alterne spiralée. Les feuilles sont stipulées, entières lorsque l'arbre est jeune, puis deviennent palmatilobées aux stades ultérieurs ou composées palmées selon les espèces. C'est un genre dioïque à floraison latérale. Trois bourgeons sont présents à l'aisselle des feuilles (**Fig. 8**). Le bourgeon central est potentiellement à l'origine de la ramification. Les deux autres bourgeons, situés de part et d'autre, correspondent à deux axillaires proximaux du bourgeon central et peuvent être à l'origine des inflorescences. Ces dernières s'organisent par paires et sont constituées chacune d'un ensemble d'épis. Les épis non matures sont protégés par une bractée engainante dont ils se libèrent au moment de l'anthèse. Le nombre d'apis varie généralement entre les individus mâles et femelles. La stipule engainante, ou calypstre, présente à chaque nœud, laisse en tombant du rameau une cicatrice caractéristique en anneau qui permet de localiser les entre-nœuds jusqu'à la base de l'arbre. Le développement fréquent de racines échasses rend toutefois difficile et incertaine la localisation des entre-nœuds les plus proches des cotylédons. Toutefois une section longitudinale en passant par la moelle permet d'identifier les nœuds les plus basaux, la moelle étant cloisonnée au niveau de chaque nœud. Après abscission, les deux pédoncules inflorescentiels laissent deux cicatrices caractéristiques identifiables *a posteriori* sur l'ensemble des parties de l'arbre (**Fig 8**). Certaines inflorescences peuvent être abortives et tombent avant l'anthèse. Elles laissent alors des cicatrices de petite taille, ce qui permet de les différencier des cicatrices d'inflorescences totalement développées. Les rameaux peuvent également avorter à un stade précoce alors que le bourgeon commence son expansion et laissent ainsi de petites cicatrices circulaires (**Fig 8**). Les représentants de ce

⁴ *C. ulei* est une espèce de *Cecropia* monocaule

genre sont constitués de peu d'axes, orthotropes et à floraison latérale, construits par une succession de phytomères. Comme ces plantes s'installent juste après une perturbation forestière, estimer leur âge peut permettre de dater l'âge d'une perturbation (chablis forestier, sites orpaillés, abattis...).

★ **Méthodes** - La longueur des entre-nœuds, les cicatrices d'inflorescences et de branches restent visibles en tout point de la plante tout au long de sa vie (**Figure 8**). Pour des populations de *C. obtusa* (Heuret et al., 2002; Levionnois et al., 2018) et *C. sciadophylla* (Zalamea et al., 2012), nous avons décrit le tronc et les axes formant la couronne sous forme de séquences d'événements ou le rang du nœud constitue le paramètre d'index auquel sont rattachées 3 variables mesurées : (i) la longueur de l'entre-nœud (ii) l'état du bourgeon à l'origine de la ramification (non développé, avorté, branche développée, branche développée et élaguée) et (iii) l'état des deux bourgeons à l'origine de la floraison (non développé, avorté, inflorescence développée et élaguée, inflorescence développée en anthèse, inflorescence développée en calypstre).

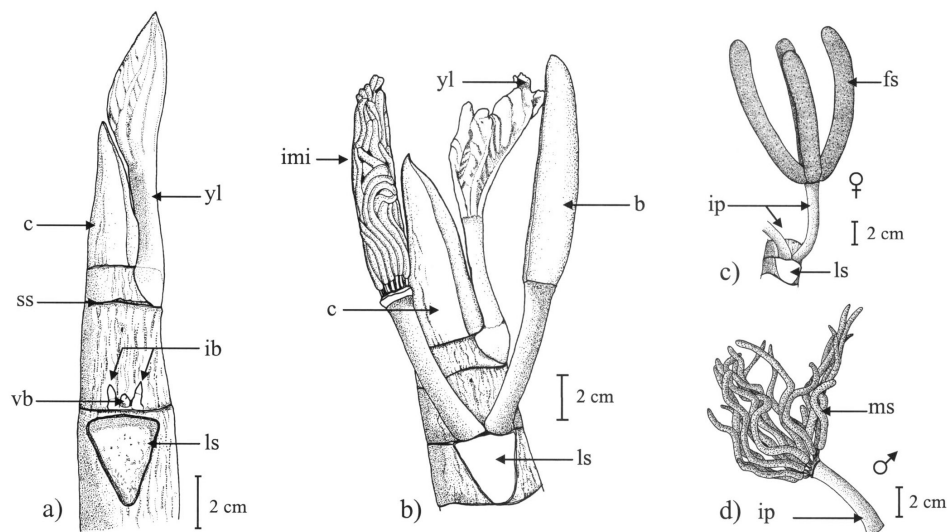


Fig. 3. Types of axillary products in *Cecropia obtusa* Trécul. Three buds can be seen in the axil of young leaves (a). The buds on either side of the central bud may develop into inflorescences with several spikes (b). Immature inflorescences are protected by a bract that acts as a sheath. The species is dioecious: female inflorescences have 4 spikes (c), while male inflorescences have 12-15 smaller spikes (d).
Figure Abbreviations: yl = young leaf, ls = leaf scar, c = calyptra (stipule), ss = stipule scar, vb = vegetative branching bud, ib = inflorescence bud, fs = female spike, ms = male spike, imi = immature male inflorescence (the protective bract has been removed), ip = peduncle of the inflorescence, abrs = aborted branch scar, ais = aborted inflorescence scar, dbr = developed branch, dis = developed inflorescence scar.

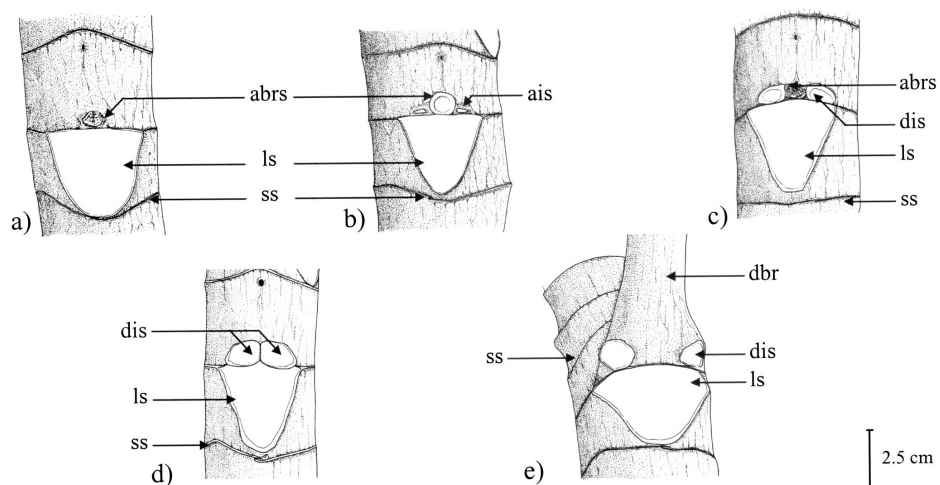


Fig. 4. Examples of scars resulting from axillary bud functioning. (a) Aborted branch and undeveloped inflorescence buds. (b) Aborted branch and aborted inflorescences. (c) Aborted branch and developed inflorescences. (d) Undeveloped branch and developed inflorescences. (e) Developed branch and developed inflorescences.

Figure 8. Morphologie de *C. obtusa* et cicatrices résultats du fonctionnement des bourgeons axillaires. D'après Heuret et al., (2003)[PI03]

Les cernes de croissance ne sont pas systématiquement visibles dans le bois. Pour quelques individus ou des cernes étaient distinguables, ils ont été délimités pour des rondelles de bois prélevées sur chacun des nœuds constituant l'axe principal de l'arbre afin d'établir des profils de tige.

La structure des séquences peut dans un premier temps s'apprécier au travers de différents points de vue. Tout comme une moyenne ou un écart-type permettent de caractériser une distribution, ces points de vue permettent de faire ressortir quelques propriétés des séquences telles que leur dynamique ou le caractère agrégé d'une observation. Dans le cas d'un échantillon aléatoire, les caractéristiques sont des nombres certains alors que, dans le cas d'un ensemble de séquences discrètes, les caractéristiques prennent la forme de familles de lois de probabilité discrètes (Guédon et al., 2001). On retiendra :

- Le point de vue « intensité » : pour l'ensemble des séquences, la fréquence d'observation de chaque événement est calculée pour chaque index. Ce point de vue permet d'apprécier la dynamique des séquences.
- Le point de vue « intervalle ». 3 intervalles sont distingués : (i) le nombre de transitions avant la première occurrence d'un événement donné ; (ii) le nombre de transitions pour retourner à un événement donné après avoir quitté celui-ci, que nous appellerons « temps de retour » (comprendre derrière le mot 'temps' le nombre de rang du paramètre d'index) ; et (iii) le nombre d'occurrences successives d'un événement donné, que nous appellerons « séries » ou « temps de séjour ».
- Le point de vue « comptage ». 2 mesures de comptage sont distinguées : (i) le nombre de séries d'un événement donné par séquence (ii) le nombre d'occurrences d'un événement donné par séquence.

Pour analyser les fluctuations de longueur d'entre-nœud, nous avons utilisé les méthodes classiques d'analyse de séries temporelles reposant sur un principe de décomposition. L'application d'un filtre de type « moyenne mobile » permet de lisser la tendance, c'est-à-dire le signal à basse fréquence qui correspond aux changements progressifs et réguliers des valeurs prises par les variables considérées le long de la séquence. Les résidus sont calculés en divisant les valeurs observées par les valeurs calculées par lissage, ce qui permet de visualiser les variations à moyenne fréquence. Si les variations reflètent les tendances exprimées au cours de l'ontogénie, les variations à moyenne fréquence correspondent aux effets climatiques. L'utilisation de fonction d'autocorrélation, qui mesure la corrélation entre X_t et X_{t+k} comme fonction du décalage de rang k , permet également d'apprécier de manière globale les 'temps de retours' que ce soit sur les séquences de résidus (régularités de l'alternance entre entre-nœuds courts et longs) ou les séquences de ramification ou de floraison.

★ **Résultats** – Pour les deux espèces, quel que soit l'ordre de l'axe considéré, son nombre de nœuds est corrélé positivement au nombre de nœuds de l'axe porteur au-dessus de son insertion (**Figure 9**). Les pentes des droites de régression sont très proches de 1, ce qui tend à montrer que la mise en place de nouveaux nœuds se fait au même rythme sur tous les axes d'un même arbre. Les branches et les inflorescences (ou cicatrices de ...) s'observent en alternance et respectivement pour de mêmes rangs de nœuds depuis l'apex des axes de l'arbre. Il est ainsi possible de conclure que ces deux processus affectent l'ensemble des axes de la couronne de l'arbre de manière synchrone.

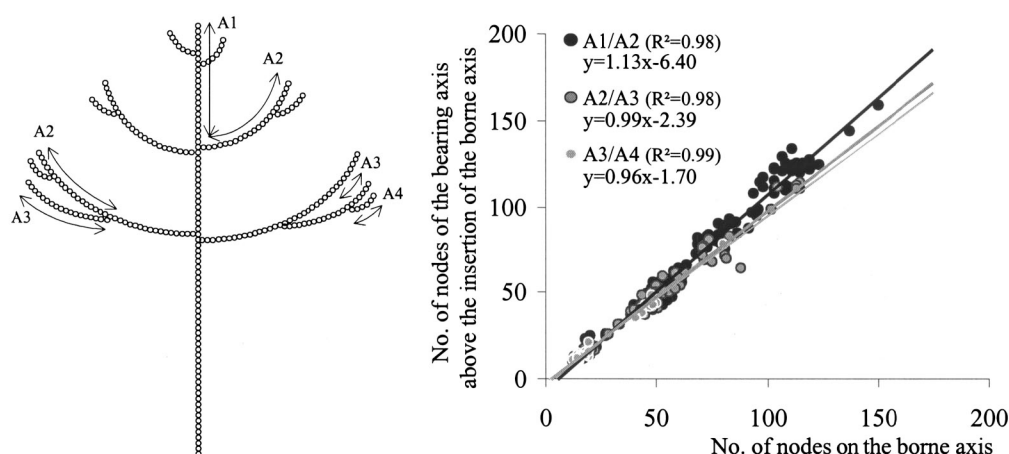


Figure 9. Le synchronisme topologique : relation entre le nombre de nœuds constituant un axe donné et le nombre de nœuds au-dessus de son insertion sur l'axe qui le porte. Les ordres de ramification sont distingués (A1=tronc, A2 = branche, A3=rameaux). D'après Heuret et al., (2003)[PI03]

La longueur des entre-nœuds montre des fluctuations à différentes échelles. De manière générale, on observe une tendance classique chez les arbres avec une augmentation de la longueur des entre-nœuds de la germination jusqu'à la maturité puis une décroissance progressive. Plus localement, on trouve des fluctuations de la longueur des entre-nœuds avec une période de (12 et) 23 nœuds chez *C. sciadophylla* et (17 et) 35 nœuds chez *C. obtusa*. Ces périodes sont également observées lorsqu'on s'intéresse aux processus de floraison et de ramification. Ces résultats nous ont très vite amenés à conclure, uniquement sur la base de l'étude des régularités structurelles exprimées, que ces deux espèces de *Cecropia* montrent une extraordinaire stabilité dans le rythme d'émission de nouvelles feuilles que ce soit entre les axes de la couronne ou à l'échelle de la population. En Guyane française, quel que soit le stade de développement de la plante ou la saison, *C. sciadophylla* met en place une feuille tous les 16 jours tandis que *C. obtusa* met en place une feuille tous les 10 jours avec très peu de variabilité (on observe chez *C. obtusa* un léger ralentissement de ce taux de production au cours de l'ontogénie (Levionnois et al., 2018)). Ainsi le rang du nœud peut être assimilé à une échelle temporelle. Les oscillations observées pour la longueur des entre-nœuds reflètent la saisonnalité annuelle : des entre-nœuds courts sont mis en place durant les saisons sèches (Février-Mars puis Juillet-Novembre) et des entre-nœuds plus longs durant les saisons des pluies. Nous avons confirmé ces hypothèses uniquement faites sur la base de la structure de la plante par un suivi de croissance (Zalamea et al., 2013)(Fig. 10); les cernes de croissance, lorsqu'ils existent, sont mis en place de manière synchrone avec les entre-nœuds courts au moment des saisons sèches. Lorsque l'arbre est jeune, un cerne peut être mis en place durant le petit été de mars selon son intensité. Ainsi, lorsqu'on prélève une rondelle à 1m30, il est courant d'observer un nombre de cernes supérieur à l'âge de la section.

Il est ainsi possible de reconstruire le développement passé de la plante au cours du temps en ce qui concerne la croissance primaire, la floraison et la ramification. Je présenterai par la suite comment cette méthode peut être appliquée dans différentes problématiques.

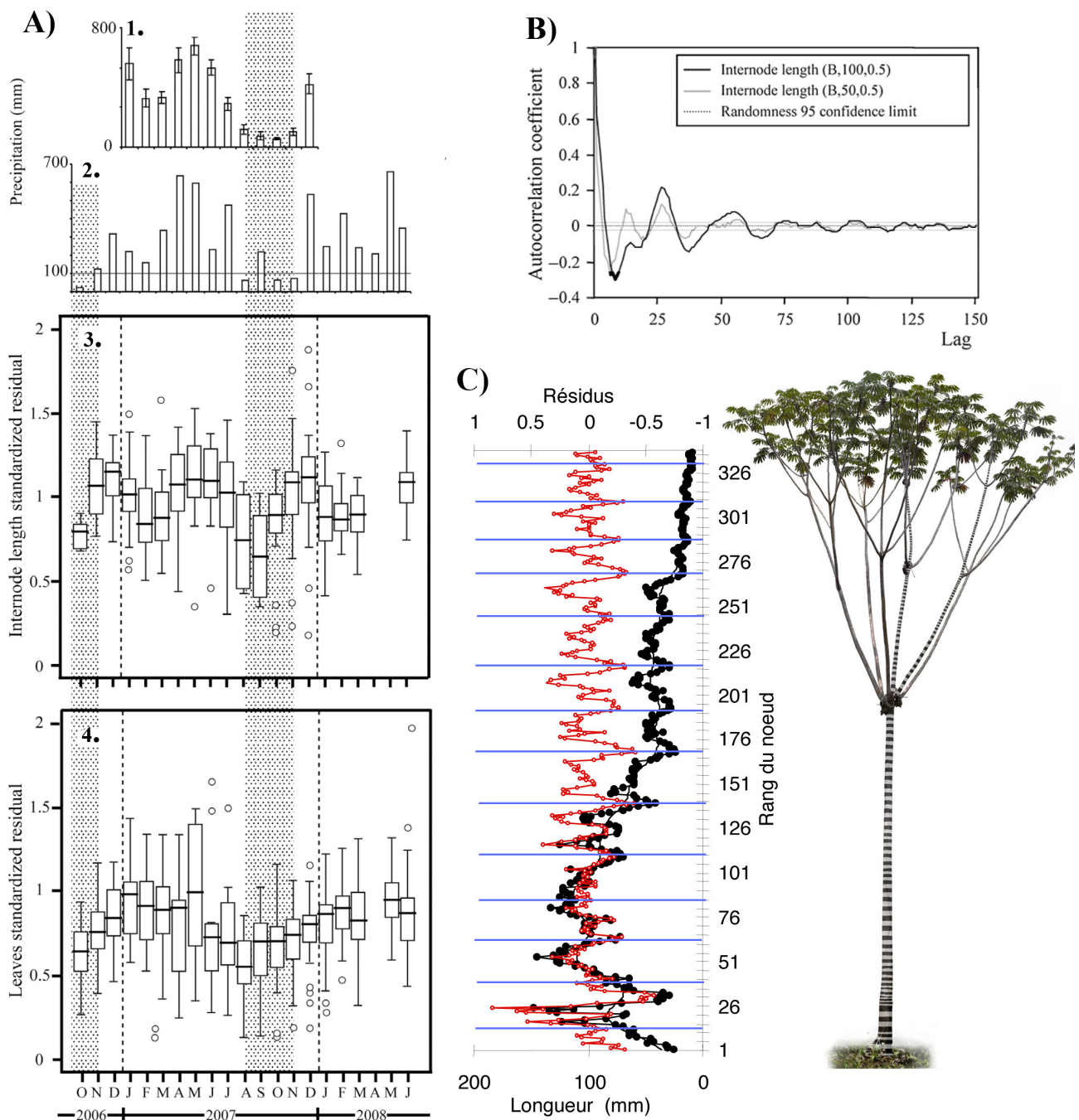


Figure 10. Rythmes de développement chez *C. sciadophylla* en fonction de la saisonnalité. **A)** suivi de croissance. 1. Pluviométrie annuelle moyenne en Guyane ; 2. Pluviométrie enregistrée le temps du suivi de croissance ; 3. Variation de la longueur des entre-nœuds visualisée au travers des résidus après avoir filtré la tendance ; 4. Variation du nombre de feuilles vivantes ; D'après Zalamea et al., 2013 [PI19]. **B)** fonction d'autocorrélation appliquée aux séries de résidus de longueur d'entre-nœuds ; d'après Zalamea et al., 2008 [PI10]. **C)** Fluctuation de la longueur des entre-nœuds et délimitation des années.

★ Approche similaire appliquée à d'autres essences

Nous avons appliqué ces démarches à l'étude d'autres plantes pionnières à longue durée de vie : *Jacaranda copaia*, *Shefflera morototoni* et *Cordia alliodora*. Si ces espèces germent à la suite d'une perturbation avec les différentes espèces de *Cecropia*, leur durée de vie est a priori bien plus longue. *J. copaia* et *S. morototonii* se développent selon le modèle architectural de Leuweenberg. Après une première phase de croissance juvénile non ramifiée, la floraison terminale entraîne un développement

sympodial de la couronne. Or pour ces deux espèces, la littérature faisait l'état d'une floraison annuelle (Zimmerman et al., 2007). Par ailleurs (Détienne and Barbier, 1988) avait montré chez *J. Copaia* à l'aide de rubans dendromètres une diminution de la croissance en circonférence du tronc lors de la grande saison sèche (d'août à octobre) avec de légers ralentissements certaines années vers le petit été de Mars. Nous avons donc voulu vérifier (i) si des régularités structurelles s'exprimaient sur les séries de longueurs d'entre-nœuds ou les cernes de croissance lors de la phase juvénile monocaule permettant d'y associer une notion de temps et (ii) si la simple localisation des fourches dans la couronne permettait d'identifier les floraisons passées annuelles et donc de reconstruire le développement passé de la plante.

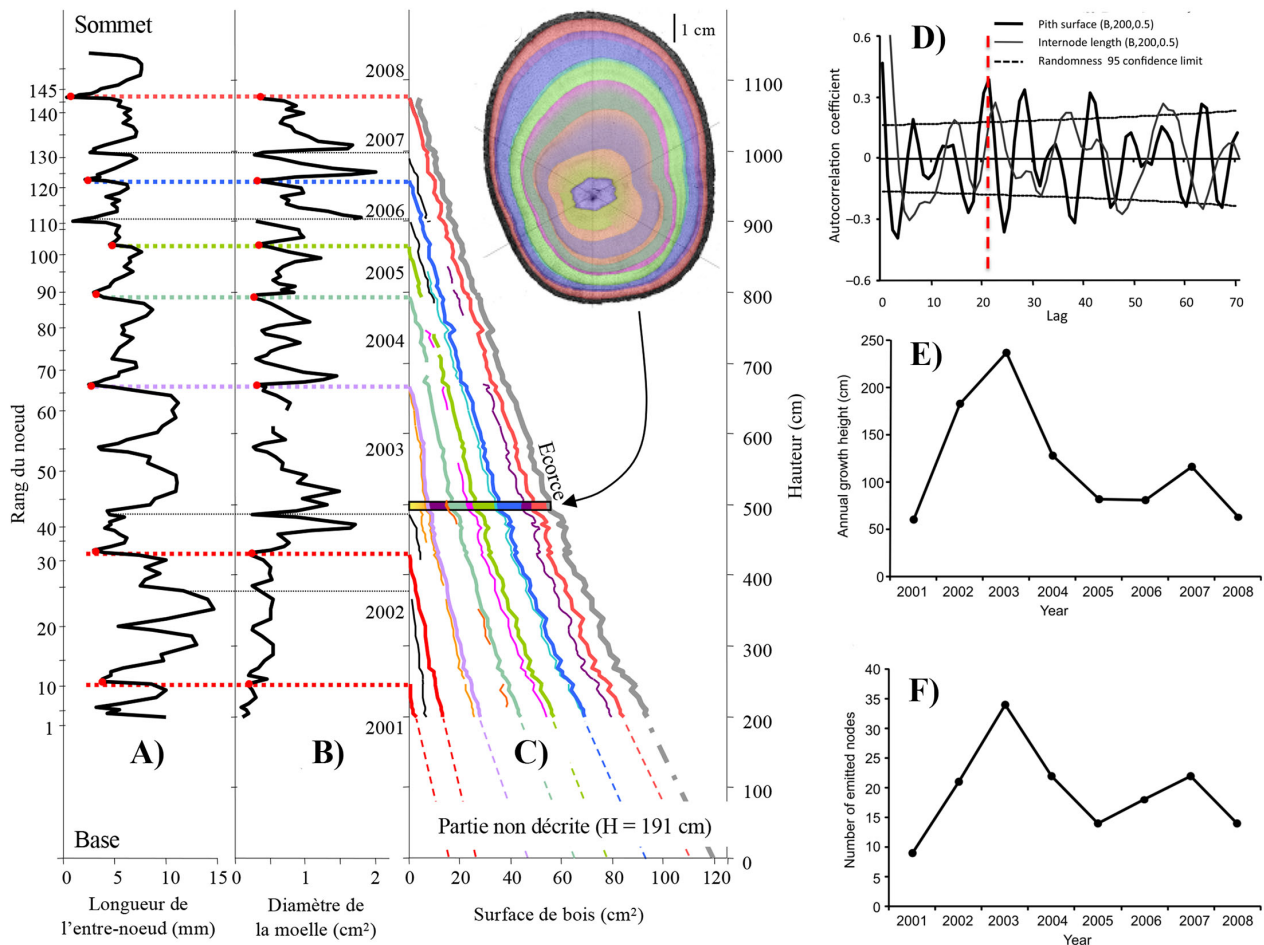


Figure 11. Interprétation des régularités structurelles chez *Jacaranda copaia*. En fonction du rang du nœud de la base vers le sommet du tronc : **A)** Fluctuation des longueurs des entre-nœuds et **B)** Fluctuation de la taille de la moelle. **D)** fonction d'autocorrélation pour ces deux variables ; **C)** Profil de tige réalisé par une délimitation des cernes pour chacun des nœuds ; les années successives sont indiquées par des lignes de couleurs reportées sur les parties A et B du graphique. Les traits noirs représentent des cernes intra-annuels. **E)** Longueur des pousses annuelles et **F)** nombre de nœuds allongés en fonction de l'âge, déterminé à partir de la délimitation des années.

Pour *Jacaranda*, nous avons mis en évidence un fonctionnement très similaire au *Cecropia*, mais avec des cernes de croissance mieux marqués. Tout comme *Cecropia*, deux poussées de croissance sont exprimées dans la phase juvénile en raison des deux saisons sèches exprimées dans l'année. Ainsi les petits étés de mars très secs induisent la formation d'un cerne de croissance intra-annuel (**Figure 11**). Les séries de longueurs d'entre-nœuds, de taille de moelle ou les cernes de croissance sont difficiles à interpréter séparément, mais leur lecture conjointe permet de poser un diagnostic fiable sur les limites d'années.

Dans la couronne, tous les axes poussent de manière synchrone et se terminent par ordre de fréquence : (i) par une inflorescence, (i) une mort d'apex ou (i) un arrêt de croissance. Ces trois événements s'identifient par la morphologie externe, mais aussi principalement par la trajectoire de la moelle. Après une inflorescence ou une mort d'apex, un seul relais pseudo-monopodial peut être mis en place. Par ailleurs, des ramifications immédiates plus vigoureuses que l'axe porteur peuvent être allongées et fleurir en même temps que l'axe porteur. Ainsi, le comptage des bifurcations ne permet pas d'identifier les années de manière immédiate. Mais une analyse précise de la morphologie, de la trajectoire de la moelle et du nombre d'UCs et de modules le long des différents axes qui forment la couronne (analyse du synchronisme topographique) permettent de reconstruire l'histoire du développement de celle-ci sur une 15^{ème} d'année.

★ **Applications** – En premier lieu, pour comprendre les différentes trajectoires suivies dans la succession forestière à l'échelle du peuplement (p. ex. biomasse, composition spécifique), en l'absence de suivi sur le long terme, il convient de travailler sur des chronoséquences (des peuplements d'âges distincts dont on fait l'hypothèse qu'ils ont poussé dans des environnements comparables et qu'ils reflètent différents stades d'une même trajectoire). Ainsi estimer l'âge des arbres pionniers permet d'ordonner dans le temps les peuplements secondaires (Brienen et al., 2008). La première application de ce travail est donc de pouvoir estimer l'âge des arbres et des perturbations associées (Zalamea et al., 2012).

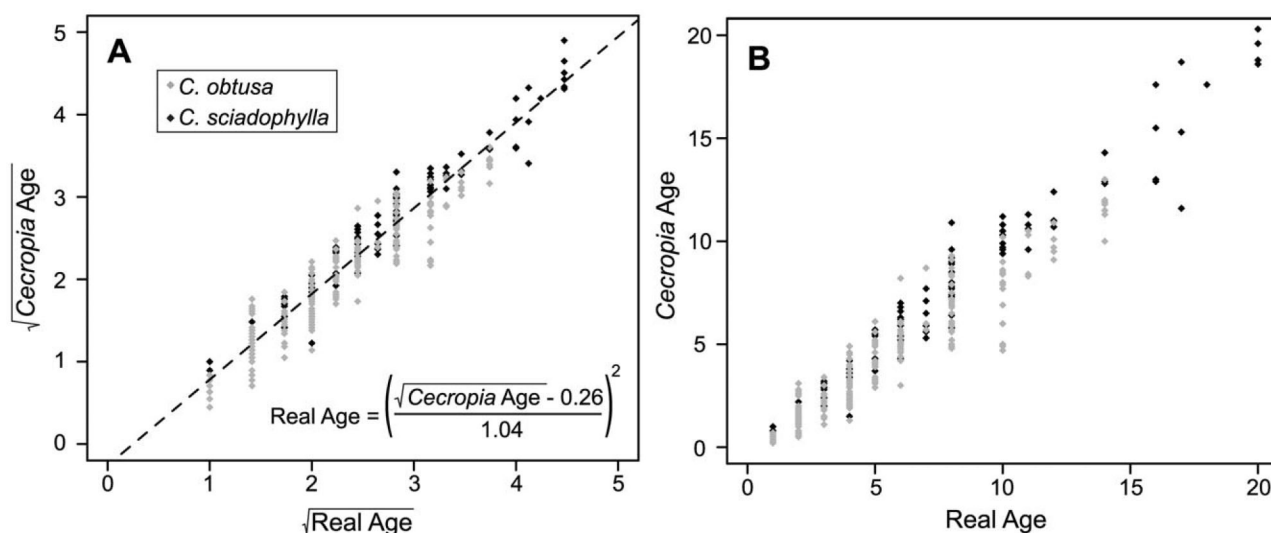


Figure 12. Relation entre l'âge estimé des *Cecropia* par un comptage à la jumelle des entre-nœuds (divisé par 35 pour *C. obtusa* et par 25 pour *C. sciadophylla*) et l'âge réel des perturbations déterminées à l'aide d'entretiens avec les agriculteurs (pour les jachères) ou l'ONF (pour les pistes forestières ou les exploitations minières). (a) Les deux âges ont été transformés à la racine carrée pour répondre aux hypothèses de normalité et d'homoscédasticité. La ligne en pointillé représente l'équation ajustée par un modèle linéaire à effets mixtes. Pour faciliter l'interprétation par le lecteur, nous présentons également les données non transformées en (b). Les losanges noirs représentent *C. sciadophylla* et les losanges gris représentent *C. obtusa*.

Ceci peut également par cascade permettre de recherche des marqueurs morpho-anatomiques pertinents pour les autres essences formant ces peuplements secondaires. Par exemple, dans le cas de *Cordia alliodora* nous avons validé le caractère annuel des cernes présent dans le bois en vérifiant la concordance entre leur nombre et l'âge des *Cecropia* ayant poussé à proximité par la méthode détaillée

ci-dessus. Une correspondance quasi parfaite nous a assuré la germination synchrone de ces deux espèces et la mise en place d'un cerne par an chez *C. alliodora*. Ceci nous a ainsi permis de reconstituer des profils de tiges pour cette dernière essence et d'accéder à sa dynamique de croissance en hauteur et en diamètre. L'accès aux dynamiques de croissance permet alors (i) d'étudier la plasticité architecturale des espèces et (ii) d'étudier les relations de compétition au sein d'un peuplement (**Fig. 13**)(voir partie suivante).

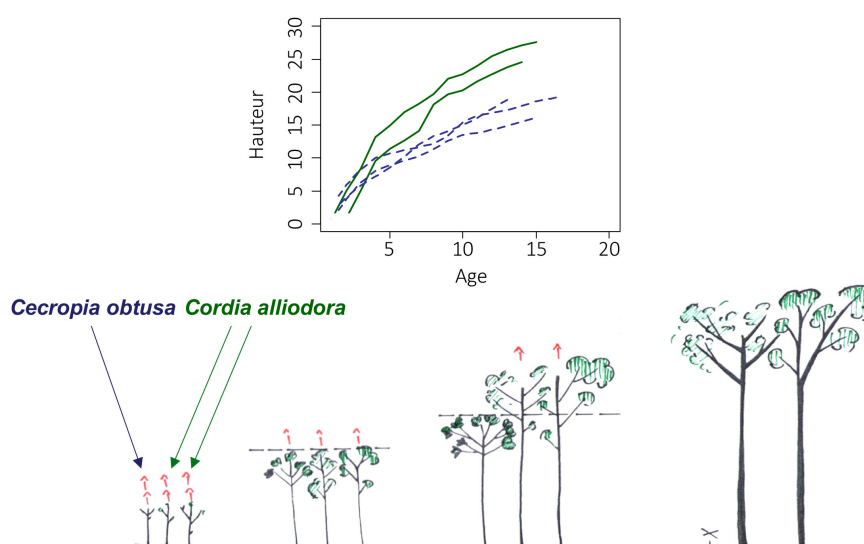


Figure 13. Comparaison de la dynamique d'accroissement en hauteur de *Cecropia obtusa* et *Cordia alliodora* au travers d'une description rétrospective basée sur des marqueurs morpho-anatomique []. Illustration : J. Bossu.

Développement de la couronne des arbres de canopée – Le houppier représente la partie photosynthétique active des arbres et constitue le moteur majeur de leur développement. À l'échelle du peuplement, la structure forestière dépend avant tout de la manière dont les couronnes des arbres s'agencent dans l'espace, particulièrement en termes de stratification verticale. Ainsi comprendre les règles d'édification de leur architecture d'un point de vue dynamique est essentiel pour comprendre comment les espèces cohabitent dans un environnement aussi dense que sont les forêts tropicales ; cette dernière décennie, la télédétection, et le développement d'algorithmes pour le traitement des données LIDAR, ont révolutionné les approches visant à caractériser les dimensions des houppiers ou leur propriété optiques en lien avec leur phénologie. Certaines études récentes arrivent à délimiter les individus au sein du peuplement et estimer des paramètres tels que leur hauteur et le volume de leur couronne (Ferraz, 2016). Ces approches paraissent dès lors très puissantes pour (i) améliorer nos connaissances sur les relations allométriques au sein de la structure de l'arbre et (ii) pour calibrer des modèles basés sur le développement individuel des arbres qui utilisent des indices de compétition explicites basés sur le calcul de l'interception de la lumière par les couronnes. Si ces approches permettent de caractériser simultanément aux caractéristiques de nombreux individus sur de vastes surfaces, la caractérisation de la dynamique du développement des arbres sera toujours limitée aux suivis effectués dans le temps. Dans ce contexte, nous avons voulu tester en quelle mesure il était possible d'accéder rétrospectivement aux modalités et à la dynamique des accroissements dans les houppiers des arbres de forêt mature ainsi que les événements relatifs à la reproduction.

Pour cela nous avons (i) recherché les régularités structurelles associées aux marqueurs morpho-anatomiques de la croissance, de la floraison et de la ramification sur des branches maitresses prélevées dans le houppier d'arbres adultes et (ii) mis en place un suivi phénologique mensuel à la jumelle d'individus adultes sur le dispositif de Paracou.

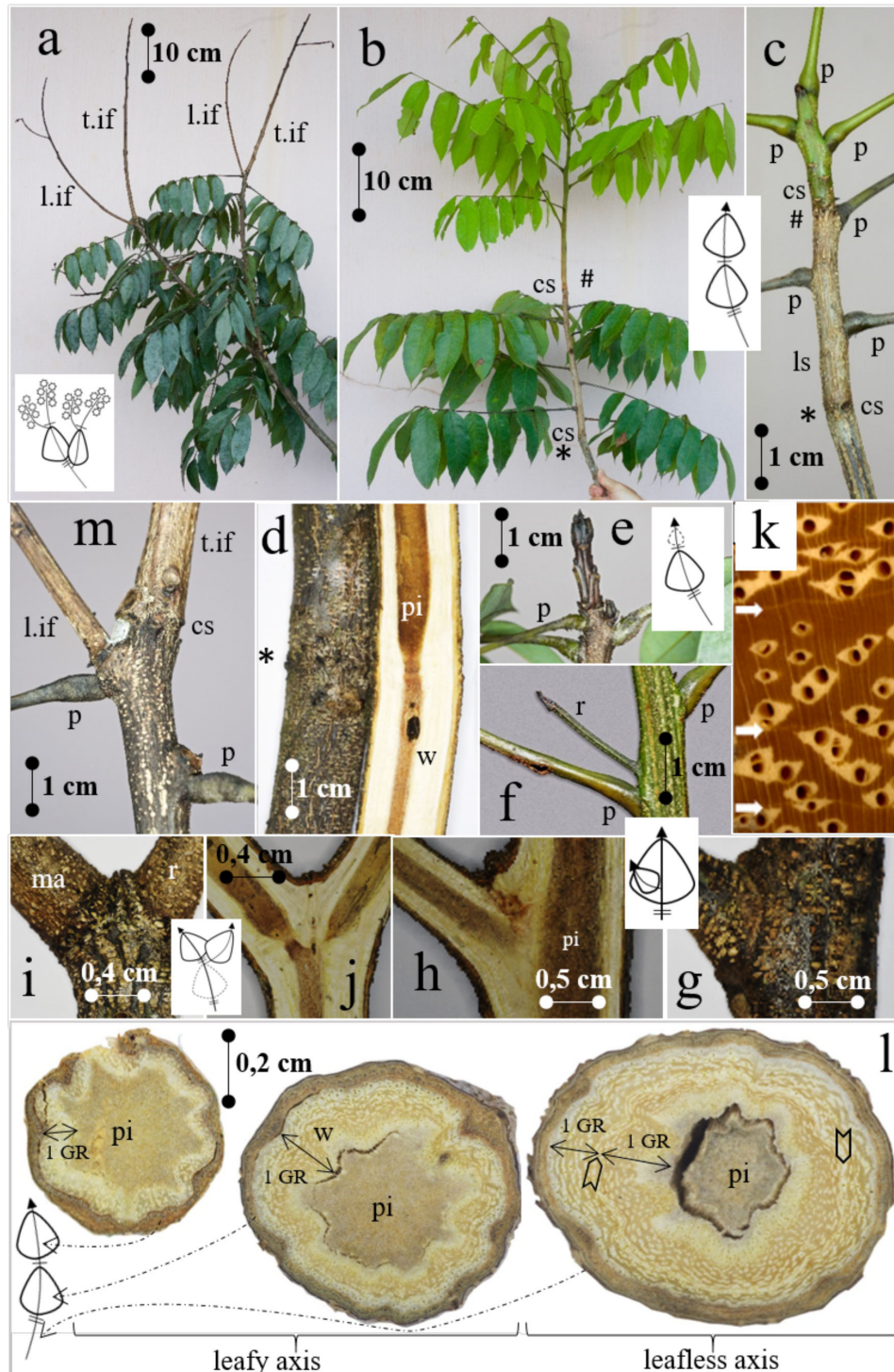


Figure 14. Marqueurs morpho-anatomiques de la croissance et de la floraison de *Recordoxylon speciosum*. **a)** Unité de croissance (UC) d'un an et rachis inflorescentiels. **b)** Vue générale de deux UC feuillées. **c)** détail de deux UC feuillées et **d)** détail de la moelle entre ces deux UC. **e)** détail d'une UC avortée. **f-gh)** ramification latérale immédiate. **i-j)** ramification latérale différée. **k)** Détail de l'anatomie du bois où des cernes de croissance sont visibles et indiqués par une flèche. **l)** Coupes anatomiques transversales réalisées sur 3 unités de croissance successives. Cs: cicatrice de

cataphylles. Frs: cicatrice d'inflorescence. GR: cerne de croissance. ma: axe principal. t.if: inflorescence terminale. l.if: inflorescence latérale. Ls: cicatrice de feuille. p: pétiole. pi: moelle. r: rameau latéral. w: bois. L'élagage est représenté par le symbole (#).

★ **Résultats** – Je présenterai ici les résultats issus de la thèse de T. Mangenet co-encadrée avec E. Nicolini sur *Recordoxylon speciosum* une Fabaceae de canopée caduque très fréquente dans les forêts de Guyane française. 8 branches ramifiées ont été prélevées par un grimpeur sur des arbres de 25-30.

L'étude morpho-anatomique révèle que des limites d'UC sont identifiables par des entre-nœuds courts associés à des cataphylles (**Fig 14c,m,d**), une diminution de la taille de la moelle (**Fig 14d**) et un changement de la couleur et la texture de l'écorce sur les parties les plus jeunes (**Fig 14c**). Des cernes de croissance sont également identifiables par une fine bande de parenchymes (**Fig 14k,l**). Plusieurs UC successives peuvent être feuillées, mais comportent un nombre de cernes équivalent (**Fig 14b,l**) suggérant une croissance polyclique certaine année. La ramification peut être immédiate ou différée (**Fig 14i,j,h,g**). La floraison est terminale et conduit à la mise en place d'un relais soit sur la base de l'axe inflorescentiel, soit sur l'UC située au-dessous. L'ensemble de ces observations, replacées dans la structure de l'arbre, nous permettent d'identifier des pousses annuelles et de détailler plusieurs possibilités dans leur modalité d'allongement de floraison et de ramification. Nous avons pu ainsi reconstituer a posteriori le développement de branches sur une quinzaine d'années au maximum en accédant aux allongements successifs annuels, à l'expression du polycylisme et aux années de floraison. Cette espèce ne fleurit pas systématique chaque année et la floraison est dans l'ensemble synchrone à l'échelle du peuplement (masting). Aux années de forte floraison succèdent des années de croissance réduite.

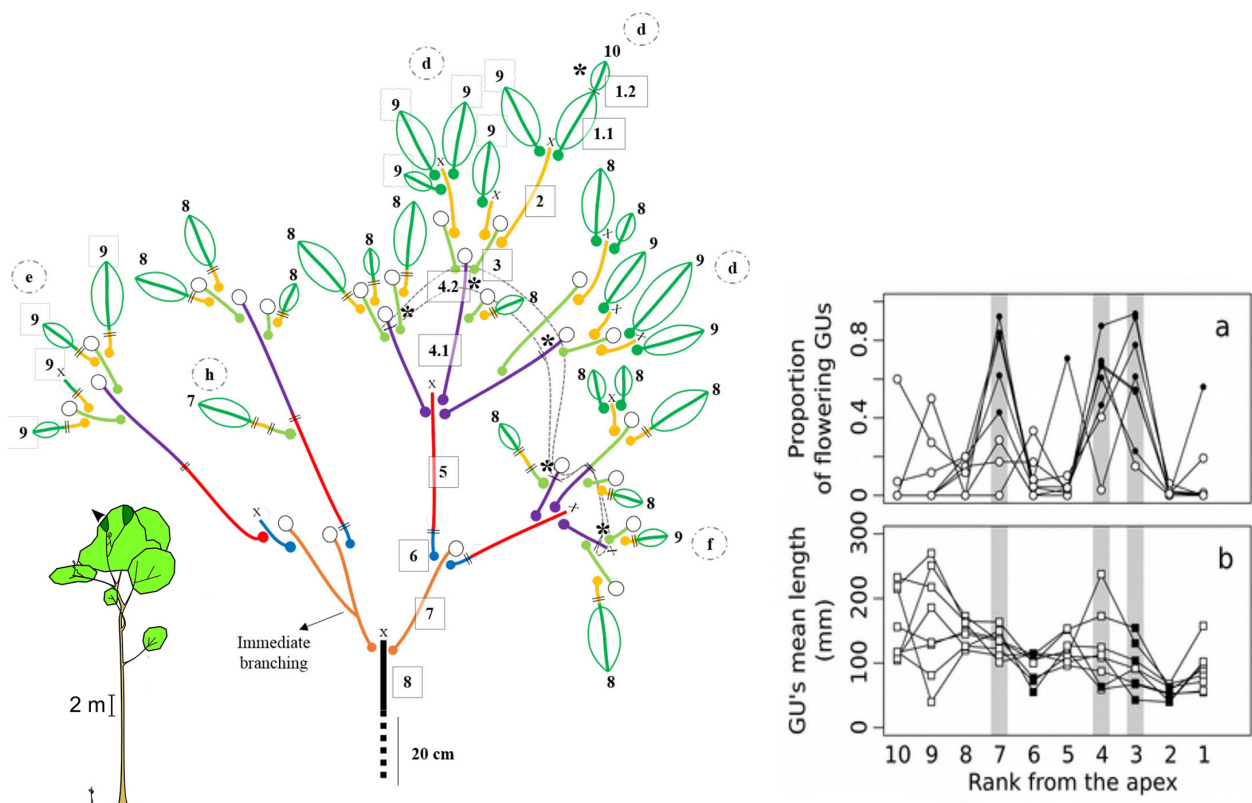


Figure 15. À gauche : Reconstruction rétrospective du développement d'une branche de *Recordoxylon speciosum*. Les limites d'UC sont représentées par des traits simples ou doubles ; dans ce dernier cas ils indiquent des limites d'accroissements annuels. Les formes ellipsoïdales en vert représentent les parties feuillées. Les inflorescences sont représentées par des cercles blancs. Les croix représentent des morts d'apex. À droite : a) proportion d'UC portant

des inflorescences en fonction de leur rang depuis l'apex pour 8 branches prélevées dans la couronne de *R. speciosum* (chaque ligne représentant un individu). Les points noirs représentent les UC avec une proportion d'UC portant des inflorescences significativement plus élevées que les autres UC tous rangs confondus à l'échelle de l'individu. Les barres grises représentent la même chose à l'échelle de la population. b) Longueur moyenne des unités de croissance en fonction de leur rang depuis l'apex calculée à l'échelle des individus. Les barres grises reportent les floraisons significatives à l'échelle de la population figurée en a). Les carrés noirs représentent les UC mis en place après un épisode de floraison significatif.

★ **Conclusion** – dans le cas de cette espèce, nous avons montré que son développement était comparable à ce que l'on connaît usuellement des plantes poussant en milieu tempéré, la saison sèche étant l'équivalent de l'hiver en provoquant un arrêt de croissance de l'arbre et sa défoliation. Détienne et Jacquet (1983) avaient décrit la présence sporadique de fines bandes de parenchymes dans le bois sans les mentionner explicitement cette espèce comme ayant des cernes de croissance. Notre approche intégrée couplant les marqueurs de la croissance primaire et secondaire nous permet de confirmer la nature annuelle de ces structures. Appliquée en différents points de la couronne, cette approche permet de comprendre d'un point de vue quantitatif les zones de croissance et de reproduction dans le houppier

Analyse des phases d'attente en sous-bois (exemple de *Symphonia globulifera*, Clusiaceae)

Au sein des forêts tropicales, l'établissement durable de nouveaux individus (recrutement), repose sur de nombreux paramètres tels que la phénologie de la floraison et de la dissémination, la survie des plantules et leurs capacités d'attente dans le sous-bois {Oldeman:vh}. Malgré cela, il existe peu de travaux nous renseignant sur combien de temps les jeunes arbres peuvent survivre dans le sous-étage avant d'atteindre le couvert forestier et avec quelles adaptations morphologiques. Les trajectoires de développement des petits individus en sous-bois peuvent être très variables et sont généralement inféodées aux fluctuations temporelles de disponibilité en lumière (Rueger et al., 2009; Sleen et al., 2013) et par l'hétérogénéité spatiale de la disponibilité en eau (Baraloto et al., 2006). Pour les quelques espèces tropicales ayant des cernes de croissance annuels, l'établissement de profil de tige peut permettre de reconstituer rétrospectivement la croissance en hauteur et étudier la fréquence et la longueur des phases d'attente et de croissance dans différents environnements (Brienen et al., 2010). Dans ce contexte, nous avons voulu évaluer en quelle mesure une étude précise de la morphologie et de l'architecture de jeune *Symphonia* pouvait nous permettre de faire des hypothèses fortes sur leur âge et la dynamique de leur développement passé. Les objectifs de cette étude étaient les suivants: (i) identifier les règles de construction des *Symphonia* dans leurs jeunes stades de vie ; (ii) caractériser leur plasticité architecturale dans différentes conditions de lumière, en condition naturelle et semi-contrôlée ; (iii) identifier des marqueurs morphologiques permettant de dater l'âge des structures et/ou d'estimer un état de vigueur des plantes et (iv) fournir des informations sur l'environnement de la plante et son histoire de vie.

★ **Méthodes** - Un premier jeu de données concerne des arbres de 2 ans, élevés en serre sur Kourou en conditions semi-contrôlée. Dans cette expérimentation, 15 espèces ont été plantées et suivies sous trois intensités de lumière incidente différentes (5, 10 et 20%). 10 individus étaient plantés pour chaque traitement de lumière, soit 30 individus par espèce et 450 plantes au total (Coste et al., 2010). Notre échantillon concerne 22 *Symphonia globulifera* toujours en vie à la fin de l'expérimentation (Fig. 2). Un deuxième jeu de données concerne 25 individus de sous-bois (hauteur max = 3.50 m) mesuré en forêt naturelle guyanaise sans connaissance sur l'âge des individus et de leur croissance passée. Une unité de croissance (UC) comporte dans sa partie proximale d'une série de cataphylles associées à des entre-

nœuds de plus en plus longs vers la partie distale, puis d'une ou quelques paires de feuilles assimilatrices associées à des entre-nœuds plutôt longs, et se termine en position distale par une paire de cataphylles qui forme le bourgeon terminal. En tout point de la plante, les UC peuvent être délimitées sur la base des alternances de longueur d'entre-nœuds et des types d'organes foliaires. Nous avons ainsi décrit les individus à l'échelle des UC en mesurant pour chacune d'entre elles : leur longueur et leur nombre de cataphylles et de feuilles assimilatrices (comptés par paires, la phyllotaxie étant opposée). L'agencement relatif des UC (c.-à-d. la topologie) et les données ont été codées sous forme de MTG (Godin and Caraglio, 1998; Godin et al., 1999) et analysées sous Vplant dans la plate-forme OpenAlea (Pradal et al., 2008). Afin de regrouper les UC en catégories et comprendre leur disposition au sein de l'architecture, nous avons modélisé l'ensemble des arborescences individuelles par un arbre de Markov caché (HMT) (Durand et al., 2005)

★ **Résultats** – 9 états bien différenciés ont été identifiés sur l'ensemble des arbres (de la pépinière au sous-bois naturel). Les paramètres et la structure du modèle (**Fig. 16B**) permettent d'interpréter ces états de la manière suivante : l'état 0 est associé aux UC issues de la germination qui sont longues avec beaucoup de paires de cataphylles.

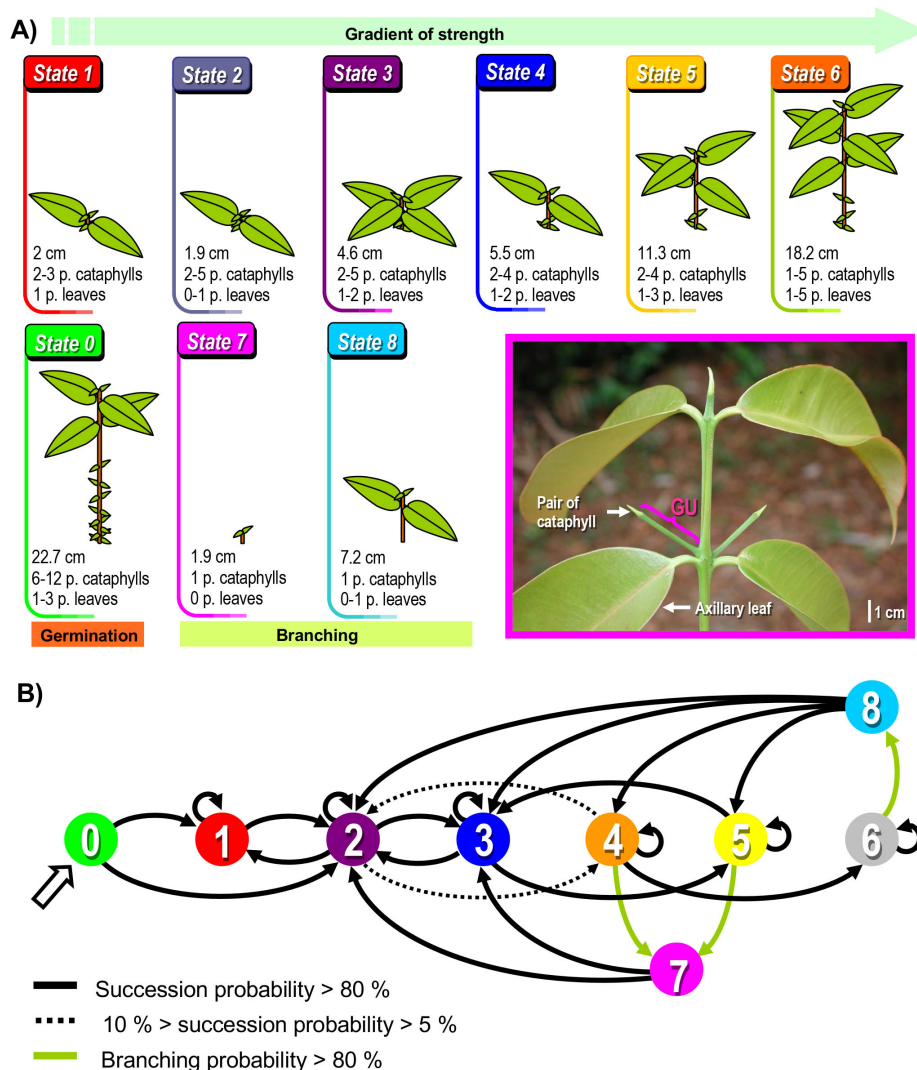


Figure 16. **A)** Typologie des unités de croissance effectuée après ajustement des données par un arbre de Markov caché. **B)** Représentation de la matrice de transition du modèle sous la forme d'un automate. Les flèches en gras indiquent les probabilités de transition les plus fréquentes entre les états. En noir les transitions entre états

correspondent à des successions (UC successives mises en place par le même méristème), en vert elles correspondent à des relations porteur-porté et traduisent la ramification.

Les états de 1 à 6 s'ordonnent en fonction de la longueur des UC et de leur nombre de feuilles assimilatrices ; ils traduisent des UC de plus en plus vigoureuses (**Fig. 16A**). Les états 7 et 8 sont associés aux UC issues de la ramification immédiate et constituée qu'une d'une seule paire de cataphylles terminales qui constitue le bourgeon. Les UC de l'état 7 ne portent pas de feuilles assimilatrices, tandis que les UC de l'état 8 sont plus vigoureuses avec une longueur supérieure et une paire de feuilles assimilatrice. Les ramifications ne se développent que sur les UC les plus vigoureuses (états 4 à 6). Les UC de l'état 8, ne peuvent être portées que par les UC les plus vigoureuses associées à l'état 6.

Pour les arbres élevés en pépinière, la taille globale, la fréquence et la succession des GU dans les différents états peuvent être liées aux différents traitements à la lumière. Dans des conditions de luminosité réduite, les arbres se désynchronisent et développent plus de GU sur les branches que sur le tronc, adoptant ainsi un port tabulaire. Les arbres poussant dans les conditions d'éclairement les plus élevées sont synchronisés entre les axes. Les arbres de forêts sont majoritairement constitués d'UCs associées aux états 2 qui sont bien moins vigoureuses que celles allongées chez les arbres de serre, quel que soit l'éclairement. Ils adoptent très souvent un port tabulaire. Cependant, une forte variabilité interindividuelle est observée dans la relation entre la longueur de l'axe principal et le nombre d'UCs le constituant ainsi dans les successions des catégories d'UCs. Un exemple est donné sur la figure 7 pour deux arbres ayant une hauteur similaire (3,51 et 3,20 m). L'axe principal du premier individu est composé de 33 UCs associées principalement aux états 4, 5 et 6. L'axe principal du second est composé de 66 UCs qui sont associées pour les 40 premières aux états 1 et 2 puis principalement dans l'état 4.

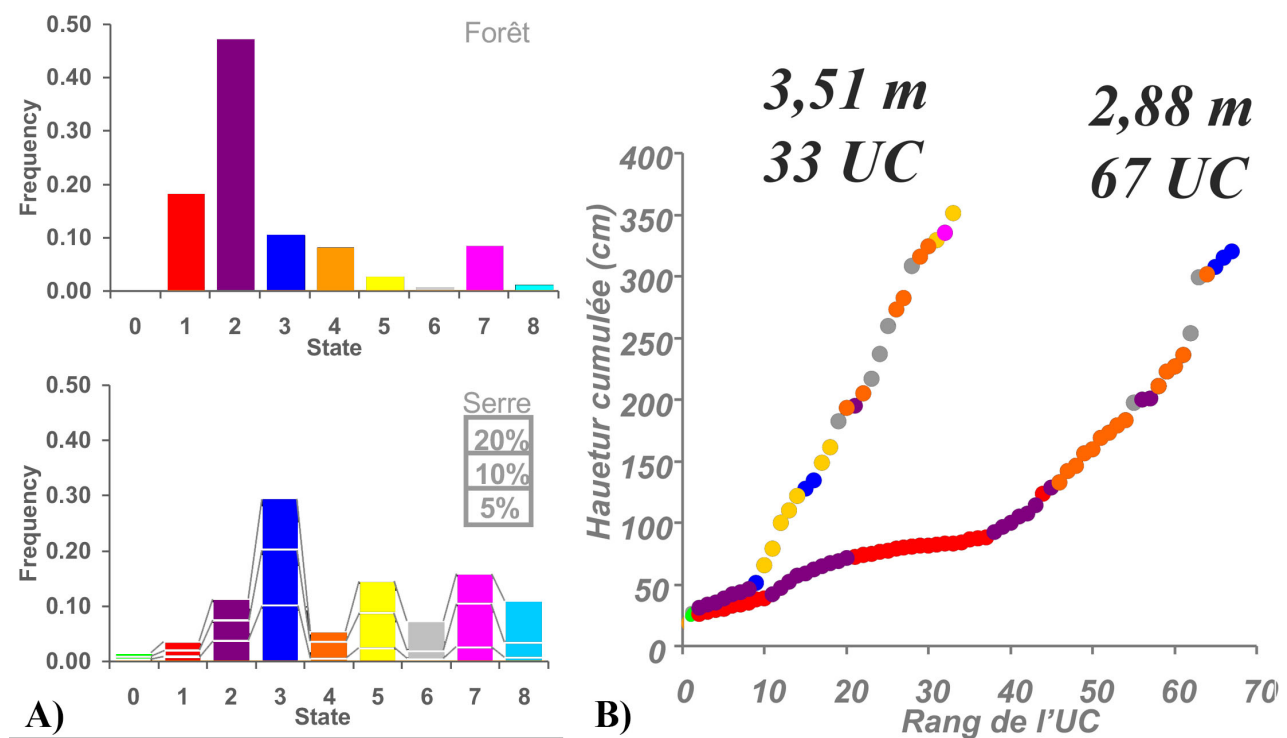


Figure 17. A) Fréquences des catégories d'UC constituant les arbres de forêt (en haut) et de serre (en bas) avec leurs 3 traitements lumineux. **B)** Trajectoire de développement de l'axe principal de deux individus de sous-bois. La hauteur cumulée est représentée en fonction du rang de l'UC ; les UC sont colorisées en fonction de leur catégorie.

★ **Conclusions** – La catégorisation des UC permet de mieux caractériser les gradients morphogénétiques et la manière dont les arbres déploient leur architecture en termes de vigueur des structures. Les arbres de serre apparaissent ainsi bien plus vigoureux que les arbres de sous-bois même pour les conditions lumineuses les plus limitées. Ceci n'est pas surprenant, car 5% de lumière incidente reste un niveau de lumière élevé par rapport aux conditions de sous-bois. Une question prégnante est de savoir si on peut relier une catégorie d'UC à une notion temporelle. Autrement dit le temps de retour avant l'allongement d'une nouvelle UC est-il relié à ses caractéristiques. Le suivi en serre ne permet pas d'établir une relation forte, mais des tendances se dégagent avec des UC associées aux stades 1 et 2 dont l'allongement est précédé d'une période de repos significativement plus longue que les UC associées aux états 3 à 6. Un précédent suivi de croissance sur Paracou, révélait que des *Symphonia* sous condition de lumière contraignante ne poussait qu'une fois par an mettant en place des UC courtes constituées que d'une paire de feuilles assimilatrice ce qui correspondrait ici à l'état 1. En serre, les individus les plus vigoureux pouvaient pousser 2 à 4 fois par an. Il semblerait donc que les deux individus pris à titre d'exemple aient des âges très différents, malgré leurs dimensions comparables, et que le second soit resté en phase d'attente pendant approximativement une quarantaine d'années. Il est intéressant de noter que celui-ci dépassait à peine de dessous un palmier (*Astrocaryum sciophilum*), mais aussi que sa dernière UC était la plus longue observée dans toute la population (70 cm). Bien que cette étude ne permette pas de dater les structures aussi précisément que dans les exemples cités précédemment, cette démarche permet de poser des hypothèses fortes sur les capacités d'attente de cette espèce en sous-bois. Elle soulève également la question de savoir quels sont les individus les plus prompts à réagir à une ouverture : les plus jeunes ou les plus vieux même si leur croissance a été extrêmement réduite pendant une longue période.

Conclusion sur les approches morpho-anatomiques en milieu tropical pour une description rétrospective du développement des plantes

Avec ces différents travaux, nous avons pu montrer que l'étude conjointe des marqueurs de (i) la croissance secondaire (cernes de bois), (ii) de la croissance primaire (modification des organes foliaires, variation de taille d'entre-nœuds ou de la moelle, mortalité d'apex) (iii) de la ramification et (iv) de la floraison-fructification est une approche pertinente pour a) comprendre comment la plante alloue la biomasse dans ces différentes fonctions et b) déceler s'il existe une régularité périodique temporelle dans l'expression de ces processus en relation avec une saisonnalité climatique. Cette démarche ouvre de nombreuses perspectives sous les tropiques où les suivis de croissance sur parcelles permanentes ne captent qu'une partie de la grande biodiversité qui caractérise ces écosystèmes.

Le terme dendrochronologie est bien ancré dans le paysage scientifique actuel et rattaché à l'étude des cernes de croissance dans le bois. Les régularités structurelles observées dans le bois ne sont souvent considérées comme 'cernes' que s'elles sont attachées à une connotation annuelle. Nous avons pu voir au travers des quelques exemples présentés ici qu'une description plus globale du développement passé de l'arbre était possible en considérant conjointement les marqueurs morpho-anatomiques et en recherchant des régularités structurelles sans partir d'un *a priori* sur l'expression de rythmes annuels. Ce que l'on raccroche derrière un terme n'est pas juste une affaire de sémantique, et il me paraît judicieux d'afficher derrière le terme dendrochronologie bien plus que ce qu'on y met à présent. Certains auteurs ont déjà abordé cette réflexion sous d'autres angles. Par ce que des cernes sont observables au niveau

du collet de plantes herbacées pérennes (Hansjörg Dietz and Ullmann, 1997) introduisent le terme « herbchronology » pour distinguer l'étude des herbes de celles des arbres. (Büntgen et al., 2014) encouragent à mieux coordonner les études faites en anatomie végétale et en dendrochronologie, tout en soulignant les difficultés liées aux plantes tropicales. Bien que leur propos reste basé sur l'étude des cernes, ils défendent l'idée de ne pas prendre en considération la distinction du type biologique derrière le terme dendrochronologie. (Schweingruber and Büntgen, 2013) suggèrent d'ailleurs que le terme xylemchronology serait en ce sens mieux adapté. {Schweingruber:2007tq} précisent d'ailleurs qu'il conviendrait de manière générale de préciser dans les études « chronologie ou détermination de l'âge (d'un arbre, d'une herbe, d'un buisson...) par analyse de cernes de croissance », mais recommande de maintenir le terme dendrochronologie bien établi dans les mentalités. En ce qui concerne, la reconstitution de la croissance primaire, je n'ai identifié qu'un seul papier qui utilisait le terme 'dendrochronologie' dans son titre et qui concerne la reconstruction de série de pousses annuelles chez *Cassiope tetragona* (Rayback and Henry, 2005). Cet emploi n'est pas neutre, car c'est parce qu'il relie ces séries d'accroissement à des séries climatiques. En conclusion générale de ce premier chapitre, ma sensibilité personnelle serait de garder derrière le terme dendrochronologie toute approche permettant d'établir à partir des régularités morpho-anatomiques observables dans la structure pérenne de la plante, des séries chronologiques reliées aux processus de croissance, de ramification et de floraison qui reste les processus fondamentaux de l'édification des plantes.

2.2.2. Relations structure-fonction au sein de l'architecture de l'arbre et plasticité phénotypique

Dans cette section je présenterais des résultats sur (i) la plasticité phénotypique de *Cecropia obtusa* en fonction du type de sol au travers d'une approche architecturale et de la description de traits fonctionnels. Dans un second temps, je montrerai comment par une approche en modélisation du rapport offre/demande à l'échelle de l'arbre permet (i) faire des hypothèses sur la manière dont les règles d'allocation de biomasse entre les compartiments de la plante sont modulées en fonction de l'environnement et (ii) d'ouvrir une réflexion vers l'importance des relations trophiques au sein de la plante dans l'expression d'une ramification rythmique. Enfin, j'aborderai les déterminants anatomique et fonctionnel de l'allométrie entre diamètre de pétiole et surface de limbe chez *Cecropia* et en considérant une plus grande diversité d'essence forestière.

Relation entre architecture, traits fonctionnels et environnement chez *Cecropia obtusa* - L'écologie des communautés s'intéresse aux processus d'assemblage et de maintenance des communautés végétales dans l'espace et dans le temps. Les questions récurrentes dans ce domaine concernent (i) l'identification des processus écologiques limitant la composition de la communauté (McGill et al. 2006; Shipley et al. 2016), et (ii) le rôle de la variabilité intraspécifique (ITV) dans l'assemblage des communautés et comment elle peut être ignorée en utilisant des traits représentatifs des espèces (Violle et al. 2012; Shipley et al. 2016). La notion de 'trait fonctionnel' désigne toute sorte de traits (morphologique, anatomique, physiologique, phénologique...) qui reflètent de manière plus ou moins indirecte le succès reproducteur d'un individu (i.e. fitness), c'est-à-dire sa capacité à survivre, croître et se reproduire (Violle et al., 2007). Le filtrage environnemental influe sur la composition des communautés au travers de l'interaction que les individus ont avec leur environnement (Kraft et al., 2015). Les individus ayant une faible performance dans un environnement donné seront éliminés de sorte que l'on prévoit une sous-dispersion des traits

fonctionnels dans une communauté locale par rapport au cas général. Le concept de différenciation de la niche repose sur le principe de compétition pour les ressources entre individus au sein d'une communauté (Uriarte et al. 2004). Pour qu'elle puisse coexister, elles ne doivent pas utiliser tout à fait les mêmes ressources, de sorte que cela doive se traduire par une surimpression des traits fonctionnels au sein des communautés locales. L'existence de ces deux processus majeurs a été démontrée pour divers habitats et paysages (Kraft et al. 2008; Swenson et Enquist 2009; Paine et al. 2011; HilleRisLambers et al. 2012). La forêt amazonienne est un support d'étude intarissable pour étudier les questions fondamentales relatives à l'écologie des communautés telles que les relations entre les traits fonctionnels et les gradients environnementaux (Kraft et al. 2008).

Le contraste entre sol ferrallitique et sables blancs a particulièrement été étudié en Amazonie. Les sables blancs sont des podzols quartziques qui s'organisent en îlots au milieu d'autres types de sols et représentent 3 à 5 % des sols du bassin amazonien (Fine and Baraloto, 2016). Ils sont associés à des communautés bien spécifiques, avec un taux d'endémisme fort. On y retrouve une convergence des traits fonctionnels avec (i) des feuilles à valeurs de masse surfacique (LMA) élevées (ii) des bois denses (iii) des graines petites et (iv) de faibles teneurs en nutriments dans les feuilles associées à une efficacité élevée de leur utilisation. Ce faisceau de traits indique une stratégie fonctionnelle orientée vers la conservation des ressources et un fort filtrage environnemental (Fine and Baraloto, 2016).

Dans ce travail, nous avons étudié la plasticité architecturale et un ensemble de traits fonctionnels foliaires et du bois pour *Cecropia obtusa* qui est une espèce généraliste que l'on retrouve sur ces deux types de sols. Nous avons testé (i) si le syndrome de traits fonctionnels exprimé à l'échelle des communautés se retrouvait à une échelle intraspécifique (ii) si le type de sol influençait le développement architectural de cette espèce et son succès reproducteur.

★ **Méthodes** – Sur deux sites éloignés d'une centaine de kilomètres (à Sparouine et Iracoubo), nous avons décrit rétrospectivement le développement architectural de 20 individus sur des sables blancs (SB) et des sols ferrallitiques (SF) très proches en distance (les individus appartenant a priori à la même population). 16 traits foliaires ont été mesurés sur les dernières feuilles matures de l'axe principal ainsi que la densité de bois intégrée sur l'ensemble de la section du tronc située à 1m30 de hauteur.

★ **Résultats** – La réponse des traits fonctionnels au type de sols est faible. Seules les teneurs résiduelles en eau et les concentrations en potassium des feuilles montrent des différences. Les différences soulignées ainsi dans la littérature à l'échelle des communautés ne se retrouvent pas à un niveau intraspécifique. En revanche, il existe des différences marquées dans le développement des arbres. Les arbres sur sables blancs à Iracoubo ont une croissance en hauteur réduite un houppier moins ramifié ce qui a une incidence directe sur le nombre d'inflorescences produites et le succès reproducteur des individus (**Fig. 18**). Notre étude montre que les traits fonctionnels classiquement étudiés ne varient pas toujours en fonction de l'environnement.

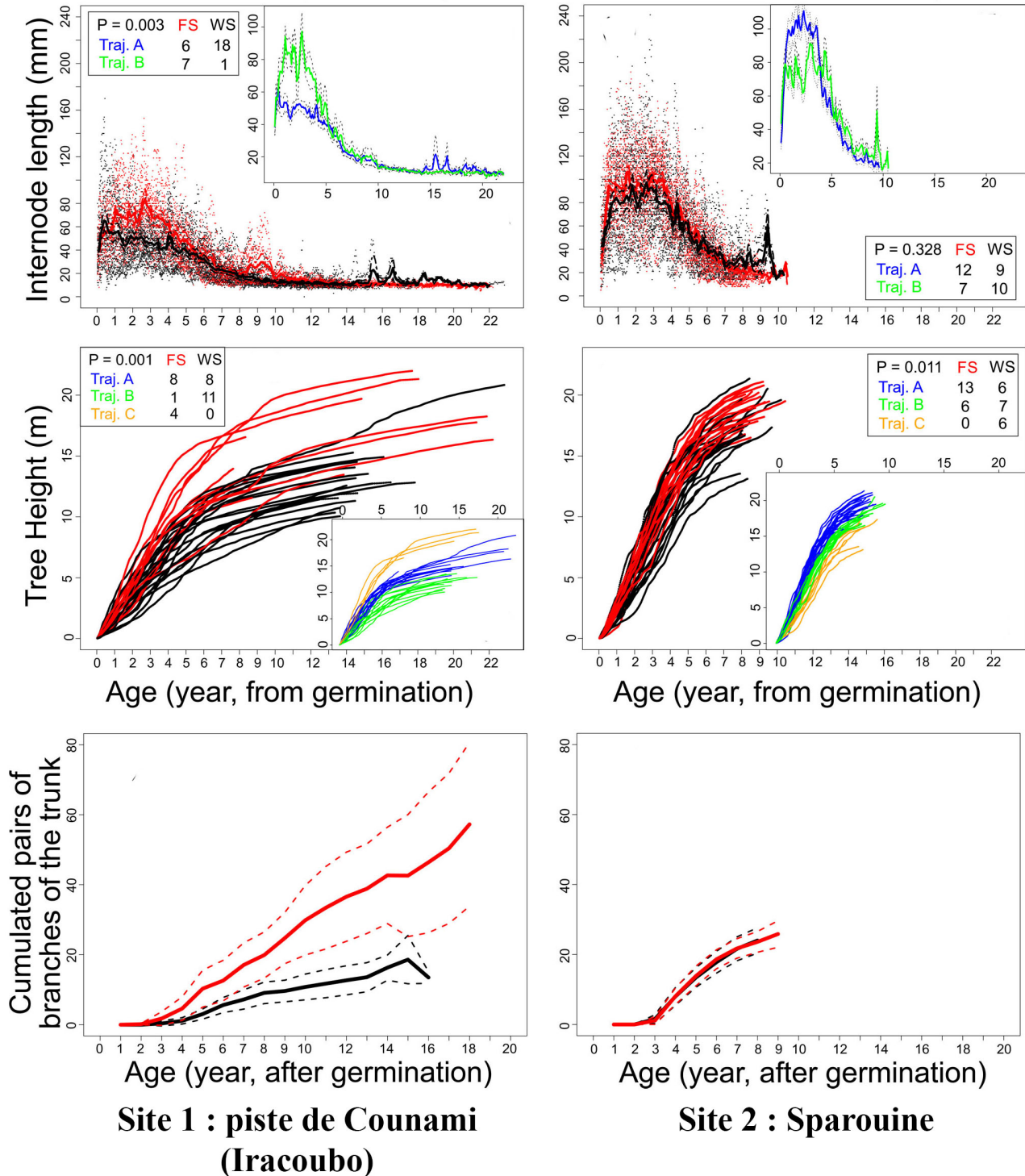


Figure 18. En fonction de l'âge des individus et pour les 2 sites étudiés (en colonne) sont représentés de haut en bas (i) la longueur des entre-nœuds sur le tronc (ii) la hauteur de l'arbre (iii) le nombre de branches cumulé portées par le tronc. Les encadrés dans les graphiques représentent une classification des trajectoires par méthode de nuée dynamique appliquées aux données longitudinales (KML). Des tests du Khi2 sont réalisés pour tester l'indépendance de ces trajectoires avec les types de sols.

Environnement et plasticité de *C. sciadophylla* : calibration d'un modèle de type structure-fonction basé les relations offre/demande – Une plante peut être vue comme un organisme modulaire itératif qui se construit et se développe selon (i) son patrimoine génétique (ii) son environnement immédiat et (iii) sa

structure déjà acquise. Ainsi une plante peut être vue comme un système contraint dont la survie repose sur une balance entre gains (assimilation) et coûts (maintenance des structures, croissance, ramification, reproduction) (Lacointe, 2000; Fourcaud et al., 2008). La compréhension des modalités de réponse des plantes aux variations de l'environnement mobilise le concept de plasticité phénotypique qui définit la capacité d'un génotype donné d'exprimer différents phénotypes en réponse à des variations des conditions environnementales (Nicotra et al., 2010). Dans ce contexte, où se rencontrent des disciplines comme l'étude architecturale des plantes et l'écophysiologie, la modélisation est d'un grand intérêt pour assembler les connaissances et tester les hypothèses sur le fonctionnement des plantes et leur plasticité phénotypique. Les modèles structure-fonctions prennent ainsi en compte les interactions entre architecture des plantes, fonctions et organes (p. ex. absorption racinaire, photosynthèse, conduction des sèves) et le développement de la plante au cours du temps (Lacointe, 2000; Fourcaud et al., 2008). Du fait de leur grande complexité structurelle ainsi que de leurs longues durées de vie, modéliser et comprendre le fonctionnement des arbres et leur plasticité via des modèles structure-fonctions pose de sérieux problèmes méthodologiques tant il est compliqué de mesurer de manière exhaustive l'ensemble de leur structure et leur évolution dans le temps. Pour mieux comprendre les propriétés des modèles développés et les phénomènes biologiques de première importance dans la construction du végétal (effet de compétition entre organes, effets de seuil, etc.), il peut être utile de travailler sur des arbres ayant une structure très simple. S'ils présentent en plus de bons marqueurs morphologiques et anatomiques permettant de reconstituer leur développement rétrospectivement cela peut permettre en prime de comprendre comment leur biomasse a été allouée dans leurs différents compartiments au cours de leur ontogénie. GreenLab est un modèle mathématique avec une approche de type « bilan de carbone » et qui repose sur les relations sources-puits au sein de la plante (Yan et al., 2004). La calibration du modèle se fait essentiellement à partir d'une description précise de la biomasse allouée aux différents compartiments de la plante au cours du temps (tiges, racine, feuilles, fruits) et de l'estimation par méthode inverse des autres paramètres cachés d'une équation générale de production tels que les capacités d'assimilation des feuilles (photosynthèse) ou les forces de puits que représentent les différents organes / compartiments. Les paramètres estimés sont alors censés être reliés à des traits physiologiques propres aux espèces étudiées. Si ces paramètres s'avèrent être stables dans différentes conditions (c'est-à-dire qu'ils ne sont pas juste des degrés de liberté de l'équation permettant au mieux d'ajuster et de simuler une situation observée) alors la formulation du modèle est particulièrement séduisante puisque l'influence de l'environnement se résume à deux paramètres dans l'équation (R_p pour la densité/compétition et E pour le « climat »). Au travers de ces deux paramètres, il devient alors possible d'explorer l'ensemble des trajectoires de développement pouvant être suivi par une espèce et (i) d'étudier la nature des phénomènes périodiques (croissance, ramification, floraison) dans la phénologie de développement des plantes en faisant ressortir la nature des interactions entre les composantes endogènes, la structure de la plante à un moment donné, et son environnement ; (ii) d'étudier la plasticité phénotypique, qui définit la capacité d'un génotype donné d'exprimer différents phénotypes en réponse à des variations des conditions environnementales, et de gain fonctionnel (photosynthèse, stabilité mécanique, conduction hydraulique...). Jusqu'alors, le modèle GreenLab avait surtout été testé pour des plantes annuelles et bisannuelles cultivées. Les arbres avaient en revanche été peu étudiés, car ils soulevaient plusieurs difficultés (p. ex. difficulté d'échantillonnage, cumul des erreurs sur un grand nombre d'itérations). Dans ce contexte, nous avons choisi le *Cecropia sciadophylla* comme « arbre modèle

» pour évaluer et faire évoluer le modèle GreenLab sur des structures complexes et sur un temps d'intégration relativement long.

★ **Méthodes** – Pour 18 individus âgés de 1 et 8 ans (dbh max = 13.5 cm), nous avons décrit leur architecture selon le protocole présenté précédemment (Heuret et al., 2002). Pour chaque phytomère, nous avons mesuré les poids frais et sec des entre-nœuds, des pétioles, des feuilles et des infrutescences lorsqu'elles étaient présentes ainsi que la surface foliaire de la feuille. Nous avons construit le modèle en adaptant ses équations générales selon les connaissances que nous avons sur la biologie de cette espèce ou en posant des hypothèses fortes (allocation d'une part constante de la biomasse dans le système racinaire ; production de biomasse proportionnelle à la surface de feuille...). Certaines hypothèses peuvent être grossières, mais l'objectif ici est bien de faire des allers-retours entre les résultats du modèle et ses hypothèses. L'environnement a été décomposé en deux parties, la première correspond aux fluctuations annuelles de la pluviométrie dont nous savons qu'elle influence la longueur des entre-nœuds ; la seconde représente l'environnement global qui va jouer sur la 'viguer' de l'individu sans que des composantes particulières soient explicitées (p. ex. nutriment, lumière, etc.). Les paramètres du modèle sont estimés afin que le résultat de sa simulation (n itérations) aboutisse à la partition de biomasse mesurée pour chaque individu au sein de son architecture. Les paramètres du modèle sont estimés conjointement pour tous les individus sauf la variable de l'environnement global qui est ajusté individuellement. Pour une présentation détaillée du modèle (**Fig. 19**) voir (Letort et al., 2009; 2011).

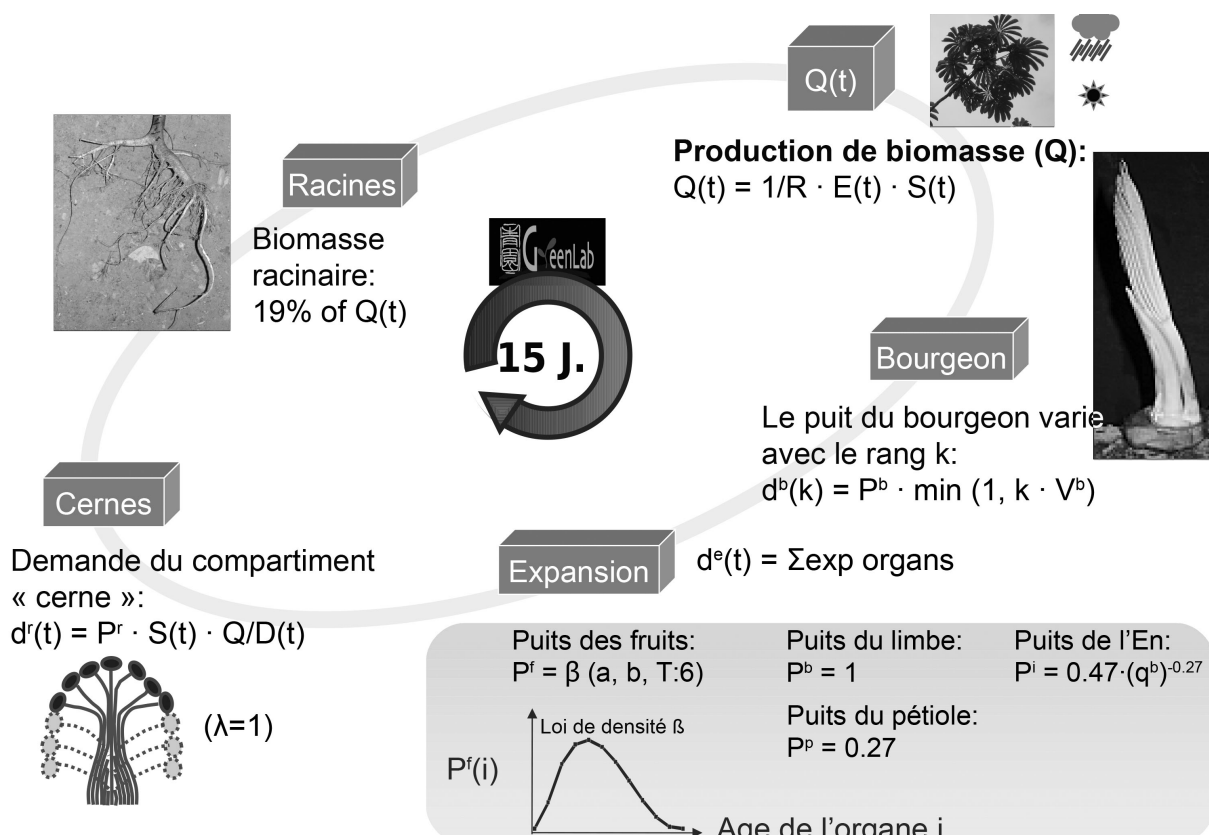


Figure 19. Représentation résumée de la structure du modèle calibré à partir des descriptions architecturales de *C. sciadophylla*.

★ **Résultats** – À propos des données expérimentales, la masse aérienne des arbres de deux ans prend des valeurs allant de 70 g à 5.5 kg, et celle des deux arbres de huit ans vaut respectivement 40.7 kg et 71.7 kg. En comparaison, un arbre de 3 ans a une masse aérienne de 40.6kg, ce qui laisse supposer qu'il a bénéficié d'un environnement local extrêmement favorable. Les résultats obtenus comprennent tout d'abord un jeu de relations allométriques par exemple celles liant la surface d'un limbe à sa masse ($y=56.3x+186.6$, $R^2=0.92$, $n=523$) ou bien au diamètre du pétiole sous-tendant ($y=35.3x-14.1$, $R^2=0.91$, $n=523$). Il a été mis en évidence qu'à l'émergence d'une nouvelle branche, l'allocation en biomasse aux différents organes qui composent chaque phytomère et leurs allométries évoluent durant une phase transitoire, dont la durée reste à déterminer. La calibration du modèle a pu être réalisée sur tous les individus en parallèle, en attribuant à chacun une valeur d'environnement local également calibrée, à partir d'une référence arbitrairement choisie et sous la condition d'imposer pour chaque arbre une valeur spécifique pour la durée de vie maximale des feuilles et pour leur masse par unité de surface (**Fig 20**).

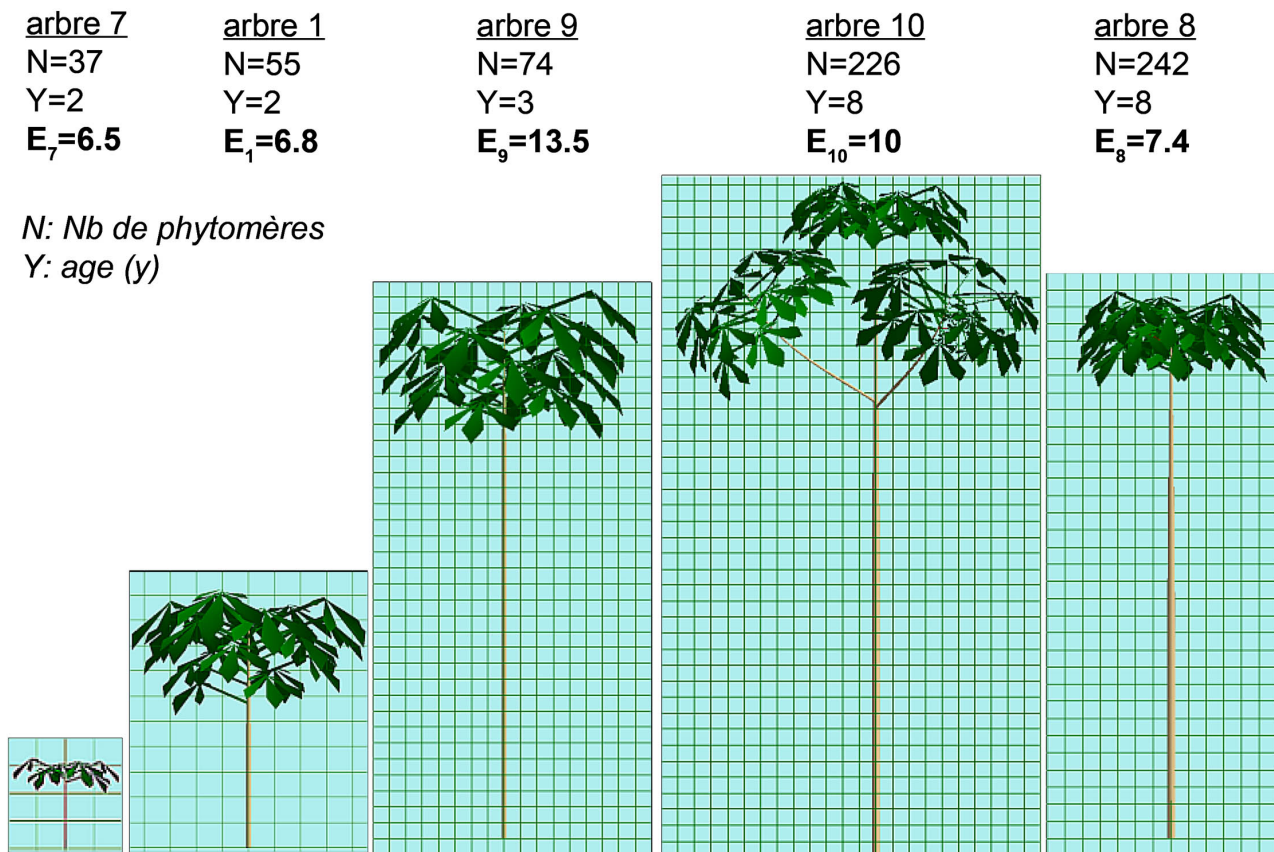


Figure 20. Pour 4 individus pris en exemple, sont indiqués le nombre de nœuds du tronc (N), leur âge (Y) et la valeur estimée par le modèle de l'environnement dans lequel ils se sont développés. Bien qu'ils aient un âge comparable, l'arbre 10 et l'arbre 8 ont une architecture différente qui est reflétée par une valeur du paramètre E plus faible chez l'individu 8. Les images issues des simulations sont représentées.

Une corrélation a été observée entre les variations du rapport offre sur demande de biomasse et l'apparition des branches et inflorescences pour les arbres âgés de huit ans, ce qui conforte notre hypothèse, mais pas pour l'arbre de 3 ans, ce qui laisse supposer qu'un effet ontogénétique serait également à prendre en compte.

2.2.3. Taxonomie intégrative du genre *Cecropia*

Je présenterai ici quelques résultats clefs sur la nécessité de réviser le genre *Cecropia* d'un point de vue taxonomique en préambule de ce que j'exposerai par la suite dans mon projet de recherche.

- **Généralités sur le genre *Cecropia***

La tribu actuelle des Cecropieae était considérée depuis 1978 comme une famille à part entière, les Cecropiaceae, et cela jusqu'à la publication de l'APG II (2003) où elle fut intégrée à la famille des Urticaceae. Elle regroupe 5 genres, dont 3 Néotropicaux (*Cecropia*, *Pourouma* et *Coussapoa*) et 2 Africains (*Musanga*, *Myrianthus*). Les genres *Cecropia* (61 sp), *Pourouma* (43 sp), *Musanga* (2 sp) et *Myrianthus* (8 sp) regroupent des arbres, tandis que le genre *Coussapoa* (47 sp) regroupe des formes buissonnantes essentiellement hémipiphytes (Berg and Franco-Rosseli, 2005; gagliotti and Romaniuc-Neto, 2017). Le genre *Cecropia* est étudié dans des domaines extrêmement variés.

(i) Il regroupe essentiellement des essences pionnières héliophiles, très largement répandues. Ils sont largement étudiés pour leur rôle dans la succession forestière après une perturbation (d'origine anthropique ou naturelle) et dans la résilience des écosystèmes forestiers (Oldeman, 1974; Vester, 1997; Laurance et al., 2006; Shiels et al., 2010) ;

(ii) Plusieurs espèces du genre *Cecropia* ont été introduites en Afrique, Asie et Océanie où elles se sont naturalisées et sont devenues invasives. *Cecropia peltata* figure ainsi dans la liste des 100 pires espèces invasives au monde établie par l'IUCN et des moyens d'éradications sont activement étudiés notamment en Australie (Mckey, 1988; Sheil and Padmanaba, 2011; Webber, Born, et al., 2011; Conn et al., 2012; Chong et al., 2017) ;

(iii) les *Cecropia* vivent en association avec des fourmis du genre *Azteca*, mais aussi des champignons appartenant à l'ordre des Chaetothyriales. Ce système est largement étudié pour comprendre les relations mutualistes bi- ou tripartites entre organismes (Janzen, 1973; Davidson and Mckey, 1993; Folgarait and Davidson, 1995) (Gianoli et al., 2008; Dejean et al., 2009) ;

(iv) Il existe une longue histoire d'utilisation traditionnelle des *Cecropia* à des fins médicinales notamment sous les Néotropiques. Depuis une quinzaine d'années, les publications se multiplient sur les propriétés pharmaceutiques des extractibles notamment pour le genre *Cecropia* (Costa et al., 2011) et certains produits cosmétiques à base de *Cecropia* sont commercialisés (Pauly and Moretti, 2002)

(v) Le dernier aspect, auquel ma recherche contribue en premier lieu, est la considération des *Cecropia* comme modèle d'étude pour comprendre le fonctionnement des formes arborescentes, j'entends là des organismes à moyenne et longue durée de vie atteignant de grandes dimensions, ce qui nécessite des trouver des solutions en termes de soutien (biomécanique), de conduction (hydraulique) de défense et de mise en réserves (Ackerly, 1999; Letort et al., 2011; Mathieu et al., 2012).

Ainsi, le nombre de publications portant sur ce genre est en plein essor (Fig. 21).

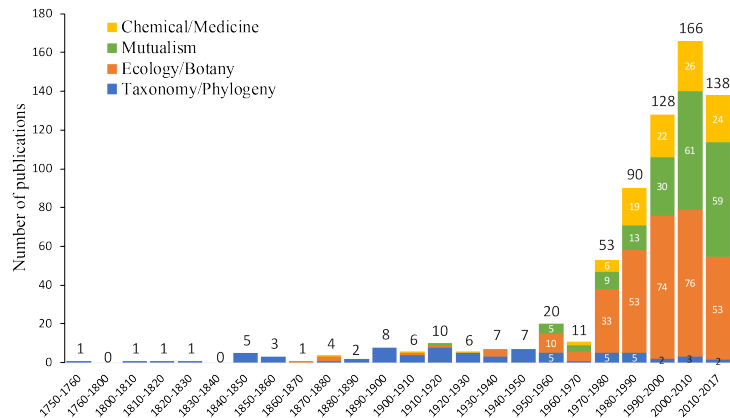


Figure 21. Nombre d'articles scientifiques publiés par décennie traitant du genre *Cecropia* et regroupés par différents champs disciplinaires. Nguyen et al. (in prep.). Analyse effectuée à partir du logiciel 'publish or perish' (Harzing.com) avec une recherche du mot clef '*Cecropia*' dans le titre de l'article et une vérification de la pertinence de chacune des références.

Malgré leur importance dans le contexte actuel forestier tropical et la grande diversité des études engagées sur ce genre, il est paradoxal de constater que la délimitation et l'identification des espèces restent extrêmement difficiles et constitue un frein considérable à l'ensemble de ces études. Depuis la description du genre *Cecropia* en 1758, 182 espèces, 4 sous-espèces, 13 variétés et 3 formes ont été décrites. L'actuelle monographie, publiée par Berg et Franco-Rosselli en 2005 dans la collection Flora Neotropica (Berg and Franco-Rosselli, 2005) et qui fait office de référence, ne retient que 61 espèces et 2 sous-espèces, le reste étant placé en synonymie (Fig. 23). La philosophie de Berg était sans aucun doute d'agréger les espèces afin de laisser un ouvrage synthétique à l'issue de sa carrière. Mais tout au long de l'ouvrage, Berg reste extrêmement prudent sur la circonscription qu'il propose, argumentant que la variabilité morphologique rencontrée et le faible nombre d'échantillons disponibles dans les herbiers internationaux rendaient très difficile cet exercice. En effet, 40 espèces sur 61 représentent 95 % des collections mondiales tandis que 12 espèces ne sont décrites que sur la base de moins de 10 échantillons (Fig. 23). Plusieurs facteurs, expliquent cette disparité dans les récoltes : (i) ce genre étant une banalité et les différences entre espèces parfois ténues, peu de botanistes prennent le temps de mettre des échantillons en herbiers ; (ii) l'arbre vivant en association avec des fourmis, celles-ci remplissent leur rôle en rendant la récolte d'un échantillon particulièrement désagréable (Fig. 22); (iii) les axes et les feuilles étant particulièrement volumineux, la mise en herbier prend beaucoup de place et limite le nombre de récoltes d'autres plantes aux dimensions plus conventionnelles ; (iv) enfin le genre est dioïque, et l'effort de collecte nécessite d'échantillonner les deux sexes, ce qui est rarement fait.

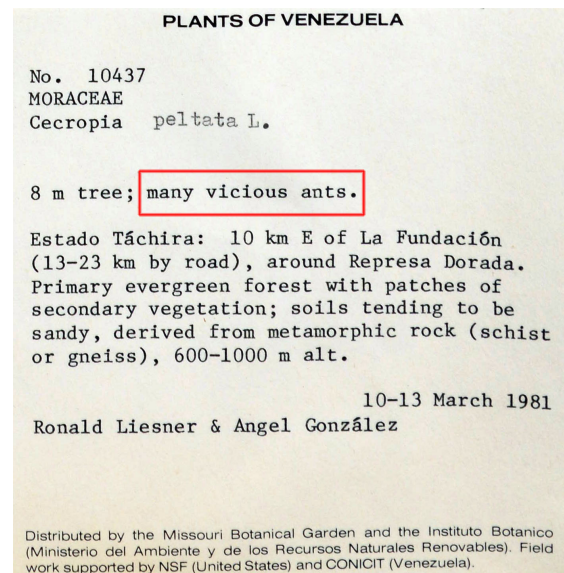


Figure 22. Étiquette d'herbier traduisant la déconvenue du botaniste agressé par les fourmis

- **Analyse numérique de la monographie et développement d'une clef multientrées**

★ **Contexte** – La monographie publiée par Berg et Franco-Rosselli en 2005 propose comme outil d'identification plusieurs clefs dichotomiques regroupées par grandes régions géographiques. Au grès de mes observations sur le terrain et en herbier, cet outil ne m'a pas pleinement satisfait, car (i) il repose sur une clef dichotomique, structure rigide qui fait que si l'on ne peut pas observer un critère, on reste bloqué dans la progression (ii) certains critères morphologiques ne sont pas explicitement définis et/ou illustrés (concernant notamment les formes de stigmates, ou de poils).

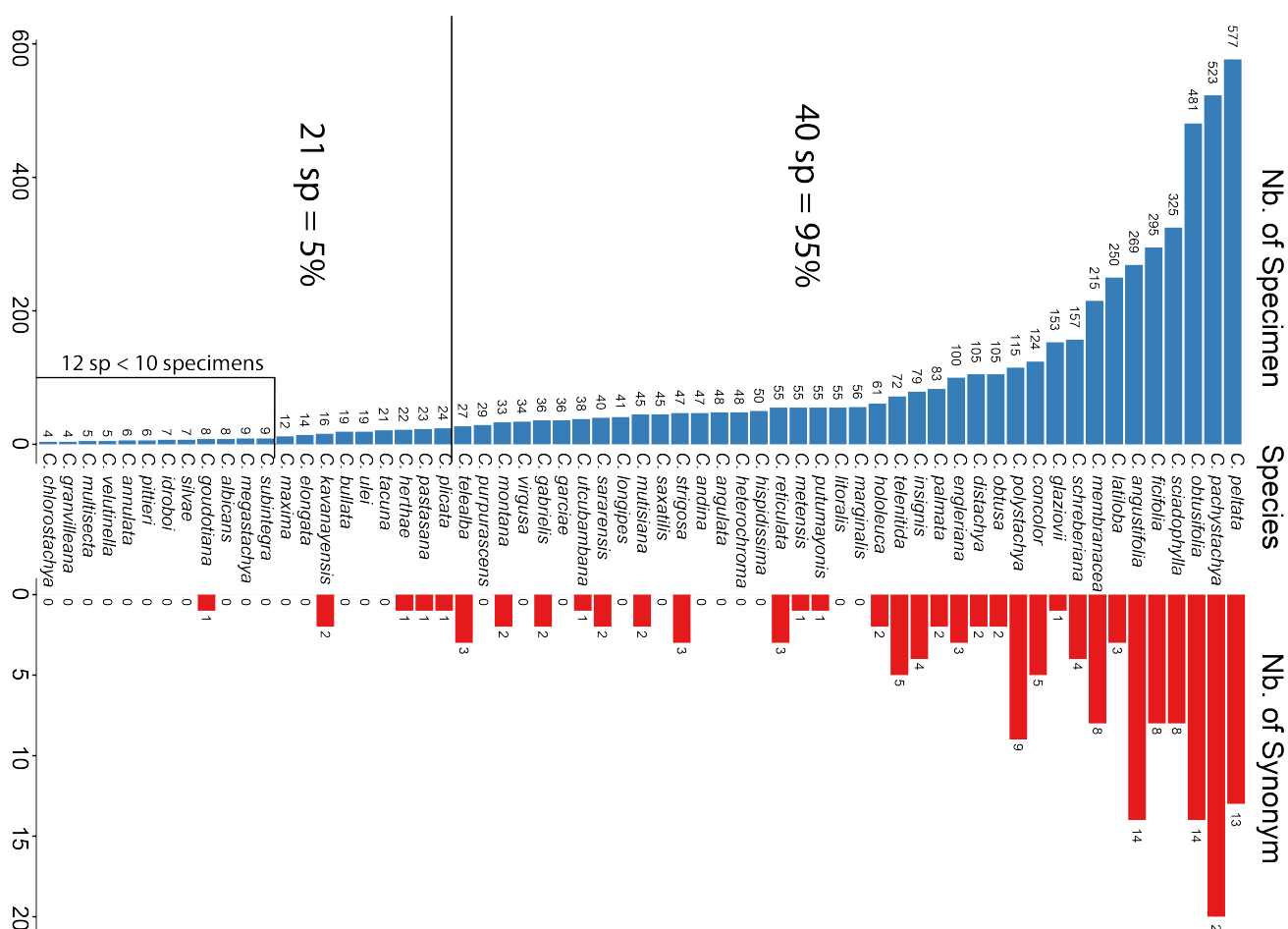


Figure 23. En haut, Nombre de spécimens conservés pour chaque espèce dans les grands herbiers internationaux (graphique construit à partir de la liste de l'existant (exciccateae) de la monographie de Berg et Franco, 2012). En bas, nombre de taxons synonymes agglomérés sous chacune des espèces retenues dans la monographie.

★ **Méthode 1** – Afin de lever ce verrou lié à l'identification, nous avons construit avec X.B. Nguyen Le [R36, R45] une matrice de caractères basée sur l'information contenue dans la monographie pour (i) pour développer une clef d'identification multientrée et illustrée sous le logiciel Xper2⁵ (ii) analyser le pouvoir discriminant et la redondance des caractères mis en avant dans la monographie. Nous avons ainsi (i) constitué une matrice de caractères concernant les 61 espèces de *Cecropia* à partir de l'ouvrage de Berg et Franco-Rosselli (2005), (ii) illustré ces caractères avec des dessins ou des photographies sur échantillons frais ou sur des planches d'herbiers (iii) édité une clef multientrée ou les caractères morphométriques

⁵ <http://infosyslab.fr/lis/?q=fr/ressources/logiciels/xper2>

peuvent être renseignés sans suivre un ordre précis et (iv) testé cet outil sur les espèces de *Cecropia* présentes en Guyane française.

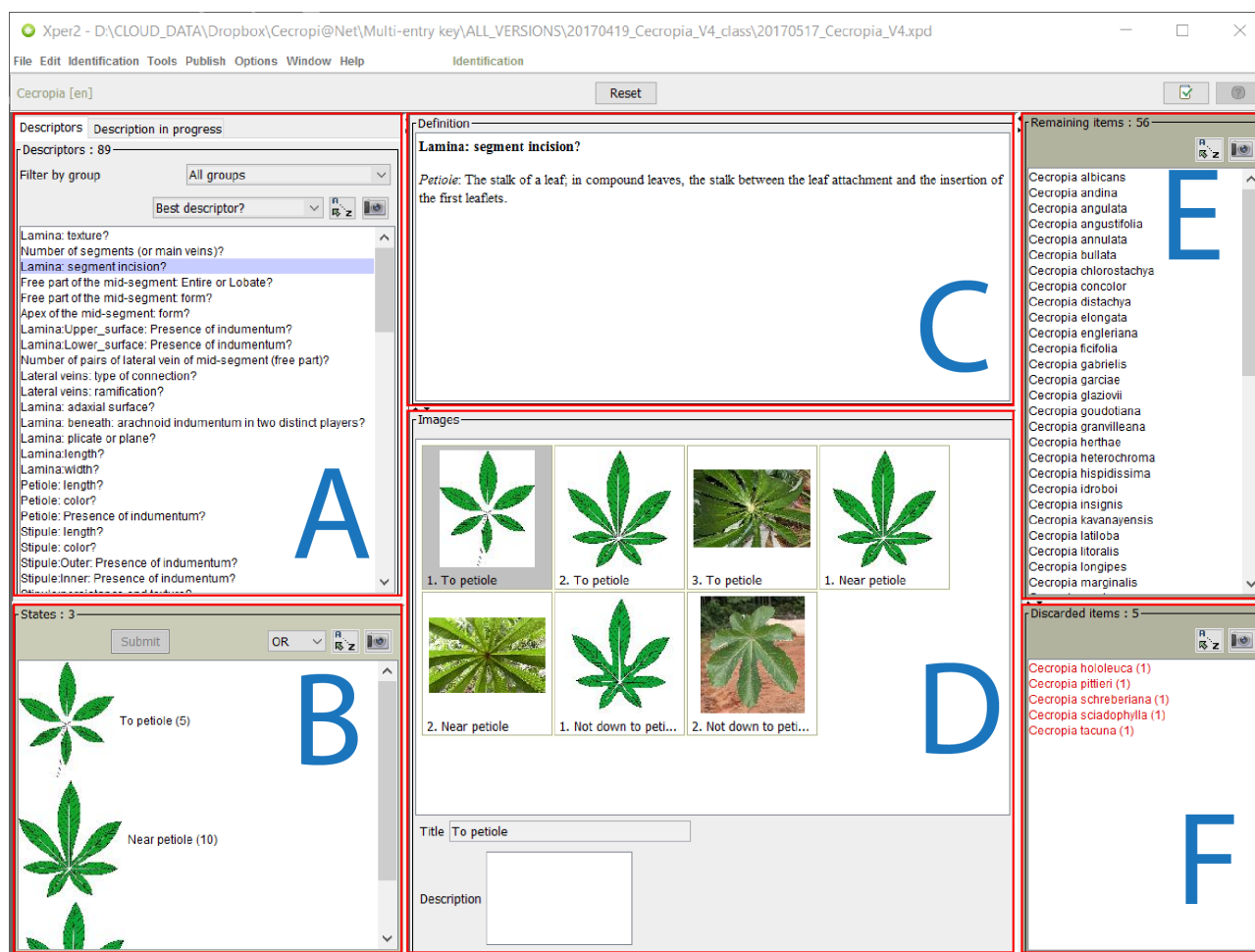


Figure 24. Interface sous Xper2 de la clef multientrées développée pour *Cecropia*.

★ **Résultats 1** – (i) Ce travail nous a permis de produire un outil plus efficace que la clef dichotomique initialement proposée (Fig. 24). (ii) Nous avons mis en évidence une liste de 15 caractères ayant un fort pouvoir discriminant selon l’expertise de Berg et Franco. (iii) Nous avons pu classer les espèces en fonction de leurs ressemblances morphologiques au travers du calcul d’une matrice de dissimilarité (fig. 25) ; certaines espèces comme *C. engleriana* et *C. concolor* ne se différencient que par très peu de caractères. (iv) Nous avons trouvé plusieurs morphotypes en Guyane française non conformes avec les descriptions des espèces actuellement reconnues. Nous avons attribué ces difficultés : (a) à une mauvaise circonscription de la gamme de variabilités des critères morphométriques décrits par les auteurs (b) au fait que cette monographie a été établie sur la base d’observation d’herbiers fertiles, négligeant ainsi les formes juvéniles et la manière dont la morphométrie des espèces change au cours du développement de la plante (c) à la présence potentielle d’hybride et (d) à la présence potentielle de nouvelles espèces en Guyane française.



Figure 25. Dendrogramme représentant la proximité morphologique des différentes espèces de *Cecropia* selon les descriptions faites par Berg et Franco dans leur monographie (Berg and Franco-Rosseli, 2005)

★ **Méthode 2** – suite à ces premiers résultats, nous avons échantillonné 715 individus appartenant à 7 espèces et sur 8 sites en Guyane française pour les génotyper. Nous avons développé une banque de 9 marqueurs microsatellites nucléaires (coll. H. Caron, C. Scotti-Saintagne). Nous avons également utilisé un marqueur chloroplastique basé sur le polymorphisme du nombre de répétitions d'un minisatellite (14 pb) sur le locus psbA-trnH. Pour un sous échantillon de 126 arbres, nous avons décrit leur architecture et 52 traits morphologiques utilisés dans la monographie. Sur la base de ces marqueurs moléculaires, des groupes génétiques ont été identifiés à l'aide du logiciel STRUCTURE 2.3 qui repose sur des méthodes bayésiennes ainsi que par une analyse discriminante en composantes principales (DAPC) (Jombart et al., 2010).

★ **Résultat 2** – L'analyse sous STRUCTURE et DAPC des marqueurs moléculaires nous ont amenés à définir 7 groupes distincts en prenant en compte l'ensemble des espèces et sites d'étude (**Fig. 26**). Ces groupes correspondent globalement aux 7 espèces présentes dans notre échantillon. On observe néanmoins des individus intermédiaires, avec une probabilité d'attribution significative dans plusieurs groupes, que l'on peut interpréter comme des hybrides. Toutes les espèces, en dehors de *C. distachya*, semblent pouvoir s'hybrider entre elles. Sur la base du marqueur chloroplastique qui se transmet par la mère, il apparaît que ces hybridations ne sont pas directionnelles. Des hybridations multiples sur plusieurs générations sont possibles suggérant que les hybrides F1 ne sont pas stériles. Globalement, le nombre d'hybrides dans notre échantillon est de 8.4 %, mais ils sont répartis de manière inhomogène selon les sites d'études. La diversité génétique n'est par ailleurs pas homogène entre les espèces et entre les stations échantillonnées. Elle est significativement plus basse chez *C. silvae* et *C. sciadophylla* et significativement plus élevée chez les individus hybrides. Lorsque l'on considère chaque espèce séparément, il n'existe pas

de corrélation entre la distance géographique entre deux sites et la diversité génétique entre les populations.

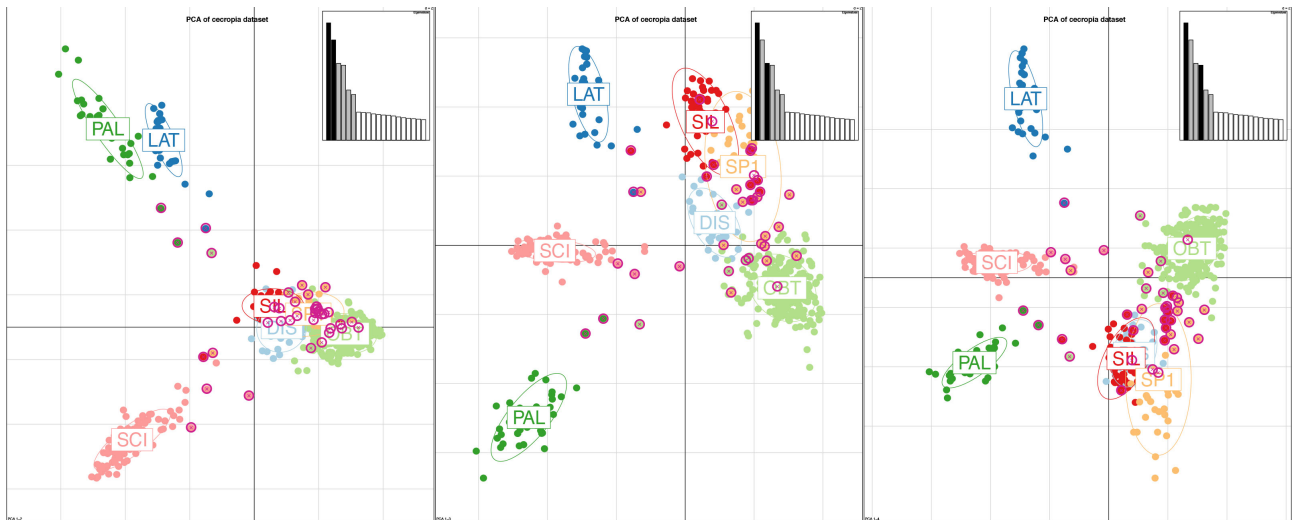


Figure 26 : Analyse discriminante en composantes principales de la structuration génétique des 7 espèces de *Cecropia* échantillonnées. 7 groupes génétiques sont identifiés sur les 3 premiers axes et sont représentés par des couleurs distinctes. Les individus intermédiaires (figurés = point dans un cercle rouge) sont des hybrides.

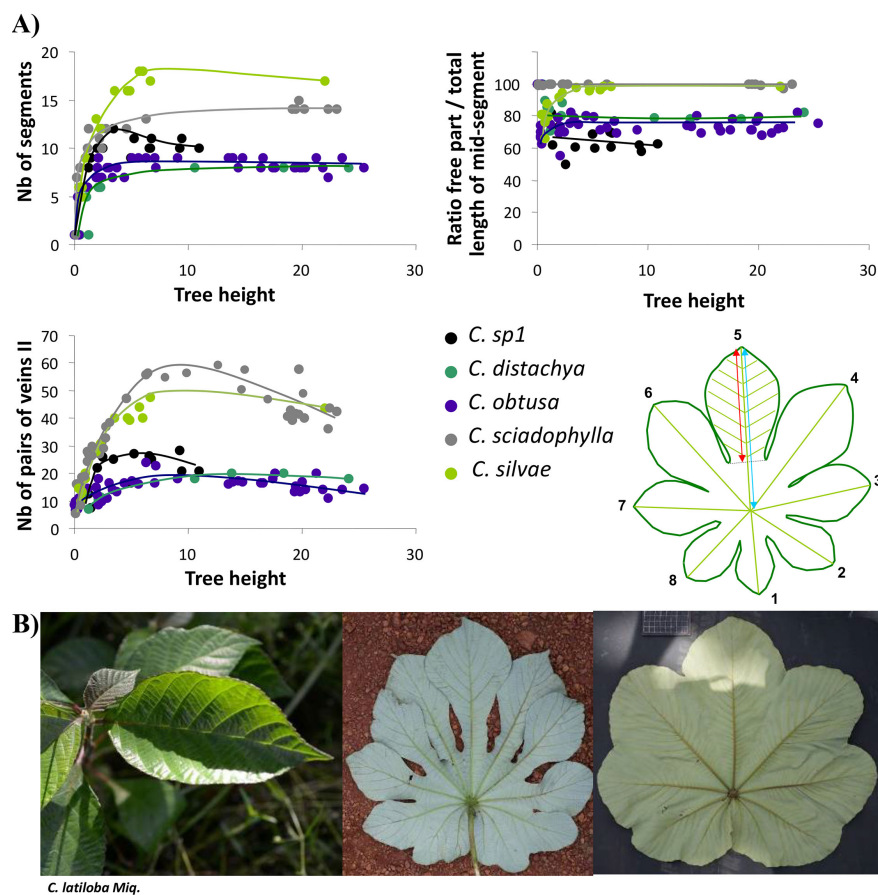


Figure 27 : A) Représentation des gradients morphogénétiques foliaires exprimée sur l'axe principal de 5 espèces distinctes : le nombre de lobes de la feuille, le ratio entre la partie libre du lobe principal et sa longueur depuis son insertion sur le pétiole, le nombre de paires de nervures latérales sur la partie libre du lobe principal. B) illustration photographique de ces gradients chez *C. latiloba* pour 3 stades de développement : plantule, subadulte et adulte.

Nous avons pu représenter l'évolution de chaque caractère morphologique en fonction du stade ontogénétique par espèce (**Fig. 27**). Une analyse multivariée montre que l'on peut globalement séparer les espèces au stade adulte. Par contre, en incluant les individus juvéniles, il apparaît que l'on sépare en premier lieu les individus selon leur stade de développement plutôt que par leur espèce. Nos descriptions morphologiques, qui concernaient dans un premier temps des arbres échantillonnés « à l'aveugle », n'incluaient qu'un nombre d'individus hybrides trop limité pour bien comprendre en quelle mesure ils partageaient des caractères parentaux et comment cela évoluait au cours de l'ontogénie. Il est cependant clair que si certains hybrides comme *C. silvae* x *C. obtusa* étaient identifiables par un expert (**Fig. 28**), la plupart des hybrides sont difficilement détectables et pouvaient représenter des morphotypes distincts.

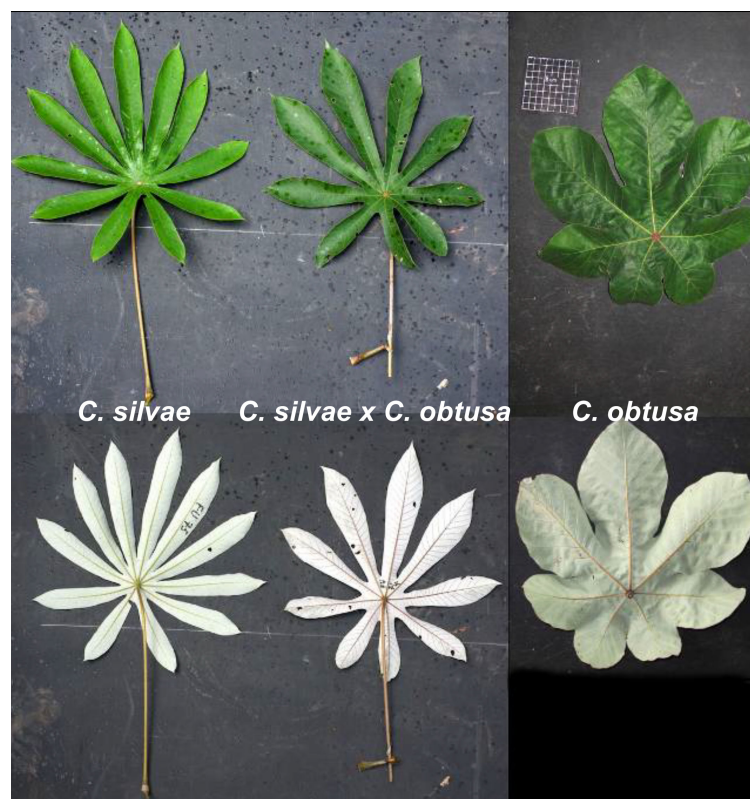


Figure 28 : Formes foliaires chez *C. obtusa* (à gauche), *C. silvae* (à droite) et leur hybride (au milieu).

Ceci est sans aucun doute à l'origine d'une surestimation historique du nombre d'espèces de *Cecropia*. L'hybridation et les changements morphologiques exprimés au cours de l'ontogénie sont sans aucun doute à l'origine d'une circonscription des espèces peu solide.

★ **Conclusion** – Ces résultats ouvrent de nombreuses questions sur la biologie des espèces et la dynamique de leurs populations en regard des forts taux d'hybridation des espèces. Par exemple, comment les espèces sont-elles maintenues avec des flux de gènes interspécifiques aussi fort ? Quel est le succès reproducteur des espèces et des hybrides dans différents environnements ? Les marqueurs mis au point s'avèrent efficaces pour identifier les espèces.

3. Projet de recherche

L'augmentation de la population humaine et la demande croissante en produits énergétiques, alimentaires et miniers modifient radicalement le paysage forestier tropical : les forêts secondaires se développent à un rythme sans précédent et représentent actuellement la moitié de la superficie restante des forêts tropicales (Chazdon, 2008). Bien que les mesures de conservation et de gestion des forêts anciennes soient essentielles, la connaissance de ces forêts secondaires est essentielle pour caractériser les services économiques et écosystémiques qu'elles peuvent fournir et les mécanismes sous-jacents à la succession forestière, qui sont essentiels pour la restauration de la forêt qu'elle soit naturelle ou assistée (Putz and Redford, 2010). Comme l'écologie des espèces pionnières est principalement résumée à leur tempérament héliophile et leur affiliation aux zones ouvertes et perturbées, les déterminants de leur aire de répartition naturelle restent souvent mal compris. Dans un contexte de changements globaux, où les aires géographiques des espèces se modifient à des vitesses et des échelles jamais observées jusqu'à présent (Feeley, 2011), il semble primordial d'anticiper le devenir des espèces pionnières en particulier et quel impact cela pourrait avoir sur la succession forestière. L'aire de répartition d'une espèce est fonction (i) de son histoire évolutive et de ses processus démographiques (ii) des facteurs abiotiques (paramètres physico-chimiques de l'environnement) et (iii) des facteurs biotiques (tels que la concurrence, la facilitation, la prédation, le mutualisme ou le parasitisme...). Dans ce contexte, il est essentiel de décrypter les déterminants évolutifs et écologiques qui façonnent la distribution des espèces, leur capacité de migration et leur plasticité phénotypique (Nicotra et al., 2010).

Mais si la biodiversité peut s'étudier à différentes échelles allant des gènes jusqu'aux écosystèmes, c'est bien l'espèce en particulier qui est l'unité fondamentale utilisée dans les recherches en biologie, écologie, biogéographie, biologie de la conservation... C'est parce qu'on reconnaît des espèces que l'on peut définir des politiques de gestion de notre environnement, distinguer ce qui est rare de ce qui est fréquent, identifier ce qui peut être exploité, cultivé, décider de ce qui doit être conservé ou éradiqué dans le cas d'invasions biologiques. Pourtant, même s'il est admis qu'il reste de nombreuses espèces de plantes à découvrir, en particulier sous les tropiques, les débats autour des différents concepts d'espèces et la manière de les circonscrire restent ouverts (Zachos, 2016).

L'approche la plus commune pour désigner des espèces consiste à regrouper des individus morphologiquement similaires (morpho-espèces). Cette démarche souvent qualitative se base parfois sur un nombre de collectes très réduit. Les taxons ainsi définis sont le résultat de l'expertise d'un taxonomiste, souvent spécialisé dans une famille, avec toute sa part d'objectivité. L'identification de groupes morphologiquement similaires peut se faire également en analysant statistiquement une matrice de données qualitatives et/ou quantitatives (voir 'taxonomie numérique' ; (Sneath and Sokal, 1973)). Cette démarche s'est souvent montrée efficace et permet d'aboutir à des résultats robustes ou des points de disjonction clairs sont établis entre les taxons (Webber and Woodrow, 2006b).

Le regroupement d'individus similaires morphologiquement s'est globalement avéré être un moyen très efficace de classer les taxons. En effet, les avancées méthodologiques récentes en systématique, incluant l'utilisation de marqueurs moléculaires, ont bien souvent soutenu et renforcé les descriptions originelles des morpho-espèces. Mais les limites de cette approche restent cependant bien connues. Différents individus d'une même espèce biologique peuvent présenter une variation de leur morphologie en fonction de l'environnement par plasticité phénotypique et/ou par adaptations locales (Duminil and Di

Michele, 2009). Au contraire, certaines espèces sont isolées d'un point de vue reproductif les unes des autres, répondant ainsi à la définition biologique de l'espèce, mais ne se distinguent pas d'un point de vue morphologique (espèces cryptiques ; (Carstens et al., 2013; Khan et al., 2017)). L'utilisation de marqueurs moléculaires parallèlement aux approches morphologiques classiques a considérablement amélioré la robustesse des travaux en systématique au cours de ces dernières décennies en permettant (i) de délimiter les espèces sur la base de l'interfertilité (4) et ii) d'établir des 'arbres génétiques' qui peuvent être associés à des 'arbres d'espèces' et comprendre l'histoire évolutive des espèces au sein de clade/grade (Knowles and Carstens, 2007). Cependant, il est également connu que pour les espèces diploïdes, différents gènes peuvent avoir différentes 'généalogies' rendant ainsi la correspondance entre 'arbres génétiques' et 'arbres d'espèces' parfois peu robuste (Sukumaran and Knowles, 2017). Il est ainsi surprenant de voir que dans le domaine de la systématique, les espèces sont le plus souvent utilisées comme brique élémentaire dans la reconstruction d'arbres phylogénétiques (quelques individus 'représentatifs' sont séquencés) alors que méthodes utilisées pour circonscrire les espèces et la robustesse de leur définition passent très souvent en second plan (Knowles and Carstens, 2007). Ainsi il existe toujours de véritables défis et enjeux dans la manière de délimiter les taxons. Plusieurs auteurs ont souligné l'importance de multiplier les points de vue dans une démarche qu'ils appellent taxonomie intégrative ou sont confrontés la morphologie, les marqueurs moléculaires, la dispersion géographique, l'écologie (p. ex. la niche ; (Rissler and Apodaca, 2007)) ou la phénologie des spécimens étudiés (Dayrat, 2005; Will et al., 2005; Pante et al., 2014; Edwards and Knowles, 2014).

La majeure partie des problématiques et enjeux introduits ci-dessus trouvent écho auprès de la tribu des Cecropieae qui comprend 5 genres (*Cecropia*, *Pourouma*, *Coussapoa*, *Musanga*, *Myrianthus*).

- (i) Le genre *Cecropia* est issu d'une radiation évolutive récente (Treiber et al., 2016). Les premières tentatives de résolution de la phylogénie se heurtent à une longue histoire d'hybridation et d'introggression qui posent problème quant au pouvoir résolutif des marqueurs moléculaires utilisés (Treiber et al., 2016; Gutiérrez-Valencia et al., 2017). Les travaux que nous avons pu mener en Guyane ont confirmé des taux d'hybridation importants avec des hybrides exprimant des caractères intermédiaires aux espèces parentales ou de nouveaux caractères [Pi28]. Les analyses phénétiques que nous avons menées dans le cadre de la thèse de X.B. Nguyen Le ont démontré la fragilité de la circonscription proposée par Berg et Franco pour certains taxons sans pouvoir apporter de nouvelle proposition satisfaisante en se basant uniquement sur la morphologie. L'histoire évolutive de ce genre qui semble regrouper un complexe d'espèce reste donc ainsi à élucider. Cette difficulté à définir et reconnaître des espèces est un frein majeur dans les nombreux domaines de recherche où sont étudiés les *Cecropia* (écologie, relations mutualistes, invasions biologiques, propriétés pharmaceutiques, etc.). Ce constat est également sans doute à faire pour *a minima* pour le genre *Pourouma* au sein de la tribu.
- (ii) Les genres *Cecropia*, *Musanga* et *Myrianthus* regroupent typiquement des espèces pionnières héliophiles de débuts de succession (Whitmore, 1990). Néanmoins, toutes les espèces de *Cecropia* par exemple peuvent s'installer dans différentes conditions (milieu plus ou moins ouvert, type de sol...), parfois en mélange, et jouent sans doute des rôles distincts dans les dynamiques de recolonisation après perturbation. Ce qui les différencie en termes de traits

d'histoire de vie et leur plasticité phénotypique sont peu connus. Pourtant, selon la manière dont ces espèces réagiront aux changements climatiques (p. ex. disparition, migration, trajectoire de développement modifiée) peuvent avoir des répercussions dramatiques sur la succession forestière et la résilience des écosystèmes forestiers (Qie et al., 2019).

- (iii) *Cecropia peltata* est inscrit sur la liste des 100 espèces les plus invasives au monde (Lowe et al., 2004). Plusieurs espèces de *Cecropia* et de *Pourouma* sont invasives en Afrique (e.g. Cameroun, Madagascar ; (Mckey, 1988)), en Asie (Indonésie, Malaisie ; (Sheil and Padmanaba, 2011; Conn et al., 2012; Chong et al., 2017)) et en Océanie (Australie). La reconnaissance des espèces, la caractérisation de leur niche écologique, le rôle potentiel de l'hybridation dans leur capacité d'adaptation, et la compréhension de leur développement et de sa plasticité sont essentiels pour comprendre les mécanismes de ces invasions et définir des politiques de gestion (Webber, Born, et al., 2011).
- (iv) Comme argumenté dans mon rapport de recherche, les représentants de cette tribu rassemblent de nombreuses propriétés intéressantes qui en font des modèles de choix pour étudier les relations entre structures-fonction et étudier comment changer d'échelle depuis la feuille vers le houppier ou depuis l'arbre vers les peuplements paucispécifiques qu'ils constituent.

Dans ce contexte, mon projet de recherche s'articule autour de 3 grands axes qui se situent naturellement dans la continuité de mes recherches menées autour du genre *Cecropia* : (i) l'étude de la systématique du genre *Cecropia* ; (ii) l'étude architecturale des relations structure-fonction et de la plasticité architecturale chez les Cecropieae et, à plus long terme (iii) une approche intégrative de l'évolution, l'écologie et le développement du genre *Cecropia*.

Néanmoins, l'étude de 'plantes modèles' prend tout son sens si cela ouvre des perspectives sur la compréhension de la biologie des plantes en général et la considération d'une plus grande biodiversité. Aussi, je me réserve dans ce projet un espace pour transposer mes questions de recherches, ou juste appliquer des méthodologies bien établies, dans des problématiques liées à la caractérisation de la diversité de l'architecture des plantes en particulier d'un point de vue fonctionnel. À titre d'illustration, c'est ce que j'ai pu faire au travers de la thèse de S. Levionnois portant sur l'étude des relations structure-fonction au sein de la pousse feuillée [R44, Pi29, Pi30].

3.1. Systématique du genre *Cecropia*

L'objectif général de cet axe est (i) d'améliorer les connaissances sur la systématique du genre *Cecropia* (circonscription, diversification et relations évolutives des espèces/génotypes) et (ii) de comprendre le rôle des déterminants de la répartition des espèces, tels que les facteurs évolutifs, historiques et abiotiques. Cet axe se concentre sur 3 questions principales :

Q1: Comment les différents concepts d'espèces peuvent-ils s'appliquer au genre *Cecropia* ? Peut-on mieux définir des espèces 'biologiques' par une approche en taxonomie intégrative et regrouper les individus en considérant conjointement leur morphologie, leur phénologie, leur écologie et leur génotype ?

Q2: Quelles espèces peuvent s'hybrider ensemble et dans quel contexte ? Quelles sont les relations phylogénétiques entre les espèces ?

Q3: Comment la répartition géographique des espèces peut être expliquée par des processus démographiques historiques et des facteurs environnementaux?

Faisabilité – Cet axe de recherche, que j'ai initié en 2012, s'inscrit clairement dans la durée avec une vision à long terme. Un premier choix stratégique fort a été d'investir initialement beaucoup de temps dans la confection d'une base de données sur les collections d'herbiers comme outil de travail central. Depuis une vingtaine d'années, la numérisation massive des planches d'herbier et la publication de bases de données globalisées (p. ex. Gbif) ont révolutionné l'usage de ces collections traditionnellement utilisées pour la taxonomie (Graham et al., 2004; Lavoie, 2013; Soltis, 2017). Comme les collectes sont associées à un lieu et une date, elles constituent une source d'information précieuse pour (i) déterminer les aires de distribution des espèces (Loiselle et al., 2007), qu'elles soient avérées ou potentielles, natives ou exotiques et avec des applications directes en biologie de la conservation (Nualart et al., 2017) ; (ii) déterminer les patrons phénologiques des espèces (p. ex. la date et la durée des périodes de floraison/fructification) (Borchert, 1996; MacGillivray et al., 2010; Zalamea et al., 2011; Davis et al., 2015). Les recherches dans ces deux domaines ont été particulièrement stimulées par les questionnements liés aux changements climatiques et son effet sur les aires de distribution des espèces. Ainsi, les échantillons d'herbiers constituent une ressource de premier ordre pour une recherche en taxonomie intégrative au travers de la morphologie, de la phénologie et de l'écologie des regroupements évalués (Raxworthy et al., 2007). Par ailleurs, de nombreuses études ont montré qu'il était également possible de génotyper des échantillons secs prélevés sur herbiers, ce qui constitue un gain de temps majeur par rapport à l'organisation de campagne de terrain.

Sous l'impulsion d'un premier projet déposé avec B. Webber au Cesab (et malheureusement non financé) et de la thèse de X.B. Nguyen, nous avons construit une base de données que nous avons nommée **Cecropi@net**. Dans cette base, nous avons aggloméré les informations suivantes pour (i) la liste de l'existant des spécimens d'herbiers conservé dans les herbiers internationaux et (ii) les échantillons de feuilles conservés en silicagel correspondant ou non à ces collectes en herbiers :

- Les informations classiques attachées aux numéros de collecte (auteur, numéro, date, lieu, espèce, auteurs et dates des déterminations successives...) ;
- La géolocalisation des collectes par des coordonnées cartésiennes attachées à une incertitude ;
- La description morphologique des spécimens au travers de 53 traits morphologiques ;
- Des photographiques de la vue générale des planches d'herbier et/ou de l'individu collecté dans son environnement naturel avant leur collecte ; des macrophotographies ; des images de fruits prises au SEM...

J'attire l'attention sur le fait que cette base de données n'est aucunement comparable en termes de qualité à l'information de ce que l'on peut récupérer sur le Gbif par exemple. Si les bases de données en ligne fournissent assez rapidement de nombreuses informations quant aux collections disponibles, parce qu'elle agglomère des sources d'informations différentes, elles contiennent de nombreuses données incohérentes ou erronées (Yesson et al., 2007; Newbold, 2010; Robertson et al., 2016). Plusieurs auteurs prennent pourtant ces données pour monnaie courante ((Gutiérrez-Valencia et al., 2017; Wan et al.,

2018) par exemple pour *Cecropia*), sans se soucier de la précision des déterminations botaniques, des marges d'erreur des géolocalisations et des multiples erreurs de manière générale que ces bases de données peuvent contenir. Ceci n'est en aucun cas une critique sur ces plateformes qui mettent à disposition une information incroyable dont nous nous sommes nous-mêmes servis pour identifier les collections et initialiser notre base de données. Mais, une critique ouverte sur l'utilisation brute de ces données sans aucune précaution sur les erreurs qu'elles peuvent contenir. Je défends ce point de vue parce que justement, nous avons effectué un travail extrêmement rigoureux de (i) recoupement de l'information disponible dans les différentes bases de données (p. ex. identifications des parts dans les différents herbiers et dans la monographie) et (ii) de vérification des géolocalisations par différents outils tout en associant une incertitude aux coordonnées attribuées. Ce travail très chronophage, nous a permis de nous rendre compte que les données brutes contenaient énormément d'erreurs et que des outils de 'nettoyage automatique' des données (p. ex le package R Biogeo ; (Robertson et al., 2016)) peuvent permettre de gagner du temps en vérifiant de manière ciblée les informations, mais ne se substituent pas à un travail de vérification manuel.

La base de données Cecropi@net intègre fait l'état aujourd'hui d'une liste de 8435 numéros de collectes en herbier et de 1227 numéros de collectes en silicagel (dont 18.5% sont associées à des herbiers et 40.9% à des photographies de terrain). Nous avons ainsi identifié 3100 collectes en herbier de plus que la liste établie dans la monographie. 53.8 % de ces collectes possèdent un géoréférencement que nous avons scrupuleusement vérifié/corrigé/établi pour 28% d'entre-elles en l'associant à une incertitude. Nous possédons des illustrations photographiques des planches d'herbiers pour 4529 numéros de collecte (54%) et des détails en macrophotographie (prises à l'occasion de nos séjours à P, CAY, BG, IAN, MG, U) pour 2273 d'entre-elles (27%). Nous avons décrit la morphologie de 333 collectes (4%) au travers d'une matrice comportant 53 caractères. Comme plusieurs planches/parts peuvent constituer un numéro de collecte, notre base de données contient 71560 images (planches d'herbier, photos de terrain, Photos de fruits au microscope électronique, etc.).

Nous avons déjà développé ou appliqué les méthodes nécessaires (i) aux analyses morphométriques (ii) à la caractérisation de la niche écologique ([R39] & thèse en cours de X.B. Nguyen Le [R45]) et (iii) à l'étude des patrons phénologique (Zalamea et al., 2011). La considération de ces trois points de vue simultanément dans une approche en taxonomie intégrative nous a déjà confortés dans la puissance d'une telle approche. Par ailleurs, les résultats que nous avons obtenus par une analyse en génétique des populations montrent que nous avons bien différencié les individus hybrides. À ce stade, il n'existe donc pas de mon point de vue de verrou méthodologique majeur pour développer cette thématique. Par contre, cet axe demande un effort important en production de données dans l'alimentation de la base de données Cecropi@net pour :

- (i) La description des traits morphologiques des spécimens (4% effectués aujourd'hui / 333 spécimens) ;
- (ii) L'attribution d'une géolocalisation et d'une incertitude (28 % effectués aujourd'hui / 2362 spécimens) ;
- (iii) La description/vérification du stade phénologique ;
- (iv) La vérification de la date de collecte ;

Mais les approches automatisées telles que les méthodes d'apprentissage automatique (deep learning) offrent des perspectives impressionnantes dans des tâches telles que l'identification d'espèces (Unger, 2016 ; Joly et al., 2017 ; Carranza-Rojas et al., 2017, 2018 ; Wäldchen et al., 2018), la reconnaissance de stades phénologiques (Lorieul et al., 2019) ou de traits morphologiques en particulier (Younis et al., 2018). Le calibrage et l'application de ces méthodes pour un remplissage semi-automatisé de notre base de données est ainsi une piste majeure de recherche que je compte suivre ces prochaines années.

Ce projet intègre également un travail de terrain pour l'échantillonnage des fragments de tissus en silicagel pour les analyses en génétique des populations ou l'établissement d'une phylogénie.

Programme - s'attaquer à un genre tel que *Cecropia* est un projet de recherche ambitieux peut vite constituer un temps plein à part entière. La monographie de Berg et Franco de 2005, publiée dans la collection Flora Neotropica, représente une somme de travail considérable qui est l'aboutissement de plus de 30 ans de carrière pour C.C. Berg (il publie sa première espèce, *C. silvae* en 1972).

La démarche scientifique que j'ai engagée sur ce sujet n'est pas une course en solitaire, mais a bel et bien pour but de coordonner une action internationale. La base de données Cecropi@net, construite sous Access, a pour vocation d'être partagée en ligne pour un travail collaboratif. Voici donc les trois grandes étapes que j'envisage par la suite :

- (i) La thèse de X. B Nguyen Le se terminant, et de retour à Montpellier après 7 années en Guyane française très orientées vers le terrain, nous en sommes à une phase de publication pour donner une lisibilité internationale à nos travaux. 5 articles sont prévus (i) le premier sur l'occurrence de l'hybridation en Guyane française (démontré par l'utilisation de SSR) et son influence sur la variabilité morphologique avec les gradients morphogénétiques exprimés au cours de l'ontogénie [Pi28] ; (ii) le second sur une analyse en taxonomie numérique révélant que dans beaucoup de cas, il est difficile de différencier clairement des espèces d'un point de vue morphologique ; (iii) un troisième sur l'utilisation de modèles de niche pour mettre en évidence des sous-populations au sein d'une espèce ayant des niches différentes et l'utilisation de cet outil comme aide à la circonscription des espèces (iv) un quatrième sur la démographie et la différenciation de la niche à une échelle locale entre *C. obtusa* et *C. sciadophylla* sur le dispositif de Paracou et (v) la publication de la clef d'identification que nous avons développés sous Xper2 sur la base de la monographie. Tous ces articles sont rédigés sous forme de chapitre de thèse de X.B. Nguyen Le et devraient pouvoir être valorisés rapidement.
- (ii) Le travail effectué nous permet d'ores et déjà de définir une feuille de route sur les zones géographiques à échantillonner en particulier pour des analyses en génétiques des populations telles que nous avons conduit en Guyane française. Par exemple, les différences morphologiques entre *C. concolor* et *C. engleriana* ne reposent que sur très peu de critères dans la monographie et ils apparaissent mélangés dans les analyses morphométriques. Il conviendrait d'étudier la structuration génétique des populations (i) sur la zone allant du sud-est du Pérou au nord-est de la Bolivie ainsi que (ii) dans l'état du Vichada à la frontière entre Colombie et Vénézuéla où ils sont en mélange avec *C. metensis* qui est également morphologiquement très proche. Il conviendrait également de focaliser sur *C. pachystachya* qui montre la plage de variation latitudinale la plus élevée (28°) et une variabilité

morphologique très forte ou 2 groupes distincts sont mis en évidence dans nos analyses morphométriques. Un effort de collecte serait également à faire au Brésil dans les états du Tocantins, état de 277621 m2 ou nous n'avons aucune trace de collectes, et du Mato Grosso, ou nous avons qu'une vingtaine de collectes pour 903358 m2. Une meilleure connaissance de la composition spécifique en *Cecropia* pourrait nous permettre de mieux comprendre des aires de répartition très discontinue comme *C. concolor* ou *C. pachystachya* par exemple.

Le but de cette seconde phase est donc de rentrer dans une phase de travail collectif en établissant des collaborations par l'ouverture de la base de données *Cecropi@net* à ceux qui voudraient participer à son alimentation. Nous rentrerons alors dans une phase d'aller-retour entre l'alimentation de la base de données et les analyses en routine afin d'orienter les missions de terrain et les études génétiques. D'ores et déjà, nous avons édité plusieurs protocoles pour aider à la réalisation d'un travail coordonné et homogène. La base de données sera ouverte aux collaborateurs proches, et nous alimenterons un site grand public sous Scratchpad (que nous avons déjà initialisé sous <http://cecropia.myspecies.info/>) et nous diffuserons la clef d'identification sous Xper3.

Ce travail de fond collectif nous amènera à construire collectivement une nouvelle monographie, au gré des avancées et en ligne dans un premier temps, et sur sous forme d'ouvrage à longue échéance.

À ce stade de ce projet, que je situe d'ici 2 ans, je chercherais à financer une thèse afin de dynamiser cette étape

- (iii) Lorsque des espèces et des populations seront bien établies au travers de notre approche intégrée, des individus représentatifs pourront être utilisés pour étudier les relations phylogénétiques et l'histoire évolutive de ce genre.

Intégration dans le projet de l'unité – De nombreux collègues à AMAP travaillent sur la systématique de différents groupes en dans de nombreuses régions du monde (Amérique du Sud, Afrique centrale, Nouvelle-calédonie...). AMAP est d'ailleurs en charge de la gestion des herbiers IRD de Cayenne (CAY) et Nouméa (NOU). C'est ainsi naturellement que je me suis affilié à 40% de mon temps dans le thème « Systématique et biogéographie des végétaux actuels et fossiles » animé par J. Munzinger (IRD) et A.-L. Decombeix (CNRS)⁶. Un des enjeux forts de ce thème est le partage des méthodes, afin de créer une dynamique collective, le risque étant de s'enfermer sur son modèle biologique. Mon projet de recherche ayant été orienté beaucoup sur la méthodologie jusqu'à présent dans cette thématique, je compte jouer un rôle actif dans ce domaine. Ainsi, à mon arrivée à AMAP, nous avons organisé avec J. Munzinger un séminaire sur les méthodes en taxonomie numérique mettant à profit les compétences de G. le Moguédec, statisticien à l'unité. Nous envisageons cette année de reconduire les méthodes en abordant la thématique de la taxonomie intégrative. Au-delà de ce thème sur la systématique en particulier, nous avons la chance à AMAP de regrouper des compétences très variées et plusieurs collègues travaillent sur la phénologie à différentes échelles (depuis l'individu jusqu'au couvert forestier) ou la caractérisation des habitats et des aires de répartition des espèces. Je discute activement avec P. Bonnet, qui est dans la direction scientifique du projet Pl@ntnet, sur les approches en 'deep learning' pour la détection

⁶ AMAP sera organisé pour le prochain contrat en axes et en thème de recherche (voir annexe X)

automatique de contenu sur les planches d'herbier par analyse d'image et avons déjà définis des pistes de recherche communes.

Collaborations – Ce projet mobilise plusieurs compétences disciplinaires et je l'ai de facto mené jusqu'à ce stade au travers de fortes collaborations.

Sur la réflexion scientifique et technique de cet axe, je travaille en étroite collaboration avec B. Webber (CSIRO, Australie) avec qui nous avons répondu à de nombreux AAP qui nous ont amenés à formaliser le projet et ses différentes actions. B. Webber a également un profil très pluridisciplinaire et travaille aussi bien sur la taxonomie (Webber and Woodrow, 2006a), les modèles de niche (Webber, Yates, et al., 2011; Webber et al., 2012) et les invasions biologiques (Webber and van Klinken, 2014). C'est dans ce dernier thème qu'il en est venu à s'intéresser au genre *Cecropia* celui-ci étant invasif en Australie (Webber, Born, et al., 2011; Conn et al., 2012). Je co-encadre actuellement avec B. Webber et O. Hardy (ULB, Belgique) la thèse de Claire Baudoux sur la dynamique invasive de *C. peltata* au Cameroun.

En ce qui concerne les approches moléculaires, j'ai initié les travaux sur *Cecropia* avec H. Caron (Ecofog, INRA), aujourd'hui à la retraite puis j'ai continué avec N. Tysklind (INRA, Ecofog). J'ai des échanges également avec M. Heuertz (INRA, Bordeaux) dont les programmes de recherche portent sur l'évolution collective des complexes d'espèce et l'importance de l'hybridation. Je travaille également étroitement avec O. Hardy, écologue et généticien des populations, du laboratoire « Évolution biologique et Écologie (EBE) » à l'Université Libre de Bruxelles (ULB).

En ce qui concerne les collaborations dans les pays d'où les *Cecropia* sont originaires, je garde de fortes connexions avec la Colombie (qui abrite la plus grande diversité de *Cecropia*) suite au projet Ecos-Nord que j'ai animé à la fin des années 2000 et notamment avec P.C. Zalamea dont j'ai encadré la thèse. En Argentine, où se trouve *C. pachystachya* au niveau de la partie la plus australe de l'aire de distribution du genre, nous avons travaillé avec J. Grosfeld et J. Punitieri sur l'architecture de cette espèce au travers de l'encadrement de la thèse de M. Kostlin. Ils constituent des interlocuteurs privilégiés aussi bien sur les travaux en architecture que sur la taxonomie. J'ai divers contacts au Brésil et dans divers herbiers que je saurai solliciter pour des collaborations lorsque nous ouvrirons la base donnée.

3.2. Étude architecturale des relations structure-fonction et de la plasticité phénotypique chez les *Cecropieae*

Comme abordé précédemment, je considère que les représentants des *Cecropieae* constituent d'excellents 'modèles' pour aborder des questions fondamentales majeures sur le fonctionnement des arbres, que ce soit aussi bien au travers d'approches expérimentales ou de modélisation.

Quelques propriétés remarquables - Dans les discussions que j'ai pu avoir avec mes collègues, j'ai pu prendre la mesure de la vision biaisée qu'ont généralement « les gens » sur les *Cecropia*. Ils sont vus comme des banalités de bords de route, n'excédant jamais une quinzaine de mètres pour un Dbh d'une quinzaine de centimètres... Bref, ce ne sont pas vraiment des arbres et leur étude ne saurait révéler des informations « transposables » au-delà du cas très particulier qu'ils représentent. Plus que cela, ils ne méritent pas d'être associés au respect que l'on accorde aux géants qui forment la forêt. En Guyane, cela correspond effectivement au portrait-robot de *C. palmata* qui ornent la route Nationale. Mais les *Cecropia* sont bel et bien des arbres avec toutes les adaptations que cela implique : tenir debout, faire monter la sève brute sur plusieurs dizaines de mètres, survivre plusieurs décennies... En effet, 15 espèces atteignent

plus de 30 m de haut et *C. insignis* et *C. marginalis* peuvent atteindre 40 m (Berg and Franco-Rosseli, 2005). En termes de durée de vie, les informations sont rares, mais les individus de *C. obtusa* ont vécu en moyenne une 15^{ème} d'année sur le dispositif de Paracou, mais l'on peut trouver des individus allant jusqu'à 25 en bord de piste ; les individus de *C. sciadophylla* ont vécu en moyenne ~18 ans, mais trouver des individus jusqu'à 35 est courant. La durée de vie la plus longue connue concerne *C. insignis* qui peut vivre jusqu'à une centaine d'année à Panama (Condit et al., 1993). Mais ce sont des arbres avec une structure assez simple et constituée d'un nombre d'axes et de feuilles réduits. Lorsque l'on s'intéresse à la surface foliaire, la variabilité intra-individuelle des traits foliaires (p. ex. feuilles de lumière vs feuilles d'ombre) ou la répartition de la biomasse dans les différents compartiments (p. ex. tronc, branche, feuille) chez un d'arbre lambda, on est obligé de procéder à des sous-échantillonnages et des extrapolations du fait de ses grandes dimensions. Alors que dans le cas des Cecropieae, on peut se permettre chez beaucoup d'espèces une description exhaustive de la structure (**Fig. 29**). On peut alors par exemple (i) s'intéresser aux sources de variation des traits et du fonctionnement des feuilles au sein du houppier (p. ex. leur âge, la saison à laquelle elles ont été allongées, leur hauteur physique par rapport au sol, leur position dans l'architecture) et comment changer d'échelle depuis le fonctionnement de la feuille vers le fonctionnement du houppier ; (ii) évaluer la pertinence de règles de sous-échantillonnages ; accéder à la biomasse de l'arbre et de ses différents compartiments... Par ailleurs, plusieurs marqueurs morpho-anatomiques associés à des régularités structurelles permettent de reconstruire le développement passé de la plante et aborder son développement d'un point de vue dynamique. En plus de ce que j'ai présenté précédemment sur l'analyse des fluctuations de longueur d'entre-nœuds et des positions des inflorescences ou des branches, une propriété intéressante est la bonne corrélation qu'il existe entre la taille de la moelle et la surface foliaire. Comme la moelle est mesurable en tout point de la plante, il est ainsi possible d'estimer la surface foliaire élaguée et dehors bien sûr des branches élaguées. En dernier lieu, les *Cecropia* expriment une croissance tantôt continue, tantôt rythmique lorsqu'on s'éloigne vers les latitudes élevées. De la même manière, la floraison peut être continue, bisannuelle, annuelle (Zalamea et al., 2011) et peut être même supra-annuelle (pers. obs. sur *C. silvae*). La ramification semble toujours rythmique en dehors de *C. ulei* qui est une espèce monocaule.

Diversité(s) au sein de la tribu – au-delà de la diversité architecturale et phénologique, les différentes espèces au sein de la tribu se distinguent par leur préférence environnementale. Toutes les espèces de *Cecropia*, considérées globalement comme héliophiles, ne se retrouvent pas forcément en plein découvert et certaines espèces comme *C. silvae* ou *C. pachystachya* sont capables de s'établir dans des petites trouées forestières quand d'autres (*C. palmata*, *C. peltata*) sont inféodées aux conditions de pleine lumière. Cette diversité se retrouve chez les *Pourouma* bien qu'ils soient globalement plus forestiers. Chez *Cecropia*, les espèces montrent également des préférences pour certains types d'habitats. *C. latiloba* et *C. membranacea* sont des espèces ripicoles avec des adaptations bien spécifiques (Parolin, 2002). *C. polystachya* et *C. strigosa* se rencontrent plutôt dans des milieux plus arides comme les savanes du Cerrado. *C. telenitida* se situe plutôt dans les forêts de nuages en altitude. *C. granvilleana* semblent inféodée aux zones humides rocailleuses sur les inselbergs du plateau des Guyane. Des espèces telles que *C. distachya*, *C. herthae*, *C. sciadophylla* semblent être plus 'forestières' et se retrouvent dans les forêts tropicales humides de basse altitude. Les genres de cette tribu se distinguent également par leur type biologique. *Coussapoa* regroupe majoritairement des espèces hémiepiphytes.



Figure 29 : Illustration de la diversité de la complexité structurelle chez l'arbre adulte pour 3 espèces de Cecropia.

Chez *Cecropia*, une tendance à germer sur des supports s'exprime aussi parfois chez certaines espèces (Correa and Fischer, 2016). Enfin, chez *Cecropia* et *Pourouma*, on retrouve des espèces myrmécophiles la question de la coévolution avec les fourmis est couramment soulevée (Treiber et al., 2016; Gutiérrez-Valencia et al., 2017)

Objectifs – Les objectifs de cet axe sont (i) de caractériser la diversité des traits d'histoire de vie (écologiques, architecturaux et fonctionnels) des représentants de cette tribu et (ii) de comprendre les mécanismes de coexistence entre les différents taxons au travers de l'étude de l'architecture et du fonctionnement des plantes.

Pour cela j'adopterai une approche intégrative du fonctionnement de l'arbre depuis l'organe (p. ex. la feuille) _ ou le compartiment (p. ex. le bois) _ jusqu'à la plante entière. Mon ambition est de mettre en évidence les processus fondamentaux qui guident le développement de l'arbre et les mécanismes clefs qui génèrent de la plasticité et des trajectoires de développement variées. Plus particulièrement, j'étudierai les mécanismes d'adaptation des espèces de *Cecropia* aux contraintes hydriques en considérant différentes échelles : l'effet du site, les fluctuations interannuelles du climat et la saisonnalité (fluctuations intra-annuelles du climat).

Je liste ici les différentes questions que j'aborde dans ce thème :

1. Quelle est la variabilité du fonctionnement foliaire à l'échelle intraspécifique en considérant à la fois des individus se développant dans des environnements différents, mais aussi la position de la feuille au sein de l'architecture de l'individu ? Quels sont les effets du contexte global de l'individu (p. ex. ressources minérales ou hydriques dans le sol), de l'environnement local de la feuille (p. ex. ressources lumineuses, limitation hydraulique engendrée par sa hauteur physique) ou de son âge ? En connaissance de la structure de l'arbre et de l'influence des facteurs énoncés ci-dessus, quelles règles sont-elles raisonnables d'appliquer pour changer d'échelle depuis le fonctionnement de la feuille jusqu'au fonctionnement de la couronne entière ?
2. Quelles sont les règles d'allocation entre la croissance primaire et la croissance secondaire (validation de la théorie du 'pipe-model', de la loi de Pressler et du principe de Da Vinci) et entre l'investissement dans les parties caulinaires et racinaires ?
3. Comment l'anatomie du bois s'ajuste-t-elle pour répondre à la fois aux contraintes hydrauliques et mécaniques ? Quelle est la coordination vasculaire (et de la fonction hydraulique associée) entre les tiges, pétioles et limbes ?
4. Quelle est l'autonomie fonctionnelle des structures et quelles sont les règles qui sous-tendent au processus d'élagage (perte des feuilles, des branches) ?
5. Quels sont les mécanismes sous-jacents aux fonctionnements périodiques observés tels que la floraison ou la ramification (facteurs endogènes et exogènes) ?
6. Dans quelle mesure, des traits 'fonctionnels', mesurés instantanément et en des points précis de la structure de l'arbre, sont des proxys de la performance actuelle de l'arbre et de sa trajectoire de développement ?
7. Quels traits montrent de la plasticité adaptative (c.-à-d. plasticité phénotypique qui accroît le fitness d'un génotype donné) ?

Ces différentes questions seront traitées (i) en replaçant le développement de l'individu dans une trajectoire ontogénétique (ii) en abordant la plasticité phénotypique au travers du développement

d'individus situés dans différentes conditions avec une caractérisation de leur génotype et (iii) en considérant les diversités des mécanismes au sein du genre avec l'étude d'espèces différentes avec des habitats variés. Pour synthétiser les connaissances acquises à différentes échelles, je poursuivrai l'approche en modélisation que j'ai initiée avec V. Letort (ECP, Paris) en (i) revisitant les hypothèses du modèle par rapport aux connaissances que nous avons acquises depuis sur la biologie des espèces ; (ii) calibrant le modèle pour les autres espèces présentes en Guyane française et (iii) analysant *in silico* les relations de compétition dans diverses configurations de mélanges d'espèces et sous différents environnements.

Faisabilité – durant ces sept années passées en Guyane, j'ai mis à profit la proximité avec le terrain en accumulant des jeux de données très complets (sur 5 espèces de *Cecropia* et 3 espèces de *Pourouma*) pour traiter ces questions. Ainsi, à ce stade de mon projet de recherche, le traitement de ces questions repose essentiellement sur de l'analyse de données. Le jeu de données certainement le plus remarquable est celui acquis durant le projet 'Amazomics' (resp. Ivan Scotti) qui a été un des projets structurants du labex Ceba. Ce projet a pour but d'étudier l'adaptation locale des espèces au travers du filtrage environnemental de certains génotypes et alimente directement les questions évoquées ci-dessus. Pour 80 individus de *C. obtusa*⁷ répartis sur 2 sites et 2 types de sols (podzols et sols ferrallitiques), nous avons décrit :

- (i) leur environnement global au travers (a) d'une description précise du profil pédologique de leur sol incluant le dosage de plusieurs minéraux et (b) l'acquisition des données météorologiques enregistrées par MétéoFrance couvrant la durée de vie de chaque individu ;
- (ii) le séquençage de leur transcriptome; (iii) une description précise de l'architecture des arbres permettant une reconstruction précise du développement passé de l'arbre et de sa phénologie reproductive ;
- (iii) un ensemble de traits 'fonctionnels' attachés à chacune des feuilles du houppier et permettant de travailler la question des facteurs qui sous-tendent à la variabilité intra-individuelle et interindividuelle des traits foliaires et du changement d'échelle depuis la feuille vers le houppier (p. ex. dimensions, LMA, dosage des minéraux ; assimilation, respiration, conductance stomatique pour un sous-échantillon d'une douzaine de feuilles),
- (iv) des descriptions du défilement de la tige et des propriétés du bois (mesures de densité, coupes anatomiques réalisées à plusieurs niveaux du tronc de l'arbre et dans les pétioles).

Ce programme sera également alimenté au travers de mon réseau de collaboration. Le travail que nous avons mené sur l'estimation de l'âge des *Cecropia* et des perturbations associées me vaut des sollicitations de collègues étrangers pour essayer d'appliquer cette méthode à partir des espèces de *Cecropia* locales. J'ai ainsi assisté des collègues brésiliens dans l'acquisition d'un jeu de données sur l'architecture de *C. pachystachya* dans l'état du Tocantin [Cn15]. J'assiste en ce moment un étudiant colombien dans une démarche similaire.

⁷ Arbres entre 15 et 25 mètres, avec un dbh allant jusqu'à 35 cm, un âge compris entre 7 et 23 ans et un houppier constitué entre 100 et 800 feuilles.

Intégration dans le projet de l'unité et collaborations – Cet axe de recherche s'intègre dans le thème 'architecture fonctionnelle' porté par J. Dauzat et s'inscrit dans les compétences historiques d'AMAP en termes de modélisation de l'architecture des plantes. Néanmoins, comme ce projet intègre une part importante d'écophysiologie, c'est naturellement que je continuerai mes collaborations avec mes collègues d'Ecofog (S. Coste, UG ; C. Stahl, INRA).

3.3. Vers une approche intégrative de l'évolution, l'écologie et le développement du Genre *Cecropia*

Les études comparatives de la morphologie des plantes sont des approches riches en enseignement pour étudier les processus écologiques et évolutifs au sein des espèces apparentées (Ackerly and Donoghue, 1998; Sposito and Santos, 2001b; Bruy et al., 2018). L'évolution des traits d'histoire de vie des taxons nécessite néanmoins d'être étudié par des approches intégratives couplant traits fonctionnels et structurels (Bruy et al., 2018). On retrouve dans la littérature cette démarche sur les *Cecropia* (Sposito and Santos, 2001a; b) ou sur les *Macaranga* qui jouent le même rôle écologique en Asie (Davies and Ashton, 1999; Davies, 2001). L'objectif de ce thème est de replacer ces traits d'histoires de vie sur une phylogénie pour comprendre comment l'écologie, l'architecture et le fonctionnement des représentants de cette tribu ont évolué.

Cet axe, qui est inféodé à l'établissement de relations phylogénétiques solides (axe 1), est donc plus lointain dans mon programme de recherche. Bien que je sois critique sur l'interprétation que l'on puisse faire de la phylogénie proposée par Gutiérrez-Valencia et al. (2017) en raison de la représentativité des spécimens choisis en termes d'espèces, cet article trace la voie en étudiant la manière dont les traits relatifs à la myrmécophilie se placent sur une phylogénie et sont associés à des paramètres environnementaux et les traits fonctionnels des espèces de la tribu sur une phylogénie afin de comprendre où se placent les innovations. À titre d'exemple, la stabilité du phyllochrone observé chez *C. obtusa* et *C. sciadophylla*, est un trait qui pourrait trouver son origine dans l'association mutualiste avec les fourmis. Comme les corps de Müller sont produits à la base des pétioles, une production régulière de feuille pourrait être un trait sélectionné, car il assure une production régulière de nourriture pour les hôtes de la plante. La contrepartie serait l'inféodation de la plante aux milieux ouverts, où les ressources lumineuses constantes permettent d'assurer une production de feuille stable.

Faisabilité et collaboration – La faisabilité de cet axe est directement inféodée aux progrès que nous pourrions faire dans l'axe 1 sur la systématique des *Cecropia*. Afin de considérer la tribu dans son ensemble, il devient aussi capital de s'intéresser aux autres genres de la tribu. Les genres *Pourouma* et *Coussapoa*, associés à une certaine diversité spécifique, sont à considérer en priorité. J'espère pouvoir 'en tâche de fond' pouvoir avancer sur l'étude de ces genres comme j'ai pu le faire au travers de stage étudiant du module FTH [R12, R16]. Mais je mise sur le fait que le cadre d'étude général de ce projet permette de susciter des collaborations puis des initiatives personnelles pour aborder l'étude de ces genres dans une vision unifiée à l'échelle de la tribu. Cet axe de recherche mobilise des compétences en sciences de l'évolution et il sera nécessaire de développer des collaborations solides dans ce projet interdisciplinaire. Le Labex Ceba, qui vient d'être renouvelé, constitue un espace d'échange scientifique de choix pour développer cette thématique.

4. Enseignement et formation

Les activités d'enseignement et l'encadrement d'étudiants, de tout niveau, ont toujours été pour moi indissociables de mon activité de recherche. Si cela m'est si important, c'est tout d'abord parce que l'enseignement nécessite un besoin de synthèse et de clarté qui me motive sans cesse à m'améliorer sur ces points essentiels, mais aussi à entretenir une culture scientifique générale. La réalisation de supports pédagogiques a toujours été pour moi une source d'épanouissement. Ensuite, c'est parce que je garde une idée extrêmement précise des interrogations que j'ai pu avoir tout au long de mon cursus et des états d'esprit que j'ai traversé durant ma formation. J'éprouve ainsi une certaine empathie et je prête volontiers une oreille à leurs questionnements divers sur leurs projets professionnels. J'ai eu l'occasion de me confronter à l'enseignement dès ma seconde année de thèse au travers de vacations (TP/TD) à l'université Montpellier II [E01]. Après avoir suivi le module de formation Forêt Tropicale Humide en 1999 organisé à l'époque par l'ENGREF, j'ai eu l'occasion l'année suivante d'enseigner dans cette même formation en prenant en charge les cours relatifs à l'architecture des plantes. Depuis cette date, j'ai toujours gardé un fort investissement dans cette formation au travers de cours magistraux en salle (morphologie et architecture des plantes, floristique, dynamique du littoral et des mangroves, phénologie), de travaux pratiques en forêt ainsi que dans l'encadrement d'un stage de deux semaines (1 semaine sur le terrain, 1 semaine d'analyse et rédaction en salle) sur des thématiques scientifiques alimentant mes projets de recherche [E05]. Je suis par ailleurs intervenu dans différentes formations : en licence professionnelle à l'université de Guyane [E04], à l'École Centrale de Paris [E07], à la formation des ingénieurs forestiers (AgrosParisTech, Nancy) [E06] ou bien dans le master BEE-BIOGET-écologie des forêts tropicales (AgroParisTech, Kourou) [E01]. Par ailleurs, ayant été formé très tôt au logiciel Amapmod, développé à l'UMR AMAP dans les années 90 (Godin and Caraglio, 1998) et pour lequel je suis devenu un spécialiste, j'ai accompagné de nombreux étudiants et chercheurs dans leur formation. C'est aussi ainsi que je suis intervenu dans plusieurs école-chercheurs dédiée à l'analyse et modélisation du développement architectural des plantes et l'utilisation d'Amapmod [E02, E03, E08]. Enfin, j'ai dispensé des cours de morphologie végétale et de floristique dans des formations professionnelles [E09, E10].

Moyennées sur ces dix-sept années d'activité, ma contribution à l'enseignement représente environ 76 heures équivalent TD⁸ par an, soit ~ 40 % de la charge d'enseignement d'un enseignant-chercheur. Tout comme les enseignements, j'ai très vite participé à l'encadrement scientifique de stagiaires en co-encadrant des DEA/Master dès 2003 puis des thèses dès 2007. Sans doute influencé par l'esprit du CIRAD et de l'Umr Amap très tournée vers les pays du Sud, j'ai beaucoup investi dans la formation d'étudiants étranger (Colombie, Argentine, Vietnam). De retour sur Montpellier, je souhaiterai m'investir dans les enseignements du Master BEE parcours Bioget dont j'ai vu sortir et encadré des étudiants fantastiques depuis sa création.

⁸ 1 heure de cours magistral (CM) = 1.5 h eq.TD ; 1 heure de travaux pratique (TP) = 2/3 h eq. TD.

5. Références bibliographiques

- ACKERLY, D.D. 1999. Self-shading, carbon gain and leaf dynamics: a test of alternative optimality models. *Oecologia* 119: 300–310.
- ACKERLY, D.D., AND M.J. DONOGHUE. 1998. Leaf Size, Sapling Allometry, and Corner's Rules: Phylogeny and Correlated Evolution in Maples (Acer). *The American Naturalist* 152: 767–791.
- BARALOTO, C., D. BONAL, AND D.E. GOLDBERG. 2006. Differential seedling growth response to soil resource availability among nine neotropical tree species. *Journal of Tropical Ecology* 22: 487–497.
- BARTHÉLÉMY, D., AND Y. CARAGLIO. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. 99: 375–407.
- BARTHÉLÉMY, D., C. EDELIN, AND F. HALLÉ. 1989. Some architectural aspects of tree ageing. *Annales Des Sciences Forestieres* 46: 5.
- BERG, C.C., AND P. FRANCO-ROSSELLI. 2005. Cecropia. *Flora Neotropica* 94: 1–233.
- BORCHERT, R. 1996. Phenology and Flowering Periodicity of Neotropical Dry Forest Species: Evidence from Herbarium Collections. *Journal of Tropical Ecology* 12: 65–80.
- BRIENEN, R.J.W., E. LEBRIJA-TREJOS, M. VAN BREUGEL, E.A.P. EREZ-GARCIA, F. BONGERS, J.A. MEAVE, AND M. MARTINEZ-RAMOS. 2008. The Potential of Tree Rings for the Study of Forest Succession in Southern Mexico. *Biotropica* 10.
- BRIENEN, R.J.W., P.A. ZUIDEMA, AND M. MARTINEZ-RAMOS. 2010. Attaining the canopy in dry and moist tropical forests: strong differences in tree growth trajectories reflect variation in growing conditions. *Oecologia* 163: 485–496.
- BRUY, D., T. HATTERMANN, L. BARRABÉ, A. MOULY, D. BARTHÉLÉMY, AND S. ISNARD. 2018. Evolution of Plant Architecture, Functional Diversification and Divergent Evolution in the Genus *Atractocarpus* (Rubiaceae) for New Caledonia. *Frontiers in Plant Science* 9: 619–17.
- BUISSART, F., Y. CARAGLIO, P. BORIANNE, M. GUEROULT, J. BEC, F. PAILLER, M. VENNETIER, ET AL. 2015. Pith: a new criterion for monitoring the architecture in Mediterranean pines. *Tree Physiology* 29: 1–10.
- BÜNTGEN, U., A. PSOMAS, AND F.H. SCHWEINGRUBER. 2014. Introducing wood anatomical and dendrochronological aspects of herbaceous plants: applications of the Xylem Database to vegetation science M. Palmer [ed.],. *Journal Of Vegetation Science* 25: 967–977.
- CALLAGHAN, T.V., B.A. CARLSSON, M. SONESSON, AND A. TEMESVARY. 1997. Between-year variation in climate-related growth of circumarctic populations of the moss. *Functional Ecology* 11: 157–165.
- CARSTENS, B.C., T.A. PELLETIER, N.M. REID, AND J.D. SATLER. 2013. How to fail at species delimitation. *Molecular Ecology* 22: 4369–4383.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., J. CHAVE, M. DUBOIS, J.-J. DE GRANVILLE, B. RIERA, AND C. VEZZOLI. 2003. Colonization front of the understorey palm *Astrocaryum sciophilum* in a pristine rain forest of French Guiana. *Global Ecology And Biogeography* 12: 237–248.

- CHAZDON, R.L. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Forest Science* 320: 1458–1460.
- CHOMICKI, G., M. COIRO, AND S.S. RENNER. 2017. **Evolution and ecology of plant architecture: integrating insights from the fossil record, extant morphology, developmental genetics and phylogenies**. *Annals of Botany* 1–37.
- CHONG, K.Y., M.B. RAPHAEL, L.R. CARRASCO, A.T.K. YEE, X. GIAM, VON BING YAP, AND H.T.W. TAN. 2017. Reconstructing the invasion history of a spreading, non- native, tropical tree through a snapshot of current distribution, sizes, and growth rates. *Plant Ecology* 1–13.
- COMTE, L. 1993. Rythmes de croissance et structure spatiale périodique d'arbres tropicaux. Exemple de cinq espèces de forêt Equatoriale. University Montpellier II, Montpellier.
- CONDIT, R., S.P. HUBBELL, AND R. FOSTER. 1993. Identifying fast-growing native trees from the neotropics using data from a large, permanent census plot. *Forest Ecology And Management* 62: 123–143.
- CONDIT, R., S.P. HUBBELL, AND R.B. FOSTER. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *American Journal of Botany* 65: 419–439.
- CONN, B.J., J.T. HADIAH, AND B.L. WEBBER. 2012. The status of *Cecropia* (Urticaceae) introductions in Malesia: addressing the confusion. *Blumea* 57: 136–142.
- CORREA, C.E., AND E. FISCHER. 2016. Bizarre *Cecropia pachystachya* (Urticaceae) hemiepiphytic growth on palms in the “Pantanal” wetland. *Brazilian Journal of Botany* 1–9.
- COSTA, G.M., E.P. SCHENKEL, AND F.H. REGINATTO. 2011. Chemical and pharmacology aspects of the genus *Cecropia*. *Natural Product communications* 6: 913–920.
- COSTE, S., J.C. ROGGY, G. SONNIER, AND E. DREYER. 2010. Similar irradiance-elicited plasticity of leaf traits in saplings of 12 tropical rainforest tree species with highly different leaf mass to area ratio. *Functional Plant Biology* 37: 342–355.
- DAVIDSON, D.W., AND D. MCKEY. 1993. Scientific Commons: Ant-plant symbioses in Africa and the neotropics : history, biogeography and diversity (1993), 1993 [Davidson, Diane W., McKey, Doyle].
- DAVIES, S.J. 2001. Tree mortality and growth in 11 sympatric *Macaranga* species in Borneo. *Ecology* 82: 920–932.
- DAVIES, S.J., AND P.M.S. ASHTON. 1999. Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Borneo. *American journal of botany* 86: 1786–1795.
- DAVIS, C.C., C.G. WILLIS, B. CONNOLLY, C. KELLY, AND A.M. ELLISON. 2015. Herbarium records are reliable sources of phenological change driven by climate and provide novel insights into species' phenological cueing mechanisms. *American journal of botany* 102: 1599–1609.
- DAYRAT, B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Botanical Journal of the Linnean Society* 85: 407–415.
- DE REFFYE, P., D. BARTHELEMY, P.-H. COURNEDE, AND M. JAEGER. 2008. Modélisation et simulation de l'architecture et de la production végétales. *Aux origines des plantes, T1, F. Hallé Ed.* 6: 22.

- DE WITTE, L.C., AND J. STÖCKLIN. 2010. Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it. 106: 859–870.
- 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*. *Die Naturwissenschaften* 96: 57–63.
- DETENNE, P., AND C. BARBIER. 1988. Rythmes de croissances de quelques essences de Guyane Française. *Revue Bois et Forêts des Tropiques* 63–76.
- DUMINIL, J., AND M. DI MICHELE. 2009. Plant species delimitation: A comparison of morphological and molecular markers. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 143: 528–542.
- DURAND, J.-B., Y. GUÉDON, Y. CARAGLIO, AND E. COSTES. 2005. Analysis of the plant architecture via tree-structured statistical models: the hidden Markov tree models. *New Phytologist* 166: 813–825. Available at: <http://www3.interscience.wiley.com/journal/118647279/abstract>.
- ECKSTEIN, D., AND F.H. SCHWEINGRUBER. 2009. Dendrochronologia—A mirror for 25 years of tree-ring research and a sensor for promising topics. *Dendrochronologia* 27: 7–13.
- EDELIN, C. 1977. Images de l'Architecture des Conifères. Université Montpellier II. Thèse de doctorat du 3ème cycle.
- EDELIN, C. 1984. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. *Université Montpellier II* 1–338.
- EDWARDS, D.L., AND L.L. KNOWLES. 2014. Species detection and individual assignment in species delimitation: can integrative data increase efficacy? *Proceedings Of The Royal Society B-Biological Sciences* 281: 20132765–20132765.
- FEELEY, K.J. 2011. Distributional migrations, expansions, and contractions of tropical plant species as revealed in dated herbarium records. *Global Change ...* 18: 1335–1341.
- FINE, P., AND C. BARALOTO. 2016. Habitat Endemism in White-sand Forests: Insights into the Mechanisms of Lineage Diversification and Community Assembly of the Neotropical Flora - Fine - 2016 - Biotropica - Wiley Online Library. *Biotropica*.
- FOLGARAIT, P.J., AND D.W. DAVIDSON. 1995. Myrmecophytic Cecropia: antiherbivore defenses under different nutrient treatments. *Oecologia* 104: 189–206.
- FOURCAUD, T., X. ZHANG, A. STOKES, H. LAMBERS, AND C. KOERNER. 2008. Plant growth modelling and applications: The increasing importance of plant architecture in growth models. 101: 1053–1063.
- GAGLIOTTI, A.L., AND S. ROMANIUC-NETO. 2017. A taxonomic revision of the genus *Pourouma* (Urticaceae). LAP LAMBERT Academic Publishing [ed.],. São Polo.
- GIANOLI, E., S. SENDOYA, F. VARGAS, P. MEJIA, R. JAFFE, M. RODRIGUEZ, AND A. GUTIERREZ. 2008. Patterns of Azteca ants' defence of Cecropia trees in a tropical rainforest: support for optimal defence theory. *Ecological Research* 23: 905–908.
- GODIN, C., AND Y. CARAGLIO. 1998. A Multiscale Model of Plant Topological Structures. *Journal Of Theoretical Biology* 1–46.

- GODIN, C., E. COSTES, AND H. SINOQUET. 1999. A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. 84: 343–357.
- GRAHAM, C.H., S. FERRIER, F. HUETTMAN, C. MORITZ, AND A.T. PETERSON. 2004. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 497–503.
- GUÉDON, Y., D. BARTHÉLÉMY, Y. CARAGLIO, AND E. COSTES. 2001. Pattern analysis in branching and axillary flowering sequences. *Journal Of Theoretical Biology* 212: 481–520.
- GUTIÉRREZ-VALENCIA, J., G. CHOMICKI, AND S.S. RENNER. 2017. Recurrent breakdowns of mutualisms with ants in the neotropical ant-plant genus *Cecropia* (Urticaceae). *Molecular Phylogenetics And Evolution* 111: 196–205.
- HALLE, F., AND R. MARTIN. 1968. Etude de la croissance rythmique chez *Hevea brasiliensis* Müll. Arg (Euphorbiaceae – Crotonoïdées). *Adansonia* Série 2: 475–503.
- HALLE, F., AND R.A.A. OLDEMAN. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. *Monographie de Botanique N°61*–38.
- HALLE, F., R.A.A. OLDEMAN, AND P.B. TOMLINSON. 1978. Tropical Trees and Forest: An architectural analysis. *Springer-Verlag* 1–228.
- HANSJÖRG DIETZ, AND I. ULLMANN. 1997. Age-determination of Dicotyledonous Herbaceous Perennials by Means of Annual Rings: Exception or Rule? *Annals of Botany* 80: 377–379.
- HARAGUCHI, A. 1996. Rhizome growth of *Menyanthes trifoliata* L. in a population on a floating peat mat in Mizorogaike Pond, central Japan. *Aquatic Botany* 53: 163–173.
- HEURET, P., C. MEREDIEU, T. COUDURIER, F. COURDIER, AND D. BARTHÉLÉMY. 2006. Ontogenetic trends in the morphological features of main stem annual shoots of *Pinus pinaster* (Pinaceae). *American journal of botany* 93: 1577–1587.
- HEURET, P., D. BARTHÉLÉMY, E. NICOLINI, AND C. ATGER. 2000. Analysis of height growth factors and trunk development in the sessile oak, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) in dynamic silviculture. *Canadian Journal of Botany* 78: 361–373.
- 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). *American journal of botany* 89: 1180–1187.
- JANZEN, D.H. 1973. Dissolution of Mutualism between *Cecropia* and Its Azteca Ants. *Biotropica* 5: 15–28.
- JOHNSTONE, J.F., AND G.H.R. HENRY. 1997. Retrospective Analysis of Growth and Reproduction in *Cassiope tetragona* and Relations to Climate in the Canadian High Arctic. *Artic and Alpine Research* 29: 459–469.
- JOMBART, T., S. DEVILLARD, AND F. BALLOUX. 2010. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC genetics* 11: 94.
- KHAN, G., M.O. GODOY, F.F. FRANCO, M.F. PEREZ, N.P. TAYLOR, D.C. ZAPPI, M.C. MACHADO, AND E.M. MORAES. 2017. Extreme population subdivision or cryptic speciation in the cactus *Pilosocereus jauruensis*? A taxonomic challenge posed by a naturally fragmented system. 1–13.

- KNOWLES, L.L., AND B. CARSTENS. 2007. Delimiting Species without Monophyletic Gene Trees. *Systematic Biology* 56: 887–895.
- KOCH, G.W., S.C. SILLETT, G.M. JENNINGS, AND S.D. DAVIS. 2004. The limits to tree height. *Nature* 428: 851–854.
- LACOINTE, A. 2000. Carbon allocation among tree organs: A review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science* 57: 521–533.
- LAURANCE, W.F., H.E.M. NASCIMENTO, S.G.W. LAURANCE, A.C. ANDRADE, P.M. FEARNside, J.E.L. RIBEIRO, AND R.L. CAPRETZ. 2006. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87: 469–482.
- LAVOIE, C. 2013. Biological collections in an ever changing world: Herbaria as tools for biogeographical and environmental studies. *Journal of PPEES Sources* 15: 68–76.
- LETORT, V., P. HEURET, P.C. ZALAMEA, E. NICOLINI, AND P. DE REFFYE. 2009. Analysis of Cecropia sciadophylla Morphogenesis Based on a Sink-Source Dynamic Model. *PMA091*–8.
- LETORT, V., P. HEURET, P.C. ZALAMEA, P. REFFYE, AND E. NICOLINI. 2011. Analysing the effects of local environment on the source-sink balance of Cecropia sciadophylla: a methodological approach based on model inversion. *Annals of Forest Science* 69: 167–180.
- LEVIONNOIS, S., N. TYSKLIND, E. NICOLINI, B. FERRY, V. TROISPOUX, G. LE MOGUEDEC, H. MOREL, ET AL. 2018. Low functional but large soil-related variations in growth trajectories characterise the widespread Neotropical tree Cecropia obtusa Trecul (Urticaceae). *BioRxiv*.
- LOISELLE, B.A., P.M. JØRGENSEN, T. CONSIGLIO, I. JIMÉNEZ, J.G. BLAKE, L.G. LOHMANN, AND O.M. MONTIEL. 2007. Predicting species distributions from herbarium collections: does climate bias in collection sampling influence model outcomes? *Journal of Biogeography* 0: 070908043732003–???
- LONGUETAUD, F., J.-M. LEBAN, F. MOTHE, E. KERRIEN, AND M. BERGER. 2004. Automatic detection of pith on CT images of spruce logs. *Computers and Electronics in Agriculture* 44: 107–119.
- LOUBRY, D. 1994. Phenology of deciduous trees in a french-guianan forest (5 degrees latitude north) - case of a determinism with endogenous and exogenous components. *Canadian Journal of Botany* 72: 1843–1857.
- LOWE, S., M. BROWNE, AND S. BOUDJELAS. 2004. 100 of the world's worst invasive alien species, a selection from the Global Invasive Species Database. A. The Invasive species Specialist Group [ed.],.
- LYNCH, A., R.W. BARNES, J. CAMBECEDES, AND R.E. VAILLANCOURT. 1998. Genetic evidence that Lomatia tasmanica (Proteaceae) is an ancient clone.
- MACGILLIVRAY, F., I.L. HUDSON, AND A.J. LOWE. 2010. Herbarium Collections and Photographic Images: Alternative Data Sources for Phenological Research. *I.L. Hudson, M.R. Keatley (eds.), Phenological Research* 425–461.
- MANGENET, T. 2013. Approche rétrospective des cycles phénologiques chez quelques espèces guyanaïses. Vers une nouvelle branche de la dendrochronologie ? Université de Montpellier.

- MARELL, A., AND E. LEITGEB. 2005. European Long-term Research for Sustainable Forestry: Experimental and Monitoring Assets at the Ecosystem and Landscape Level - Part 1 Country reports (Technical Report 3). G. D. P. E. Forestiers [ed.],.
- MATHIEU, A., V. LETORT, P.-H. COURNEDE, B.G. ZHANG, P. HEURET, AND P. DE REFFYE. 2012. Oscillations in Functional Structural Plant Growth Models. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena* 7: 47–66.
- MCKEY, D. 1988. *Cecropia peltata*, an introduced neotropical pioneer tree, is replacing *Musanga cecropioides* in southwestern Cameroon. *Biotropica* 20: 262–264.
- MOLES, A.T., D.I. WARTON, L. WARMAN, N.G. SWENSON, S.W. LAFFAN, A.E. ZANNE, A. PITMAN, ET AL. 2009. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology* 97: 923–932.
- MÜLLER, G. 2006. A New Frequency Analysis Method for Constructing Fire Histories from Flowering Events in Austral Grassrees (*Xanthorrhoea australis*) from Southern Victoria. *Geographical Research* 44: 339–347.
- NEWBOLD, T. 2010. Applications and limitations of museum data for conservation and ecology, with particular attention to species distribution models. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 34: 3–22.
- NICOLINI, E., D. BARTHÉLÉMY, AND P. HEURET. 2000. Influence of canopy density on architectural development of young sessile oak, *Quercus patraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) during forest regeneration. *Canadian Journal of Botany* 78: 1531–1544.
- NICOTRA, A.B., O.K. ATKIN, S.P. BONSER, A.M. DAVIDSON, E.J. FINNEGAN, U. MATHESIU, P. POOT, ET AL. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* 15: 684–692.
- NUALART, N., N. IBÁÑEZ, I. SORIANO, AND J. LÓPEZ-PUJOL. 2017. Assessing the Relevance of Herbarium Collections as Tools for Conservation Biology. 1–23.
- OLDEMAN, R.A.A. 1974. L'architecture de la forêt Guyanaise. O.R.S.T.O.M [ed.],. Paris.
- PANTE, E., C. SCHOELINCK, AND N. PUILLANDRE. 2014. From Integrative Taxonomy to Species Description: One Step Beyond. *Systematic Biology* 64: 152–160.
- PARDE, J. 1981. de 1882 à 1976/80 les places d'expérience de sylviculture du hêtre en forêt domaniale de Haye (Meurthe-et-Moselle). *Revue forestière française* 41–64.
- PAROLIN, P. 2002. Life history and environment of *Cecropia latilobain* Amazonian floodplains. *Rev. Biol. Trop.* 50: 531–545.
- PASSO, A., J.G. PUNTIERI, AND D. BARTHELEMY. 2002. Trunk and main-branch development in *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae): a retrospective analysis of tree growth. *Canadian Journal of Botany* 80: 763–772.
- PAULY, G., AND C. MORETTI. 2002. Utilization of an extract of a plant of the *Cecropia* genus. *BREVET* 1–7.
- PRADAL, C., S. DUFOUR-KOWALSKI, F. BOUDON, C. FOURNIER, AND C. GODIN. 2008. OpenAlea: a visual programming and component-based software platform for plant modelling. *Functional Plant Biology* 35: 751–760.

- PUTZ, F.E., AND K.H. REDFORD. 2010. The Importance of Defining “Forest”: Tropical Forest Degradation, Deforestation, Long-term Phase Shifts, and Further Transitions. *Biotropica* 42: 10–20.
- QIE, L., E.M. TELFORD, M.R. MASSAM, H. TANGKI, R. NILUS, A. HECTOR, AND R.M. EWERS. 2019. Drought cuts back regeneration in logged tropical forests. *Environmental Research Letters* 14: 045012–9.
- RAXWORTHY, C., C. INGRAM, N. RABISOA, AND R. PEARSON. 2007. Applications of Ecological Niche Modeling for Species Delimitation: A Review and Empirical Evaluation Using Day Geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology* 56: 907–923.
- RAYBACK, S.A., AND G.H.R. HENRY. 2005. Dendrochronological potential of the arctic dwarf-shrub *Cassiope Tetragona*. *Tree-Ring Research* 61: 43–53.
- RISSLER, L., AND J. APODACA. 2007. Adding More Ecology into Species Delimitation: Ecological Niche Models and Phylogeography Help Define Cryptic Species in the Black Salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Systematic Biology* 56: 924–942.
- ROBERTSON, M.P., V. VISSER, AND C. HUI. 2016. Biogeo: an R package for assessing and improving data quality of occurrence record datasets - Robertson - Ecography - Wiley Online Library. *Ecography*.
- RUEGER, N., A. HUTH, S.P. HUBBELL, AND R. CONDIT. 2009. Response of recruitment to light availability across a tropical lowland rain forest community. *Journal of Ecology* 97: 1360–1368.
- SABATIER, D., AND M.-F. PREVOST. 1989. Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane Française. *Bois et forêt des tropiques* 31: 31–55.
- SCHWEINGRUBER, F.H., AND U. BÜNTGEN. 2013. What is “wood” – An anatomical re-definition. *Dendrochronologia* 31: 187–191.
- SHARPE, J.M. 1993. Plant growth and demography of the neotropical herbaceous fern *Danaea wendlandii* (Marattiaceae) in a Costa Rican rain forest. *Biotropica* 25: 85–94.
- SHEIL, D., AND M. PADMANABA. 2011. Innocent invaders? A preliminary assessment of *Cecropia*, an American tree, in Java. *Plant Ecology & Diversity* 4: 279–288.
- SHIELS, A.B., J.K. ZIMMERMAN, D.C. GARCIA-MONTIEL, I. JONCKHEERE, J. HOLM, D. HORTON, AND N.V.L. BROKAW. 2010. Plant responses to simulated hurricane impacts in a subtropical wet forest, Puerto Rico. *Journal of Ecology* 98: 659–673.
- SHINOZAKI, K., K. YODA, K. HOZUMI, AND T. KIRA. 1964a. A quantitative analysis of plant form-the pipe model theory : II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Jap. J. Ecol* 14: 133–139.
- SHINOZAKI, K., K. YODA, K. HOZUMI, AND T. KIRA. 1964b. A quantitative analysis of plant form;the pipe model theory,1. *Jap. J. Ecol* 14: 97–105.
- SLEEN, P., C.C. SOLIZ-GAMBOA, G. HELLE, T.L. PONS, N.P.R. ANTEN, AND P.A. ZUIDEMA. 2013. Understanding causes of tree growth response to gap formation: $\Delta^{13}C$ -values in tree rings reveal a predominant effect of light. *Tree Physiology* 28: 439–448.
- SNEATH, P.H.A., AND R.R. SOKAL. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. San Francisco: WH Freeman.

- SOLTIS, P.S. 2017. Digitization of herbaria enables novel research. *American journal of botany* 104: 1281–1284.
- SPOSITO, T.C., AND F.A.M. SANTOS. 2001a. Architectural patterns of eight Cecropia (Cecropiaceae) species of Brazil. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 196: 215–226.
- SPOSITO, T.C., AND F.A.M. SANTOS. 2001b. Scaling of Stem and Crown in Eight Cecropia (Cecropiaceae) Species of Brazil. *American journal of botany* 88: 939–949.
- STEEGE, TER, H.T., N.C.A. PITMAN, D. SABATIER, C. BARALOTO, R.P. SALOMÃO, J.E. GUEVARA, O.L. PHILLIPS, ET AL. 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Forest Science* 342: 1243092–1243092. Available at: <http://gate1.inist.fr/login?url=http://bibliovie.inist.fr/>.
- SUKUMARAN, J., AND L.L. KNOWLES. 2017. Multispecies coalescent delimits structure, not species. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* 201607921.
- TAUGOURDEAU, O., J. DAUZAT, S. GRIFFON, S. SABATIER, Y. CARAGLIO, AND D. BARTHÉLÉMY. 2012. Retrospective analysis of tree architecture in silver fir (*Abies alba* Mill.): ontogenetic trends and responses to environmental variability. *Annals of Forest Science* 69: 713–721.
- TREIBER, E.L., A.L. GAGLIOTTI, S. ROMANIUC NETO, S. MADRINAN, AND G.D. WEIBLEN. 2016. Phylogeny of the Cecropieae (Urticaceae) and the Evolution of an Ant-Plant Mutualism. *Systematic Botany* 41: 56–66.
- VESTER, H.F.M. 1997. The trees and the Forest. The role of tree architecture in canopy development; a case study in secondary forests (Araracuara, Colombia). R. A. A. Oldeman, and A. M. Cleef [eds.], Proefschrift Universiteit van Amsterdam, Eburon P & L, Delft.
- VIOLLE, C., M.-L. NAVAS, D. VILE, E. KAZAKOU, C. FORTUNEL, I. HUMMEL, AND E. GARNIER. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.
- WAN, J.-Z., Z.-X. ZHANG, AND C.-J. WANG. 2018. Identifying potential distributions of 10 invasive alien trees: implications for conservation management of protected areas. 1–15.
- WEBBER, B.L., AND I.E. WOODROW. 2006a. Morphological analysis and a resolution of the *Ryparosa javanica* species complex (Achariaceae) from Malesian and Australian tropical rainforests. *Australian Systematic Botany* 19: 541–569.
- WEBBER, B.L., AND I.E. WOODROW. 2006b. Morphological analysis and a resolution of the *Ryparosa javanica* species complex (Achariaceae) from Malesian and Australian tropical rainforests. *Australian Systematic Botany* 19: 541.
- WEBBER, B.L., AND R.D. VAN KLINKEN. 2014. Invasive Plants in a Rapidly Changing Climate: An Australian. *Invasive Species and*
- WEBBER, B.L., C. BORN, B.J. CONN, J.T. HADIAH, AND P.C. ZALAMEA. 2011. What is in a name? That which we call *Cecropia peltata* by any other name would be as invasive? †. *Plant Ecology & Diversity* 4: 289–293.
- WEBBER, B.L., C.J. YATES, AND D.C. LE MAITRE. 2011. Modelling horses for novel climate courses: insights from projecting potential distributions of native and alien Australian acacias with correlative and

mechanistic models - Webber - 2011 - Diversity and Distributions - Wiley Online Library. *Diversity and*

- WEBBER, B.L., D.C. LE MAITRE, AND D.J. KRITICOS. 2012. Comment on "Climatic Niche Shifts Are Rare Among Terrestrial Plant Invaders." *Forest Science* 338: 193–193.
- WHITMORE, T.C. 1990. An Introduction to Tropical Rain Forests. Clarendon Press, Oxford.
- WILL, K.W., B.D. MISHLER, AND Q.D. WHEELER. 2005. The Perils of DNA Barcoding and the Need for Integrative Taxonomy V. Savolainen [ed.],. *Systematic Biology* 54: 844–851.
- WORBES, M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology* 87: 391–403.
- WORBES, M. 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics—a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia* 20: 217–231.
- YAN, H.-P., M.Z. KANG, P. DE REFFYE, AND M. DINGKUHN. 2004. A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependent growth. 93: 591–602.
- YESSON, C., P.W. BREWER, T. SUTTON, N. CAITHNESS, J.S. PAHWA, M. BURGESS, W.A. GRAY, ET AL. 2007. How Global Is the Global Biodiversity Information Facility? J. Beach [ed.],. *Plos One* 2: e1124–10.
- ZACHOS, F.E. 2016. Species Concepts in Biology. Springer, Cham.
- ZALAMEA, P.C., C. SARMIENTO, P.R. STEVENSON, M. RODRÍGUEZ, E. NICOLINI, AND P. HEURET. 2013. Effect of rainfall seasonality on the growth of *Cecropia sciadophylla*: intra-annual variation in leaf production and node length. *Journal of Tropical Ecology* 29: 361–365.
- ZALAMEA, P.C., 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. *Proceedings Of The Royal Society B-Biological Sciences* 278: 2437–2445.
- ZALAMEA, P.C., P. HEURET, C. SARMIENTO, M. RODRÍGUEZ, A. BERTHOULY, S. GUITET, E. NICOLINI, ET AL. 2012. The Genus *Cecropia*: A Biological Clock to Estimate the Age of Recently Disturbed Areas in the Neotropics B. Bond-Lamberty [ed.],. *Plos One* 7: e42643.
- ZIMMERMAN, J.K., S.J. WRIGHT, O. CALDERÓN, M.A. PAGAN, AND S. PATON. 2007. Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: the role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology* 23: 231.

6. Sélection d'articles significatifs

The Genus *Cecropia*: A Biological Clock to Estimate the Age of Recently Disturbed Areas in the Neotropics

Paul-Camilo Zalamea^{1,2,*}, Patrick Heuret^{3,7}, Carolina Sarmiento^{2,5}, Manuel Rodríguez², Anne Berthouly³, Stéphane Guitet^{6,7}, Eric Nicolini⁵, César Delnatte⁴, Daniel Barthélémy^{7,8}, Pablo R. Stevenson²

1 IRD, UMR AMAP (Botanique et bioinformatique de l'architecture des plantes), Montpellier, France, **2** Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Los Andes, Bogotá, Colombia, **3** INRA, UMR ECOFOG (Écologie des Forêts de Guyane), Kourou, French Guiana, **4** Museum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence, Aix-en-Provence, France, **5** CIRAD, UMR AMAP (Botanique et bioinformatique de l'architecture des plantes), Montpellier, France, **6** Office National des Forêts, DTRD, Cayenne, French Guiana, **7** INRA, UMR AMAP (Botanique et bioinformatique de l'architecture des plantes), Montpellier, France, **8** CIRAD, BIOS Direction, Montpellier, France

Abstract

Forest successional processes following disturbance take decades to play out, even in tropical forests. Nonetheless, records of vegetation change in this ecosystem are scarce, increasing the importance of the chronosequence approach to study forest recovery. However, this approach requires accurate dating of secondary forests, which until now was a difficult and/or expensive task. *Cecropia* is a widespread and abundant pioneer tree genus of the Neotropics. Here we propose and validate a rapid and straightforward method to estimate the age of secondary forest patches based on morphological observations of *Cecropia* trees. We found that *Cecropia*-inferred ages were highly correlated with known ages of the forest. We also demonstrate that *Cecropia* can be used to accurately date disturbances and propose twenty-one species distributed all over the geographical range of the genus as potential secondary forest chronometer species. Our method is limited in applicability by the maximal longevity of *Cecropia* individuals. Although the oldest chronosequence used in this study was 20 years old, we argue that at least for the first four decades after disturbance, the method described in this study provides very accurate estimations of secondary forest ages. The age of pioneer trees provides not only information needed to calculate the recovery of carbon stocks that would help to improve forest management, but also provides information needed to characterize the initial floristic composition and the rates of species remigration into secondary forest. Our contribution shows how successional studies can be reliably and inexpensively extended without the need to obtain forest ages based on expensive or potentially inaccurate data across the Neotropics.

Citation: Zalamea P-C, Heuret P, Sarmiento C, Rodríguez M, Berthouly A, et al. (2012) The Genus *Cecropia*: A Biological Clock to Estimate the Age of Recently Disturbed Areas in the Neotropics. PLoS ONE 7(8): e42643. doi:10.1371/journal.pone.0042643

Editor: Ben Bond-Lamberty, DOE Pacific Northwest National Laboratory, United States of America

Received: May 15, 2012; **Accepted:** July 11, 2012; **Published:** August 10, 2012

Copyright: © 2012 Zalamea et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: This research was supported by an Ecos-Nord-Colciencias and Paris 13 University grant (C08A01), and the Institut de Recherche pour le Développement (France) doctoral grant to PCZ. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: camilozalamea@gmail.com

‡ Current address: Smithsonian Tropical Research Institute, Ancón, Republic of Panama

Introduction

Neotropical forests are the greatest terrestrial reservoirs of biodiversity and carbon [1]. Despite prolonged attention of researchers to habitat degradation, forest fragmentation and deforestation [2], currently tropical forests are the most threatened ecosystems worldwide [3]. High rates of deforestation and selective logging in turn have resulted in a large increase in secondary forest areas [4]. The resilience of secondary forests is poorly understood, although Norden *et al.* [5] showed that secondary forests could serve as habitat refugia and biodiversity reservoirs of tree species from mature tropical forests.

A common problem with studies of secondary forest ecology and succession, however, has been uncertainty over stand age. Tropical secondary forest succession is a process that takes several decades, and to our knowledge, no continuous data on vegetation change are available for secondary forests over periods longer than 30 years. Consequently, the chronosequence approach, where disturbance ages of secondary forests are known, has been frequently used to study secondary forest dynamics [6]. Never-

theless, due to the difficulty of assessing the ages of secondary forest areas [7], there is a clear need for accurate and repeatable methodologies that allow us to date the age of disturbances over decadal time scales. More recently, attention has also been given to the need to monitoring and quantification of carbon sequestration processes to implement mechanisms for Reducing Emissions from Deforestation and Forest Degradation (REDD). However, one of the critical limitations in doing so is accurately estimating forests ages [8].

Currently, the most frequently used methods to date secondary forest are interviews of local people, use of remote-sensing techniques, probabilistic approaches based on tree growth rates, ¹⁴C dating, and tree ring analysis [7,9–10]. All of these methods have limitations [9]. For example, information from local people is not always available, and its accuracy is highly variable [7]. Remote sensing or ¹⁴C dating are inaccurate and/or expensive techniques that may only work when suitable material is available.

Here, we demonstrate that *Cecropia*, a widespread and abundant pioneer genus in the Neotropics, is an accurate chronometer for dating different types of disturbance. We base this demonstration

on a causal chain of previous observations, i.e. the *Cecropia* developmental periodicity allows predicting the age of individuals of this genus [11–12]. In secondary forests, the age of individuals of pioneer tree species reflects age of the forest and thereby age of the disturbance, since these species are incapable of germination following canopy closure [7]. In this study, we tested whether our estimation of *Cecropia* age based on two species and three different types of disturbance was reliable to the age of disturbance by studying the relationship between the estimated age of *Cecropia* and the real age of the disturbance. In addition, we propose twenty-one *Cecropia* species distributed all over the geographical range of the genus as potential chronometer species.

Materials and Methods

Ethics statement

Procedures and permits for measuring living *Cecropia* trees for the slash-and-burn agricultural sites in Colombia and French Guiana were approved and obtained from private local owners on each locality. Procedures and permits for measuring and handling living *Cecropia* trees on the gold mining sites and the forestry road were approved and obtained from the French Guiana ONF (*Office National des Forêts*), which is in charge of building the logging road-network and controlling the environment on the mining sites.

Study species

In this study, we focused on two *Cecropia* species characterized by different geographic distributions. *C. sciadophylla* is a widespread species distributed throughout the Amazon basin, the Llanos region of Colombia and Venezuela, and the Guiana shield, while *C. obtusa* has a limited distribution on the Guiana shield and lower Amazon basin [13].

Study area

We gathered data for three different types of disturbance: i) slash and burn agriculture, ii) a forestry road, and iii) gold mining sites. For the slash-and-burn agricultural sites, stand ages were obtained through interviews with local people, while for the forestry road and the mining sites, ages were obtained via the French Guiana ONF databases, ensuring the accuracy of the disturbance age. For the slash-and-burn chronosequences, data were gathered in three different sites, two in Colombia and one in French Guiana. i) The first Colombian chronosequence was located ~11 km from Leticia, in an agricultural matrix composed of mature forest, secondary forest, and native crop stands (*Huitoto* native community), located in the department of Amazonas (4°6'S, 69°57'W). The Leticia chronosequence was composed of 8 age classes between 2 and 18 yrs. old. ii) The second Colombian chronosequence was located at the municipality of La Primavera, a natural savanna located in the department of Vichada (5°24'N, 69°53'W); the landscape matrix was composed by savanna vegetation and gallery forest, where some years ago traditional slash-and-burn agricultural practices were developed. The stands established at La Primavera were composed of 5 age classes between 5 and 20 yrs. old. iii) The French Guiana chronosequence was located at Sparwine town in an agricultural matrix composed of mature forest, secondary forest, and native crop stands (near the border between French Guiana and Suriname, 5°16'N, 54°14'W). The Sparwine chronosequence was composed of 9 age classes between 1 and 14 yrs. old.

Data on the forestry road and mining disturbances were also gathered in French Guiana. The Counamama 60 km-long forestry road is located between the municipalities of Sinnamary and Iracoubo (5°18'N, 53°13'W). This road was constructed as an

access way for a logging concession. Its construction started in 1989 and finished in 2006; during the construction process, different sections were opened successively generating a chronosequence composed of nine age classes that varied between 1 and 17 yrs. old. The Coralie gold mining sites were located between the municipalities of Roura and Regina in French Guiana (4°29'N, 52°27'W). Six sites corresponding to 6 different age classes that varied between two and eight years old were chosen. In order to avoid any bias generated by the prior knowledge of stand ages, the real stand ages were always obtained after the estimation of *Cecropia* age.

Plant material and measurements

In the French Guianan localities a total of 122 individuals of *C. sciadophylla* and 287 individuals of *C. obtusa* were measured, while in the Colombian localities a total of 80 individuals of *C. sciadophylla* were measured. Only straight trees without any evident trauma were selected. Although *C. sciadophylla* and *C. obtusa* are the most abundant *Cecropia* species in French Guiana, the proportion of the two species is not the same in all sites. The abundance of *C. sciadophylla* individuals relative to *C. obtusa* individuals is lower in mining and slash-and-burn agricultural sites.

Previous studies of two species, *C. obtusa* and *C. sciadophylla*, showed a high annual periodicity in reproductive and branching processes, as well as an annual alternation of long and short nodes [11–12]. Throughout plant ontogeny and over a wide geographic gradient, our previous results show that the production of ~35 and ~23 nodes per year is a remarkably stable trait for *C. obtusa* and *C. sciadophylla*, respectively. These results have shown that the ages of individual trees can be estimated through observations of external morphology. This occurs because the scars of fallen leaves, inflorescences and branches remain visible along the trunk in *Cecropia* species (Fig. 1) [11–12]. In this study we will use our previous results as a background to test the hypothesis that *Cecropia* could be used as a biological clock to estimate the age of recently disturbed areas.

The protocol that we propose for estimating the age of *Cecropia* individuals is thus based on morphological description of the main axis from the base to the apex (Fig. 1). The protocol consists in dividing the total number of nodes on the main axis by 23 for *C. sciadophylla* or 35 for *C. obtusa* (Fig. 1). When trees are higher than 2–3 m the use of binoculars is necessary to count the number of nodes. In order to determine the accuracy of the counting of nodes using binoculars, the total number of nodes was counted in 91 individuals (56 *C. obtusa* and 35 *C. sciadophylla*) at the Counamama forestry road using binoculars, and then those individuals were felled and the total number of nodes was manually re-counted. Regardless of the *Cecropia* species, we found that the total number of nodes counted using binoculars was highly correlated with the actual total number of nodes (regression slope = 0.962, intercept = 0.172, $R^2 = 0.983$, $P < 0.001$). In addition, we observed that for *C. obtusa* and *C. sciadophylla* individuals, the number of nodes per axis was positively correlated with the number of nodes of the bearing axis above its insertion point, suggesting that the emission of new nodes occurs at the same rate in all axes of a given individual ([11,14]; see Fig. 1d). Thus, for dating purposes, if the main axis is dead or broken, it is possible to estimate the age by following the main axis and then counting nodes on a vigorous branch.

Generality

Given that annual flowering is one of the traits used to estimate the age of *C. obtusa* and *C. sciadophylla* individuals [11–12], it is crucial to determine whether our chronometric approach is likely

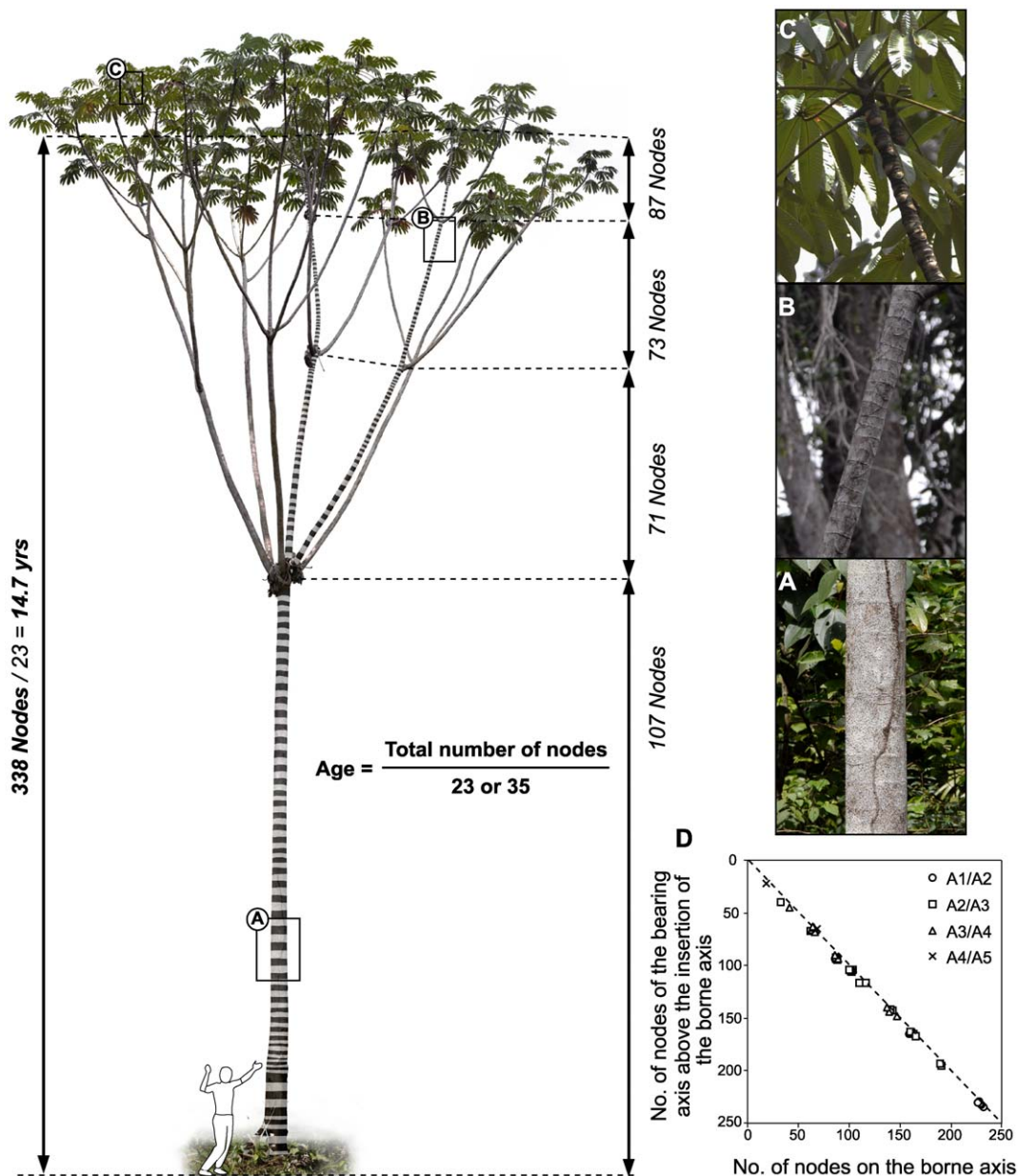


Figure 1. Tree silhouette showing a 14.7-years-old individual of *C. sciadophylla*. *Cecropia* age estimation protocol consists in dividing the total number of nodes on the main axis by 23 for *C. sciadophylla* or 35 for *C. obtusa*. In the pictures (a), (b), and (c) leaf and stipule scars are shown at different heights in the tree. (d) Relationship between the number of nodes on the borne axes (A_n) and that of their bearing axis (A_{n-1}) above their point of insertion, for the same individual. The comparison of A2 in relation to A1 is represented by circles, A3 in relation to A2 by squares, A4 in relation to A3 by triangles and A5 in relation to A4 by "x" symbols. The dotted line in the panel (d) represents the 1:1 line. The human silhouette represents a 1.8 m height scale.

doi:10.1371/journal.pone.0042643.g001

to be broadly applicable across *Cecropia* species. Zalamea *et al.* [15] used a herbarium dataset to characterize the reproductive phenology of 35 *Cecropia* species, and found that 21 of them are characterized by an annual flowering. Here we used this information, to generate the geographic distribution map of species presence. To do that, we divided the area comprised from 24°N to 31°S and from 104°W to 34°W into hexagons of 4° side, and then, based on 2244 herbarium vouchers, we mapped the presence of annually flowering species by hexagons using ArcMap [16].

Data analysis

The relationship between the estimated age of *Cecropia* and the real age of disturbances was assessed using linear-mixed effect models, including the locality of each tree as a random factor. We also included the following covariates as fixed effects: species, disturbance type, interaction between the real age of the disturbance and *Cecropia* species, and interaction between the real age of the disturbance and disturbance type. To determine a confidence interval for the correlation coefficient between the estimated *Cecropia* age and the real age of the disturbance, we performed a Pearson correlation analysis between paired samples,

and used a bootstrap procedure with 10000 replicates. *Cecropia* estimated age and real age of the disturbance were both square-root transformed to meet normality and homoscedasticity assumptions. We used restricted maximum likelihood estimation in the mixed-effect model, and two-tailed tests with a significance level set to $\alpha = 0.05$. All analyses were made in R software [version 2.13.1; 17] using the nlme [version 3.1; 18] package.

Results

We found that *Cecropia* estimated age was highly correlated with the disturbance real age ($F_{1,31} = 701.8$; $P < 0.001$; Pearson's correlation: $r^2 = 0.97$, $P < 0.001$; Fig. 2a), the slope is not different from 1 (slope = 1.04), and the intercept is different from zero (intercept = -0.26). This relationship was neither different between the two *Cecropia* species nor among the disturbance types (interaction P values ≥ 0.152). Although *Cecropia* estimated age and real age of the disturbance were both square-root transformed to meet normality and homoscedasticity assumptions, we also present untransformed data in figure 2b. To determine a confidence interval for the correlation coefficient between estimated *Cecropia* age and disturbance real age we performed a non-parametric bootstrap. The size of the confidence interval was very small (95% CI: 0.965–0.976), indicating that the uncertainty in our correlation coefficient is small.

Based on the presence of 21 *Cecropia* species that show annual flowering [15], we generated a distribution map to highlight some of the potential *Cecropia* chronometers available across the Neotropics (Fig. 3 and Table 1).

Discussion

The correlation coefficient of the relationship between *Cecropia* estimated age and disturbance real age was very close to one. Moreover, in a previous study Zalamea [14] showed that the production of new nodes is extraordinarily stable throughout plant ontogeny and among populations of *C. sciadophylla*, both within and among years. This stability was also observed despite a high variation in annual precipitation and a wide geographic range among the study sites, suggesting a strong genetic control and a weak climatic or environmental influence on the observed periodicity. Together, both results show the high potential of the genus *Cecropia* as a proxy to estimate the age of secondary forests in the Neotropics.

In the relationship between *Cecropia* estimated age and disturbance real age (Fig. 2), the intercept was negative and close to zero, suggesting a small lag in recruitment of *Cecropia* individuals after perturbation. In anthropogenic perturbations, such as slash-and-burn agriculture, mining exploitation, and road construction, soil is highly disturbed, and seed banks could be affected or eliminated. For example, fires lasting five hours, such as those commonly applied when clearing land for agriculture, are sufficient to eliminate the *C. sciadophylla* seed bank up to a depth of 15 cm (Zalamea & Stevenson unpublished data). *Cecropia* is common on disturbed areas affected by fire and mining, indicating that recruits may come from seed rain rather than soil seed bank. Thus, the small lag in recruitment could be a response by timing of disturbance relative to seed rain, yet this lag is no longer than a year. In Barro Colorado Island, Panama, most *C. insignis* germination occurred in natural gaps within the first year after gap opening [19], and in central Amazonia, *C. sciadophylla* and *C. purpurascens* form even-aged stands in gaps resulting from different land uses [20], suggesting that *Cecropia* recruitment occurs in a single pulse, early in the regeneration process. Although several factors could delay recruitment, the intercept close to zero show

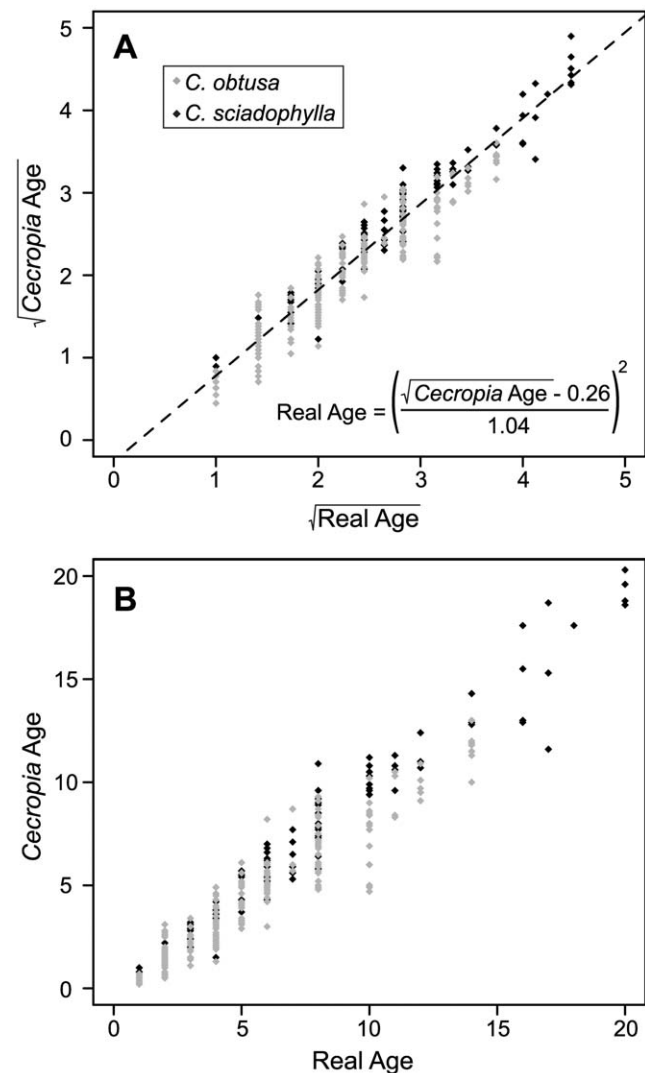


Figure 2. Relationship between the estimated age of *Cecropia* trees obtained using the age estimation protocol (see Fig. 1) and real age of disturbances determined using multiple datasets from local interviews and ONF information. (a) Both ages were square-root-transformed to meet normality and homoscedasticity assumptions. The dotted line represents the equation adjusted by the linear mixed-effect model. For ease of interpretation by the reader we also present the untransformed data in the panel (b). Black diamonds represent *C. sciadophylla* and grey diamonds represent *C. obtusa* individuals. For the Colombian sites we described 52 *C. sciadophylla* individuals at Leticia, while 28 were described at La Primavera. For the French Guiana sites, we described 20 *C. sciadophylla* and 137 *C. obtusa* individuals at Sparwine, 84 *C. sciadophylla* and 82 *C. obtusa* individuals at Counamama, and 18 *C. sciadophylla* and 68 *C. obtusa* individuals at Coralie (see the methods section for a detailed study site description).

doi:10.1371/journal.pone.0042643.g002

that this delay in our database, is short in time, usually a few months.

Our method is limited in applicability by the maximal longevity of *Cecropia* individuals. Assessing individual longevity in tropical trees is challenging [21–24], and in the case of *Cecropia* species, longevity data are scarce. In *Cecropia*, these estimations vary among 35 years for *C. obtusifolia* [9], 54 years for *C. sciadophylla* [25] and 96 years for *C. insignis* [26]. Although the oldest chronosequence used

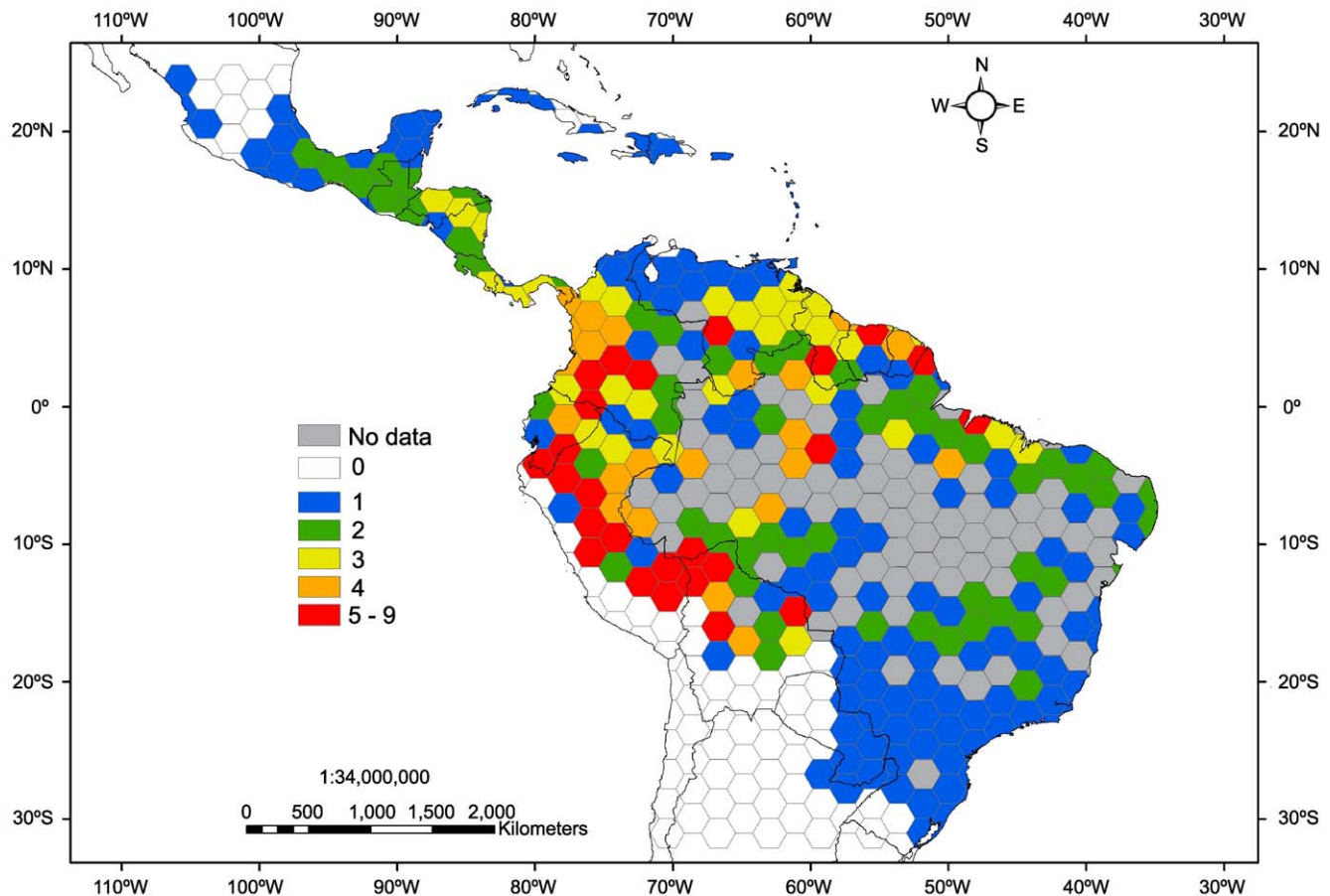


Figure 3. Geographic distributions of the annually flowering *Cecropia* species. The map illustrates the number of annually flowering *Cecropia* species identified by Zalamea et al. [15]. The colors represent the number of species present in each hexagon of 4° side (see Table 1 for a list of species).

doi:10.1371/journal.pone.0042643.g003

in this study was 20 years old, in a recent study we have dated a 34 years old *C. sciadophylla* individual in French Guiana [12]. Thus, at least for the first four decades after disturbance, the method described in this study provides very accurate estimations of secondary forest ages.

Although *Cecropia* is a widespread genus on the Neotropics, the method proposed here to estimate the age of disturbed areas could not be used yet for all the species of the genus. This is because we do not know how many nodes are produced per year for each *Cecropia* species. However, as flowering is one of the traits we used to estimate the age of *Cecropia* individuals in our previous studies [11–12], annual flowering periodicity suggests high potential for *Cecropia* species to become secondary forest chronometers, as it has been proposed for *C. obtusa* [11] and *C. sciadophylla* [12]. The distribution map of the annually flowering *Cecropia* species (Fig. 3) implies that the *Cecropia* dating method could be used across a wide geographical range (i.e. all the Neotropics). Preliminary results showed an annual growth periodicity for *C. angustifolia*, *C. ficifolia*, *C. insignis* and *C. distachya* (P.C. Zalamea and P. Heuret, unpublished data). These results reinforce the idea that *Cecropia* could be used as a chronometer to estimate the time since forest disturbance. Although this study was based in anthropogenic disturbances, this methodology could also be used to date natural gaps. However, the dense canopy occurring in natural gaps compared to anthropogenic disturbances complicates the *Cecropia* age estimation using binoculars (i.e. it is difficult to count all nodes

along the main axis). In such cases, an accurate estimation could be made using a destructive method.

The age of pioneer trees not only provides information needed to calculate the recovery of carbon stocks that would help to improve forest management [8], but also provides information needed to characterize the initial floristic composition and the rates of species remigration into secondary forest [5,7]. In addition, this information could be useful to establish differences in substrate or soil fertility among successional stands and to model secondary forest population dynamics [9,22]. In the current Neotropical scenario of forest fragmentation and degradation, little is known about the variability of responses from different primary forest to degradation effects [5,27]. Thus, our contribution shows how successional studies can be reliably and inexpensively extended without the need to obtain forest ages based on remote sensing data or potentially inaccurate interview data across the Neotropics. In addition, growth-monitoring studies in secondary forests in the Neotropics are scarce and recent, suggesting that integrative approaches that use chronosequences and permanent plots can provide the valuable knowledge urgently needed in the current portfolio of tools for secondary forests management.

Acknowledgments

We thank F. Bompy, A. Oddi, J. Migeot, E. Bahamon, M. Peuch, T. Wiesinger, J.B. Gratecap, B. Larcher, P. Nlungu, L. Roux, and J. S.

Table 1. List of *Cecropia* annual flowering species that could be used to date perturbations in the Neotropics.

Species	Distribution	Altitude (masl)	Range	Country presence*
<i>C. concolor</i>	Lower and central Amazon basin	0–600	Intermediate	Bol, Bra, Per
<i>C. distachya</i>	Throughout the Amazon basin	0–600	Wide	Bol, Bra, Col, Ecu, Fgu, Per, Ven
<i>C. engleriana</i>	Upper Amazon basin	0–700	Intermediate	Bol, Bra, Col, Ecu, Per, Ven
<i>C. insignis</i>	From Honduras to the Pacific coast of Ecuador	0–1400	Wide	Col, Cos, Ecu, Hon, Nic, Pan
<i>C. latiloba</i>	Guiana shield, Amazon and Orinoco basins	0–400	Wide	Bra, Bol, Col, Ecu, Fgu, Guy, Per, Sur, Ven
<i>C. longipes</i>	Eastern Panama and Northwestern Colombia	0–300	Local	Col, Pan
<i>C. montana</i>	Eastern slopes and foothills of the Andes	400–1500	Intermediate	Col, Ecu, Per
<i>C. mutisiana</i>	Upper Magdalena valley	500–1800	Local	Col
<i>C. obtusa</i>	Guiana shield and lower Amazon basin	0–500	Intermediate	Bra, Fgu, Guy, Sur
<i>C. obtusifolia</i>	From Mexico to the Pacific coast of Ecuador	0–1650	Wide	Bel, Col, Cos, Ecu, Gua, Hon, Mex, Nic, Pan, Sal
<i>C. pachystachya</i>	Southern fringes of the Amazon basin to Northern Argentina	0–1200	Wide	Arg, Bra, Par
<i>C. palmata</i>	Guiana shield, lower and central Amazon basin	0–300	Wide	Bol, Bra, Fgu, Sur
<i>C. pastasana</i>	From Colombia to Peru	900–2300	Intermediate	Col, Ecu, Per
<i>C. peltata</i>	From Mexico o Northern fringes of the Amazon basin	0–2000	Wide	Bel, Bra, Col, Cos, Gua, Guy, Jam, Mex, Nic, Pan, Sur, Tri, Ven
<i>C. polystachya</i>	From Peru to Bolivia	0–1800	Intermediate	Bol, Bra, Per
<i>C. purpurascens</i>	Central Amazon basin, near to Manaus	0–300	Local	Bra
<i>C. saxatilis</i>	Central Brazil to eastern Bolivia	200–1400	Intermediate	Bol, Bra,
<i>C. schreberiana</i>	Western Indies	0–1100	Wide	Cro, Cub, Doi, Dom, Gud, Hai, Pue, Jam, Joh, Luc, Mar, Mon, Sab, Tor, Vin
<i>C. sciadophylla</i>	Guiana shield, Amazon and Orinoco basins	0–1300	Wide	Bol, Bra, Col, Ecu, Fgu, Guy, Per, Sur, Ven
<i>C. strigosa</i>	From Northern Peru to Bolivia	400–1900	Intermediate	Bol, Per
<i>C. utcubambana</i>	Southern Ecuador to Southern Peru	400–2200	Intermediate	Ecu, Per

The list was taken from [15]. For each species, the distribution, altitude, geographic range and country presences were taken from [13] and personal observations.

*Arg = Argentina, Bar = Barbados, Bel = Belize, Ber = Bermuda, Bol = Bolivia, Bra = Brazil, Col = Colombia, Cos = Costa Rica, Cub = Cuba, Dom = Dominica, Ecu = Ecuador, Sal = El Salvador, Fgu = French Guiana, Gud = Guadeloupe, Gua = Guatemala, Guy = Guyana, Hai = Haiti, Hon = Honduras, Jam = Jamaica, Mar = Martinique, Mex = Mexico, Mon = Monserrat, Net = Netherland Antilles, Nic = Nicaragua, Pan = Panama, Par = Paraguay, Per = Peru, Pue = Puerto Rico, Doi = Dominican Republic, Sab = Saba, Cro = St. Croix, Joh = St. John, Luc = St. Lucia, Vin = St. Vincent, Sur = Suriname, Tor = Trotola, Tri = Trinidad, and Ven = Venezuela.

doi:10.1371/journal.pone.0042643.t001

González for their assistance in the field. We are grateful to F. Munoz for enlightening discussions during data analyses and to C. Pedraza for his help in elaborating the map shown in Fig. 3. We thank J. Dalling, C.E.T. Paine, D. McKey, H. Beeckman, and J.P. Gómez for comments on an earlier version of this manuscript. We thank B. Bond-Lamberty and two anonymous reviewers. We also thank the *Office National des Forêts* in French Guiana and the local people at Leticia, La Primavera, and Sparwine who provided us the real disturbance ages from the studied sites.

References

- Malhi Y, Baker T, Phillips O, Almeida S, Alvarez E, et al. (2004) The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biol* 10: 563–591.
- Bawa KS, Dayanandan S (1997) Socioeconomic factors and tropical deforestation. *Nature* 386: 562–563.
- Laurance WF (2007) Have we overstated the tropical biodiversity crisis? *Trends Ecol Evol* 22: 65–70.
- Wright J (2005) Tropical Forests in a Changing Environment. *Trends Ecol Evol* 20: 553–560.
- Norden N, Chazdon RL, Chao A, Jiang Y-H, Vilchez-Alvarado B (2009) Resilience of tropical rain forests: Tree community reassembly in secondary forests. *Ecol Lett* 12: 385–394.
- Chazdon RL, Letcher SG, van Breugel M, Martínez-Ramos M, Bongers F, et al. (2007) Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Phil Trans R Soc B* 362: 273–289.
- Brienen RJW, Lebrija-Trejos E, van Breugel M, Pérez-García EA, Bongers F, et al. (2009) The potential of tree rings for the study of forest succession in southern Mexico. *Biotropica* 41: 186–195.
- Sanchez-Azofeifa GA, Castro-Esau KL, Kurz WA, Joyce A (2009) Monitoring carbon stocks in the tropics and the remote sensing operational limitations: from local to regional projects. *Ecol Appl* 19: 480–494.
- Martínez-Ramos M, Alvarez-Buylla ER (1998) How old are tropical rain forest trees? *Trends Plant Sci* 3: 400–405.
- Neeff T, Lucas RM, dos Santos JR, Brondizio ES, Freitas CC (2006) Area and age of secondary forests in Brazilian Amazonia 1978–2002: an empirical estimate. *Ecosystems* 9: 609–623.
- Heuret P, Barthélémy D, Guédon Y, Coulmier X, Tancre J (2002) Synchronization of growth, branching and flowering processes in the South American tropical tree *Cecropia obtusa* (Cecropiaceae). *Am J Bot* 89: 1180–1187.
- Zalamea P-C, Stevenson PR, Madriñán S, Aubert P-M, Heuret P (2008) Growth pattern and age determination for *Cecropia sciadophylla* (Urticaceae). *Am J Bot* 95: 263–275.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: PCZ PH PRS DB. Performed the experiments: PCZ MR CS SG CD EN. Analyzed the data: PCZ AB. Contributed reagents/materials/analysis tools: PCZ PH PRS SG. Wrote the paper: PCZ. Intellectual support and editorial input: PH CS PRS.

13. Berg CC, Franco P (2005) Flora Neotropica Monograph 94. *Cecropia*. Organization for Flora Neotropica. Bronx, NY: The New York Botanical Garden Press.
14. Zalamea P-C (2010) *Cecropia* growth pattern periodicity: could a Neotropical genus be a good biological clock to estimate the age of disturbed areas? Ph.D. thesis, Université Montpellier 2, France.
15. Zalamea P-C, Munoz F, Stevenson PR, Paine CET, Sarmiento C, et al. (2011) Continental-scale patterns of *Cecropia* reproductive phenology: Evidence from herbarium specimens. *Proc R Soc B* 278: 2437–2445.
16. ESRI (2008) *ArcMap 9.3*. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute, Inc.
17. R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available: <http://www.Rproject.org>. Accessed 2012 Jul 23.
18. Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, the R Core Team (2009) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-92.
19. Brokaw N (1987) Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *J Ecol* 75: 9–19.
20. Mesquita RCG, Ickes K, Ganade G, Williamson GB (2001) Alternative successional pathways following deforestation in the Amazon Basin. *J Ecol* 89: 528–537.
21. Terborgh J, Flores C, Mueller P, Davenport L (1997) Estimating the ages of successional stands of tropical trees from growth increments. *J Trop Ecol* 14: 833–856.
22. Chambers J, Higuchi N, Schimel J (1998) Ancient trees in Amazonia. *Nature* 391: 135–136.
23. Martinez-Ramos M, Alvarez-Buylla ER (1999) Reply to Chambers and Trumbore... Tropical rain forest tree life-history diversity calls for more than one aging method. *Trends Plant Sci* 4: 386.
24. Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Condit R, D'Angelo S, et al. (2004) Inferred longevity of Amazonian rainforest trees based on a long-term demographic study. *Forest Ecol Manag* 190: 131–143.
25. Korning J, Balslev H (1994) Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *J Trop Ecol* 10: 151–166.
26. Condit R, Hubbell S, Foster R (1993) Identifying fast-growing native trees from the Neotropics using data from a large, permanent census plot. *Forest Ecol Manag* 62: 123–143.
27. Lugo AE (2009) The emerging era of novel tropical forests. *Biotropica* 41: 589–591.

Dating branch growth units in a tropical tree using morphological and anatomical markers: the case of *Parkia velutina* Benoist (Mimosoïdeae)

Eric Nicolini · Jacques Beauchêne · Benjamin Leudet de la Vallée · Julien Ruelle · Thomas Mangenet · Patrick Heuret

Received: 13 October 2011 / Accepted: 8 December 2011 / Published online: 18 January 2012
© INRA / Springer-Verlag France 2012

Abstract

• **Context** In tropical areas, studies based on the retrospective analysis of tree development have focused principally on growth ring research. The interpretation of primary growth markers is overlooked although it opens perspectives to provide long time-series on tree-crown development.

• **Aims** This study focused on *Parkia velutina*, an emergent tree of neotropical rain forests. Our objectives were (1) to characterize the phenological cycle of this species, and (2) to identify temporally interpretable morphological and anatomical markers.

Handling Editor: Gilbert Aussenac

Contribution of the co-authors E.N. and P.H. designed the study; E.N. supervised the work and coordinated the project; E.N., B.L. and T.M. carried out the tree census; B.L., E.N. J.B. and J.R. collected field samples; E.N. and B.L. studied tree morphology; J.R., J.B. and E.N. studied tree anatomy; T.M. analyzed climate typology; E.N., P.H. and J.R. wrote the paper; all the authors discussed the results and commented on the manuscript.

E. Nicolini (✉) · T. Mangenet
Unité Mixte de Recherche CIRAD-CNRS-INRA-IRD-Université Montpellier 2 “botAnique et bioinforMatique de l’Architecture des Plantes” (AMAP),
BP 701, Kourou 97387, French Guiana
e-mail: eric-andre.nicolini@cirad.fr

J. Beauchêne · B. L. de la Vallée
CIRAD, UMR ECOFOG,
BP 701, Kourou 97387, French Guiana

J. Ruelle · P. Heuret
INRA, UMR ECOFOG,
BP 701, 97387 Kourou, French Guiana

T. Mangenet
INRA, UMR AMAP,
TA A-51/PS2,
Montpellier 34398, France

• **Methods** We collected dominant branches in 14 adult trees and identified growth markers that limit longitudinal and radial increments. We coupled this approach with a 2-year phenological survey of 20 trees.

• **Results** Leaf shedding, growth unit elongation and growth ring formation define the phenological cycle. At tree scale, this cycle is synchronous and affects all axes. At population scale, trees can be desynchronized. This cycle is annual despite some slight variability. Successive growth units and growth rings are easily identifiable.

• **Conclusion** Dating a branch by counting the number of growth units or growth rings is possible in many years with a reasonable error. Nevertheless, estimating their precise month of formation in order to study climatic influences remains difficult.

Keywords Crown development · Deciduousness · Dendrochronology · French Guiana · Growth ring · Phenology · Tree architecture · Wood anatomy

1 Introduction

Plant phenology can be defined as the study of the timing of recurring biological events, their causes with regard to biotic and abiotic forces, and the relationship between phases in the same or in different species (Leith 1974). In temperate areas, winter influences the growth phenology of trees by imposing an annual rest period and a rhythmic annual growth period for both deciduous and evergreen species. However, yearly growth may occur in one or more longitudinal increments depending on the species, on the ontogenetical age of the individual, and on axis position in the crown (Barthélémy and Caraglio 2007). Consequently, the axis length portion extended in any one year can be made up

of a variable number of longitudinal increments of growth units (GUs; Hallé and Martin 1968). The different GUs are generally easy to identify on the stem (Barthélémy and Caraglio 2007). When several successive GUs are formed in the same annual vegetative cycle, they most often present distinctive features: it is often easy to distinguish between spring shoots and summer or additional shoots (Nicolini 2000; Heuret et al. 2003; 2006). While the annual cycle of primary growth can be broken down into intra-annual sub-cycles, only one period of thickening generally occurs in a year, giving rise to a single growth ring (GR) per year. These morphological and anatomical markers make it possible to interpret retrospectively the growth of the tree in each successive past year, determine tree age (Heuret et al. 2000; Passo et al. 2002), and understand the temporal expression of growth, branching and flowering processes (Heuret et al. 2006).

In less seasonal wet tropical forests, environmental cues (T°C, light and rainfall) are not so restrictive. Highly diverse phenological patterns reflect the huge diversity of trees present in these ecosystems. Tropical phenological studies have focused primarily on leaf shedding patterns, flowering/fruiting patterns (Reich 1995; Newstrom et al. 1994; Sakai 2001; Kushwaha et al. 2010) and the identification of annual rings in wood (Worbes 1995, Rozendaal and Zuidema 2011). We hold that research in tropical plant phenology could be improved considerably by considering three main points that are generally not taken into account in scientific studies. First, the temporal interpretation of growth by means of a retrospective analysis of plant structure is restricted generally to the counting of annual rings, and markers of primary growth or flowering processes are not considered (but see Heuret et al. 2003; Zalamea et al. 2008). Second, the entire tree is most often considered, and organization inside the crown (e.g., synchronism of the different axes) is overlooked. Third, primary and secondary growths, and flowering, are often considered separately, with no coordinated vision of the trade-off and dependencies between these processes (but see Loubry 1994 and O'Brien et al. 2008). Our knowledge of the spatial/temporal distribution of longitudinal increments in the crown, and the spatial/temporal pattern of radial increments in tropical trees, is still limited.

A better understanding of how growth (elongation, thickening), branching and flowering processes are coordinated over time inside the crown, and of associated morpho-anatomy, is essential for the long-term retrospective analysis of tree development and any analysis of the causes of the variations observed. Faced with the necessity to characterize plant responses to climate change, these retrospective analyses, which provide access to long-term growth series, will be essential as complements to data from permanent plots.

In this paper we attempt to fill the gaps in our knowledge of growth, branching and flowering coordination by means

of a novel approach coupling (1) a retrospective analysis of longitudinal/radial increments in both crown and trunk, and (2) a phenological crown survey over 33 months. We focused our work on a well known tree of neotropical wet forests, *Parkia velutina* Benoist (Leguminosae: Mimosoideae), for several reasons: (1) it is an emergent tree that is distributed widely but discontinuously across Amazonian Brazil and Peru, French Guiana, eastern Venezuela and Colombia west of the Andes (Hopkins 1986); (2) it is deciduous with a “resting” period between two growth cycles; (3) leaf drop seems to be mainly annual and synchronous for part of the population in French Guiana (Loubry 1994); (4) the relative simplicity of the mature crown, with only a few axes, makes it relatively easy to capture a large part of growth variability at an individual scale; (5) the genus *Parkia* has anatomical features (Détienne 1995) suited to the counting of annual rings; (6) finally, it has unusual morphological features suitable for determining GU (including height growth), making this species particularly attractive for retrospective growth investigations in a neotropical tree species.

This study was aimed at establishing the phenological cycle of this tropical wet forest tree species and its variability, a pre-requisite to a future retrospective analysis of the long-term longitudinal/radial growth of this species.

2 Materials and methods

2.1 Study area and climate typology

The study was conducted in a lowland tropical rainforest at the Paracou experimental site (5° 18' N, 52° 55' W), in French Guiana. The site consisted of a stand of old-growth forest. The most common soils are shallow and ferrallitic, limited in depth by a more-or-less transformed loamy saprolite (Boulet and Brunet 1983).

Climate parameters (precipitation, temperature, solar irradiance, day length) had been measured over the previous 18 years (1989–2008; see Fig. 1) at an on-site weather station in Pointe Combi (5° 18' 25" N, 52° 55' 26.3" W), maintained by CIRAD. After a principal component analysis of these parameters, it was possible to subdivide the year into four climatic units (T1, T2, T3 and T4) that are significantly different and organized mainly around the precipitation parameter. T1 corresponds to a short rainy season (Dec–Jan: 638 mm) and T3 to a long rainy season (April–June: 1,290 mm). These alternate with a short dry season T2 (Feb–March: 487 mm) and a long dry season T4 (July–Nov: 551 mm).

2.2 Trees and field samples

We located 84 individuals constituting a balanced population distributed throughout the Paracou field station (Table 1). In

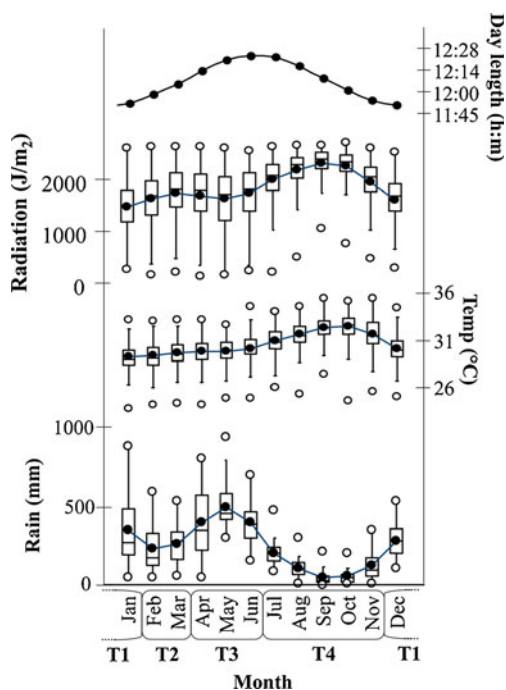


Fig. 1 Variations over a calendar year of day length [h:min(m)], radiation (J/m^2), temperature (1984–2007; $^{\circ}\text{C}$) and rainfall (1980–2008; mm). Box plots are presented for radiation, temperature and rainfall (1980–2008; mm); white dots minimum and maximum values, black dots mean, box 25th and 75th percentiles, line inside the box: 50th percentile (median). The year can be subdivided into four climatic units (T1, T2, T3 and T4). The statistical significance of this subdivision was tested using a principal component analysis (PCA) based on the four climatic variables collected monthly over the previous 18 years, followed by a between-class analysis (Dolédéc and Chessel 1987). This quantified the proportion of the PCA's inertia explained by a variation across the months gathered by a qualitative variable, in this case, climatic typology (Lebreton et al. 1991). In our case, 53.25 % of PCA inertia is explained by the qualitative variables (climatic units: T1, T2, T3 and T4). We then tested the significant differences between climatic units using a permutation test (999 permutations for estimating the P -value with significance set at 1%). A preliminary test pointed to a significant variation in climate across the climatic units ($P < 0.001^{***}$), underscoring the reliability of this climatic typology

Table 1 Number of trees studied and diameter at breast height (DBH). DBH classes are presented in the first column. *A* All individuals found at the Paracou experimental site, *B* individuals designated for the study

DBH (cm)	A	B
0–9 cm	9	
10–19 cm	33	2
20–29 cm	11	1
30–39 cm	5	
40–49 cm	9	3
50–59 cm	6	5
60–69 cm	3	5
70–79 cm	6	5
80–89 cm	2	2
Tree number	84	23

this study, we focused on 23 of these trees (Table 2): 21 adult trees (including two senescent trees) and 2 juveniles (based on the reiterated status of the crown, Barthélémy and Caraglio 2007).

Among these 23 trees, 20 were selected for the phenological survey (from January 2009 to September 2011). With the exception of one juvenile tree, these were mainly of adult classes (Table 1). All selected trees had an emergent crown (full overhead and side light) or were in the upper canopy layer (full overhead light) in order to minimize the effects of shading on phenology. Inside the crown of 14 of these trees (including the juvenile one), we collected one vertical and dominant branch for a retrospective description of the longitudinal/radial growth. We took this branch to be representative of the past height growth of the trees (Fig. 2).

Two other adult trees were felled to study radial growth in all parts of the tree, including the trunk. One or two dominant branches were sampled in the crown of the remaining trees and full disks of wood were collected every 2 m from the base of the trunk to the basal parts of the crown (Fig. 2a).

One juvenile tree was felled and described on the basis of the same protocol. Juvenile trees—which here represented an unbalanced sample compared to the number of adult trees—were used to provide preliminary results in terms of ontogenetic effect.

The morphological/anatomical analysis of tree branches on the one hand, and tree surveys on the other, are complementary approaches. Structural regularities can give rise to hypotheses about the expression of developmental processes over time (Heuret et al. 2003; Zalamea et al. 2008) and such studies pave the way to establishing pertinent protocols for field surveys that may be used, within a reasonably short period, to validate these hypotheses.

2.3 Retrospective descriptions

2.3.1 Structure and measurement of GUs

The limits of the GUs that make up the axes were located by recognizing markers that result from the rhythmic activity of the primary meristems, and which persist for several years in the bark and pith (Barthélémy and Caraglio 2007; Heuret et al. 2000, 2006; Nicolini et al. 2001; Longuetaud and Caraglio 2009). The literature contains no information about the morphology of this species, and thus the attempt made in this section to illustrate the different expressions of primary growth in the species may be considered as original results. In *P. velutina*, each living axis in the crown has a pseudo-whorl of large composite leaves during the leafy period (Fig. 3A, B). In the youngest parts of the branch, the most recent GU (Fig. 3C), which is covered with a dense red-brown pubescence, bears small basal cataphyll (c) and large composite petiolated leaves (p). When leafless, this last

Table 2 Trees studied and summary of the results. *Ind* Tree identifier. Data sampling reports on the different samplings for each tree. Growth synchrony refers to the different behaviors noted at different scales (“Individual” and/or “Branch”) for each tree by different methods (“survey” and/or “retrospective analysis”): for the different scales

(“Branch” or “Individual”), see Fig. 5 (a–e) and Fig. 10 (A–C). The third column in growth synchrony presents individuals for which we checked and confirmed growth synchrony (S) between longitudinal growth (I) and radial growth (II)

Ind: ou Tree identifier (Ind)	DBH (cm)	Stage ^a	Data sampling ^b			Growth synchrony			No. leafless events per year	
			P	B	F	Individual (survey)	Branch (retrospective analysis)	I/II	2009	2010
16	15	Juvenile	X	1		A	b	S	1	1
11	16	Juvenile		1	X	— ^c	e	S	—	—
625	22	Adult	X			A	—	—	1	1
4	42	Adult		2	X	—	a	S	—	—
5	43	Adult	X	1		A	a	S	1	1
8	47	Adult	X	1		A	a	S	1	1
2	50	Adult	X	1		A	a	S	1	1
9	50	Adult		2	X	A	a	S	1	1
709	53	Adult	X			A	—	—	1	1
18	57	Adult	X			A	—	—	1	1
3	58	Adult	X	1		A	a	—	1	1
113	62	Adult	X			A	—	—	1	1
PV6	63	Adult	X			A	—	—	1	1
15	66	Adult	X			A	—	—	1	1
PV9	67	Adult	X			A	—	—	1	1
14	69	Adult	X	2		A	a	—	1	1
1	71	Adult	X	3		A	a	—	1	1
906	72	Adult	X			A	—	—	1	1
13	75	Senescent	X			B	—	—	1	2
12	78	Adult	X	2		C	c	—	1	2
190	79	Adult	X	2		B	a	—	1	1
6	80	Adult	X	1		A	d	S	1	2
7	85	Senescent	X	1		B	d	—	1	2

^a Developmental stage of each tree: *juvenile* a tree with a non reiterated crown, *adult* tree with a reiterated crown and sometimes reproductive, *senescent* a reproductive tree with a fragmented crown due to axis mortality

^b *P* Phenological survey, *B* one or more branches were collected (number), *F* the individual was felled

^c No data

increment (Fig. 3D) shows thin basal cataphyll scars (cs), whereas larger scales (ls) are observed in the place of the composite leaves. Sometimes, a pseudo-whorl of dried unexpanded small leaves is observed at the apex and remains in place for several months before breaking off and leaving an apical scar (X). Longitudinal cuttings show pith discontinuity between two successive GUs at the apical scar. In *P. velutina*, the apical meristem dies after each GU elongation, and the new GU is provided by the delayed (proleptic) branching of a lateral meristem located close to the apical scar. Growth is then determinate and the remaining structure is identified as a “sympodial growth unit” (SGU). Similar SGUs may be identified in the older parts of the branches (Fig. 3E).

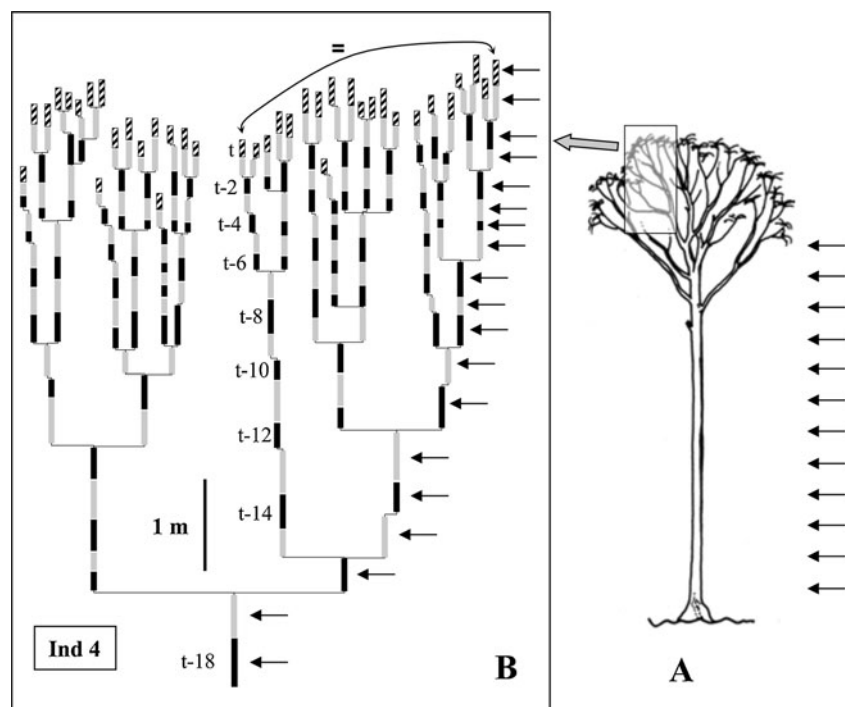
In our study, once the SGU structure had been recognized, we conducted retrospective investigations on the sampled

branches by identifying all the successive SGUs making up the axes. SGU ranks and the relationships between axes were recorded. Finally, we measured the length of all the SGUs making up all the dominant or dominated axes in the branches. Once the retrospective investigation had been completed, we designated a dominant axis in each branch and collected one full disc of wood from the base of each previously identified SGU (Fig. 2A) in order to compare radial and longitudinal growths in the crown.

2.3.2 Structure and measurement of GRs

Parkia velutina shows clearly distinct GRs edged by a thin line of axial parenchyma (one row of cells), both in trunk (Fig. 4A) and branches (Fig. 4B, C). The wood structure of

Fig. 2 **A, B** Samples taken within the tree's architecture. In some individuals, such as that presented in **A**, we collected one main branch that provided access to the height growth of the tree in **B**. After retrospectively describing the branch and identifying the limits to successive sympodial growth units (SGUs; alternately coloured in gray, black or with stripes for visual effect), we sampled one disc of wood in the middle of each SGU (arrows in **B**). SGUs with stripes were bearing leaves when indicated with *t*. In the particular case of felled trees, we also sampled one disc of wood every 2 m from the base of the trunk to the remaining parts of the crown (arrows in **A**)



Parkia rings can be classified as a marginal-parenchyma-bands type in the trunk, combined with a vessel-distribution type in branches, according to the classification of Coster (1927), adapted by Worbes (1995). In the branches, indeed, the lines of axial parenchyma were combined with vessel elements due to the anastomoses of axial aliform-confluent parenchyma, showing furthermore different degrees of alignment. This arrangement, which resembles a porous zone (Fig. 4C), is particularly evident near the pith and in the first GRs (2nd or 3rd from the pith). The vessel elements had a mean diameter of about 150–200 μm at the start of the GR, whereas they were far smaller (<100 μm) in the final part of the GR. A thin line of xylem densification was observed near the marginal parenchyma band in both trunk and branches. Four of the trees studied showed wedging or completely missing rings in their branches. We detected these anomalous and relatively rare rings successfully by checking ring continuity over the entire stem disc.

Once the GR structure had been fully characterized, we conducted retrospective investigations on the sampled axes by identifying all the successive GRs in their composition. GR measurements were made along two radii in a straight line, and perpendicular to ring boundaries. The number of annual GRs was counted and the width of each ring was measured on each of the radii.

2.4 Phenological survey

Leaf phenology was assessed monthly for 33 months (years 2009, 2010 and 2011) in the 20 designated trees by visual

inspection using binoculars. Leaf shedding pattern was assessed at the tree scale by considering different foliation stages as defined by Loubry (1994): (1) axes are leafless, (2) axes are growing and young red/light-green leaves are expanding, and (3) growth of axes is finished and mature leaves are dark green. Flowering was also assessed by recording successive stages from inflorescence elongation to fruit formation. For simplification, we focused on one stage: capitula at anthesis with red flowers.

3 Results

3.1 Retrospective analysis

3.1.1 Longitudinal growth of branches

We identified the successive SGUs that made up the different axes of the branches sampled in 14 trees (see also Fig. 2B). In this way, we accessed past growth for 15 to 42 successive vegetative SGUs depending on the individual. All the trees bore leaves at the time the study was conducted, but these were located only on the last SGU of each living axis, as seen in Ind 4 (“t” rank, SGUs with stripes, Fig. 2B). In 9 of the 14 sampled trees (64%), we found that whatever the path followed on the different axes constituting the sampled branch, the number of SGUs was the same (Fig. 5a). In addition, a similar pattern of successive SGUs length was found when comparing the different paths in the same sampled branch. This was also validated when

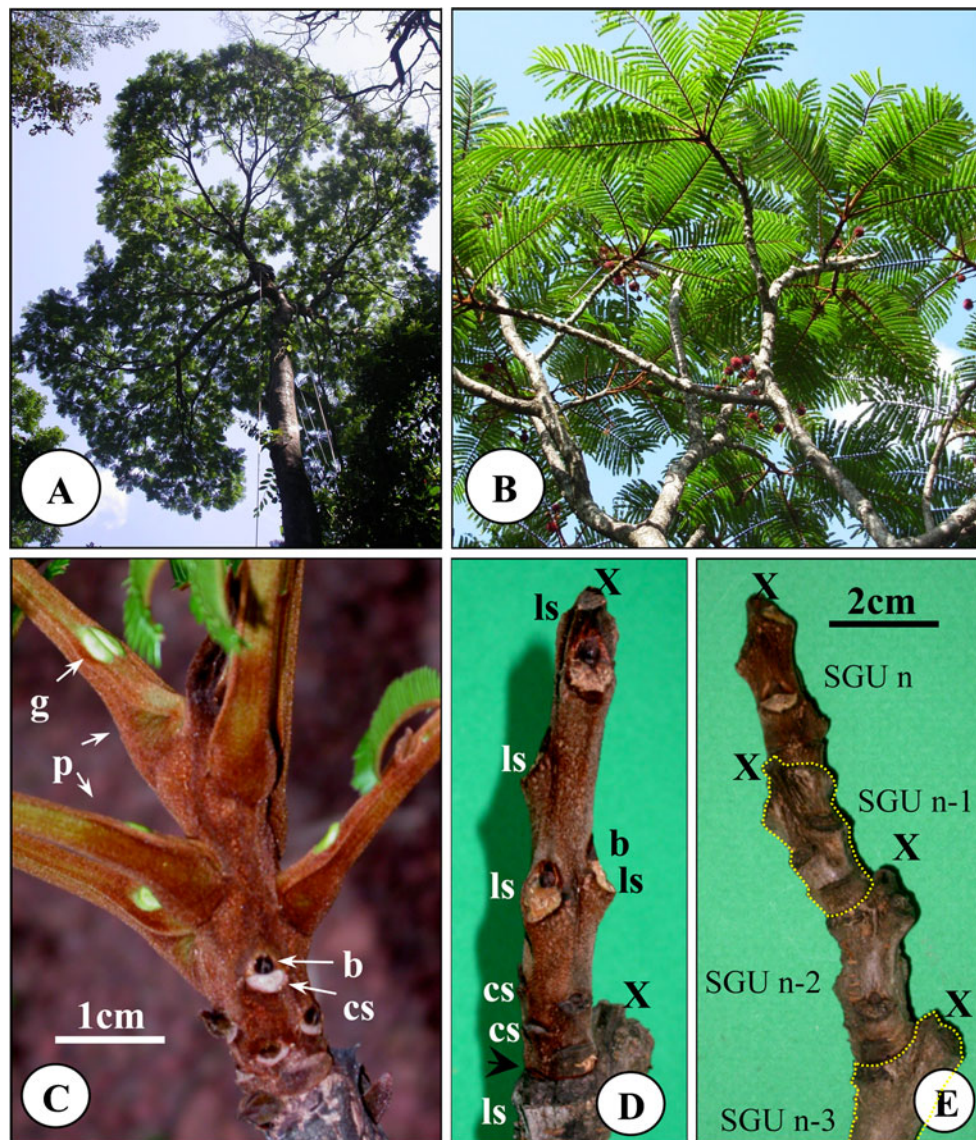


Fig. 3 A–E Situation and structure of the sympodial growth units (SGUs) in the tree *Parkia velutina*. **A** *P. velutina* tree. **B** Growing parts in the crown. **C** Leafy sympodial growth unit (SGU) at the distal part of an axis. **D** SGU after leaf shedding. **E** Axis made up of four

successive SGUs; the last SGU formed is “n”, the SGU previously formed is “n–1”, and so on. *Cs* Cataphyll scar, *b* bud, *g* gland, *ls* leaf scar, *p* leaf petiole, *X* apical scar

comparing different branches sampled on opposite sides of the crown (Fig. 6, see also Ind 9).

Irregularities were nevertheless noted in the number of SGUs formed in the five remaining trees. In one juvenile tree (Ind 16, Table 2), one lateral leafed axis in the crown formed an additional SGU (two successive leafed SGUs; Fig. 5b), whereas the other axes in the crown did not. In another juvenile tree (Ind 11), we found that several lateral axes did not form the expected number of SGUs: these axes, made up of three SGUs and usually borne by SGU_{t-3} , were also found on older SGUs (SGU_{t-4} , SGU_{t-5} and SGU_{t-7}). Longitudinal cuttings indicated that they were epicormic branches (Fig. 5e). We also observed that several SGUs were missing in some suppressed axes of the sampled

branches in two large adult trees (Ind 6 and Ind 7), as these axes did not grow for several years (Fig. 5d). Finally, several axes had formed additional SGUs in Ind 12, a senescent tree, but we never found two successive leafed SGUs as in Ind 16 (Fig. 5c).

3.1.2 Radial growth of axes

GR width was very variable from the pith to the bark but a similar pattern of successive GR widths was found when comparing the full discs of wood sampled at different heights in the tree (Fig. 7, Ind 4). For example, the thinnest GR had the same rank (n–5) from the bark at various levels in Ind 4, showing that this GR

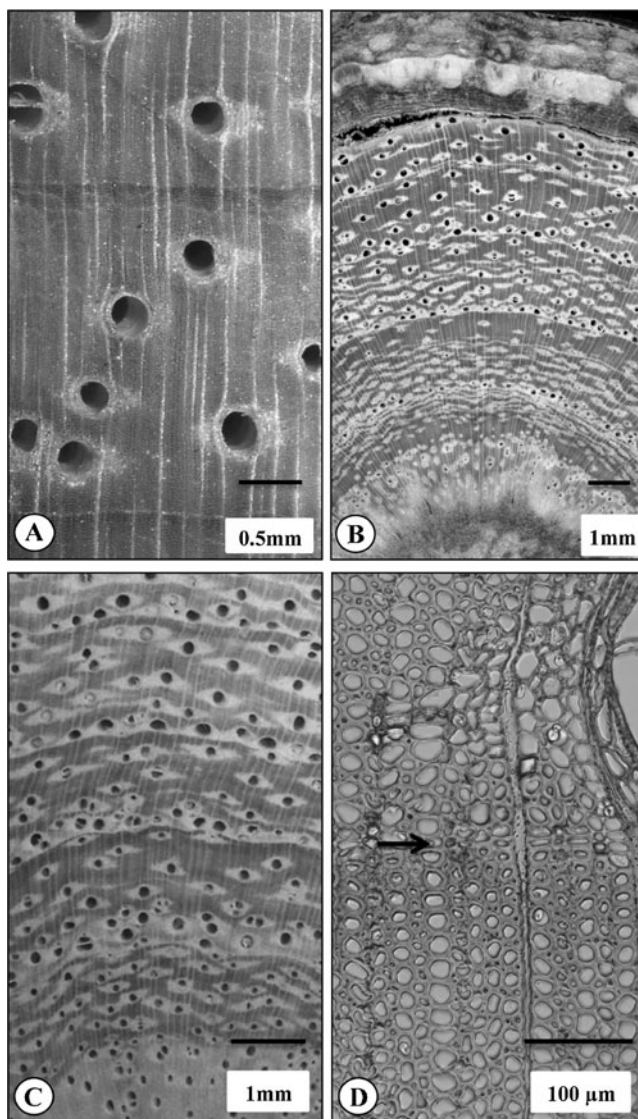


Fig. 4 Structure of the growth rings in *P. velutina*. Growth rings (GRs) were observed from full disks of wood sampled from adult trees. **A** Detail of a disk sampled from a trunk. **B** Detail of a disk sampled from a branch. **C** Detail of a disk sampled from a branch, with a notable initial porous zone. **D** Detail of a transversal cross section from a branch, showing cell wall thickening near the ring boundary, indicated by the black arrow

had been formed at the same time in the different parts of the tree. Finally, we counted the GRs present inside the successive SGUs on the branches. We found that the number of GRs perfectly matched SGU rank, i.e., we found six GRs inside the sixth SGU (Fig. 8).

3.2 Phenological survey

3.2.1 Leaf shedding and flowering at the population scale

Leaf shedding occurred every year and the leafless period lasted about 4 weeks. Leafless trees were seen from January

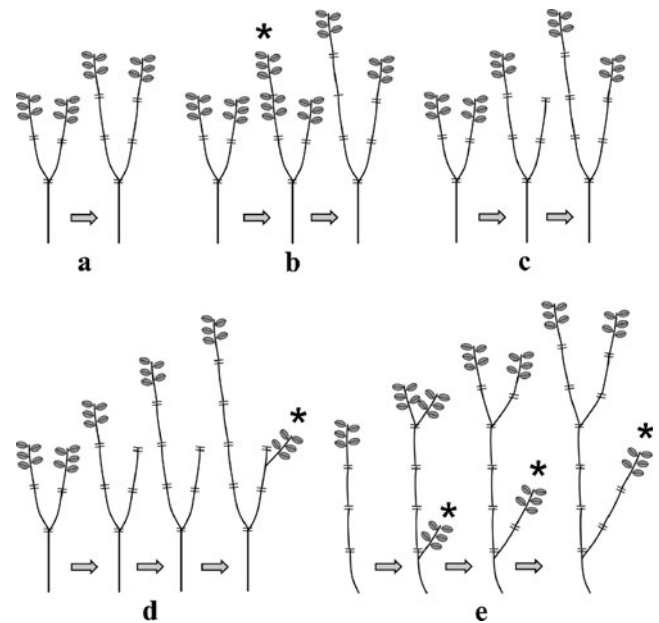


Fig. 5 **a–e** Modalities of longitudinal growth observed in branches sampled in *P. velutina*. Schemes show growing axes and grey symbols are leaves borne by SGU. The symbol “=” indicates that a new SGU is formed after leaf shedding on the previous SGU, whereas symbol “–” indicates that a new SGU is formed without leaf shedding on the previous SGU. Sequences **a**, **b** and **c** take place over approximately 1 year, whereas sequences **d** and **e** take place over several years (here ca. 3 years)

to November (Fig. 9), but most of them dropped their leaves in concert during July (2009 and 2010) or August (2011). Conversely, five trees dropped their leaves in concert during January 2010, and from January to March in 2011.

Eighteen trees flowered during the phenological survey and anthesis was highly dependent upon the leaf shedding month (Figs. 9 and 10), occurring in most cases 3 months after the end of the leafless period.

3.2.2 Leaf shedding and flushing at the tree scale

Despite the variability noted for the leaf-shedding time, 17 trees (85%) were leafless only once a year (Fig. 10A–C), while 3 trees (15 %) were leafless twice a year in 2010 (Fig. 10D). Longitudinal growth occurred only once between two leafless periods. Ind 12, previously mentioned, behaved in a particular manner (Fig. 10E): half of the crown (Part A) was leafless during April 2010, but the other half (B) was leafless during July 2010. Some axes in Part A were growing as the other axes were shedding their leaves. After the leafless period, Part A developed new leaves in May–June, while Part B developed new leaves at the end of July. The tree was fully foliated during August 2010. Part A was again leafless in February 2011. This behavior, expressed by a large tree (78 cm DBH; Table 2), contrasted markedly with the trees that shed all their leaves at the same time and those

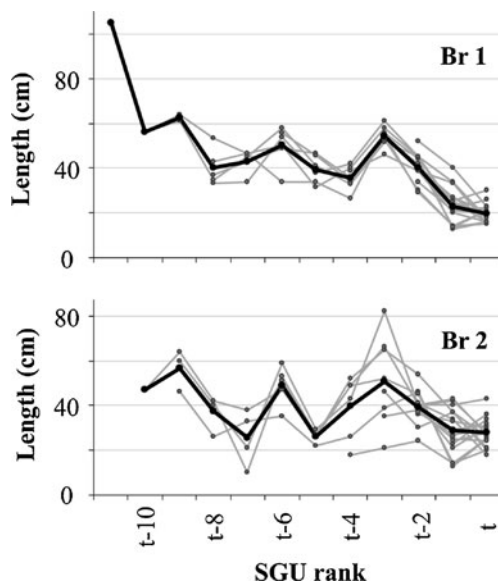


Fig. 6 Length (in cm) of the successive sympodial growth units (SGUs) making up the different axes of two branches (Br 1 and Br 2) sampled on opposite sides in the crown of an adult tree, Ind 9. SGU are labelled from the top. The "t" SGUs were the last formed. Grey lines SGU length for different axes, black line mean length

where leaf-shedding occurred gradually, generally starting in the most elevated parts.

3.2.3 Duration of the leafy period

The leafy period lasted for 8–14 months with two main modes centred on months 10 and 13 (Table 3). Group 1: Most (12) of the trees were leafless every year during July at the transition point between the long rainy season (T3) and the long dry season (T4) (Fig. 10A); Group 2: two trees were leafless every year during January (Fig. 10B) at the transition point between the short rainy season and the short dry season. Consequently, the leafy period in those trees with these two behaviors lasted for around 12 months, although their leaf shedding occurred in different months. Group 3: Six trees lost their leaves during indeterminate periods from T1 to T4 and showed shorter

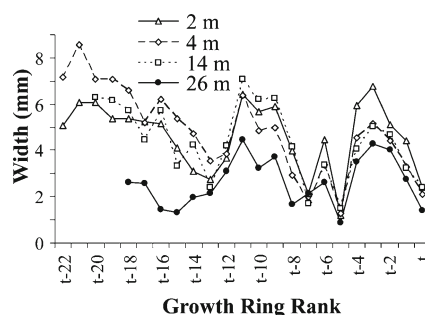


Fig. 7 Width of successive growth rings (GRs) described at various levels in the trunk (2, 4 and 14 m) and inside the crown (26 m) of Ind 4. Growth ring "t" is the last one formed

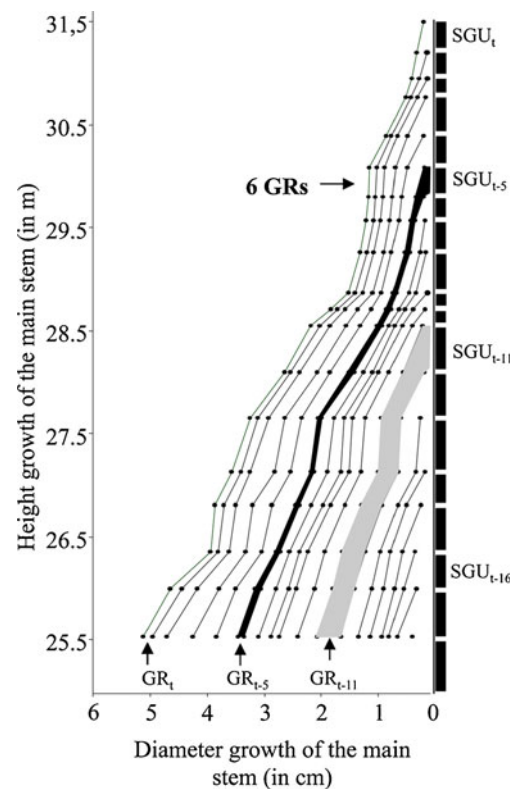


Fig. 8 Stem profile of a dominant axis in an adult tree crown. Black rectangles (right) symbolize successively formed SGU with different lengths (tree height growth); SGU_{t-16} is the last SGU formed; the y-axis symbolizes the tree cumulative height growth. Curves limit the successive radial increments of the main stem; GR_{t-11} is the last growth ring (GR) formed; the x-axis symbolizes tree cumulative radial growth

cycles ranging from 8 to 11 months (Fig. 10C, D). The trees could be leafless at any of the four periods in the year (T1–T4). Some were leafless twice a year in 2010 (Fig. 10D). One tree (ID 12) was desynchronized and the different parts of its crown shed leaves and grew in alternation (Fig. 10E).

3.2.4 Flowering at the tree scale

Nine trees flowered in only one of the two years (2009 or 2010), whereas 10 trees flowered in both years. We also observed one tree that flowered four times over the 33-month survey period and was also leafless four times during the survey (Fig. 10D, first line).

4 Discussion

In this study we analyzed the growth pattern of *P. velutina* and its variability based on a retrospective analysis of SGUs and GRs coupled with a phenological crown survey. We established the limits of successive SGUs and identified relatively long series of longitudinal growth (up to 40) based on evident morphological (e.g., cataphyll scars) and macro-

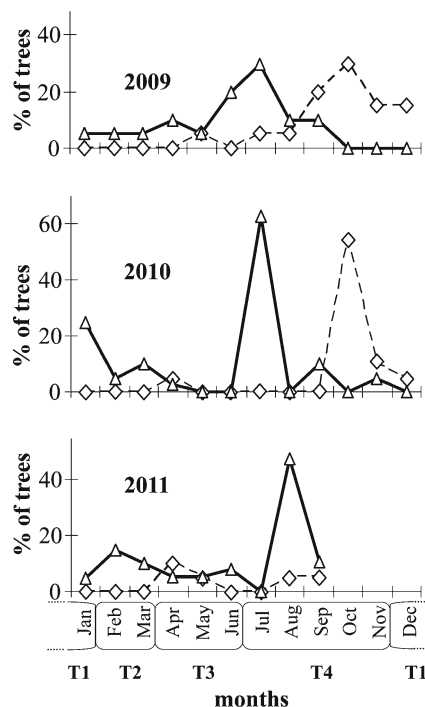


Fig. 9 Percentage of leafless (triangles and continuous line) and flowered trees (diamonds and dashed line) per month in three successive calendar years (2009–2011)

anatomical (pith) markers. We also showed that GRs are observable on *P. velutina* as on *P. nitida* (Détienne 1995) and we validated that one ring corresponds to one SGU. These morpho-anatomical markers open up perspectives for further dendroecological studies. However, if this topological scale (rings, succession of SGUs) is to be converted into a temporal scale, then the temporal pattern of the phenological cycle needs to be identified.

4.1 Topological synchronisms in primary and secondary growth

We observed systematically in the tree crowns that only the most recently formed SGU on each living axis bore leaves. This suggests that each living axis forms only one SGU between two successive leaf-shedding events. Is this behavior the general rule, or is it particular to the time period embraced by this study? In deciduous temperate species, polycyclism refers to a growth pattern in which the annual length growth of an axis (between two successive leaf-shedding events) involves more than one bout of elongation (Barthélémy and Caraglio 2007). The formation of several SGUs during the same vegetative cycle is frequently associated with a topological asynchrony in crowns (Sabatier and Barthélémy 1999), as only some axes in the crown grow twice during the same vegetative growth cycle. Our retrospective analysis demonstrated that, in 9 of the 14 trees sampled, the number of SGUs was the same whatever the path followed on the different axes

constituting the branch sampled (Fig. 5, behavior a). Additionally, we found a similar pattern in the successive SGUs length when comparing the different axes constituting the sampled branch of Ind 9 (Fig. 4). This could be interpreted as a common response to environmental factors. These different properties support the notion that growth occurs once between two successive leaf-shedding events on all parts of the tree. This conclusion, based on tree morphology, is supported by our tree-scale observations made during the 33-month survey.

Irregularities were nevertheless reported for five trees, therefore corresponding to different behaviors. (1) One juvenile tree showed two bouts of elongation between two successive leaf-shedding events. This phenomenon was observed directly during the phenological survey, and it is noteworthy that only one ring was formed on these two successive SGUs. It is possible that this behavior occurs only in juvenile trees, as a form of polycyclism. Further studies at the youngest stages will be required to investigate such ontogenetical effects. (2) Growth of epicormic shoots (sprouting, Fig. 5e) was observed in another juvenile tree that was suddenly exposed to high light levels. Epicormic shoots were also observed in two senescent trees that exhibited an ageing behavior (Fig. 5d). These structures were easily identifiable and did not compromise the possibility of a retrospective growth reconstruction. (3) Finally, the most serious irregularities were expressed by only one senescent tree (Ind 12, see also Table 2) that showed a truly “desynchronized” behavior (Fig. 5c). Here we were not able to interpret its structure retrospectively. It may therefore be concluded that primary markers can be used in most cases to rank SGUs that have formed over a given period inside the crown.

Retrospective examination of GRs also throws light on growth behavior. Annual GRs are more often found in deciduous species (Worbes 2009; Borchert 1999), as they slow their radial growth during leafless periods (*D. panamensis* and *L. ampla*, O’Brien et al. 2008). In *P. velutina* we found that a line of parenchyma marked each GR limit in the full disk. This was often associated with large vessels in a ring-porous arrangement in branches, a phenomenon observed frequently in some temperate (Zimmerman and Brown 1977) and tropical (Détienne 1995; Worbes 2009) tree species. In accordance with Dünisch et al. (2002), we assume that the parenchyma limit in *P. velutina* may correspond to the end of cambial activity, whereas the initial porous area (early-wood vessels) indicates the initial phase of cambial growth. As the number of GRs perfectly matched the SGU rank in branches, we believe that each GR is formed during one vegetative cycle, which corresponds to one SGU in adult trees. We assume that a new GR is also formed simultaneously in the entire plant body as we observed similar radial growth patterns in the higher and lower parts of the tree.

Consequently, the phenological cycle can be defined by the following succession of events: leaf shedding (lasting nearly 4 weeks), elongation of one SGU associated with one

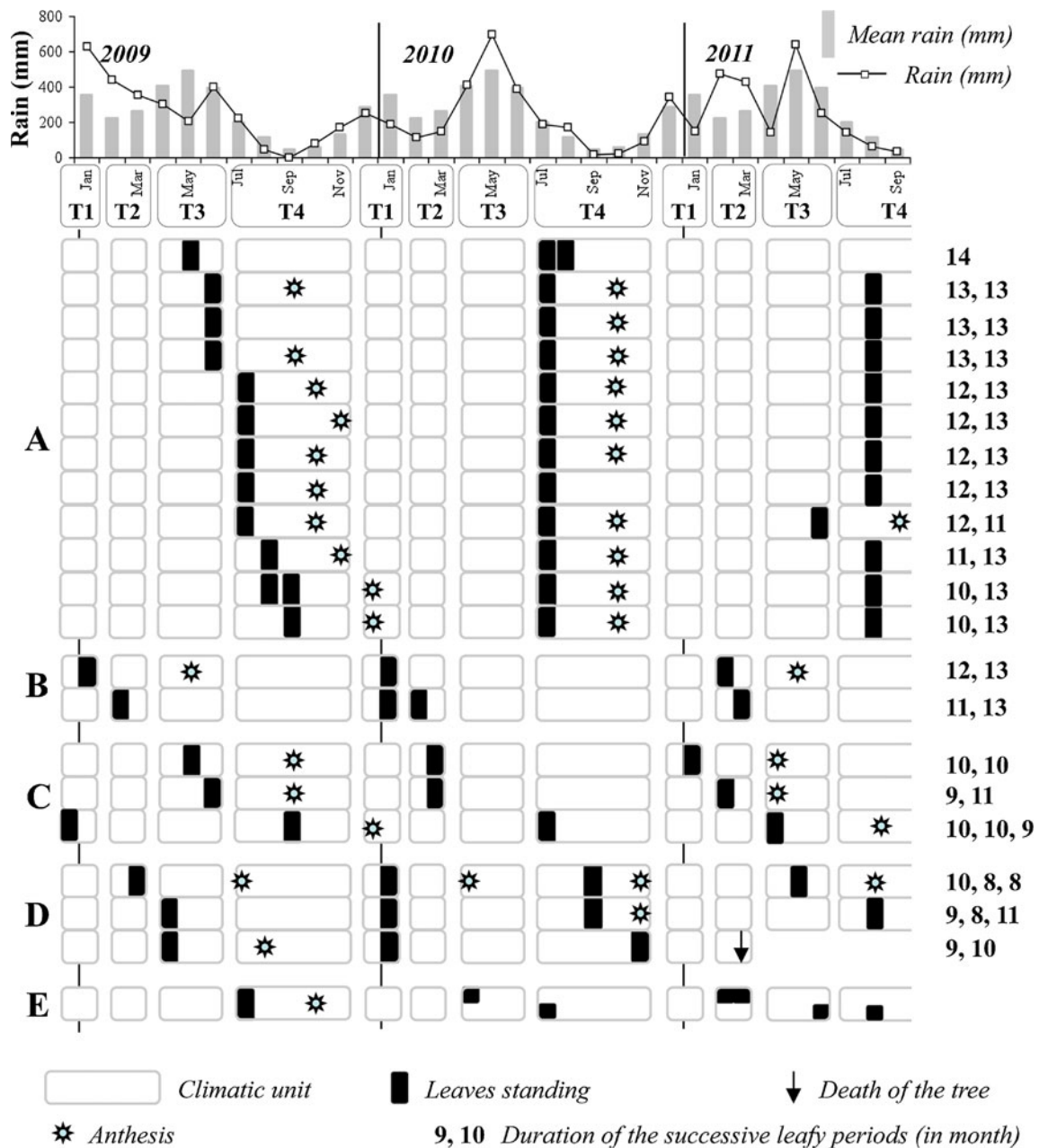


Fig. 10 Leaf shedding patterns at the population scale. Groups A–E present the different leaf shedding patterns found in the trees. In each group, each row corresponds to a single tree. Numbers to the right of the lines indicate the duration (in months) of the leafy period between two leafless periods. For clarity, we divided the year into four main seasonal periods: short rainy season (T1), short dry season (T2), long

rainy season (T3) and long dry season (T4). Black rectangles Months in which a tree was observed to be leafless; ↓ death of the tree; vertical grey bars mean rainfall per month (in mm) for the last 29 years (1980–2008); open squares and lines total rainfall per month (in mm) in years 2009, 2010 and part of year 2011

GR, and flowering, which occurs on average 3 months after the end of the leafless period. We are therefore able to advance the hypothesis that cambial reactivation is not disconnected in time from flushing in *P. velutina* since cambial growth is induced by the growth of the crown apical buds in some tropical species (Creber and Chaloner 1990; Borchert 1999; Yañez-Espinosa et al. 2010; Iqbal 1995; Little and Pharos 1995).

4.2 Periodicity of SGU/GR formation

In any time-series analysis, “recurrence time” refers to the number of indices (e.g., months) starting from a given event until its subsequent occurrence (Heuret et al. 2003). For any set of sequences, this characteristic takes the form of a frequency distribution. In temperate deciduous species, the recurrence time for the leaf-shedding event is 12 months and

Table 3 Recurrence time for the leaf-shedding event for each group of trees. In *Parkia velutina*, recurrence time for the leaf-shedding event (from the flushing time to a new leaf-shedding event) lasted for 8–14 months. A, B, C and D are the different tree groups (see also Fig. 10); *All ind.* All individuals; for each case, the number of trees is given, with the percentage of trees in parentheses (%)

	Recurrence times (in months)						
	8	9	10	11	12	13	14
A					5 (26%)	12 (64%)	2 (10%)
B				1 (25%)	1 (25%)	2 (50%)	
C		2 (29%)	4 (57%)	1 (14%)			
D	3 (37%)	2 (25%)	2 (25%)	1 (13%)			
All ind.	3 (8%)	4 (10%)	6 (16%)	3 (8%)	6 (16%)	14 (37%)	2 (5%)

is practically invariable. In our case, this frequency distribution included values ranging from 8 to 14 months. Two main tree behaviors were noted in this distribution:

- (1) Trees that lost their leaves every 12 months correspond to trees with a leaf-shedding event occurring (a) around January (2 trees), or (b) in July and August (12 trees). This is partially consistent with Loubry (1994) who, for this species, reported leafless trees in July (1990; 78% of trees) or August (1991; 67% of trees).
- (2) On the other hand, some trees lost their leaves during indeterminate periods from T1 to T4 and showed shorter cycles ranging from 8 to 11 months. Loubry (1994) reported similar cases in *P. velutina*. Two hypotheses can be put forward to explain these shorter 8- to 11-month cycles. First, these trees may be viewed as a transition from behavior (a) to behavior (b), and so give rise to a shorter leafy period (Fig. 10C). On the other hand, some of the trees with short cycles, which developed SGUs twice a year in 2010, were the largest emergent or pre-senescent trees forming the shortest SGUs (< 5 cm long), and showing a marked dieback in their crown. One of these fell in late February 2011 (Fig. 10D; ↓). A second hypothesis is that these trees have shorter phenological cycles as a result of their advanced stage of development. This conflict between the two main leaf shedding periods (T1–T2 or T4) is clearly expressed by Ind 12 (Fig. 10E), which shed leaves in one part of its crown in T2 and those in the other part in T4.

4.3 How can a topological series be converted into a temporal series?

The study described here shows that *P. velutina* has an annual rhythm that includes one bout of elongation at the adult stage. As a result of the variability observed in recurrence time between the two flushing events, the number of SGUs corresponds closely, but not exactly, to the age of the structure. When we adjusted the distribution to the recurrence time

distribution for the leaf shedding event (mean=11.37 months) and convoluted this 40 times, the resulting distribution ranged from 434 to 479 months with a 95% confidence interval. In other words, when 40 SGUs are identified, this corresponds to 36.2 to 39.9 years of growth (37.9 on average). In consequence, it is conceivable to estimate the age of a structure by counting GUs or GR. However, attributing a precise date (year or month) to a SGU, with the aim of comparing trees or understanding the correlation with environmental variables cannot be achieved accurately. In fact, trees that show an annual behavior are able to express an annual resting period at different times: around January or around July. Therefore, the correlation between SGU length or ring width and climatic variables must not be studied by considering a particular fixed month as explanatory variable.

4.4 Conclusions and perspectives

This study on *P. velutina* provides evidence of (1) variability in leaf shedding time, and (2) synchronicity between longitudinal and radial growths. We showed that it is possible to analyze retrospectively both height and diameter growth (which provides access to wood volume produced) through the observation of morpho-anatomical markers. We demonstrated that the growth of *P. velutina* is globally annual and synchronized inside the crown of adult trees even though the time between two successive leaf-shedding events is slightly variable.

The next step is to understand the causes of the variation observed in (1) the timing and recurrence time of the leaf-shedding event, and (2) the amplitude of the growth, branching and flowering processes (e.g., SGU length or GR width). It is noteworthy that branching and flowering are still difficult to analyze retrospectively over long periods due to the self-pruning process that renders the analyzed structure incomplete when old parts of the branch are observed. All these processes must be analyzed conjointly if we are to understand the trade-off in biomass allocation that takes place inside the tree to maintain vital functions (e.g., exploration, conduction, reproduction, etc.).

The cause of variations in the timing, frequency and amplitude of such processes can be found in ontogenetical effects. For example, we suspect that (1) juvenile trees are able to exhibit several events of axis length growth between two annual leaf-shedding events, and (2) senescent trees have a shorter cycle with more than one leaf-shedding event per year. These hypotheses will need to be tested. Finally, these variations may also be due to the influence of environmental factors (irradiance, rain, soil moisture; see also Yañez-Espinosa et al. 2006; Borchert 2004). A study conducted on adult, dominant trees (to avoid ontogenetical effects), where the number of SGUs is closest to the number of years (to avoid the discrepancy between SGU rank and calendar year) would reduce the complexity of this task.

Little information is available concerning the height growth of adult tropical trees. Establishing long-term records takes time before interpretable results are available, and such studies have the disadvantage of being restricted to one particular situation. Moreover, tree height measurement may also be subject to errors that can easily be larger than the actual height growth between two censuses. Another way to gain access to height growth is based on stem analysis (Rozendaal and Zuidema 2011) but this approach requires the presence of annual rings and its precision is dependent upon the distance between the wood-disk samples. With our study, we have shown that analyzing morphological primary growth markers can provide a very precise quantification of height growth and this warrants further exploration in other species.

Acknowledgments This study is part of the GUYAFOR project (30 075, FEDER 2007–2013), with financial support provided by European structural funds. Since 1984, forest inventories at the Paracou experimental site have also been funded by the National Forestry Fund (FFN), Ecofor, Silvotab, Fonds National de la Science and CIRAD, the institution in charge of Paracou. The authors thank the two anonymous reviewers for their insightful comments on earlier drafts of the manuscript.

References

- Barthélémy D, Caraglio Y (2007) Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann Bot* 99:375–407
- Borchert R (1999) Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA J* 20:239–247
- Borchert R (2004) Environmental control of tropical tree phenology. http://www.biology.ku.edu/tropical_tree_phenology/
- Boulet R, Brunet D (1983) Prospection pédologique en vue de l'implantation des blocs de l'opération C.T.F.T. "Forêt Naturelle". Technical report ORSTOM, p 7
- Coster C (1927) Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresbildung in den Tropen I. *Ann Jard Bot Buitenzorg* 37:47–161
- Creber GT, Chaloner WG (1990) Environmental influences on cambial activity. In: Iqbal M (ed) *The vascular cambium*. Research Studies, Taunton, Somerset, pp 159–199
- Détienne P (1995) Growth ring types and occurrence in some French Guianan species. *BFT* 243:65–75
- Dolédéc S, Chessel D (1987) Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. I: Description d'un plan d'observation complet par projection de variables. *Acta Oecol* 8:403–426
- Dünisch O, Bauch J, Gasparotto L (2002) Formation of increment zones and intraannual growth dynamics in the xylem of *Swietenia macrophylla*, *Carapa guianensis*, and *Cedrela odorata* (Meliaceae). *IAWA J* 23:101–119
- Hallé F, Martin R (1968) Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Mull. Arg.). *Adansonia*, Ser. 2, 8 (4):475–503
- Heuret P, Barthélémy D, Nicolini E, Atger C (2000) Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) en sylviculture dynamique. *Can J Bot* 78:361–373
- Heuret P, Guédon Y, Guérard N, Barthélémy D (2003) Analysing branching pattern in plantations of young red oak trees (*Quercus rubra* L., Fagaceae). *Ann Bot* 91:479–492
- Heuret P, Meredieu C, Coudurier T, Courdier F, Barthélémy D (2006) Ontogenetic trends in the morphological features of main stem annual shoots of *Pinus pinaster* Ait. (Pinaceae). *Am J Bot* 93:1577–1587
- Hopkins HCF (1986) *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae), Monograph. Flora Neotropica 43, New York Botanical Garden
- Iqbal M (1995) Structure and behaviour of vascular cambium and the mechanism and control of cambial growth. In: Iqbal M (ed) *The cambial derivatives*. Encyclopedia of Plant Anatomy, Borntraeger, pp 1–67
- Kushwaha CP, Tripathi SK, Singh GS, Singh K (2010) Diversity of deciduousness and phenological traits of key Indian dry tropical forest trees. *Ann For Sci* 67:310
- Lebreton JD, Sabatier R, Banco G, Bacou AM (1991) Principal component and correspondence analyses with respect to instrumental variables: an overview of their role in studies of structure–activity and species–environment relationships. In: Devillers J, Karcher W (eds) *Applied multivariate analysis in SAR and environmental studies*. Kluwer, Dordrecht, pp 85–114
- Leith H (1974) *Phenology and seasonality modelling*. Springer, New York
- Little CHA, Pharis RP (1995) Hormonal control of radial and longitudinal growth in the tree stem. In: Gartner BL (ed) *Plant stems: physiology and functional morphology*. Academic, San Diego, pp 281–319
- Longuetaud F, Caraglio Y (2009) Pith: a marker of primary growth of in *Picea abies* (L.) Karst. *Trees-Struct Funct* 23:325–334
- Loubry D (1994) La phénologie des arbres caducifoliés en forêt guyanaise (5° de latitude nord): illustration d'un déterminisme à composante endogène et exogène. *Can J Bot* 72:1843–1857
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker GH (1994) A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain-forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotrop* 26:141–159
- Nicolini E (2000) Nouvelles observations sur la morphologie des unités de croissance du hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Symétrie des pousses, reflet de la vigueur des arbres. *Can J Bot* 78:77–87
- Nicolini E, Chanson B, Bonne F (2001) Stem growth and epicormic branch formation in understorey beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Ann Bot* 87:737–750

- O'Brien J, Oberbauer SF, Clark DB, Clark DA (2008) Phenology and stem diameter increment seasonality in a Costa Rican wet tropical forest. *Biotrop* 40:151–159
- Passo A, Puntieri JG, Barthélémy D (2002) Trunk and main-branch development in *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae): a retrospective analysis of tree growth. *Can J Bot* 80:763–772
- Reich PB (1995) Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Can J Bot* 73:164–174
- Rozendaal DMA, Zuidema PA (2011) Dendroecology in the tropics: a review. *Trees-Struct Funct* 25:3–16
- Sabatier S, Barthélémy D (1999) Growth dynamics and morphology of annual shoots according to their architectural position in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrie're (Pinaceae). *Ann Bot* 84:387–392
- Sakai S (2001) Phenological diversity in tropical forests. *Popul Ecol* 43:77–86
- Worbes M (1995) How to measure growth dynamics in tropical trees—a review. *IAWA J* 16:337–351
- Worbes M (2009) Annual growth rings, rain-fall dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo forest reserve in Venezuela. *J Trop Ecol* 87:391–403
- Yañez-Espinosa L, Terrazas T, Lopez-Mata L (2006) Integrated analysis of tropical trees growth: a multivariate approach. *Ann Bot* 98:637–645
- Yañez-Espinosa L, Terrazas T, Lopez-Mata L (2010) Phenology and radial stem growth periodicity in evergreen subtropical rainforest trees. *IAWA J* 31:293–307
- Zalamea PC, Stevenson PR, Madrinan S, Aubert PM, Heuret P (2008) Growth pattern and age determination for *Cecropia sciadophylla* (Utricaceae). *Am J Bot* 95:263–271
- Zimmerman MH, Brown CL (1977) *Trees, structure and function*. Springer, New York

REVIEW: PART OF A SPECIAL ISSUE ON FUNCTIONAL–STRUCTURAL PLANT GROWTH
MODELLING

The pipe model theory half a century on: a review

Romain Lehnebach^{1,2,*†}, Robert Beyer^{3,4,†}, Véronique Letort³ and Patrick Heuret⁵

¹Centre de coopération Internationale de la Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), UMR Amap, Kourou, France, ²Botany and Modelling of Plant Architecture and Vegetation (Amap), Université Montpellier, CIRAD, CNRS, INRA, IRD, Montpellier, France, ³Laboratory of Mathematics in Interaction with Computer Science (MICS), CentraleSupélec, France, ⁴Department of Zoology, University of Cambridge, Cambridge, UK and ⁵Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), UMR Ecofog, Kourou, France

[†]Joint first authorship.

*Corresponding author: E-mail romain.lehnebach@cirad.fr

Received: 9 November 2017 Editorial decision: 17 November 2017 Accepted: 28 November 2017 Published electronically 23 January 2018

- **Background:** More than a half century ago, Shinozaki *et al.* (Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T. 1964a. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory. I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology* B: 97–105) proposed an elegant conceptual framework, the pipe model theory (PMT), to interpret the observed linear relationship between the amount of stem tissue and corresponding supported leaves. The PMT brought a satisfactory answer to two vividly debated problems that were unresolved at the moment of its publication: (1) What determines tree form and which rules drive biomass allocation to the foliar versus stem compartments in plants? (2) How can foliar area or mass in an individual plant, in a stand or at even larger scales be estimated? Since its initial formulation, the PMT has been reinterpreted and used in applications, and has undoubtedly become an important milestone in the mathematical interpretation of plant form and functioning.
- **Scope:** This article aims to review the PMT by going back to its initial formulation, stating its explicit and implicit properties and discussing them in the light of current biological knowledge and experimental evidence in order to identify the validity and range of applicability of the theory. We also discuss the use of the theory in tree biomechanics and hydraulics as well as in functional–structural plant modelling.
- **Conclusions:** Scrutinizing the PMT in the light of modern biological knowledge revealed that most of its properties are not valid as a general rule. The hydraulic framework derived from the PMT has attracted much more attention than its mechanical counterpart and implies that only the conductive portion of a stem cross-section should be proportional to the supported foliage amount rather than the whole of it. The facts that this conductive portion is experimentally difficult to measure and varies with environmental conditions and tree ontogeny might cause the commonly reported non-linear relationships between foliage and stem metrics. Nevertheless, the PMT can still be considered as a portfolio of properties providing a unified framework to integrate and analyse functional–structural relationships.

Key words: Corners' laws, Leonardo da Vinci's rule, Pressler's law, sapwood, heartwood, wood sectoriality, functional–structural plant modelling.

INTRODUCTION

Since the seminal works of the mathematical biologists d'Arcy Thompson (1917) and Julian Huxley (1924), who explored the effects of scale on the shape of living organisms, the study of how the characteristics of organisms change with body size during ontogeny has become a central issue in many fields of biology (Niklas, 1994). Mathematical relationships between organs/parts and the body size of organisms, currently named allometry, have been explored for many different purposes. First, identification of mathematical rules of proportions is a starting point for investigations into mechanistic explanations and functional requirements (e.g. allocation rules) (Le Roux *et al.*, 2001; Niklas and Enquist, 2002; Fourcaud *et al.*, 2008). Second, because ontogeny and evolution are closely and reciprocally interrelated, ontogenetic trajectories have fed studies on the evolution of biological forms (Gould, 1977; Klingenberg,

1998). Third, the identification of such relationships provides proxies to estimate traits whose direct measurement would encounter experimental difficulties (Niklas, 1994). Originally developed in the field of zoology, allometry-based studies are now widespread in the botany and forestry domains, notably as a way to better understand tree growth and to derive forest management strategies (Kittredge, 1944), and have contributed to the development of dendrometric science. The aim of this branch of science is to understand the interdependence of the components of plant form: e.g. the relationship between tree height and diameter, branching patterns and biomass distribution among compartments, e.g. the crown and the trunk. In the context of current interest in forest carbon stocks to mitigate greenhouse gas emissions, the use of allometric regression models has become a crucial step in predicting the above-ground biomass of a tree from dendrometric variables that are easier to measure and are non-destructive, e.g. diameter

at breast height (DBH), height or wood density (Chave *et al.*, 2005; Feldpausch *et al.*, 2011). Further, the patterns revealed by these models make it possible to investigate fundamental ecophysiological mechanisms that underlie plant development and to predict their survival and plasticity in a changing environment (McDowell and Allen, 2015).

In this allometric race, many efforts have been devoted to relationships involving plant leaf area, whose estimation was – and still is – a primary objective. Indeed, plant leaf area is directly linked to light interception, transpiration and photosynthesis, and is considered to be the single most important determinant of plant productivity. With the aim of indirectly estimating tree crown biomass, Shinozaki *et al.* (1964a) proposed a new way of looking at experimental results obtained using the stratified clipping technique (Monsi and Saeki, 1953). This method consists in measuring photosynthetic and non-photosynthetic tissues in different horizontal layers from the top to the bottom of a field, a forest or simply a plant. Shinozaki *et al.* (1964a) proposed an elegant conceptual framework in terms of empirical rules to interpret the relationship between crown foliage and sapwood (SW) dimensions. The pipe model theory (PMT) states that a unit amount of leaves is associated with the downward continuation of non-photosynthetic tissue that has a constant cross-sectional area. The PMT provided a satisfactory answer to two problems that were still unresolved at the time of its publication: (1) What determines tree form and which rules drive the allocation of biomass to the leaf versus stem compartments in plants? (2) How can one estimate the leaf area or mass of an individual plant or a stand, or at even bigger scales? The PMT proposed an elegant answer to both questions, appealing in its conceptual simplicity and intuitiveness. Since its original formulation, the PMT has been reinterpreted and derived, and has undoubtedly become an important milestone in the mathematical interpretation of plant form and functioning. The number of citations of the original paper continues to increase, more than half a century after its publication (Fig. 1).

However, its apparent simplicity conceals several ambiguities that have given rise to differences in the way the PMT has been subsequently understood, interpreted and used. The aim of this review is to go back to the original paper of Shinozaki *et al.* and

to analyse the initial formulation of the theory and the way it was derived by the authors. We discuss explicit and implicit properties of the PMT in the light of current biological knowledge of tree functioning, and explore experimental evidence supporting and challenging the theory, thus providing an assessment of its validity and range of applicability. We compare the PMT with related theories, such as Huber's value, Leonardo da Vinci's rule, Corner's rules and Pressler's law, and review the more or less appropriate use of the PMT in plant growth models with a particular focus on functional–structural plant models. Finally, we discuss potential applications of the theory in future research.

THE PIPE MODEL THEORY: ORIGINAL CONCEPTS AND IMPLICATIONS

The elements of a success story

The original paper by Shinozaki *et al.* (1964a) is undoubtedly a milestone paper that quickly became famous worldwide and has been cited over 1000 times (Fig. 1) in domains as diverse as plant physiology, functional–structural plant modelling and ecology. The presentation of the theory rests on three main elements: two well-known elements, often cited or reproduced, are the textual descriptions and the explanatory drawings, particularly the one presented in Fig. 8 of the original publication (Fig. 2). These two elements circulated much more widely than the third element, which nevertheless represented most of the content of the paper: the range of experimental results that provided the basis for the derivation of the theoretical concept. The theoretical concept and its graphical symbolism are in fact only tentative representations of the properties observed in these experimental data. However, the scientific community adopted the concept while neglecting the experimental basis, which may have facilitated misinterpretations. More importantly, and rather surprisingly, these three elements (theoretical concept, graphical representation, experimental results) do not all convey the same pieces of information. As a result, the combination of these three components led to some sort of confusion in the discussions about its properties and applications. This confusion underlines the interest of clearly separating the experimental analysis from the concepts (i.e. both the theory and its graphical representation) it has led to.

A wide range of experimental results. In the 1960s, the stratified clip technique introduced by Monsi and Saeki (1953; for an English translation see Monsi and Saeki, 2005) enabled the acquisition of

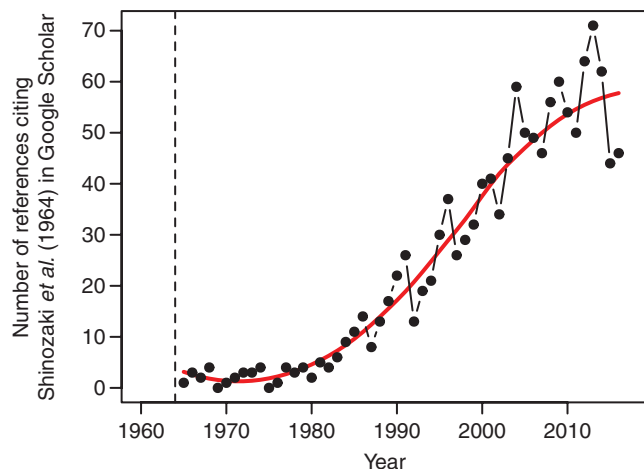


FIG. 1. Number of citations recorded in Google scholar since the original publication of the PMT in 1964 (vertical line).

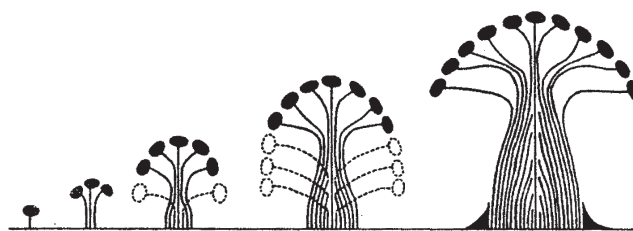


FIG. 2. The original graphical representation of the PMT by Shinozaki *et al.* (1964a). Each active pipe (solid lines) is linked to a leaf or a set of leaves (black circles). The drawing highlights the accumulation of disused pipes at the centre of the stem resulting from the shedding of branches and leaves (dashed lines and circles). Note that there is no connection among active and disused pipes (see Hydraulic sectoriality property 4).

large amounts of data on the vertical distribution of leaves and non-photosynthetic organs within plant communities. The technique was originally designed to investigate light propagation in canopies, which required the quantitative characterization of the inner crown structure. The stratified clip technique consists of cutting all plants within a square of a given inner area (chosen under the constraint of feasible labour) from top to bottom in horizontal layers of a given thickness (5–20 cm in Monsi and Saeki, 2005), after which the plant material is classified into two groups within each species: photosynthetic tissues (i.e. chlorophyll-rich leaf lamina, excluding yellow ones) and non-photosynthetic tissues (stems, branches, stalks, fruits, etc.). It is not mentioned whether petioles are considered as part of leaves or part of the non-photosynthetic organs, although this consideration would be of interest in relation to the concept of conducting pipes (Sébastien Levionnois, France, pers. comm.). The fresh material from each layer is immediately weighed in the field. It should be noted that the architectural or topological structures of the trees are not taken into account. While most plant ecologists focused on the profile of leaves as an independent variable in the analysis of measurements, Shinozaki *et al.* proposed to interpret this distribution in relation to that of the non-photosynthetic compartment and to consider the cumulated amount of leaves above a certain height.

This relationship was investigated in different kinds of plants and species, as diverse as herbaceous plants (e.g. maize, reed, sesame, golden rod) and trees (e.g. *Ficus erecta*, paper birch). A wide range also characterizes the scales considered for data acquisition, ranging from natural or cultivated stands with different densities to individual trees and even to the level of a single branch. It is striking that nine out of the 12 figures in Shinozaki *et al.* (1964a) display data at the scale of a square metre, whereas the concepts that originated from these data were formulated at the scale of the individual (Shinozaki *et al.* described it as ‘pipe model theory on tree form’ at the end of the abstract), which is also the scale at which the theory has been applied most often since. Finally, the variables used in the linear regressions (incidentally, standard criteria used to assess the quality of the regression, such as R^2 or the distributions of residuals, for instance, are not provided in the paper, nor is an explanation of how the number of points considered as belonging to the crown versus the stem is chosen) are not homogeneous throughout the paper: photosynthetic matter (except in one figure where fruits are also included) versus non-photosynthetic matter (dry or fresh weight per length section), expressed in various units that range from $g\ 50\ cm^{-2}$ to $10\ cm^{-1}$ to $ton\ ha\ m^{-1}$. It is also important to note that the notion of functional stem cross-section or SW only appears at the end of the paper (Fig. 9 in the original publication).

The wide range of species and scales confers a certain apparent robustness on the theory, suggesting its validity for a wide range of growth forms (from herbaceous to trees) and for different scales (from branch to individual plant and stand). Nevertheless, this broad scope of applicability, illustrated by a set of variables of different nature and units, has led to different interpretations, as discussed in the following sections.

A textual formulation. The essence of the PMT concept is summarized in the following sentences: ‘a unit amount of leaves is provided with a pipe whose thickness or cross-sectional area is constant. The pipe serves both as the vascular passage and as the mechanical support, and runs from the leaves to the stem base through all of the intervening strata’. However, Shinozaki

et al. are not always consistent throughout the paper regarding the variables they consider. In particular, it is not clear whether they favour the total amount of stem (i.e. weight of a slice of ‘small’ thickness at a certain height, hence likened to a cross-sectional area) or only the functional cross-sectional area, as seems to be suggested by the mechanistic interpretation of the theory in the sentences cited above. The different variables whose occurrence can be inventoried in the text are: (1) ‘amount of leaves’ and ‘cross sectional area’; (2) ‘amount of leaves’ and ‘amount of the stem’; and (3) ‘a proportional relation between the amount of actively functioning woody organs at a certain height z and the amount of leaves they support $F(z)$ ’ (in the abstract and on pages 99 and 102, respectively, in Shinozaki *et al.*, 1964a).

A graphical representation. The schematic drawings (Fig. 2) (Fig. 8 in the original paper) are likely to have contributed significantly to the success of the PMT by providing a visual representation that makes it possible to immediately grasp the main concepts. The graphical representation conveys several pieces of information that are not necessarily included in the theoretical formulation. First, it favours a representation of the tree compartment as strictly partitioned, i.e. where a block of leaves is associated with one and only one block of stem. The size of these blocks is questionable: the figure suggests that each leaf is associated with one particular pipe, while in fact the relationship is established between uncountable quantities (weight, cross-sectional area). Although the drawing features simple leaves directly connected to a main stem, the text mentions branches, stating that the figure illustrates the process by which the trunk is incrementally formed by the accumulation of disused pipes that once supported then shed branches. This oversimplified representation of a plant does not accommodate the role of the branch structure, which we discuss in the following section.

On the explicit and implicit properties that can be derived from the theory, and related theories (Fig. 3)

The last two elements (i.e. the textual formulation and the graphical representation) in fact imply much more than what is explicitly stated in Shinozaki’s paper and resonate with other generic theories developed by several authors.

First, the theory states that ‘a pipe runs from a unit of leaves to the stem base and has a constant cross-sectional area’. Consequently, this pipe has to follow the whole path determined by the tree branching structure, implying that the cross-sectional area of trunks and branches should be proportional to the amount of leaves located above the section in the tree architecture but not above it in terms of absolute height. However, plant architecture was not taken into account in Shinozaki’s experimental datasets since the quantities considered were collected slice by slice, depending on their height alone. It was not until the introduction of the main axis cutting (MAC) method by Chiba (1991) that both tree branching and the vertical distribution pattern of organs were taken into account in analysis of experimental data.

Sapwood area and leaf area/mass are proportional (property 1). If, as stated in the text, the ‘pipes mainly serve as vascular passage from the roots to the leaves’, then only active pipes should be taken into consideration instead of the whole set of

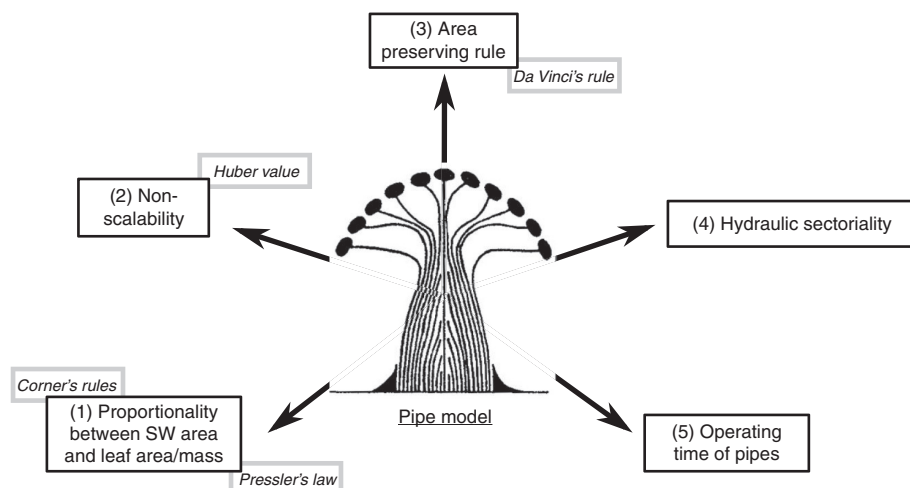


FIG. 3. Overview of the PMT properties (black boxes) and their link with affiliated theories (grey boxes). The description of properties and affiliated theories is provided in section 2.2

pipes (i.e. the whole trunk section, as in the original paper). Therefore, an explicit property of the PMT is the proportional relationship between conductive area of the stem SW at a certain height along the stem and the mass of foliage above. This property echoes Pressler's law, which postulates that ring area growth (the cross-sectional area of a single annual increment) at any point on the stem is proportional to the quantity of foliage above this point (Fig. 3) (Pressler, 1865, cited in Larson, 1963).

From an evolutionary perspective, in his seminal paper on the durian theory, Corner (1949) made empirical observations such as 'The stouter the main stem, the bigger the leaves and the more complicated their form'. He completed this with a second point he called 'diminution on ramification', as 'The greater the ramification, the smaller become the branches and their appendages'. These principles were referred to as Corner's rules by Hallé *et al.* (1978). The relationship between stem primary diameter (before secondary growth) and leaf size has been explored by several authors and intuitively explained by functional requirements in terms of hydraulic and mechanical supplies (Hallé *et al.*, 1978; White, 1983a, b; Brouat *et al.*, 1998; Westoby and Wright, 2003). These authors generally considered the first of Corner's rules as consistent with the PMT at the scale of the leafy twig, and thus can be considered as an affiliated theory (Fig. 3).

Non-scalability (property 2). Several authors assumed the proportionality constant of the leaf-to-wood mass ratio (i.e. the specific pipe length, L) to be constant across seasons, growth stages and experimental environmental conditions for a particular species (Waring *et al.*, 1982; Gerrish, 1990). This may have been suggested by the fact that the values of L are given for different species (graphs and Table 1 in Shinozaki *et al.*'s paper) with no details on the corresponding environmental conditions. This may have led to the interpretation that the PMT is not scalable, in the sense that it does not account for size-related effects on the leaf mass-to-SW area ratio (Mencuccini *et al.*, 2011). This property of non-scalability, or at least changes in L with stand density or growth stages, is in fact acknowledged by Shinozaki *et al.*: they report variations of L within a growth

season in a dense stand of 3-year-old *Ulmus parvifolia* (Fig. 11 in their paper) and with combinations of different growth stages and densities in maize (*Zea mays*) and buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) in their Table 2. They were unable to identify any generic trend in these variations of L in their data and conclude that 'more experimental studies are, however, needed to clarify the behavior of L under various growing conditions'. However, in their second paper, Shinozaki *et al.* (1964b) suggest that the SW at the crown base can serve as a basis for the estimation of foliage mass in stands regardless of their age or habitat. This point is particularly important because this hypothetical constancy of L throughout plant development or under different conditions (Dean *et al.*, 1988) was – incidentally – the cornerstone of the PMT used to estimate leaf area from measurements of SW area. This erroneous interpretation that L should be a constant has subsequently raised unjustified criticisms of the PMT when some experimental results refuted that assumption (see The variability and plasticity of the $A_L:A_s$ ratio and the scalability of the PMT), while it was in fact established only as an internal relationship within a plant (or a stand) at a given time. Finally, we note the link between the parameter L and the 'Huber value', i.e. the ratio of the cross-sectional xylem areas of a stem to the fresh weight of the leaves supplied by the stem (Fig. 3) ($A_s:A_l$ ratio; Huber, 1928).

The area-preserving rule (property 3). Because pipes have a constant cross-sectional area, the PMT assumes that the conductive SW area of a stem at a given height is equal to the cumulative basal area of its daughter axes above that height (Yamamoto and Kobayashi, 1993; McCulloh *et al.*, 2003). Even more important for our purposes is the central idea of the PMT: the cross-sectional area of the conductive SW is preserved at each branching event and remains constant irrespective of its position along the trunk. Not 50 but some 500 years ago, a prophet of the PMT, Leonardo da Vinci, noticed that the total cross-sectional area of all the branches at any height was equal to the cross-sectional area of its trunk (Fig. 3) [Notebooks of Leonardo da Vinci, pp. 394, 395 (Richter and Bell, 1970)]. Da Vinci also drew the frequently revisited comparison of a tree's branching system to a river course feeding

a main stream. This is equivalent to the area-preserving rules (Horn, 2000). Although the PMT refers to the balance between transpiration and stem water supply, some authors also used the conservation of cross-sectional area in branching points motivated by the PMT to describe root systems (Shinozaki *et al.*, 1964a; Oppelt *et al.*, 2001; Pagès *et al.*, 2004; Salas *et al.*, 2004).

Hydraulic sectoriality (property 4). Both the text and the figure (reproduced as Fig. 2 in this paper) in Shinozaki *et al.* (1964a) suggest a sectorized anatomy, with no lateral transport of water and mineral between pipes. From this point of view, an implicit property of the PMT is that the hydraulic architecture is not an integrated system (Cruziat *et al.*, 2002).

Operating time of pipes (property 5). Furthermore, Shinozaki *et al.* state that ‘the successive accumulation of disused pipes in the trunk is associated with the progress of tree growth’. Further on in the text, they complete this statement with ‘the pipes which make up the stem and branches of a tree are renewed every year’. One critical point is that it is not explicitly stated whether pipes can be reused in two successive years or not. However, the graphical representation and the text suggest that when a new leaf is produced, a corresponding new functional pipe is also produced, and is automatically disabled when the leaf is shed (Fig. 2). This point has important consequences: it implies that in deciduous trees in temperate zones, only the last wood growth ring is conductive, since the leaves are renewed every year and secondary growth is annual. In evergreen species, the conductive SW would correspond to a number of rings that is equivalent to the lifespan of the leaves (Kershaw and Maguire, 2000).

Summary. The PMT presents some characteristics that have contributed to its success: an elegant and intuitive concept, a simple and easy-to-interpret graphical representation, and the fact that it is (apparently) based on solid experimental results. Different kinds of plant species are considered in the work of Shinozaki *et al.*, giving to the PMT a universal and generic sense. As a result, it has occasionally been seen as a universal rule. Authors applying the PMT in plant modelling (see below) appear to implicitly assume that the underlying concepts have been properly validated by experimental results. However, as we showed, the properties associated with the PMT listed above are poorly supported by the experimental results presented in the original paper. For example, the set of experimental data presented in the paper does not include measurements of any characteristic of ‘functioning woody organs’. The only exception could be seen in Shinozaki *et al.*’s Fig. 9, where stem wood increment in the preceding 5 years is used and can be considered as an approximation of the functioning wood volume. The theory cannot be said to follow rigorously from the analysis of the experimental data despite Shinozaki *et al.*’s argument that ‘as demonstrated by actual measurements of the trunk thickness ..., this hypothesis seems acceptable and may be called the pipe model theory of tree form’. Instead, it arose from an imaginative effort to conceptualize the way plants function and the causes that might explain the reported relationships. The PMT is thus rather a hypothesis than a conclusion drawn from a thorough analysis of experimental facts.

It also raises several questions about the nature of the pipe. Aside from the root-to-leaf continuity and a constant

cross-sectional area, Shinozaki *et al.* provided no explicit description of the internal structure of pipes. This lack of characterization has facilitated very diverse interpretations of the notion of pipes. Is the pipe is merely a virtual construct that helps understanding and modelling tree form, or does it correspond to an actual anatomical object? In the following section we review the current literature on wood anatomy in order to scrutinize the concept of the pipe.

EXAMINING PMT-AFFILIATED PROPERTIES IN THE LIGHT OF OUR ACTUAL KNOWLEDGE OF PLANT BIOLOGY

What is a pipe?

As argued above and by other authors (Normand *et al.*, 2008; Mencuccini *et al.*, 2011; Holta *et al.*, 2013), the PMT does not provide any details about the nature of ‘pipes’, thus leading to different interpretations of their structure. First, the analogy between the structure of a stem as described by Shinozaki *et al.* (i.e. a longitudinally oriented set of pipes) and the anatomical structure of a plant stem has led to the interpretation of Shinozaki *et al.*’s pipe as a tracheary element (i.e. a vessel or tracheid) (Rennolls, 1994; West *et al.*, 1997, 1999; Roderick and Berry, 2001; McCulloh *et al.*, 2003). The extent to which the concept of the pipe as a structure providing mechanical and hydraulic support of leaves in the PMT corresponds to or deviates from anatomical reality depends on the taxonomy of the plant under study. In angiosperm stems, water is conducted by vessels whose cross-sectional area is greater than that of fibres, which provide mechanical support. Given this marked functional differentiation between cells, considering the pipe as a single secondary xylem cell is unrealistic for angiosperm species. In contrast, it is more realistic in the case of gymnosperms, since their xylem cells are differentiated only to a small extent: tracheids are the main cell type ensuring both mechanical support and the longitudinal motion of water. Although varying within tree as well as within growth ring (Lachenbruch *et al.*, 2011), their diameter is generally smaller than that of angiosperms vessels (Sperry *et al.*, 2006). Therefore, in relatively structurally homogeneous wood, as found in gymnosperms, tracheids might form a cellular unit integrating the functions of a pipe *sensu* Shinozaki *et al.* An alternative interpretation of Shinozaki *et al.*’s notion of the pipe may be a wood strand rather than an individual tracheary element. This interpretation would seem particularly reasonable in the case of angiosperm species as wood strands integrate both mechanical and conductive tracheary elements (i.e. fibres and vessels, respectively). It is important to note that studies that established empirical relationships between leaf quantity and SW or stem area (e.g. Waring *et al.*, 1982; Morataya *et al.*, 1999) considered, explicitly or not, pipes as strands of wood. Given the observed variations of cell morphologies occurring within a single plant during its ontogeny (Lachenbruch *et al.*, 2011), considering pipes as quantities of wood is more generic and makes it possible to account for the heterogeneous nature of the material, which could not be done by considering the pipe as a unique tracheary element (Savage *et al.*, 2010).

Since Pressler's law (Pressler, 1865) is a particular case of the PMT for deciduous temperate species, the particular set of pipes formed in the most recent growing season would correspond to the last annual wood increment. By extension, one could expect to observe a number of functionally active annual wood increments (i.e. sets of pipes that were formed in a specific growing season) equal to the age of the oldest living leaves in evergreen species. However, it is likely that the water supply of very young leaves at the beginning of the growing season is provided, at least in part, by the preceding annual increment (i.e. 1-year-old pipes) (Rennolls, 1994). In this case, pipes do not necessarily correspond only to annual growth ring (Rennolls, 1994). This view also challenges the validity of the sectoriality property of the PMT (property 4).

Sectoriality and integration of the vascular system of plants

Both the textual formulation and the schematic drawings published in the paper by Shinozaki *et al.* suggest that water and mineral nutrients are conducted from the soil to a given leaf unit through a single pipe that is disconnected from adjacent ones. Such a vascular plant is sectorial in the sense of Watson and Casper (1984) and Watson (1986), i.e. it is an assembly of independent integrated physiological units (Herrera, 2009). Before questioning the biological relevance of this property, a proper definition of the concept of sectoriality is required. The hydraulic connectivity can be considered in the lateral (i.e. radial and tangential movement of water) and axial [i.e. 'bottom-up' sectoriality as a preferential pathway from roots to different parts of the crown (Herrera, 2009)] directions. Clearly, these two axes need to be considered together in order to understand tree hydraulic architecture as a whole. Thus, sap flux in sectorial plants is compartmentalized within some parts of their structures (e.g. within the same branch), with a strong degree of independence from other compartments [e.g. among distinct

branches (Sprugel *et al.*, 1991; Vuorisalo and Hutchings, 1996; Brooks *et al.*, 2003)]. In contrast, in a non-sectorial plant (i.e. an integrated plant), different compartments are interrelated by vascular connections. The figure produced by Schenk *et al.* (2008) illustrates the two extremes of the sectoriality–integration continuum (Fig. 4). The degree of sectoriality (or the degree of integration) depends on vessel distribution and morphology, such as diameter and clustering of vessels, and/or the non-uniform location and frequency of inter-conduit pitting to keep sectors separated (Carlquist, 1984; Ellmore *et al.*, 2006; Zanne *et al.*, 2006; Lachenbruch and McCulloh, 2014). Moreover, Zwieniecki *et al.* (2013) suggest that sap ion concentration can also directly modify the extent of lateral transport as a cause of changes in xylem axial resistance. In line with the PMT, this section only examines xylem functioning; however, the concept of sectoriality applies to the entire vascular system, including phloem and carbohydrate distribution (Orians *et al.*, 2005a).

Examining xylem hydraulic architecture and connections within a tree is a tedious task (Cruiziat *et al.*, 2002; David *et al.*, 2012). Numerous methods have been used to study hydraulic connections at scales ranging from individual vessels to the entire plant. Introducing dyes or mineral stable isotopes into the stems of the living tree make it possible to visualize water-conduction pathways (Larson *et al.*, 1994; Schulte and Brooks, 2003; Orians *et al.*, 2004; Sano *et al.*, 2005; Ellmore *et al.*, 2006; Umebayashi *et al.*, 2008; Espino and Schenk, 2009) and to measure sap flow in different parts of trees. This method, possibly coupled with manipulation such as split-root or branch severing, can produce a map of preferential pathways (Infante *et al.*, 2001; Lopez-Bernal *et al.*, 2010; David *et al.*, 2012; Nadezhdina *et al.*, 2012, 2013; Sato *et al.*, 2012; Shinohara *et al.*, 2013). We refer to Orians *et al.* (2005a) for an extended discussion of the advantages of the different techniques.

These experimental results reveal that plant species exhibit a wide range of variation in their degree of sectoriality (Schulte

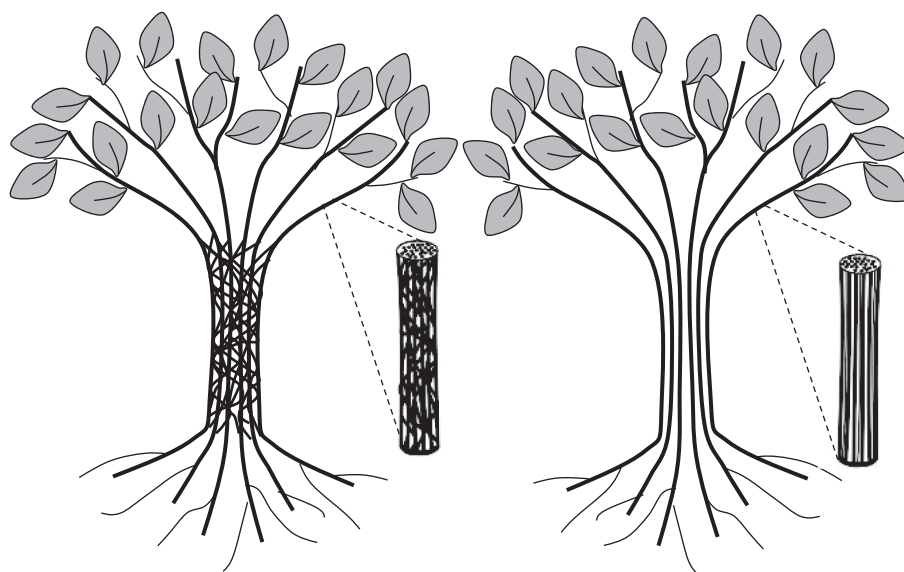


FIG. 4. Graphical representation of the hydraulically integrated (left) and sectorial plant (right) by Schenk *et al.* (2008). The sectoriality–integration property is illustrated at the whole-plant scale (i.e. absence/presence of connections between adjacent pipes connecting a set of roots to a set of leaves) and at the wood strand scale (i.e. absence/presence of connections between adjacent vascular elements within a wood strand).

and Brooks, 2003; Ellmore *et al.*, 2006; Schenk *et al.*, 2008; Espino and Schenk, 2009), ranging from highly sectorized species, constructed of autonomous subunits such as ring-porous species like oak and elm (Orians *et al.*, 2005b; Ellmore *et al.*, 2006) and longitudinally split shrubs (Schenk *et al.*, 2008), to fully integrated species appearing as single units, such as diffuse porous species like birch and many others (Watson and Casper, 1984; Tyree and Zimmermann, 2002; Orians *et al.*, 2005b; Ellmore *et al.*, 2006). Intermediate degrees of sectoriality or integration are possible at the scale of species, individuals and organs (Vuorisalo and Hutchings, 1996; Orians *et al.*, 2004; Ellmore *et al.*, 2006; Nadezhkina, 2010). Sprugel *et al.* (1991) suggested that sectoriality could provide advantages in terms of damage control, stress isolation and light capture. A high degree of sectoriality ensures better protection against the spread of embolism and therefore is seen as a success factor for adaptation in xeric environments. A drawback is reduced specific conductivity (Zanne *et al.*, 2006; Schenk *et al.*, 2008; Lachenbruch and McCulloh, 2014). In contrast, low sectoriality appears to be an advantage in environments with patchy resources (Orians *et al.*, 2004; Ellmore *et al.*, 2006), such as the forest understorey (Thorn and Orians, 2011). Sectoriality is also expected to occur more frequently in gymnosperms and dicotyledons than in monocotyledons, because of their open vascular systems (Vuorisalo and Hutchings, 1996; Orians *et al.*, 2005a). Nevertheless, the gymnosperm xylem structure, in which the bulk of axial elements conduct water, permits higher hydraulic integration than angiosperm wood (Cruiziat *et al.*, 2002). Intraspecific differences can also be observed and the degree of sectoriality may vary according to the ontogenetic stage of the plant (Watson and Casper, 1984; Zanne *et al.*, 2006; Salguero-Gomez and Casper, 2011). This touches upon a hypothesis of Hallé (1991), that juvenile wood would constitute the stem of young trees for which crown development has not yet started, while mature wood results from integration of root systems of different reiterated complexes that constitute the mature tree crown (Barthélémy and Caraglio, 2007). This hypothesis has given rise to the term ‘crown-formed wood’ to describe fluctuations in wood structure associated with the size of the crown (Amarasekara and Denne, 2002). The link between the degree of reiteration of species and their sectoriality degrees is an active research area (Herrera, 2009).

In summary, while some plants exhibit a distinct sectorial hydraulic system, thus conforming to the PMT, the large observed diversity of degrees of hydraulic connectivity among species or depending on growth conditions shows that the notion of the pipe is not a universally valid one and should be more nuanced.

Discussing the hydraulic sectoriality or integration concept in the framework of the PMT relies strongly on the presence or absence of a preferential vascular pathway to a given leaf or a set of leaves. With water being to some extent able to move radially between pipes of the same cohort (i.e. same-aged pipes), is a cohort of leaves (i.e. same-aged leaves) only connected with the corresponding cohort of pipes? In other words, are leaves formed in a specific year only connected to the growth rings formed in the same year? In needle-pulling experiments on 16 gymnosperms species, Maton and Gartner (2005) observed that leaves of deciduous species pull water only through the current growth ring, whereas different evergreen species were shown

to pull water from up to 2-year-old growth rings. This diversity of patterns in the ascent of water reflects the different mechanisms driving the formation of new connections between leaves of varying age and newly produced xylem as well as the deactivation of old ones. Maton and Gartner (2005) demonstrated that a leaf can be connected to different pipe cohorts in its life-time. The authors were unable to classify some species due to high intra-specific variability, and even observed some samples pulling water from different growth rings. This questioned the concepts of both leaf traces (MacDougal *et al.*, 1929) and ray parenchyma (Barnard *et al.*, 2013) as pathways for the radial movement of water between different cohorts of pipes.

Stem, SW and ring tapering

Sapwood area at crown base or at breast height? A key property associated with the PMT is the constancy of the ratio of leaf to conductive SW (SW) area ($A_L:A_S$) within a tree. This rule is expected to be valid in any point of the tree branching structure and throughout plant ontogeny. It predicts increasing SW area from the tree top downwards following the increase in foliage biomass/area towards the crown base and subsequently a constant SW area between crown and stem base. The ratio of leaf area to SW area at breast height should thus be equal to the same ratio computed with SW area at crown base. However, many studies (reviewed in the following paragraphs) reported that SW area increases from the crown base to breast height. Thus, to avoid biases due to the effect of SW tapering below the crown base, it would be preferable to measure the ratio of leaf area to SW area at the crown base rather than at breast height, to obtain more reliable values at the intra-specific level (Waring *et al.*, 1982; Marchand, 1984; Bancelari *et al.*, 1987; Maguire and Batista, 1996).

Tapering of sapwood thickness or area. Many studies reported SW thickness, instead of area, to increase downward within the crown and then to remain constant below crown base for both gymnosperms (Yang *et al.*, 1985; Ojansuu and Maltamo, 1995; Climent *et al.*, 2003; Pinto *et al.*, 2004; Knapic *et al.*, 2006; Longuetaud *et al.*, 2006) and angiosperms (Dhôte *et al.*, 1997; Björklund, 1999; Knapic *et al.*, 2006; Miranda *et al.*, 2006; Morais and Pereira, 2007). This implies that stem and heartwood (HW) tapering is generally similar in shape (Long *et al.*, 1981; Pinto *et al.*, 2004; Longuetaud *et al.*, 2006; Morais and Pereira, 2007). However, other authors reported different observations. Climent *et al.* (2003) identified a group of *Pinus canariensis* trees with HW proportion reaching a maximum between 4 and 8 m from the tree base (i.e. non-monotonic HW tapering) and a different group with monotonic decreasing HW proportion towards the top of the tree. Similar patterns were also recorded in *Pinus pinaster* (Berthier *et al.*, 2001; Pinto *et al.*, 2004; Knapic and Pereira, 2005) and *Pinus sylvestris* (Björklund, 1999; Mörling and Valinger, 1999) and are considered to be a specific feature of conifer species (Climent *et al.*, 2003). It has been suggested that the parts of trees with a high HW proportion could be linked to high production of ethylene at the part of the stem that is subject to the maximum mechanical stress when the tree sways (Climent *et al.*, 2003). Aside from these particular cases, the constant SW thickness

found along the branch-free stem has been suggested to validate the PMT (e.g. Knapic and Pereira, 2005). This conclusion neglects the fact that a constant SW thickness is usually incompatible with a constant SW area in tapered stems. Indeed, when both SW thickness and area are considered together, it is generally observed that SW area increases from the crown base towards the ground, whereas SW thickness remains constant (Long *et al.*, 1981; Ojansuu and Maltamo, 1995; Gominho and Pereira, 2005; Longuetaud *et al.*, 2006; Miranda *et al.*, 2006; Morais and Pereira, 2007).

Models of sapwood area tapering. The experimental difficulty of measuring SW area below the crown has motivated researchers to describe and model SW tapering along the stem in order to predict the SW area at different heights by tree metrics readily measurable from the ground. In addition, they aim at studying HW variations within the stem, an objective shared with the forestry and timber industry to better assess the profitability of stems and forest plots. Ojansuu and Maltamo (1995) modelled SW area tapering in *P. sylvestris* using a combination of HW and stem taper models and tree biometric descriptors (DBH, tree and crown height). Using the same predictors, Maguire and Batista (1996) were also able to model SW tapering by deriving stem taper models. More recently, Cruickshank *et al.* (2015) developed models using variables available from remote sensing. They compared an empirical and a functional approach: the functional one strongly relied on assumptions based on the PMT as well as an exponential decay function allowing the SW area to drastically increase near the stem base (see below); the empirical one is a segmented polynomial equation (Gallant and Fuller, 1973). The functional model predicted an overly abrupt change between trunk and crown segment in the vicinity of the crown base that was not always clearly observed at this position, but instead in higher parts of the crown. The empirical model proved more flexible and allowed estimation of the position of inflection points of the SW area profile. It showed that, at least for lodgepole pine (Garber and Maguire, 2005) and western hemlock (Kershaw and Maguire, 1995), the inflection point appeared to be closely related to the modal value of the leaf density distribution within the crown, which varies between species (Maguire and Bennett, 1996; Weiskittel *et al.*, 2009), but also within a given species depending on stand density or social status (Garber and Maguire, 2005).

Relation with foliage distribution. In a Douglas-fir stand, foliage distribution strata were successfully identified using measured SW area tapering and assuming a constant ratio of leaf area to SW area (Maguire and Bennett, 1996), but some discrepancies between estimated and observed distributions challenged the validity of the said ratio within the crown, where it was shown to vary significantly (Bancalari *et al.*, 1987; Kershaw and Maguire, 1995; Mäkelä and Vanninen, 2001; Kantola and Mäkelä, 2004; Schneider *et al.*, 2011). Dean *et al.* (1988) observed a ratio of lower leaf area to SW area at the crown top and crown base than at mid-height. Mäkelä and Vanninen (2001) observed the same tendency for the ratio of leaf mass to stem area in *P. sylvestris*, and observed that the highest ratio value corresponded to the peak of foliage distribution. It has been hypothesized that the variation in the ratio of leaf area to SW area could result from the variations in SW conductivity and transpiration rate per unit of foliage within the

crown (Brix and Mitchell, 1983), the potential incongruity between SW area and area of actually conducting wood (Mäkelä and Vanninen, 2001), and the conservation of higher SW area to store water (Cruickshank *et al.*, 2015).

Trunk basis. A strong non-linear increase in SW area has also been observed at the trunk basis (Long *et al.*, 1981; Ojansuu and Maltamo, 1995; Mörling and Valinger, 1999; Cruickshank *et al.*, 2015), which may result from an increase in SW area or a decrease in HW area as mentioned above (Climent *et al.*, 2003). For conifer species, this phenomenon could be due to a different trade-off between water transport and mechanics. Indeed, a larger proportion of latewood in this part of the tree (Gartner *et al.*, 2004) might provide sufficient strength to meet the strong mechanical constraints present in this part, but might also decrease xylem specific conductivity (Zimmermann, 1983; Gartner, 1991; Domec and Gartner, 2002), resulting in a higher production of SW to meet hydraulic demands (Stokes and Berthier, 2000; Berthier *et al.*, 2001; Cruickshank *et al.*, 2015).

Relation with Pressler's law. Under the assumption that physiologically active wood area is equal to the last annual wood increment, the PMT can be interpreted as an alternative formulation of Pressler's law (Pressler, 1865; Cruiziat *et al.*, 2002). The latter states that 'Ring area growth (cross-sectional area of a single annual increment) at any point on the stem is proportional to the quantity of foliage above this point' (Pressler, 1865, cited by Larson, 1963). This law assumes that the yearly carbon allocation from the crown is uniform along the stem and does not vary significantly with environmental conditions. It has been widely used in forest science as it represents an intuitive way to describe, understand and predict the layering of xylem at the origin of the stem shape (Larson, 1963; Houllier *et al.*, 1995). Yet it has not been used as widely as the PMT, presumably because it implies *a priori* knowledge about stem increment distribution, which is less easily measurable in the field than the stem or SW area.

If we accept the above-described property 5 of the PMT, which states that only the last wood growth ring is conductive in deciduous species, then the PMT and Pressler's law are equivalent. Few studies have confirmed Pressler's law (e.g. Ottorini, 1991, for Douglas-fir), whereas many works have underlined discrepancies between the theory and biological observations (Farrar, 1961; Weiner, 1984; Osawa *et al.*, 1991; Yamamoto, 1994; Courbet, 1999; Saint-André *et al.*, 1999; Kershaw and Maguire, 2000; Deleuze and Houllier, 2002; Bevilacqua *et al.*, 2005; Cortini *et al.*, 2013). Hatsch (1997) showed that in sessile oak it is not the ring surface that remains constant under the crown but its thickness. Moreover, the competitive status of trees is of primary importance. Dominant and suppressed trees show an increase and decrease in growth ring area towards the base, respectively, while intermediate trees show no variations (Larson, 1963; Courbet, 1999; Cortini *et al.*, 2013). This suggests that the constant growth ring area along the trunk postulated by the model is not a general rule. Moreover, extreme events such as drought can influence the longitudinal secondary growth pattern. For example, Bouriaud *et al.* (2005) showed that during dry years ring-area increments were more strongly reduced at breast height than in the upper parts of the tree. Apart from the variations along the bole, another common criticism of Pressler's law is linked to the observation of a strong increase in

ring area at the trunk base, resulting in the butt swelling of trees (Farrar, 1961; Larson, 1963; Ottorini, 1991; Courbet, 1999; Dhôte *et al.*, 2000; Deleuze and Houllier, 2002; Bevilacqua *et al.*, 2005; Cortini *et al.*, 2013; Yu *et al.*, 2014), the magnitude of which is linked to crown dimensions (Larson, 1963; Cortini *et al.*, 2013) and therefore strongly suspected to be related to mechanical support (Larson, 1963; Gartner, 1995). Some studies indicate that the relationship between ring area and foliage area is not simply proportional (Hall, 1965; Deleuze and Houllier, 1995; Kershaw and Maguire, 2000; Groot and Saucier, 2008), but decreases with increasing distance to the treetop as a result of decreasing photosynthetic rate and light intensity, as well as increasing foliage age (Kershaw and Maguire, 2000). An additional criticism is related to the fact that the crown base and the point along the stem below which growth ring area is roughly constant may not coincide. Indeed, while some studies report a maximum growth point in the vicinity of the crown base (Larson, 1963, and references therein), this point was also recorded at different depths within the crown (Courbet, 1999; Cortini *et al.*, 2013). These observations motivated the idea of an 'efficient crown base' excluding lower branches that cannot be seen as part of the crown due to ageing or to mechanical competition with neighbours (Houllier *et al.*, 1995; Courbet, 1999).

The simplicity of Pressler's law does not account for variations in ring area distribution related to varying growing conditions (Deleuze and Houllier, 2002), crown classes (Mitchell, 1975), site quality, silvicultural treatments and competition (Bevilacqua *et al.*, 2005) or age (Larson, 1963; Ottorini *et al.*, 1996; Courbet, 1999). Therefore, with the aim of stem form modelling, the above criticisms call for improvements of the model (Houllier *et al.*, 1995; Courbet, 1999; Cortini *et al.*, 2013). Courbet (1999) developed a flexible three-segmented model with Pressler's law as a particular case, allowing ring area to (1) decrease non-linearly within the crown, (2) vary along the trunk and (3) increase sharply at the trunk base, and providing intuitive and uncorrelated coefficients that could be analysed in different growing conditions. However, this model requires input variables that are not easily available, such as foliage distribution or increment area at breast height. Cortini *et al.* (2013) developed a species-level mixed-effect three-component model to predict ring increment along the stem based on more readily accessible crown and stand variables. Whereas empirical models are efficient in predicting radial increment distribution over the studied range of species and stand characteristics, they are not suited for prediction outside the range covered by the dataset (Courbet, 1999; Cortini *et al.*, 2013). A more flexible modelling approach consists in process-based models (Deleuze and Houllier, 1995, 2002) that integrate budget, distribution and translocation of carbon through the phloem and partitioning coefficients between tree compartments at different spatial scales. However, these models failed to predict the sharp increment at the trunk base of highly butt-swelled trees (Deleuze and Houllier, 2002), suggesting that mechanical signal might interfere with a simple carbon diffusion principle.

To conclude, our comparison between theory and observation demonstrated that, in its initial formulation, Pressler's law, as an intuitive and straightforward framework to understand how the stem forms and the crown develops through simulations or retrospective approaches, is not generally valid.

Relation with Leonardo da Vinci's rule (area-preserving rule). The PMT implicitly assumes the validity of Leonardo da Vinci's rule: that the axis cross-sectional area below a given branching point is equal to the sum of the cross-sectional areas of the daughter branches above this point (Shinozaki *et al.*, 1964a; Richter and Bell, 1970; Nikinmaa, 1992; Yamamoto and Kobayashi, 1993). Although Leonardo da Vinci's rule is occasionally used as a structural property of tree models (West *et al.*, 1999; Eloy, 2011; Minamino and Tatenno, 2014), there is little experimental work confirming its validity. As in the case of tapering rules, the area-preserving rule has been tested with regard to cross-sectional areas of ring increments, SW and whole axes excluding bark (Nikinmaa, 1992; Yamamoto and Kobayashi, 1993; Hatsch, 1997; Sone *et al.*, 2005, 2009). Furthermore, it should be noted that Leonardo da Vinci's rule was also tested at a microanatomical scale by considering xylem conduit dimensions and comparing it with the Murray law to investigate how branching systems optimize hydraulic flux to woody and leafy organs (McCulloh *et al.*, 2003; Chen *et al.*, 2012; Price *et al.*, 2014; Carvalho *et al.*, 2017a, b).

In *Cryptomeria japonica*, Yamamoto and Kobayashi (1993) demonstrated a good correlation between trunk cross-sectional area and the cumulative cross-sectional area of its daughter branches at the top of the tree, where HW is not developed. However, the slope of this linear relationship varied among individuals and was not systematically equal to 1, thus challenging the area-preserving rule. Similarly, in Scots pine (*P. sylvestris*), Nikinmaa (1992) observed a significant linear correlation between the diameter of the trunk at the crown base and the sum of living branch cross-sectional area above. However, considerable variation of the slope existed among individuals of the same stand as well as between stands, with an apparent effect of a north-to-south gradient of stand location (the same cross-sectional area supported more branches in the south than in the north). In *Quercus petraea*, Hatsch (1997) analysed the ratio between (1) the differences in SW area below and above branch insertion and (2) the SW area of the same branch for each branch located in tree crown, in order to estimate the local contribution of the branch in terms of stem SW tapering. For juvenile and adult trees, the ratio was overall <1 with a considerable variability that could not be related to any particular branch characteristic (position in the crown, age, size, ...). A relationship could also not be identified between the number of rings in SW of branches and the stem. The authors concluded that the PMT was not helping to explain this variability. In contrast, Sone *et al.* (2005, 2009) demonstrated the validity of the area-preserving rule for the whole cross-sectional area of branches in the crown of young *Acer* trees. However, this rule was not valid for the current-year growth ring area: the average yearly growth of the cross-sectional area of a branch was found to be smaller than the sum of growth of its daughter branches. The authors related this to the fact that the proportion of the current-year growth area relative to the cross-sectional area of the branch is almost always greater for small, young branches than it is for large, old branches. The authors noted that Leonardo da Vinci's rule would not hold if the decrease in basipetal growth was repeated every year. In summary, the above results show that the Leonardo da Vinci's rule does not hold in general conditions.

The variability and plasticity of the $A_L:A_S$ ratio and the scalability of the PMT

The PMT suggests a constant ratio of leaf area to SW area across the tree at one given point in time. A tempting and common, however improper, over-generalization of the theory is to assume this ratio to be constant within a given species irrespective of the plant's ontogenetic stage, seasons and environmental conditions. Before synthesizing the various results on $A_L:A_S$ ratio variability, we note that, depending on the studies, different types of variables were used to analyse the relationship between an amount of leaves and the SW area supplying water to it (reviewed in Whitehead and Jarvis, 1984, p. 86): (1) some authors consider the leaf area while others measure the leaf mass (e.g. the pipe model ratio in Sattler and Comeau, 2016), which might lead to different results due to the variability of leaf mass per area (LMA) within a set of leaves (Valentine, 2001); (2) some authors consider SW area while others prefer whole-stem/branch sectional area (considering, implicitly or not, that the whole of the section is conductive); and (3) there is a high diversity of approaches used to measure and estimate the SW area if this is the considered variable. As a necessary prerequisite to any synthesis, these methodological aspects will be discussed more precisely in the following sections. It is also important to recall that the constancy of the leaf area/SW area ratio within a species was not explicitly claimed in the original formulation of Shinozaki *et al.* as discussed above. Consequently, the PMT has been misinterpreted as a species-specific isometric relationship between leaf area and conductive SW area. As no rule describing the variation of the parameter L with tree size was given by Shinozaki *et al.*, a key criticism of the PMT is its non-scalability (Mencuccini *et al.*, 2011).

Studies on the $A_L:A_S$ ratio have been conducted for a wide range of experimental designs that can be categorized as follows. (1) Even-aged monospecific stands in which only dominant or codominant trees are considered. In this particular case, it is assumed that selecting samples from stands of various ages sharing similar environments and silvicultural treatments allows us to consider that the different measured trees describe a single chronosequence, i.e. that they share the same developmental trajectory, with the 'size' effect directly related to the ontogeny (Magnani *et al.*, 2000; McDowell *et al.*, 2002; Delzon *et al.*, 2004a). (2) Even-aged monospecific stands in which site fertility, stand density or thinning intensities are compared (Brix and Mitchell, 1983; Binkley, 1984; Bancalari *et al.*, 1987; Granier, 1987; Aussenac and Granier, 1988; Long and Smith, 1988; Pothier and Margolis, 1991; Shelburne *et al.*, 1993; Mencuccini and Grace, 1995; Medhurst and Beadle, 2002; McDowell *et al.*, 2006). (3) Even-aged stands in which trees with different competitive status, from suppressed to dominant, are considered (Long and Smith 1988). (4) Natural forest stands in which trees of different sizes are compared without any information on age or growth histories. Most of the published work demonstrates that $A_L:A_S$ ratios vary among individuals of the same species. Decreases in $A_L:A_S$ ratios have been reported in particular along the developmental trajectory (Magnani *et al.*, 2000; McDowell *et al.*, 2002; Barnard and Ryan, 2003; Delzon *et al.*, 2004a) and for increasing size (Albrektson, 1984; Ryan *et al.*, 2000; Schäfer *et al.*, 2000; Phillips *et al.*, 2001; Fischer *et al.*, 2002;

Kostner *et al.*, 2002; Mokany *et al.*, 2003; Delzon *et al.*, 2004a, b; Ewers *et al.*, 2005). However, the reverse pattern was also observed (Coyea and Margolis, 1992; McDowell *et al.*, 2002). The decrease in $A_L:A_S$ ratios with increasing tree size may be a homeostatic mechanism partially compensating for the decrease in hydraulic conductance as trees grow in height (McDowell *et al.*, 2002). Variations have also been studied according to site fertility (Binkley, 1984; Bancalari *et al.*, 1987; Long and Smith, 1988; Shelburne *et al.*, 1993), site differences in water vapour pressure deficit (Mencuccini and Grace, 1995; McDowell *et al.*, 2006) and species mixture (Binkley, 1984) as well as stand density and thinning practices (Brix and Mitchell, 1983; Granier, 1987; Aussenac and Granier, 1988; Long and Smith, 1988; Pothier and Margolis, 1991; Shelburne *et al.*, 1993; Medhurst and Beadle, 2002). In summary, previous studies have demonstrated that $A_L:A_S$ ratios should not be considered as merely species-specific, and that, instead, additional parameters should be added to make the PMT scalable with respect to tree ontogenetic stage and size, social status, site quality or silvicultural practices, thus adding to the flexibility of the PMT from a time-dynamic point of view (Ogawa, 2015).

Estimating crown leaf area and sapwood area independently

Among papers applying the PMT to examine the leaf to SW area ratio $A_L:A_S$, two main objectives can be distinguished: (1) to develop methods to evaluate leaf area using non-destructive methods as described in Leaf mass/area section; (2) to test the variability of this ratio with respect to different factors as described in the section The variability and plasticity of the $A_L:A_S$ ratio and the scalability of the PMT. It is important to note that although the word 'sapwood' does not appear in either of the two papers by Shinozaki *et al.* (1964a, b), it is commonly assumed that this is what the authors meant by the concept of 'active pipes' (Valentine, 2001). Disused pipes then correspond to non-conducting xylem, which is often confused with HW (see below). The experimental techniques used to measure the variables A_L and A_S , at different scales ranging from the whole plant to individual branches, provide more or less direct, precise and independent results. It thus seems important to briefly summarize and discuss them, as we do in the following sections.

Leaf mass/area. Measuring the foliar area of adult trees can be very tedious (Dean *et al.*, 1988). Indirect techniques have been developed to avoid this experimental work load. A common non-destructive approach consists of using crown length or size to infer leaf area (Cienciala *et al.*, 2006; Cruickshank *et al.*, 2015). This approach relies on the assumption of high correlation between crown dimension in terms of biometric parameters and the volume of the assimilation apparatus (Lemke, 1966; Jelonek *et al.*, 2008; Sattler and Comeau, 2016). More recently, an increasing number of studies based on terrestrial LIDAR scan data open promising prospects for the non-destructive quantification of volumes or biomass of individual tree crowns (Hosoi and Omasa, 2006; Béland *et al.*, 2014; Stovall *et al.*, 2017).

Most other approaches are destructive. In line with the original experimental datasets of Shinozaki *et al.*'s paper, several studies use leaf biomass without converting it to leaf area (Grier and Waring, 1974; Kendall Snell and Brown, 1978; Brix and

Mitchell, 1983; Albrektson, 1984; Granier, 1987; Aussenac and Granier, 1988). In most studies, either the whole crown is stratified into horizontal layers (e.g. Grier and Waring, 1974) or branch whorls (or pseudo-whorls) are considered as distinct layers (e.g. Whitehead, 1978). Thus, the vertical distribution of foliage can be taken into account. In each layer, leaves are usually freshly weighed but can also be dried, sometimes together with the twigs that carry them. Then, dry weight is estimated using fresh weight/dry weight or leaf mass/wood mass conversion factors that are calibrated on a sub-sample (e.g. Grier and Waring, 1974). In some studies fresh weight is considered directly without conversion to dry weight (e.g. Morataya *et al.*, 1999), which is a potential cause of bias.

Other studies consider leaf area. As it is easier to measure total leaf mass than the total leaf area, a common approach is to calculate a mean specific leaf area (SLA) by dividing the total leaf area of a subsample by its dry mass (Gower *et al.*, 1999). As SLA varies within the crown, many authors calculate different SLA values by stratifying the crown into horizontal layers, considering branch categories or/and separating leaves according to their age in evergreen species (e.g. Landsberg *et al.*, 1997). In some cases, intermediary allometric models at branch level are developed. Because HW is often absent in branches, the entire cross-sectional area is considered as the SW area (Gehring *et al.*, 2015). Statistical models such as generalized linear models are used to predict leaf area from branch size (diameter or length) and/or position. Tree-level leaf area is then calculated via the ‘branch summation method’, in which the branch-level model is applied to each branch and predicted branch leaf area values are added up (Monserud and Marshall, 1999; Fischer *et al.*, 2002; Zellers *et al.*, 2012).

In the following we discuss these different approaches. First, the crown leaf surface in adult trees is always estimated and never actually measured. Potential errors from using allometric rules are never accounted for, and thus biases resulting from the different methods can be difficult to assess. Moreover, in the branch summation method A_L and A_S cannot really be considered as independently measured given that branch diameters are used to estimate leaf area, before total leaf area is compared with SW area to validate the PMT. This implies that the method used to evaluate the PMT relies itself on a PMT-like approach. Second, using either foliage biomass or leaf area can potentially lead to different conclusions. Although some authors have argued against this (Kershaw, 2001), there is evidence that a constant ratio of cross-sectional area to leaf mass does not imply a constant ratio of cross-sectional area to leaf area within the tree crown (Waring *et al.*, 1982; Valentine, 2001). Because SLA can vary by up to a factor of 2 between the top and the bottom of the crown, using leaf area instead of mass may reduce the variation in the observed ratio. Third, Gower *et al.* (1999) highlighted the fact that the lack of a consensual methodology for defining SLA has caused confusion in the literature and even blurred the conclusions of reviews that do not distinguish between the different methods. For instance, for needle-like leaves both projected and total leaf area differ according to the shape of the leaf (cylinder in some pines or with a square cross-section in black spruce). Adequate adjustments required in the calculation of SLA are still not always standardized in the literature despite the existence of recommended protocols (Cornelissen *et al.*, 2003).

Sapwood area. The SW and HW are classically considered as two distinct functional wood compartments in perennial stems. Fundamentally, this distinction is made on the assumption that SW is physiologically active whereas the HW is the dead part of the wood that no longer contains living cells (Bamber, 1976; Bamber and Fukazawa, 1985; Hillis, 1987). Heartwood is generally darker than SW, although not always (Hillis, 1977). The term ‘sapwood’ may be misleading from an etymological point of view. As sap is defined as the fluid that circulates in the vascular system of a plant (Zimmermann, 1983), in a literal sense, the term ‘sapwood’ refers to ‘wood’ that transports ‘sap’. However, while SW remains physiologically active until it transforms into HW, particularly in terms of water and carbohydrate storage, there is strong evidence that water conduction along the stem is restricted to the outermost SW (Ziegler, 1968; James *et al.*, 2002; Spicer and Holbrook, 2005). The subdivision of SW into conducting wood (i.e. wood still able to transport water) and storage wood (i.e. wood having mainly storage functions), as proposed by Ziegler (1968), is almost never accounted for in studies considering $A_L:A_S$ ratios in trees. Hence, depending on the species in question, SW area is measured according to different protocols that are more or less in agreement with the notion of conductive SW.

In most cases, SW is defined visually as the lighter part of the wood cross-section in contrast to the darker HW (Grier and Waring, 1974; Waring *et al.*, 1977; Morataya *et al.*, 1999; Cruickshank *et al.*, 2015). In other cases, and especially when HW is visually indistinguishable from SW, the latter is determined by examining the differences in light transmission when the cross-section is held against bright light (Kaufmann and Troendle, 1981; Long and Smith, 1988; Barnard and Ryan, 2003; Delzon *et al.*, 2004b). In some species, wood disc immersion in water can reveal the contrast between HW and SW (Bancalari *et al.*, 1987); however, the use of passive staining by chemical solutions is often necessary (Kutscha and Sachs, 1962; Waring *et al.*, 1977; Kendall Snell and Brown, 1978; Whitehead, 1978; Granier, 1981; Albrektson, 1984; Whitehead and Jarvis, 1984; Whitehead *et al.*, 1984; Baldwin, 1989; Mencuccini and Grace, 1995; Fischer *et al.*, 2002). The latter approach makes it possible to differentiate between living and dead tissue based on the reaction either with phenolic secondary compounds, which are more frequent in HW, or with starches, which are more frequent in SW. Universal pH indicators can also be used following the principle of differences in acidity between HW and SW (Waring *et al.*, 1980). This first set of methods can be applied to the observation of a wood disc collected from the felled tree. In other cases, they can be applied to wood increment cores from standing trees to measure SW thickness, which is in turn used with stem diameter as input variables to compute SW area. Another method consists in staining the water pathway within the living stem with dye injections (Tyree and Zimmermann, 2002) in order to delineate the conducting SW area. The stained wood region above the injection point is then observed after a few hours (Santiago *et al.*, 2000; Reyes-García *et al.*, 2012; Pivovarov *et al.*, 2014). This method is probably the most accurate and least prone to estimation errors.

These methods for measuring the SW area are extremely diverse and lead to estimates that are difficult to compare. In some conifer species, the whole SW remains conductive until it transforms into HW (Swanson, 1966; Ziegler, 1968; Rust *et al.*,

1995). In this case, methods based on differences in terms of colour (natural or chemically induced) make it possible to correctly identify conductive SW. However, in general, unless this property is preliminarily validated for the species in question, the measured SW area does not necessarily correspond to conducting wood in the sense of Ziegler (1968) and therefore does not conform with the functional assumption of the PMT. For instance, in ring-porous species, numerous studies reported that the water flow is provided by the outermost rings in the SW (Huber and Schmidt, 1937; Ziegler, 1968; Cochard and Tyree, 1990). Of 21 SW rings, only two are conductive in *Quercus phellos* (Ziegler, 1968), and in *Ulmus americana* 90 % of the water flow was recorded in the outermost ring (Ellmore and Ewers, 1985, 1986). In *Quercus robur*, Čermák et al. (1992) observed 50 % of the water flow in the two outermost rings and 95 % in nine of a total of 20 SW rings. It is also very common to observe a higher relative sap flux in the outer portion of the SW of diffuse-porous species, such as red maple (Spicer, 2005), but also in wide-SW tropical species from Panama (James et al., 2002). Staining experiments also revealed that legume species from Mexico conduct water in the two outermost centimetres of the SW (Reyes-García et al., 2012).

Many other techniques allowing proper characterization of conductive SW are currently available, including conductivity measurements by means of electrodes (Čermák et al., 1992), microwaves (Johansson et al., 2003), infrared imaging (Gjerdrum and Høibø, 2004), radiography (Polge, 1964) and computed tomography (Ojansuu and Maltamo, 1995; Rust, 1999; Fromm et al., 2001; Wilhelmsson et al., 2002; Longuetaud et al., 2007). To our knowledge, these techniques have never been applied in systematic studies of $A_L:A_S$ ratios (with the exception of Schäfer et al., 2000), which can be explained from a historical point of view. When reviewing the literature and the first syntheses about $A_L:A_S$ ratios (McDowell et al., 2002; Ryan et al., 2006), it appears that most studies were initiated by the forester community during the 1970s and 1980s, whereas the above-mentioned more sophisticated methods were developed by the ecophysiologist community at the end of the same period. The limited overlap between these two research communities at this time thus hindered the dissemination of these techniques. Today, they are more widespread but their use remains limited by their high cost and the availability of technical equipment as well as logistical challenges.

The analogy with Corner's rules

Several authors have noted similarities between the PMT and Corner's laws (Hallé et al., 1978; Brouat et al., 1998; Brouat and McKey, 2001; Preston and Ackerly, 2003; Mencuccini et al., 2011; Lachenbruch and McCulloh, 2014). In his seminal paper, the botanist E. J. H. Corner introduced two empirical rules, which he denoted 'axial conformity' and 'diminution of the ramification' (Corner, 1949), later on described as 'Corner's rules' by Hallé et al. (1978). Hallé et al. (1978) make considerable use of Corner's rules, stating that the term 'massive' used by Corner refers to the volume (stoutness) and more precisely to the axial diameter. Hallé et al. (1978) also assumed that architecture, surface, volume and mass are interrelated to

four measurable variables: (1) the primary diameter of the axis and (2) the internode length, both of which are related to volume and mass; (3) leaf surface; and (4) the rate of meristematic activity. In the subsequent works on Corner's rules, the considered variables are the diameter of the first-year shoot just after elongation (i.e. the primary diameter, when secondary tissues are considered as negligible) and the lamina area. The work of White (1983a, b) provided the first empirical validation of Corner's rules on a dataset of 69 species in North America. White discussed several possible explanations of Corner's rules and, like Hallé et al. (1978), mentioned the role of the hydraulic constraints, suggesting that the amount of xylem required to supply a leaf is related to the size of the leaf. He also mentioned the role of mechanical constraints, as large leaves require stronger stems to resist weight and stress imposed by the wind. Thus, the ratio of leaf area to twig cross-sectional area would be based on the necessity to fulfil support and transport functions (Farnsworth and Van Gardingen, 1995). With similar reasoning applied at twig scale instead of individual leaf scale, Brouat et al. (1998) reanalysed White's data, considering the total leaf surface of the current-year shoot rather than the surface of a single leaf as the variable to be correlated with stem cross-sectional area. While White conducted his analysis by considering species with different successional characteristics (i.e. early and late successional trees), Brouat et al. (1998) distinguished three groups in their analysis: deciduous angiosperms, evergreen angiosperms and gymnosperms. They show that considering total leaf area considerably improves the relationship of twig size to leaf size for deciduous species. In addition, they analysed leaf area/stem cross-sectional area allometries across ontogenetic stages (in terms of tree height) in four species, considering the ratio between the cross-sectional area of the terminal internode and surface area of leaves supported by it. They supposed that if similar patterns were found in these four species, characterized by different habits and geographical distributions, they might indicate a more general trend. The most striking result of their paper is that, in both interspecific and intraspecific comparisons, the relationship between primary cross-sectional area of a stem and the surface area of leaves borne by it is isometric. In summary, we have noted parallels between the PMT and Corner's rules: the former can be seen as an isometric relation between the primary axis diameter and the leaf area it supports, which is interpreted in terms of a mechanistic explanation through hydraulic and mechanical requirements; the latter can be seen as a corollary of the area-preserving branching property (see Relation with Leonardo da Vinci's rule [area-preserving rule]).

Several aspects related to the similarity between the PMT and Corner's rules deserve a more in-depth discussion. First, Corner's original work clearly had an interspecific scope and aimed at embracing plant diversity: the relationships were investigated across species without attempting to control intra-tree or intraspecific variability. In contrast, the PMT clearly falls within an intraspecific and intra-individual scale.

Second, the different variables considered in the studies lead to different interpretations of the rule. While White (1983a, b) considers a representative leaf of the last annual shoot, Brouat et al. (1998) consider the total leaf area, justifying their choice by the classical mechanical and hydraulic arguments; Smith et al. (2017) consider the average leaf area

with two additional underlying variables (leaf number and total leaf area) that they justify from a leaf carbon economy point of view. Another point of view could be that of Sinnott (1921) in an even earlier work, who suggested that the size of organs that constitute the plant body, such as stem, leaf or fruit, is correlated with the size of the meristem from which they develop. Using maple tree datasets, he found a positive correlation between the volume of leaves present on a node (calculated from the blade surface and thickness) and the surface of the pith of the subtending internode. Sinnott (1921) drew attention to the fact that the pith, as the primary tissue, is a good indicator of the size of the terminal meristem. The pith is therefore more relevant as a variable than an outer diameter because secondary growth occurs early after shoot extension, inducing non-negligible thickening in the part distal from the apical meristem. Adopting this point of view leads us to the general conclusion that works dealing with Corner's law should not be interpreted in the same functional terms as the PMT since, as far as we know, they merely consider the primary diameter of the axis without distinguishing the different tissues that constitute it and the proportion of xylem in particular. It remains unclear to what extent the twig external diameter is linked to the xylem area at inter- and intraspecific scales. Levionnois *et al.* (Sébastien Levionnois, France, unpubl. res.) give some insights into the importance of tissue proportions in the consideration of stem–leaf relationships. They focused on petiole anatomy in *Cecropia* tree megaphylls, considering that the petiole is the first ‘pipe’ connecting the photosynthetic lamina to the whole plant. After validating a strong correlation between petiole diameter and lamina area, these authors showed that primary xylem is isometrically related to leaf size, whereas secondary xylem is allometrically related. They also demonstrated that, to adapt hydraulic conductivity to different leaf sizes, the xylem adjusts firstly its anatomy, i.e. vessel size and density, rather than its area. On the other hand, most of the petiole diameter variation is afforded by variation in pith size, which constitutes 31.9–59.9 % of whole tissues, theoretically impacting petiole mechanics by increasing the second moment of areas in flexion of more external supporting tissues. Anatomical studies then appear absolutely necessary to better understand the nature of the first premise of Corner's law and its underlying hydraulic and mechanic significance.

APPLICATIONS OF THE PMT

When screening papers that cite the PMT, one is firstly struck by the diversity of derivations of the original theory and the multiplicity of objectives and contexts in which the PMT is used: although, in the original work of Shinozaki *et al.* a precise objective was clearly stated – ‘improving the method of indirect estimation of tree biomass in a forest stand’ – the PMT has since been extended to additional applications. The PMT has been widely used to model tree growth and several improvements to the pipe model have been suggested from the viewpoints of biomechanics and water conduction.

Leaf area estimation

In their second paper on the PMT Shinozaki *et al.* (1964b) further confront their model with experimental data and conclude: ‘As an application of the theory in forest ecology, a new method for estimating the amounts of leaves or branches of trees and stands was also proposed, based on the direct proportionality found between those amounts and the cross-sectional area of the trunk at the height just below the lowest living branch’. Although this approach was expected to be more precise than the use of DBH as proposed by Kittredge (1944), it was not used extensively. Several reasons can be noted. First, it quickly became apparent that the $A_L:A_S$ ratio depended not only on the species but also on growing conditions as well as the ontogenetic stage. Second, it is important to note that seeking a relationship between stem diameter and the amount of supplied foliage is questionable from a mechanistic point of view given that secondary growth is a cumulative process in which the diameter increases or stagnates but cannot reduce, whereas leaf area may increase or decrease. For instance, it may show seasonal fluctuations (e.g. Zalamea *et al.*, 2013) or decrease as the result of disturbance events or senescence (Hallé *et al.*, 1978).

Lastly, PMT-based foliage estimations require reaching the base of the crown in order to take core samples in different directions, to determine SW area and to extrapolate this surface to the whole section of the trunk at this level. All of this is a more tedious task than a mere measurement of DBH. Some authors have investigated to what extent the sap area at 1.30 m height or below the crown was more relevant than the total diameter in estimating the leaf area of the crown, with contrasted results. Considering loblolly pine, with DBH ranging from 13 to 43 cm (15–55 years), Baldwin (1989) showed that DBH was as good as or better than SW area at breast height or under the crown to predict foliage weight. Studying seven western conifer species, Kendall Snell and Brown (1978) showed that, for three of them, SW area was a significantly better estimator than DBH for both foliage and branch wood biomass, while for the four others the performances of SW area and DBH as predictors were not significantly different. Therefore, and probably for convenience of experimental measurement, the external diameter of the axes remains the preferential measure used to estimate the associated quantity of leaves in most work. One has thus to keep in mind that this non-destructive approach can be valid, assuming a constant proportion of conductive SW in the stem irrespective of its diameter. An additional problem is that at 1.30 m height butt swelling of the tree is already observable (Hatsch, 1997). Consequently, the use of the outer diameter should at the very least be restricted to branches where HW is not observable making the strong hypothesis that the whole cross-section is conductive. For example, Gehring *et al.* (2015) tested the applicability of the PMT to chestnut trees in terms of the variability of the ratio between leaf area and external diameter measurements in branches and the whole tree. However, it is important to keep in mind that the validity of this assumption is questionable and may lead to erroneous interpretation of the results.

Tree hydraulics

Mencuccini *et al.* (2011) discussed the PMT in the context of hydraulic models. We will therefore not review this aspect in detail, but instead give a brief overview of how tree hydraulics may provide explanations of the non-scalability of the PMT and the variability of the L parameter. Whitehead and Jarvis (1984) and Whitehead *et al.* (1984) developed a hydraulic model based on a combination of the Penman–Monteith equation (to describe the transpiration rate of a coniferous canopy) and Darcy's law applied to water flux:

$$\frac{A_L}{A_S} = \frac{k_s \Delta \Psi}{l} \cdot \frac{c}{D g_s}$$

where k_s denotes the SW permeability of the hydraulic pathway, $\Delta \psi$ the soil-to-leaf water potential difference including the effect of gravity, l the path length, D the time-averaged vapour pressure deficit of the air, and g_s an appropriately weighted stomatal conductance. The coefficient c is equal to $c = \lambda \gamma \rho_w / (\eta c_p \rho_a)$, where λ denotes the latent heat of vaporization of water, γ the psychrometric constant, ρ_w the density of water, η the dynamic water viscosity, c_p the specific heat of air at constant pressure and ρ_a the density of air. Aside from water viscosity, all of these variables are weakly dependent on temperature. As underlined by McDowell *et al.* (2002), this model is a simplification of tree hydraulics in several aspects as it strictly only applies to cylinders of uniform material and does not account for potential variations of k_s , for instance. However, the equation has drawn increased attention (Mencuccini and Grace, 1995; White *et al.*, 1998; Schäfer *et al.*, 2000; McDowell *et al.*, 2002, 2006; Phillips *et al.*, 2002; Mencuccini, 2003; McDowell and Allen, 2015; Allen *et al.*, 2005). It suggests that the ratio of leaf area to conductive SW area $A_L:A_S$ in trees is proportional to its permeability and to the water potential gradient in the stem, and inversely proportional to the product of the mean vapour pressure deficit of the air at the site and the mean value of g_s (Whitehead *et al.*, 1984). Several authors used this equation as a framework to test hypotheses on the interactions between hydraulic architecture, stomatal conductance and climate. In particular, variations in the $A_L:A_S$ ratio as a compensatory mechanism aiming to alleviate hydraulic limitations to water transport have been studied subject to tree height (parameter l) (Coyea and Margolis, 1992; McDowell *et al.*, 2002), SW permeability (parameter k_s) (Edwards and Jarvis, 1982; Whitehead *et al.*, 1984; Coyle and Margolis, 1992) and site differences in water vapour pressure deficit (parameter D) (Mencuccini and Grace, 1995; McDowell *et al.*, 2006). This model appeared to be a good complementary approach to describing $A_L:A_S$ ratio trends for varying tree sizes and environmental conditions. For example, using tree height as a proxy for the path length from bulk soil to leaf, McDowell *et al.* (2002) hypothesized that, other variables being equal, the decrease in $A_L:A_S$ enables consistently high evaporation levels (g_s) when tree height increases. A potential advantage of a decreasing $A_L:A_S$ ratio with increasing height h is that hydraulic compensation for h may occur, in which g_s is maintained, or reductions in g_s are minimized, as h increases.

Another refinement of the PMT was suggested by Deckmyn *et al.* (2006), who replaced the constant ratio between SW and leaf area by a ratio between pipe conductivity and leaf area.

This conductivity is driven by changes in allocation patterns and in pipe radius, which are simulated as functions of age, stand density and climate. In particular, the model calculates the carbon cost of pipes per unit leaf area based on the balance between leaf transpiration and water flow through the conducting tissue. In particular, this balance equation includes pipe radii (simulated on a daily basis with a species-specific parameter of plasticity) and a species-specific parameter representing the ability of trees to compensate for increased height by allocating more carbon to pipes and permitting a switch between the hydraulic limitation model and a model with a constant stem conductance per unit leaf area irrespective of height. Coupled with a simple growth simulator, it made it possible to perform qualitative predictions of seasonal changes in pipe radius (decreasing pipe radius from spring to autumn) and wood density, as well as realistic differences associated with the competitive status of trees (denser wood in suppressed trees). An exact parameterization and a quantitative evaluation of this model, however, are still lacking.

Tree biomechanics

Given that, verbally, Shinozaki *et al.* link the PMT to the hydraulic and mechanical support of foliage in equal measure, it is surprising that comparative studies on the PMT and mechanical theories are rare. A historical exception is a supplement to the PMT that was proposed by Oohata and Shinozaki (1979) 15 years after its initial formulation. The aim of their paper was to quantitatively account for the shape of the trunk below the crown break. While the PMT can be summarized by

$$C(z) \propto \int_z^{top} \Gamma(z) dz \text{ for } z \geq z_0, \text{ where } z_0 \text{ denotes crown height,}$$

$C(z)$ the amount of non-photosynthetic tissue and $\Gamma(z)$ the foliar density at height z , Oohata and Shinozaki (1979) established $C(z) \propto \int_z^{top} \Gamma(z) + C(z) dz = \text{'total plant material [in kg] from}$

the top to stratum z' below the crown, $z < z_0$. Based on this relationship, the authors derive an exponential increase in trunk cross-sectional area from crown break towards stem base. This is interpreted in terms of the mechanical argument that 'the compressive stress is uniform in each layer' and that 'the trunk ... is always structured such as to have a vertically constant stress distribution'. The authors attribute the fact that this argument does not seem to apply to branches in the crown to their being oblique rather than vertical. In the light of more recent biomechanical studies, this theory appears simplistic, neglecting, for instance, asymmetrical maturation stress (usually associated with the formation of reaction wood) (Alméras and Clair, 2016) or gravitational disturbance (Alméras and Fournier, 2009). It is worth noting that Oohata and Shinozaki (1979) make no reference whatsoever to the classical PMT's explanation for stem tapering, namely the persistence of disused pipes. Despite the work being presented as a continuation of the PMT, it is, in fact, an unrelated theory. Farnsworth and Van Gardingen (1995) evaluated a mechanical model, based on the work of Niklas (1986), against the PMT, showing that the former conformed well to data on Sitka spruce branches, whereas the PMT did not. They deduce that 'the pipe model branch would not be mechanically compromised but would use structural resources

inefficiently', leading 'to a mechanically over-engineered shoot'. Minamino and Tateno (2014) demonstrated that two biomechanical models that are indirectly related to the PMT, based on the uniform and the elastic similarity hypotheses, respectively, could account for the Leonardo da Vinci's rule in horizontal branches of *Fagus crenata* and *Abies homolepis*. Eloy (2011) argues that neither the PMT nor the elastic similarity hypothesis can explain Leonardo da Vinci's rule. Instead, he proposes that the latter would rather emerge as a consequence of trees being designed to resist wind-induced stresses.

The PMT as an allocation rule in functional–structural modelling

The simple relationship between foliage and SW area postulated by the PMT has enjoyed great popularity among tree growth modellers. The possibility of considering it in a computationally efficient graph framework (Godin, 2000) may have contributed to this. In this section we review the use (and misuse) of Shinozaki *et al.*'s theory in tree modelling. Some of the approaches have previously been listed in the review of carbon-based tree models by Le Roux *et al.* (2001), where models using the PMT are classified in the functional balance category of assimilate allocation modules.

The PMT has been widely used to model the partitioning of growth among foliage, trunk, branch and root compartments in terms of the proportionality of leaf area (or mass) to SW cross-sectional area, as postulated by the PMT. Mäkelä (1986), Hauhs *et al.* (1995), Perttunen *et al.* (1996), Williams (1996), Allen *et al.* (2005), Sterck and Schieving (2007), Prentice *et al.* (1993), Cournède *et al.* (2006), Mathieu *et al.* (2009), Letort *et al.* (2008, 2012) and Beyer *et al.* (2014, 2017b) made straightforward use of this principle. We discuss some of these approaches in more detail. The model of Sterck and Schieving (2007) is based on the concept of the leaf–pipe element, a generic leaf along with a living pipe that connects it to the stem base, and which is formed between the stem base and leaf base along with the production of every new leaf. In line with the PMT, the cross-sectional area of each pipe is constant, assuming a constant area of individual leaves. The radii of branches are determined by the number of pipes that they are composed of. Similarly, Beyer *et al.* (2014) and Beyer *et al.* (2017a, b), applied the PMT to the partitioning of the amount of biomass that is available locally in the crown for allocation between foliage and respective SW pipes. In line with Sprugel *et al.* (1991), Kurth and Sloboda (1997) introduced the concept of 'branch autonomy', based on the assumption that assimilates can only be allocated along the relevant leaf-to-root pathway, and point to the analogy between this concept and the PMT. In the LIGNUM model (Perttunen *et al.*, 1996), a proportionality between foliage biomass and the cross-sectional area of SW supporting the foliage is assumed, leading to new wood growth being proportional to the net change in foliage above the relevant tree segment. The L-PEACH model (Allen *et al.*, 2005) includes a carbon-allocation model driven by source–sink interactions between tree components, and uses the PMT to quantify the sink associated with girth growth. Subsequent to the calculation of biomass allocated to secondary growth by means of a source–sink approach, Cournède *et al.* (2006)

and Mathieu *et al.* (2009) computed the distribution of cambium in the whole-plant architecture using the PMT in the way that the volume of the most recent growth ring is proportional to the number of leaves that are above it. In addition to above-ground structures, Salas *et al.* (2004) linked the PMT to root systems, while van Noordwijk *et al.* (2004) based a fractal model of root geometry on Leonardo da Vinci's rule. As a way to model shoot and root thickness, the PMT can also inform branch and root growth models based on self-avoiding random walks (Bucksch *et al.*, 2014).

Modified or generalized versions of the PMT. Motivated by the limitations associated with the PMT, other authors have proposed modified or generalized versions. Mäkelä (1986) used the PMT to derive coefficients for the partitioning of annual growth among foliage, branch and root compartments. She assumed a proportionality of total leaf dry weight to SW cross-sectional area at the crown base, of primary branches at the foliage base and of roots, but did not assume the appropriate three proportionality constants to be the same. Similarly, Mäkelä (1997) allowed $A_L:A_S$ to vary with whorl age. Hauhs *et al.* (1995) closely followed Mäkelä's (1986) approach. West (1993) applied a modified PMT, in which leaf weight is assumed to be proportional to SW area at breast height multiplied by hydraulic conductivity. Letort *et al.* (2008) described ring growth in terms of a weighted combination of the PMT on the one hand, and on the other hand the common pool concept (Kurth and Sloboda, 1997), which assumes a uniform allocation where biomass production in all leaves contributes equally to growth of all metamers. Valentine (1985) deviated from the original PMT in that the total number of pipes is taken as constant over time. Each pipe can have active and disused portions, the cross-section of the former being assumed to be proportional to the foliar dry matter attached to the pipe. The ratio of active and disused portions is determined by substrate production of the appropriate leaf, constructive and maintenance respiration, and inter-pipe substrate flux. Valentine *et al.* (1997) assumed the cross-sectional area of the trunk at the crown base (the 'active-pipe area') to be proportional to foliar and feeder-root dry matter as well as living, respiring woody dry matter, divided by the average length of stems plus transport roots. The aggregate cross-sectional area of the active pipes changes as new pipes are produced and old pipes are lost.

Transformation of sapwood to heartwood. The PMT links the abscission of leaves and branches with the subsequent deactivation of functioning pipes. The models by Valentine (1988), Sterck and Schieving (2007) and Beyer *et al.* (2014, 2017a, b) apply this concept to quantify the transformation of SW to HW. In contrast, in the otherwise PMT-based LIGNUM model (Perttunen *et al.*, 1996) and SIMFORG model (Berninger and Nikinmaa, 1997), SW senescence is not associated with the abscission of leaves or shedding of branches. Instead, a certain constant portion of the existing SW is assumed to turn annually into non-functioning HW. Moreover, in both models, when foliage in a tree segment dies, the corresponding part of the original SW area is released for reuse – an idea that does not appear in the PMT either. Mäkelä (1997) essentially used a combination of the previous two approaches: SW turnover in each whorl is driven by both foliage shedding (occurring when current SW area is smaller than the previous year's SW area in a whorl) and ageing (i.e. turnover of a fixed percentage of SW

each year). In the model by Valentine (1985), the ratio of active and disused portions for each pipe is determined by substrate production of the appropriate leaf, constructive and maintenance respiration, and inter-pipe substrate flux. Valentine *et al.* (1997) assumed old pipes to be lost subject to suppression and crown rise.

A consequence of the PMT theoretically derived by Valentine (1985) and Mäkelä (1986) is the limitation of growth in height as the result of increasing maintenance requirements and respiration of longer pipes. Valentine (1985) conclude that ‘tall trees with long pipes should be more susceptible to defoliation-induced dieback than short trees because the respirational demand for substrate by a tree increases with pipe length’. Similarly, Gerrish (1988) showed that, under the assumptions of the PMT, the so-called specific leaf burden, the SW mass associated with a unit leaf mass, increases with stem elongation independently of stem diameter, and that this increase could be a factor in natural forest dieback.

In the large majority of models using the PMT, the leaf to SW area ratio is taken as constant. As shown in paragraph 3.4, there is now extensive experimental evidence of the variability of this ratio for different ontogenetic or environmental conditions. Hence, although the PMT is appealing to modellers due to its intellectual elegance and comprehensiveness, it is not unlikely to be inadequate to predict tree growth over time and subject to changing environmental conditions, including disturbances such as pruning and thinning. Although less conceptually simple and more difficult to parameterize and validate – which may explain their restricted use by the tree modelling (and especially functional–structural plant modelling) community to date – sophisticated extensions of the theory such as those based on hydraulic considerations (see Tree hydraulics) appear as a promising way forward.

CONCLUSIONS AND PERSPECTIVES

For half a century, Shinozaki *et al.*'s PMT has appealed to researchers interested in understanding tree form and estimating foliar area from the scale of the individual tree to the forest by means of a simple and intuitive concept based on the functional relationship between functioning wood and foliage. Reviewing a theory as influential as Shinozaki's PMT is a complicated and delicate exercise. Our review does not claim to be exhaustive, especially in view of the numerous and diverse related research areas. We revisited the foundations of the PMT in order to highlight its fundamental properties, underlining some of the discrepancies between them in the context of recent advances in tree anatomy and physiology, in particular with regard to hydraulics (Landsberg *et al.*, 2017) and mechanics.

The non-scalability of the model and possible ways of improvement are discussed by highlighting (1) the differences between the actual structure of the hydraulic systems of trees and the one pictured by Shinozaki and (2) recent advances regarding variation in xylem morphologies (Pfausch, 2016), as well as the function of HW formation.

We acknowledged the extensive use of the PMT in functional–structural plant modelling as a particularly elegant concept to drive carbon allocation, although the constancy of the proportion parameter L , often considered to be the null hypothesis, has to be questioned, especially in simulations with varying environments or disturbances.

Discrepancies between biological knowledge and PMT properties

By examining biological properties one by one, we have seen that there are numerous counterexamples to the PMT that question its validity in arbitrary conditions. For instance, this synthesis highlights that the property of SW area preservation is almost never valid, and neither is Pressler's law (property 1, see Stem, SW and ring tapering) which is strongly linked to the PMT. Common observation of the lateral movement of water within stems shows that the sectoriality property of the PMT is in fact one end of the integration–sectoriality continuum (property 4, Sectoriality and integration of the vascular system of plants). Numerous studies investigating the relationship between the amount of leaves and the amount of SW also show that the essence of the PMT, the ratio of leaf mass to SW cross-sectional area, varies according to several factors, such as the position within the plant and the ontogenetical stage of the individual (properties 1 and 2, see The variability and plasticity of the $A_L:A_S$ ratio and the scalability of the PMT).

Towards several PMTs?

The PMT draws a simple image of tree form and structure that can be considered as a null hypothesis when studying biomass allocation schemes or hydraulic function in various scales: it provides a baseline to analyse to what extent the real processes deviate from these simple rules and a relevant framework to understand the diversity of functional–structural mechanisms at the tree scale. Thus we can sketch a tentative categorization of species according to their PMT-related patterns: integrated/sectorial vascular system, increasing/decreasing pipe ratio with size, increasing/decreasing pipe ratio with height along the stem, ...

This can be illustrated by a parallel with the work of Hallé *et al.* (1978), and their approach to defining architectural models. The architectural model of a plant is based on four major groups of simple morphological features: (1) the growth pattern; (2) the branching pattern; (3) the morphological differentiation of axes; and (4) lateral versus terminal flowering. Each architectural model is defined by a particular combination of these simple morphological features. Although the number of these combinations is theoretically very high, there are apparently only 23 architectural models found in nature. The architectural model expresses the nature and the sequence of activity of endogenous morphogenetic processes of the plant, and corresponds to the fundamental growth principles driving tree architecture (Barthélémy and Caraglio, 2007). Thus, we can ask: is it possible to define classes of ‘pipe models’ that cover the diversity of tree structure and functioning combining the different properties reviewed in this paper?

PMT and water relations in tree physiology. Although both mechanical and hydraulic aspects were raised by Shinozaki *et al.* to motivate their theory, the latter has attracted much more attention than the former: the balance between transpiration and stem water supply, implied by the PMT, was notably the main aspect studied by other researchers, in turn explaining the predominant use of the PMT in tree growth modelling, physiology or biomass sequestration compared with biomechanics, for instance. Since the 1980s, this interest in the study of the hydraulic functioning of trees has been reinforced by the major need for better understanding and anticipating of the response

of forest ecosystems to climate change. However, the PMT-based theoretical framework is severely limited, from a biological point of view, in its ability to help us understand water relations in tree physiology and should rather be considered only from an allometric point of view as a proposal to interpret the frequently observed linear relationships between leaf mass and stem cross-sectional areas (Mencuccini *et al.*, 2011).

Cruziat *et al.* (2002) characterizes a general hydraulic system in terms of four key elements: a driving force, a regulator, an assembly of pipes and several reservoirs. The PMT suggests an oversimplified view of the hydraulic system of trees, which in reality is far more complex than a simple collection of independent pipes. In particular, the conductive area represents a variable proportion of a given wood strand (Zimmermann, 1978) that depends on several structural factors, such as vessel density and size (Zimmermann, 1983; Cruzeiat *et al.*, 2002). Indeed, since sap flux through a capillary element obeys the Hagen–Poiseuille law, i.e. is proportional to the fourth power of its radius, vessel diameter also plays a key role. Moreover, these structural factors strongly vary within a wood strand. The reservoir, an equally important element of hydraulic systems, especially in big trees (Phillips *et al.*, 2003; Scholz *et al.*, 2011), is not explicitly accounted for at all by the PMT. Water in plants is stored in different places, including organs, tissue, cells and cell walls (Meinzer *et al.*, 2003; Scholz *et al.*, 2007). Considered only in terms of its conductive function in the PMT, SW is in fact the main compartment for water storage (Scholz *et al.*, 2011).

We finally point out that our article does not claim to provide an exhaustive review of recent advances in plant hydraulics but rather adopts a global and historical point of view on the involvement of PMT in this field: interested readers can refer to recent excellent specialized syntheses on plant water relations (Cruziat *et al.*, 2002; Mencuccini *et al.*, 2011; Landsberg *et al.*, 2017; Venturas *et al.*, 2017).

Considering sapwood multi-functionality. Our review also highlights weaknesses of the PMT with regard to the process of HW formation. Historically, HW formation was first interpreted as a result of SW senescence (Frey-Wyssling and Bosshard, 1959; Ziegler, 1968; Yang, 1990; Wilkes, 1991; Yang *et al.*, 1994) in conjunction with several cytological, physiological and chemical processes (reviewed by Taylor *et al.*, 2002) such as tylose and gum formation, secondary metabolite synthesis and the death of parenchyma cells. The observation of tylosis formation (i.e. the cytoplasmic extension of parenchyma cells in vessel lumina) and gum deposition at the SW/HW boundary (Chattaway, 1949, 1952) led to interpreting HW formation as a process induced by cessation of water transport (Huber, 1928). However, it is also common to observe tylosis inside the SW and relatively far from the SW/HW boundary (Saitoh *et al.*, 1993; De Micco *et al.*, 2016). Moreover, studies highlighting that conductive SW is limited to the outermost growth rings (see part 3.5) demonstrate that SW amount cannot be determined solely on the basis of water relations (Spicer, 2005; Spicer and Holbrook, 2005). Recent advances in the understanding of HW formation (for reviews see Taylor *et al.*, 2002; Kampe and Magel, 2013) strongly support the active nature of this process. The quantity of SW that consumes carbon reserves through respiration is regulated (Bamber, 1976; Bamber and Fukazawa, 1985) by converting the inner layers

of the SW, which are often weakly or no longer involved in water conduction but still involved in reserves storage. Thus, both pipe production and deactivation are independent of HW formation processes. Few studies have considered the effectively conducting pipes in PMT-related studies (Mäkelä and Vanninen, 2001; Mäkelä, 2002). When only SW area involved in water transport was considered, the strength of the relationship between foliar area and wood compartment was greatly improved (Rogers and Hinckley, 1979). This shows that it is crucial to differentiate between conductive SW and storage SW, as first argued by Ziegler (1968). However, this distinction has almost never been drawn in PMT-related studies, possibly as a historical result of the then rarely interacting forestry and physiological research and/or to the technical difficulty of measuring conductive SW area.

We suggest that variability in terms of allocation to water conduction or storage within wood strands or total SW area is the main contributor to the non-scalability of the PMT. For instance, knowledge on the variation of quantitative vascular parameters depending on ontogeny (Lachenbruch *et al.*, 2011), position within tree (Anfodillo *et al.*, 2006; Petit *et al.*, 2009) or axis categories (i.e. trunk, branch or twig) (Leigh *et al.*, 2011; Kotowska *et al.*, 2015) offers a potential way to correctly determine sap flux at different radial and longitudinal positions within the plant. Recent findings on variation in the amount of SW in tropical trees highlight that the bulk of SW concentrates in the crown as the result of increasing trunk HW and crown SW increment rates in large trees (Lehnebach *et al.*, 2017). Thus, the proportion of a strand of wood (i.e. a pipe) or of the total amount of SW (i.e. the set of all pipes) that is involved in water conduction strongly depends on ontogeny and vertical position and might explain within-plant variations in $A_L:A_S$ (e.g. Kershaw and Maguire, 1995; Maguire and Batista, 1996; Maguire and Bennett, 1996; Mäkelä and Vanninen, 2001; Schneider *et al.*, 2011) between conspecific individuals of different sizes (McDowell *et al.*, 2002; Phillips *et al.*, 2003).

The PMT in functional–structural plant modelling. Finally, we have seen that the PMT has been widely used in growth models at scales ranging from the individual tree to global vegetation, which aim at a small number of model parameters. While the PMT provides a good first approximation, our ability to quantify foliage–SW partitioning has been greatly improved by more recent empirical findings on the variation of the $A_L:A_S$ ratio, and the residuals not accounted for by the PMT, not only as a function of species but also of tree height and age as well as stand conditions such as stand density or water availability. Accommodating this particular model step by means of empirically based modifications and generalizations of the PMT remains a highly robust approach at the scale of the individual tree and beyond, for which mechanistic models of lateral meristem dynamics would be too complex and parameter-intensive. This leads us to recommend the use of species-, ontogeny- and site-dependent refinements of the PMT, for which extensive empirical data have become available since the publication of Shinozaki *et al.*'s theory.

As a conclusion, the PMT will remain as an exceptional example of an experimentally not-so-valid theory that gave rise to a very rich heritage in terms of applications and derivations in many research fields, still of burning interest today and undoubtedly in the near future at least.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Sébastien Levionnois and the two anonymous reviewers for critical and valuable comments on the manuscript. This research was supported by an Investissements d'Avenir grant by the French National Research Agency (CEBA, ANR-10-LABX-25-01), a PhD scholarship by the Heinrich Böll Foundation and a PhD scholarship from the French agricultural research and international cooperation organization (CIRAD). Author contributions: P.H. and V.L. initiated and managed the project; all the authors participated in the bibliographic review; R.L. and P.H. drafted the sections on plant biology while R.B. and V.L. drafted the sections on modelling. All authors contributed to writing the final manuscript

LITERATURE CITED

- Albrektson A. 1984. Sapwood basal area and needle mass of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) Trees in Central Sweden. *Forestry* **57**: 35–43.
- Allen MT, Prusinkiewicz P, DeJong TM. 2005. Using L-systems for modeling source-sink interactions, architecture and physiology of growing trees: the L-PEACH model. *New Phytologist* **166**: 869–880.
- Alméras T, Clair B. 2016. Critical review on the mechanisms of maturation stress generation in trees. *Journal of The Royal Society Interface* **13**. doi:10.1098/rsif.2016.0550.
- Almeras T, Fournier M. 2009. Biomechanical design and long-term stability of trees: morphological and wood traits involved in the balance between weight increase and the gravitropic reaction. *Journal of Theoretical Biology* **256**: 370–381.
- Amarasekara H, Denne MP. 2002. Effects of crown size on wood characteristics of Corsican pine in relation to definitions of juvenile wood, crown formed wood and core wood. *Forestry* **75**: 51–61.
- Anfodillo T, Carraro V, Carrer M, Fior C, Rossi S. 2006. Convergent tapering of xylem conduits in different woody species. *New Phytologist* **169**: 279–290.
- Aussenac G, Granier A. 1988. Effects of thinning on water stress and growth in Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* **18**: 100–105.
- Baldwin VC. 1989. Is sapwood area a better predictor of loblolly pine crown biomass than bole diameter? *Biomass* **20**: 177–185.
- Bamber RK. 1976. Heartwood, its function and formation. *Wood Science and Technology* **10**: 1–8.
- Bamber RK, Fukazawa K. 1985. Sapwood and heartwood: a review. *Forestry Abstracts* **46**: 567–580.
- Bancalari ME, Perry DA, Marshall JD. 1987. Leaf area–sapwood area relationships in adjacent young Douglas-fir stands with different early growth rates. *Canadian Journal of Forest Research* **17**: 174180.
- Barnard DM, Lachenbruch B, McCulloh KA, Kitin P, Meinzer FC. 2013. Do ray cells provide a pathway for radial water movement in the stems of conifer trees? *American Journal of Botany* **100**: 322–331.
- Barnard HR, Ryan MG. 2003. A test of the hydraulic limitation hypothesis in fast-growing *Eucalyptus saligna*. *Plant, Cell & Environment* **26**: 1235–1245.
- Barthélémy D, Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* **99**: 375–407.
- Berninger F, Nikinmaa E. 1997. Implications of varying pipe model relationships on Scots pine growth in different climates. *Functional Ecology* **11**: 146–156.
- Berthier S, Kokutse AD, Stokes A, Fourcaud T. 2001. Irregular heartwood formation in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait): consequences for biomechanical and hydraulic tree functioning. *Annals of Botany* **87**: 19–25.
- Bevilacqua E, Puttock D, Blake TJ, Burgess D. 2005. Long-term differential stem growth responses in mature eastern white pine following release from competition. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 511–520.
- Béland M, Baldocchi DD, Widłowski J-L, Fournier RA, Verstraete MM. 2014. On seeing the wood from the leaves and the role of voxel size in determining leaf area distribution of forests with terrestrial LiDAR. *Agricultural and Forest Meteorology* **184**: 82–97.
- Beyer R, Letort V, Cournède P-H. 2014. Modeling tree crown dynamics with 3D partial differential equations. *Frontiers in Plant Science* **5**: 329.
- Beyer R, Bayer D, Letort V, Pretzsch H, Cournède P-H. 2017a. Validation of a functional-structural tree model using terrestrial Lidar data. *Ecological Modelling* **357**: 55–57.
- Beyer R, Letort V, Bayer D, Pretzsch H, Cournède P-H. 2017b. Leaf density-based modelling of phototropic crown dynamics and long-term predictive application to European beech. *Ecological Modelling* **347**: 63–71.
- Binkley D. 1984. Notes: Douglas-fir stem growth per unit of leaf area increased by interplanted sitka alder and red alder. *Forest Science* **30**: 259–263.
- Björklund L. 1999. Identifying heartwood-rich stands or stems of *Pinus sylvestris* by using inventory data. *Silva Fennica* **33**: 119–129.
- Bouriaud O, Bréda N, Dupouey J-L, Granier A. 2005. Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 2920–2933.
- Brix H, Mitchell AK. 1983. Thinning and nitrogen fertilization effects on sapwood development and relationships of foliage quantity to sapwood area and basal area in Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* **13**: 384–389.
- Brooks RJ, Schulte PJ, Bond BJ, et al. 2003. Does foliage on the same branch compete for the same water? Experiments on Douglas-fir trees. *Trees – Structure and Function* **17**: 101–108.
- Brouat C, McKey D. 2001. Leaf-stem allometry, hollow stems, and the evolution of caulinary domatia in myrmecophytes. *New Phytologist* **151**: 391–406.
- Brouat C, Gibernau M, Amsellem L, McKey D. 1998. Corner's rules revisited: ontogenetic and interspecific patterns in leaf–stem allometry. *New Phytologist* **139**: 459–470.
- Bucksch A, Turk G, Weitz JS. 2014. The fiber walk: a model of tip-driven growth with lateral expansion. *PLoS ONE* **9**: e85585.
- Carlquist S. 1984. Vessel grouping in dicotyledon wood: significance and relationship to imperforate tracheary elements. *Aliso* **10**: 505–525.
- Carvalho MR, Turgeon R, Owens T, Niklas KJ. 2017a. The hydraulic architecture of ginkgo leaves. *American Journal of Botany* **104**: 1285–1298.
- Carvalho MR, Turgeon R, Owens T, Niklas KJ. 2017b. The scaling of the hydraulic architecture in poplar leaves. *New Phytologist* **214**: 145–157.
- Čermák J, Cienciala E, Kučera J, Hällgren J-E. 1992. Radial velocity profiles of water flow in trunks of Norway spruce and oak and the response of spruce to severing. *Tree Physiology* **10**: 367–380.
- Chattaway M. 1949. The development of tyloses and secretion of gum in heartwood formation. *Australian Journal of Biological Sciences* **2**: 227–240.
- Chattaway M. 1952. The heartwood-sapwood transition. *Australian Forestry* **16**: 25–34.
- Chave J, Andalo C, Brown S, et al. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* **145**: 87–99.
- Chen H, Niklas KJ, Sun S. 2012. Testing the packing rule across the twig–petiole interface of temperate woody species. *Trees* **26**: 1737–1745.
- Chiba Y. 1991. Plant form based on the pipe model theory II. Quantitative analysis of ramification in morphology. *Ecological Research* **6**: 21–28.
- Cienciala E, Černý M, Tatarinov F, Aptauer J, Exnerová Z. 2006. Biomass functions applicable to Scots pine. *Trees – Structure and Function* **20**: 483–495.
- Climent J, Chambel MR, Gil L, Pardos JA. 2003. Vertical heartwood variation patterns and prediction of heartwood volume in *Pinus canariensis* Sm. *Forest Ecology and Management* **174**: 203–211.
- Cochard H, Tyree MT. 1990. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiology* **6**: 393–407.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**: 335–380.
- Corner E.J.H. 1949. The durian theory or the origin of the modern tree. *Annals of Botany* **13**: 367–414.
- Cortini F, Groot A, Filipescu CN. 2013. Models of the longitudinal distribution of ring area as a function of tree and stand attributes for four major Canadian conifers. *Annals of Forest Science* **70**: 637–648.
- Courbet F. 1999. A three-segmented model for the vertical distribution of annual ring area: application to *Cedrus atlantica* Manetti. *Forest Ecology and Management* **119**: 177–194.
- Cournède P-H, Kang M-Z, Mathieu A, et al. 2006. Structural factorization of plants to compute their functional and architectural growth. *Simulation* **82**: 427–438.
- Coyea MR, Margolis HA. 1992. Factors affecting the relationship between sapwood area and leaf area of balsam fir. *Canadian Journal of Forest Research* **22**: 1684–1693.

- Cruickshank MG, Cameron IR, Groot A, Stewart JD, Goudie JW. 2015. Models of the vertical distribution of sapwood area for lodgepole pine and western hemlock in western Canada. *Forest Science* 61: 973–987.
- Cruiziat P, Cochard H, Améglio T. 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science* 59: 723–752.
- David TS, David JS, Pinto CA, Cermak J, Nadezhdin V, Nadezhdina N. 2012. Hydraulic connectivity from roots to branches depicted through sap flow: analysis on a *Quercus suber* tree. *Functional Plant Biology* 39: 103–115.
- Dean TJ, Long JN, Smith FW. 1988. Bias in leaf area–sapwood area ratios and its impact on growth analysis in *Pinus contorta*. *Trees – Structure and Function* 2: 104–109.
- Deckmyn G, Evans SP, Randle TJ. 2006. Refined pipe theory for mechanistic modeling of wood development. *Tree Physiology* 26: 703–717.
- Deleuze C, Houllier F. 1995. Prediction of stem profile of *Picea abies* using a process-based tree growth model. *Tree Physiology* 15: 113–20.
- Deleuze C, Houllier F. 2002. A flexible radial increment taper equation derived from a process-based carbon partitioning model. *Annals of Forest Science* 59: 141–154.
- Delzon S, Sartore M, Burlett R, Dewar R, Loustau D. 2004a. Hydraulic responses to height growth in maritime pine trees. *Plant, Cell & Environment* 27: 1077–1087.
- Delzon S, Sartore M, Granier A, Loustau D. 2004b. Radial profiles of sap flow with increasing tree size in maritime pine. *Tree Physiology* 24: 1285–1293.
- Dhôte J-F, Hatsch E, Rittié D. 1997. Profil de la tige et géométrie de l'aubier chez le chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl). *Bulletin Technique – Office National des Forêts* 33: 59–81.
- Dhôte J-F, Hatsch E, Rittié D. 2000. Forme de la tige, tarifs de cubage et ventilation de la production en volume chez le chêne sessile. *Annals of Forest Science* 57: 121–142.
- Domec JC, Gartner BL. 2002. Age- and position-related changes in hydraulic versus mechanical dysfunction of xylem: inferring the design criteria for Douglas-fir wood structure. *Tree Physiology* 22: 91–104.
- Edwards WRN, Jarvis PG. 1982. Relations between water content, potential and permeability in stems of conifers. *Plant, Cell & Environment* 5: 271–277.
- Ellmore GS, Ewers FW. 1985. Hydraulic conductivity in trunk xylem of elm, *Ulmus americana*. *IAWA Journal* 6: 303–307.
- Ellmore GS, Ewers FW. 1986. Fluid flow in the outermost xylem increment of a ring-porous tree, *Ulmus americana*. *American Journal of Botany* 73: 1771–1774.
- Ellmore GS, Zanne AE, Orians CM. 2006. Comparative sectoriality in temperate hardwoods: hydraulics and xylem anatomy. *Botanical Journal of the Linnean Society* 150: 61–71.
- Eloy C. 2011. Leonardo's rule, self-similarity, and wind-induced stresses in trees. *Physical Review Letters* 107: 258101.
- Espino S, Schenk HJ. 2009. Hydraulically integrated or modular? Comparing whole-plant-level hydraulic systems between two desert shrub species with different growth forms. *New Phytologist* 183: 142–152.
- Ewers BE, Gower ST, Bond-Lamberty B, Wang CK. 2005. Effects of stand age and tree species on canopy transpiration and average stomatal conductance of boreal forests. *Plant, Cell & Environment* 28: 660–678.
- Farnsworth KD, Van Gardingen PR. 1995. Allometric analysis of Sitka spruce branches: mechanical versus hydraulic design principles. *Trees – Structure and Function* 10: 1–12.
- Farrar J. 1961. Longitudinal variation in the thickness of the annual ring. *Forestry Chronicle* 37: 323–349.
- Feldpausch TR, Banin L, Phillips OL, et al. 2011. Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences* 8: 1081–1106.
- Fischer DG, Kolb TE, DeWald LE. 2002. Changes in whole-tree water relations during ontogeny of *Pinus flexilis* and *Pinus ponderosa* in a high-elevation meadow. *Tree Physiology* 22: 675–685.
- Fourcaud T, Zhang X, Stokes A, Lambers H, Korner C. 2008. Plant growth modelling and applications: the increasing importance of plant architecture in growth models. *Annals of Botany* 101: 1053–1063.
- Frey-Wyssling A, Bosshard AA. 1959. Cytology of the ray cells in sapwood and heartwood. *Holzforschung* 13: 129–137.
- Fromm JH, Sautter I, Matthies D, Kremer J, Schumacher P, Ganter C. 2001. Xylem water content and wood density in spruce and oak trees detected by high-resolution computed tomography. *Plant Physiology* 127: 416–425.
- Gallant AR, Fuller WA. 1973. Fitting segmented polynomial regression models whose join points have to be estimated. *Journal of the American Statistical Association* 68: 144–147.
- Garber SM, Maguire DA. 2005. The response of vertical foliage distribution to spacing and species composition in mixed conifer stands in central Oregon. *Forest Ecology and Management* 211: 341–355.
- Gartner BL. 1991. Stem hydraulic properties of vines vs. shrubs of western poison oak, *Toxicodendron diversilobum*. *Oecologia* 87: 180–189.
- Gartner BL. 1995. Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic and mechanical consequences. In: Gartner BL, ed. *Plant stems*. San Diego: Academic Press, 125–149.
- Gartner BL, Moore JR, Gardiner BA. 2004. Gas in stems: abundance and potential consequences for tree biomechanics. *Tree Physiology* 24: 1239–1250.
- Gehring E, Pezzatti GB, Krebs P, Mazzoleni S, Conedera M. 2015. On the applicability of the pipe model theory on the chestnut tree (*Castanea sativa* Mill.). *Trees – Structure and Function* 29: 321–332.
- Gerrish G. 1988. An explanation of natural forest dieback based on the “pipe model” analogy. *GeoJournal* 17: 295–299.
- Gerrish G. 1990. Relating carbon allocation patterns to tree senescence in *Metrosideros* forests. *Ecology* 71: 1176–1184.
- Gjerdrum P, Høibø O. 2004. Heartwood detection in Scots pine by means of leaf-sensitive infrared images. *Holz als Roh- und Werkstoff* 62: 131–136.
- Godin C. 2000. Representing and encoding plant architecture: a review. *Annals of Forest Science* 57: 413–438.
- Gominho J, Pereira H. 2005. The influence of tree spacing in heartwood content in *Eucalyptus globulus* Labill. *Wood and Fiber Science* 37: 582–590.
- Gould SJ. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Gower ST, Kucharik CJ, Norman JM. 1999. Direct and indirect estimation of leaf area index, fapar, and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sensing of Environment* 70: 29–51.
- Granier A. 1981. Etude des relations entre la section du bois d'aubier et la masse foliaire chez le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco). *Annals of Forest Science* 38: 503–512.
- Granier A. 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology* 3: 309–320.
- Grier CC, Waring RH. 1974. Notes: Conifer foliage mass related to sapwood area. *Forest Science* 20: 205–206.
- Groot A, Saucier J-P. 2008. Volume increment efficiency of *Picea mariana* in northern Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 255: 1647–1653.
- Hall GS. 1965. Wood increment and crown distribution relationships in red pine. *Forest Science* 11: 438–448.
- Hallé F. 1991. Le bois constituant un tronc peut-il être d'origine racinaire? In: Edelin C, ed. *Colloque International sur l'Arbre*. Montpellier: Naturalia monspeliensa.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. New York: Springer.
- Hatsch E. 1997. *Répartition de l'aubier et acquisition de la forme de la tige chez le chêne sessile (Quercus petraea (Matt) Liebl): analyse, modélisation et relation avec le développement du houppier*. PhD Thesis, Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, France.
- Hauhs M, Kastner-Maresch A, Rost-Siebert K. 1995. A model relating forest growth to ecosystem-scale budgets of energy and nutrients. *Ecological Modelling* 83: 229–243.
- Herrera CM. 2009. *Multiplicity in unity: plant subindividual variation and interactions with animals*. Chicago: University of Chicago Press.
- Hillis WE. 1977. Secondary changes in wood. In: Loewus F, Runeckles VC, eds. *The structure, biosynthesis, and degradation of wood*. Boston: Springer, 247–309.
- Hillis WE. 1987. *Heartwood and tree exudates*. Berlin: Springer.
- Holttä T, Kurppa M, Nikinmaa E. 2013. Scaling of xylem and phloem transport capacity and resource usage with tree size. *Frontiers in Plant Science* 4: 496.
- Horn HS. 2000. Twigs, trees, and the dynamics of carbon in the landscape. In: Brown JH, West GB, eds. *Scaling in biology*. Oxford: Oxford University Press, 199–220.
- Hosoi F, Omura K. 2006. Voxel-based 3-D modeling of individual trees for estimating leaf area density using high-resolution portable scanning lidar. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 44: 3610–3618.
- Houllier F, Leban J-M, Colin F. 1995. Linking growth modelling to timber quality assessment for Norway spruce. *Forest Ecology and Management* 74: 91–102.

- Huber B. 1928. Weitere quantitative Untersuchungen über das Wasserleitungssystem der Pflanzen. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 67: 877–959.
- Huber B, Schmidt E. 1937. Eine Kompensationsmethode zur thermoelektrischen Messung langsamer Saftströme. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 55: 514–529.
- Huxley JS. 1924. Constant differential growth-ratios and their significance. *Nature* 114: 895–896.
- Infante JM, Mauchamp A, Fernandez-Ale R, Joffre R, Rambal S. 2001. Within-tree variation in transpiration in isolated evergreen oak trees: evidence in support of the pipe model theory. *Tree Physiology* 21: 409–414.
- James SA, Clearwater MJ, Meinzer FC, Goldstein G. 2002. Heat dissipation sensors of variable length for the measurement of sap flow in trees with deep sapwood. *Tree Physiology* 22: 277–283.
- Jelonek T, Pazdrowski W, Arasimowicz M, Tomczak A, Walkowiak R, Szaban J. 2008. The applicability of the pipe model theory in trees of Scots pine of Poland. *Journal of Forest Science* 54: 519–531.
- Johansson J, Hagman O, Fjellner B-A. 2003. Predicting moisture content and density distribution of Scots pine by microwave scanning of sawn timber. *Journal of Wood Science* 49: 312–316.
- Kampe A, Magel E. 2013. New insights into heartwood and heartwood formation. In: Fromm J, ed. *Cellular aspects of wood formation*. Berlin: Springer, 71–95.
- Kantola A, Mäkelä A. 2004. Crown development in Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Trees – Structure and Function* 18: 408–421.
- Kaufmann MR, Troendle CA. 1981. The relationship of leaf area and foliage biomass to sapwood conducting area in four subalpine forest tree species. *Forest Science* 27: 477–482.
- Kendall Snell JA, Brown JK. 1978. Notes: comparison of tree biomass estimators – DBH and sapwood area. *Forest Science* 24: 455–457.
- Kershaw JA. 2001. Reply: Influence of vertical foliage structure on the distribution of stem cross-sectional area increment in western hemlock and balsam fir [Forest Science 46: 86–94]. *Forest Science* 47: 117–118.
- Kershaw JA, Maguire DA. 1995. Crown structure in western hemlock, Douglas-fir, and grand fir in western Washington: trends in branch-level mass and leaf area. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 1897–1912.
- Kershaw A, Maguire A. 2000. Influence of vertical foliage structure on the distribution of stem cross-sectional area increment in western hemlock and balsam fir. *Forest Science* 46: 86–94.
- Kittredge J. 1944. Estimation of the amount of foliage of trees and stands. *Journal of Forestry* 42: 905–912.
- Klingenberg CP. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews* 73: 79–123.
- Knapic S, Pereira H. 2005. Within-tree variation of heartwood and ring width in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Forest Ecology and Management* 210: 81–89.
- Knapic S, Tavares F, Pereira H. 2006. Heartwood and sapwood variation in *Acacia melanoxylon* R. Br. trees in Portugal. *Forestry* 79: 371–380.
- Kostner B, Falge E, Tenhunen JD. 2002. Age-related effects on leaf area/sapwood area relationships, canopy transpiration and carbon gain of Norway spruce stands (*Picea abies*) in the Fichtelgebirge, Germany. *Tree Physiology* 22: 567–574.
- Kotowska MM, Hertel D, Rajab YA, Barus H, Schuldt B. 2015. Patterns in hydraulic architecture from roots to branches in six tropical tree species from cacao agroforestry and their relation to wood density and stem growth. *Frontiers in Plant Science* 6: 191.
- Kurth W, Sloboda B. 1997. Growth grammars simulating trees – an extension of L-systems incorporating local variables and sensitivity. *Silva Fennica* 31: 285–295.
- Kutscha NP, Sachs IB. 1962. *Color tests for differentiating heartwood and sapwood in certain softwood tree species*. Forest products Laboratory Reports 2246, USDA, Forest Service.
- Lachenbruch B, McCulloh KA. 2014. Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant. *New Phytologist* 204: 747–764.
- Lachenbruch B, Moore J, Evans R. 2011. Radial variation in wood structure and function in woody plants, and hypotheses for its occurrence. In: Meinzer FC, Lachenbruch B, Dawson TE, eds. *Size- and age-related changes in tree structure and function*. Berlin: Springer, 121–164.
- Landsberg J, Waring R, Ryan M. 2017. Water relations in tree physiology: where to from here? *Tree Physiology* 37: 18–32.
- Landsberg JJ, Gower ST, Roy J. 1997. *Applications of physiological ecology to forest management*. San Diego: Academic Press.
- Larson DW, Doubt J, Matthes-Sears U. 1994. Radially sectorial hydraulic pathways in the xylem of *Thuja occidentalis* as revealed by the use of dyes. *International Journal of Plant Sciences* 155: 569–582.
- Larson PR. 1963. Stem form development of forest trees. *Forest Science Monograph* 5: 42.
- Le Roux X, Lacrointe A, Escobar-Gutiérrez A, Le Dizès S. 2001. Carbon-based models of individual tree growth: a critical appraisal. *Annals of Forest Science* 58: 469–506.
- Lehnebach R, Morel H, Bossu J, et al. 2017. Heartwood/sapwood profile and the tradeoff between trunk and crown increment in a natural forest: the case study of a tropical tree (*Dicorynia guianensis* Amsh., Fabaceae). *Trees – Structure and Function* 31: 199–214.
- Leigh A, Zwieniecki MA, Rockwell FE, Boyce CK, Nicotra AB, Holbrook NM. 2011. Structural and hydraulic correlates of heterophyly in *Ginkgo biloba*. *New Phytologist* 189: 459–470.
- Lemke J. 1966. Korona jako jedno z kryteriów wyboru drzew próbnych przy oznaczaniu bieżącego przyrostu mierzności drzewostanu. *Folia Forestalia Polonica* 12: 237–247.
- Letort V, Cournède P-H, Mathieu A, De Reffye P, Constant T. 2008. Parametric identification of a functional-structural tree growth model and application to beech trees (*Fagus sylvatica*). *Functional Plant Biology* 35: 951–963.
- Letort V, Heuret P, Zalamea P-C, De Reffye P, Nicolini E. 2012. Analysing the effects of local environment on the source-sink balance of *Cecropia sciadophylla*: a methodological approach based on model inversion. *Annals of Forest Science* 69: 167–180.
- Long JN, Smith FW. 1988. Leaf area–sapwood area relations of lodgepole pine as influenced by stand density and site index. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 247–250.
- Long JN, Smith FW, Scott DRM. 1981. The role of Douglas-fir stem sapwood and heartwood in the mechanical and physiological support of crowns and development of stem form. *Canadian Journal of Forest Research* 11: 459–464.
- Longuetaud F, Mothe F, Leban J-M, Mäkelä A. 2006. *Picea abies* sapwood width: variations within and between trees. *Scandinavian Journal of Forest Research* 21: 41–53.
- Longuetaud F, Mothe F, Leban J-M. 2007. Automatic detection of the heartwood/sapwood boundary within Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) logs by means of CT images. *Computers and Electronics in Agriculture* 58: 100–111.
- Lopez-Bernal A, Alcantara E, Testi L, Villalobos FJ. 2010. Spatial sap flow and xylem anatomical characteristics in olive trees under different irrigation regimes. *Tree Physiology* 30: 1536–1544.
- MacDougal DT, Overton JB, Smith GM. 1929. *The hydrostatic-pneumatic system of certain trees: movements of liquids and gases*. Washington: Carnegie Institution of Washington.
- Magnani F, Mencuccini M, Grace J. 2000. Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints. *Plant, Cell & Environment* 23: 251–263.
- Maguire DA, Batista JLF. 1996. Sapwood taper models and implied sapwood volume and foliage profiles for coastal Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 849–863.
- Maguire DA, Bennett WS. 1996. Patterns in vertical distribution of foliage in young coastal Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1991–2005.
- Mäkelä A. 1986. Implications of the pipe model theory on dry matter partitioning and height growth in trees. *Journal of Theoretical Biology* 123: 103–120.
- Mäkelä A. 1997. A carbon balance model of growth and self-pruning in trees based on structural relationships. *Forest Science* 43: 7–24.
- Mäkelä A. 2002. Derivation of stem taper from the pipe theory in a carbon balance framework. *Tree Physiology* 22: 891–905.
- Mäkelä A, Vanninen P. 2001. Vertical structure of Scots pine crowns in different age and size classes. *Trees – Structure and Function* 15: 385–392.
- Marchand PJ. 1984. Sapwood area as an estimator of foliage biomass and projected leaf area for *Abies balsamea* and *Picea canadensis*. *Canadian Journal of Forest Research* 14: 85–87.
- Mathieu A, Cournède PH, Letort V, Barthelemy D, de Reffye P. 2009. A dynamic model of plant growth with interactions between development and functional mechanisms to study plant structural plasticity related to trophic competition. *Annals of Botany* 103: 1173–1186.

- Maton C, Gartner BL. 2005. Do gymnosperm needles pull water through the xylem produced in the same year as the needle? *American Journal of Botany* **92**: 123–131.
- McCulloh KA, Sperry JS, Adler FR. 2003. Water transport in plants obeys Murray's law. *Nature* **421**: 939–942.
- McDowell N, Barnard H, Bond B, et al. 2002. The relationship between tree height and leaf area:sapwood area ratio. *Oecologia* **132**: 12–20.
- McDowell NG, Allen CD. 2015. Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nature Climate Change* **5**: 669–672.
- McDowell NG, Adams HD, Bailey JD, Hess M, Kolb TE. 2006. Homeostatic maintenance of ponderosa pine gas exchange in response to stand density changes. *Ecological Applications* **16**: 1164–1182.
- Medhurst JL, Beadle CL. 2002. Sapwood hydraulic conductivity and leaf area–sapwood area relationships following thinning of a *Eucalyptus nitens* plantation. *Plant, Cell & Environment* **25**: 1011–1019.
- Meinzer FC, James SA, Goldstein G, Woodruff D. 2003. Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment* **26**: 1147–1155.
- Mencuccini M. 2003. The ecological significance of long-distance water transport: short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant, Cell & Environment* **26**: 163–182.
- Mencuccini M, Grace J. 1995. Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiology* **15**: 1–10.
- Mencuccini M, Hölttä T, Martínez-Vilalta J. 2011. Comparative criteria for models of the vascular transport systems of tall trees. In: Meinzer FC, Lachenbruch B, Dawson TE, eds. *Size- and age-related changes in tree structure and function*. Berlin: Springer, 309–339.
- De Micco V, Balzano A, Wheeler EA, Baas P. 2016. Tyloses and gums: a review of structure, function and occurrence of vessel occlusions. *IAWA Journal* **37**: 186–205.
- Minamino R, Tateno M. 2014. Tree branching: Leonardo da Vinci's Rule versus biomechanical models. *PLoS ONE* **9**: e93535. doi.org/10.1371/journal.pone.0093535.
- Miranda I, Gominho J, Lourenço A, Pereira H. 2006. The influence of irrigation and fertilization on heartwood and sapwood contents in 18-year-old *Eucalyptus globulus* trees. *Canadian Journal of Forest Research* **36**: 2675–2683.
- Mitchell KJ. 1975. Dynamics and simulated yield of Douglas-fir. *Forest Science Monograph* **17**.
- Mokany K, McMurtrie RE, Atwell BJ, Keith H. 2003. Interaction between sapwood and foliage area in alpine ash (*Eucalyptus delegatensis*) trees of different heights. *Tree Physiology* **23**: 949–958.
- Monserud RA, Marshall JD. 1999. Allometric crown relations in three northern Idaho conifer species. *Canadian Journal of Forest Research* **29**: 521–535.
- Monsi M, Saeki T. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany* **14**: 22–52.
- Monsi M, Saeki T. 2005. On the factor light in plant communities and its importance for matter production. *Annals of Botany* **95**: 549–567.
- Morais MC, Pereira H. 2007. Heartwood and sapwood variation in *Eucalyptus globulus* Labill. trees at the end of rotation for pulp wood production. *Annals of Forest Science* **64**: 665–671.
- Morataya R, Galloway G, Berninger F, Kanninen M. 1999. Foliage biomass-sapwood (area and volume) relationships of *Tectona grandis* L.f. and *Gmelina arborea* Roxb.: silvicultural implications. *Forest Ecology and Management* **113**: 231–239.
- Mörling T, Valinger E. 1999. Effects of fertilization and thinning on heartwood area, sapwood area and growth in Scots pine. *Scandinavian Journal of Forest Research* **14**: 462–469.
- Nadezhkina N. 2010. Integration of water transport pathways in a maple tree: responses of sap flow to branch severing. *Annals of Forest Science* **67**: p. 107. <https://link.springer.com/article/10.1051/forest/2009092>
- Nadezhkina N, Nadezhdin V, Gebauer R, et al. 2012. Redistribution of water within the aboveground part of trees. *Acta Horticulturae* **951**: 241–249. doi: 10.17660/ActaHortic.2012.951.29.
- Nadezhkina N, David TS, David JS, Nadezhdin V, Pinto CA. 2013. Mapping the water pathways in stem xylem by sap flow measurements during branch severing experiments. *Acta Horticulturae* **991**: 223–230. doi: 10.17660/ActaHortic.2013.991.27.
- Nikinmaa E. 1992. Analyses of the growth of Scots pine: matching structure with function. *Acta Forestalia Fennica* **235**: 1–68.
- Niklas KJ. 1986. Computer simulations of branching-patterns and their implications on the evolution of plants. *Lectures on mathematics in the life sciences* **18**: 1–50.
- Niklas KJ. 1994. *Plant allometry: the scaling of form and process*. Chicago: University of Chicago Press.
- Niklas KJ, Enquist BJ. 2002. Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation. *American Journal of Botany* **89**: 812–819.
- van Noordwijk M, Rahayu S, Williams SE, Hariah K, Khasanah NM, Schroth G. 2004. Crop and tree root-system dynamics. In: van Noordwijk M, Cadisch G, Ong C, eds. *Below-ground interactions in tropical agroecosystems – concepts and models with multiple plant components*. Wallingford: CABI Publishing, 83–108.
- Normand F, Bissery C, Damour G, Lauri PE. 2008. Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf-stem allometry in mango cultivars. *New Phytologist* **178**: 590–602.
- Ogawa K. 2015. Mathematical consideration of the pipe model theory in woody plant species. *Trees – Structure and Function* **29**: 695–704.
- Ojansuu R, Maltamo M. 1995. Sapwood and heartwood taper in Scots pine stems. *Canadian Journal of Forest Research* **25**: 1928–1943.
- Oohata S, Shinozaki K. 1979. A statical model of plant form – further analysis of the pipe model theory. *Japanese Journal of Ecology* **29**: 323–335.
- Oppelt AL, Kurth W, Godbold DL. 2001. Topology, scaling relations and Leonardo's rule in root systems from African tree species. *Tree Physiology* **21**: 117–128.
- Orians CM, van Vuuren MMI, Harris NL, Babst BA, Ellmore GS. 2004. Differential sectoriality in long-distance transport in temperate tree species: evidence from dye flow, 15N transport, and vessel element pitting. *Trees – Structure and Function* **18**: 501–509.
- Orians CM, Babst B, Zanne AE. 2005a. Vascular constraints and long distance transport in dicots. In: Holbrook NM, Zwieniecki MA, eds. *Vascular transport in plants*. Burlington, MA: Academic Press, 355–371.
- Orians CM, Smith SD, Sack L. 2005b. How are leaves plumbed inside a branch? Differences in leaf-to-leaf hydraulic sectoriality among six temperate tree species. *Journal of Experimental Botany* **56**: 2267–2273.
- Osawa A, Ishizuka M, Kanazawa Y. 1991. A profile theory of tree growth. *Forest Ecology and Management* **41**: 33–63.
- Ottorini J. 1991. Growth and development of individual Douglas-fir in stands for applications to simulation in silviculture. *Annals of Forest Science* **48**: 651–666.
- Ottorini J, Le Goff N, Cluzeau C. 1996. Relationships between crown dimensions and stem development in *Fraxinus excelsior*. *Canadian Journal of Forest Research* **26**: 394–401.
- Page L, Vercambre G, Drouet J-L, Lecompte F, Collet C, Le Bot J. 2004. Root Typ: a generic model to depict and analyse the root system architecture. *Plant and Soil* **258**: 103–119.
- Perttunen J, Sievänen R, Nikinmaa E, Salminen H, Saarenmaa H, Väkevä J. 1996. LIGNUM: a tree model based on simple structural units. *Annals of Botany* **77**: 87–98.
- Petit G, Anfodillo T, De Zan C. 2009. Degree of tapering of xylem conduits in stems and roots of small *Pinus cembra* and *Larix decidua* trees. *Botany* **87**: 501–508.
- Pfautsch S. 2016. Hydraulic anatomy and function of trees—basics and critical developments. *Current Forestry Reports* **2**: 236–248.
- Phillips N, Bond BJ, Ryan MG. 2001. Gas exchange and hydraulic properties in the crowns of two tree species in a Panamanian moist forest. *Trees – Structure and Function* **15**: 123–130.
- Phillips N, Bond BJ, McDowell NG, Ryan MG. 2002. Canopy and hydraulic conductance in young, mature and old Douglas-fir trees. *Tree Physiology* **22**: 205–211.
- Phillips NG, Ryan MG, Bond BJ, McDowell NG, Hinckley TM, Čermák J. 2003. Reliance on stored water increases with tree size in three species in the Pacific Northwest. *Tree Physiology* **23**: 237–245.
- Pinto I, Pereira H, Usenius A. 2004. Heartwood and sapwood development within maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) stems. *Trees – Structure and Function* **18**: 284–294.
- Pivovarov AL, Sack L, Santiago LS. 2014. Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: a test of the hydraulic segmentation hypothesis. *New Phytologist* **203**: 842–850.
- Polge H. 1964. Délimitation de l'aubier et du bois de cœur par analyse densitométrique de clichés radiographiques. *Annals of Forest Science* **21**: 605–623.

- Pothier D, Margolis A. 1991. Analysis of growth and light interception of balsam fir and white birch saplings following precommercial thinning. *Annals of Forest Science* **48**: 123–132.
- Prentice IC, Sykes MT, Cramer W. 1993. A simulation model for the transient effects of climate change on forest landscapes. *Ecological Modelling* **65**: 51–70.
- Pressler MR. 1865. *Das Gesetz der Stammbildung und dessen forstwirtschaftliche Bedeutung für den Waldbau höchsten Reinertrags*. Leipzig: Arnold.
- Preston KA, Ackerly DD. 2003. Hydraulic architecture and the evolution of shoot allometry in contrasting climates. *American Journal of Botany* **90**: 1502–1512.
- Price CA, Knox S-JC, Brodribb TJ. 2014. The influence of branch order on optimal leaf vein geometries: Murray's law and area preserving branching. *PLoS ONE* **8**: e85420.
- Rennolls K. 1994. Pipe-model theory of stem-profile development. *Forest Ecology and Management* **69**: 41–55.
- Reyes-García C, Andrade J, Simá JL, Us-Santamaría R, Jackson P. 2012. Sapwood to heartwood ratio affects whole-tree water use in dry forest legume and non-legume trees. *Trees – Structure and Function* **26**: 1317–1330.
- Richter JP, Bell RC. 1970. *The notebooks of Leonardo da Vinci*. New York: Dover Publications.
- Roderick ML, Berry SL. 2001. Linking wood density with tree growth and environment: a theoretical analysis based on the motion of water. *New Phytologist* **149**: 473–485.
- Rogers R, Hinckley TM. 1979. Foliar weight and area related to current sapwood area in oak. *Forest Science* **25**: 298–303.
- Rust S. 1999. Comparison of three methods for determining the conductive xylem area of Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Forestry* **72**: 103–108.
- Rust S, Lüttschwager D, Hüttel RF. 1995. Transpiration and hydraulic conductivity in three Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands with different air pollution histories. *Water, Air, and Soil Pollution* **85**: 1677–1682.
- Ryan MG, Bond BJ, Law BE, et al. 2000. Transpiration and whole-tree conductance in ponderosa pine trees of different heights. *Oecologia* **124**: 553–560.
- Ryan MG, Phillips N, Bond BJ. 2006. The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant, Cell & Environment* **29**: 367–381.
- Saint-André L, Leban J-M, Houllier F, Daquitaine R. 1999. Comparaison de deux modèles de profil de tige et validation sur un échantillon indépendant. Application à l'épicéa commun dans le nord-est de la France. *Annals of Forest Science* **56**: 121–132.
- Saitoh T, Ohtani J, Fukazawa K. 1993. The occurrence and morphology of tyloses and gums in the vessels of Japanese hardwoods. *IAWA Journal* **14**: 359–371.
- Salas E, Ozier-Lafontaine H, Nygren P. 2004. A fractal root model applied for estimating the root biomass and architecture in two tropical legume tree species. *Annals of Forest Science* **61**: 337–345.
- Salguero-Gomez R, Casper BB. 2011. A hydraulic explanation for size-specific plant shrinkage: developmental hydraulic sectoriality. *New Phytologist* **189**: 229–40.
- Sano Y, Okamura Y, Utsumi Y. 2005. Visualizing water-conduction pathways of living trees: selection of dyes and tissue preparation methods. *Tree Physiology* **25**: 269–75.
- Santiago LS, Goldstein G, Meinzer FC, Fownes JH, Mueller-Dombois D. 2000. Transpiration and forest structure in relation to soil waterlogging in a Hawaiian montane cloud forest. *Tree Physiology* **20**: 673–681.
- Sato T, Oda T, Igarashi Y, Suzuki M, Uchiyama Y. 2012. Circumferential sap flow variation in the trunks of Japanese cedar and cypress trees growing on a steep slope. *Hydrological Research Letters* **6**: 104–108.
- Sattler DF, Comeau PG. 2016. Crown allometry and application of the pipe model theory to white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) and aspen (*Populus tremuloides* Michx.) in the western boreal forest of Canada. *Canadian Journal of Forest Research* **46**: 262–273.
- Savage VM, Bentley LP, Enquist BJ, et al. 2010. Hydraulic trade-offs and space filling enable better predictions of vascular structure and function in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **107**: 22722–22727.
- Schäfer KVR, Oren R, Tenhunen JD. 2000. The effect of tree height on crown level stomatal conductance. *Plant, Cell & Environment* **23**: 365–375.
- Schenk HJ, Espino S, Goedhart CM, Nordenstahl M, Cabrera HI, Jones CS. 2008. Hydraulic integration and shrub growth form linked across continental aridity gradients. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **105**: 11248–11253.
- Schneider R, Berninger F, Ung C-H, et al. 2011. Within crown variation in the relationship between foliage biomass and sapwood area in jack pine. *Tree Physiology* **31**: 22–29.
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Miralles-Wilhelm F. 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, Cell & Environment* **30**: 236–248.
- Scholz FG, Phillips NG, Bucci SJ, Meinzer FC, Goldstein G. 2011. Hydraulic capacitance: biophysics and functional significance of internal water sources in relation to tree size. In: Meinzer FC, Lachenbruch B, Dawson TE, eds. *Size- and age-related changes in tree structure and function*. Dordrecht: Springer, 341–361.
- Schulte PJ, Brooks JR. 2003. Branch junctions and the flow of water through xylem in Douglas-fir and ponderosa pine stems. *Journal of Experimental Botany* **54**: 1597–1605.
- Shelburne VB, Hedden RL, Allen RM. 1993. The effect of site, stand density, and sapwood permeability on the relationship between leaf area and sapwood area in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Forest Ecology and Management* **58**: 193–209.
- Shinohara Y, Tsuruta K, Ogura A, et al. 2013. Azimuthal and radial variations in sap flux density and effects on stand-scale transpiration estimates in a Japanese cedar forest. *Tree Physiology* **33**: 550–558.
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T. 1964a. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory. I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology* **14**: 97–105.
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T. 1964b. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Japanese Journal of Ecology* **14**: 133–139.
- Sinnot EW. 1921. The relation between body size and organ size in plants. *American Naturalist* **55**: 385–403.
- Smith DD, Sperry JS, Adler FR. 2017. Convergence in leaf size versus twig leaf area scaling: do plants optimize leaf area partitioning? *Annals of Botany* **119**: 447–456.
- Sone K, Noguchi K, Terashima I. 2005. Dependency of branch diameter growth in young *Acer* trees on light availability and shoot elongation. *Tree Physiology* **25**: 39–48.
- Sone K, Suzuki AA, Miyazawa S, Noguchi K, Terashima I. 2009. Maintenance mechanisms of the pipe model relationship and Leonardo da Vinci's rule in the branching architecture of *Acer rufrinerve* trees. *Journal of Plant Research* **122**: 41–52.
- Sperry JS, Hacke UG, Pittermann J. 2006. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany* **93**: 1490–1500.
- Spicer R. 2005. Senescence in secondary xylem: heartwood formation as an active developmental program. In: Zwieniecki NMHA, ed. *Vascular transport in plants*. Burlington, MA: Academic Press, 457–475.
- Spicer R, Holbrook NM. 2005. Within-stem oxygen concentration and sap flow in four temperate tree species: does long-lived xylem parenchyma experience hypoxia? *Plant, Cell & Environment* **28**: 192–201.
- Sprugel DG, Hinckley TM, Schaap W. 1991. The theory and practice of branch autonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**: 309–334.
- Sterck FJ, Schieving F. 2007. 3-D growth patterns of trees: effects of carbon economy, meristem activity, and selection. *Ecological Monographs* **77**: 405–420.
- Stokes A, Berthier S. 2000. Irregular heartwood formation in *Pinus pinaster* Ait. is related to eccentric, radial, stem growth. *Forest Ecology and Management* **135**: 115–121.
- Stovall AEL, Vorster AG, Anderson RS, Evangelista PH, Shugart HH. 2017. Non-destructive aboveground biomass estimation of coniferous trees using terrestrial LiDAR. *Remote Sensing of Environment* **200**: 31–42.
- Swanson RH. 1966. Seasonal course of transpiration of lodgepole pine and Engelmann spruce. In: *Proceedings of the International Symposium on Forest Hydrology, Pennsylvania State University, 29 Aug–10 Sept 1965*. Oxford: Pergamon Press, 417–432.
- Taylor AM, Gartner BL, Morrell JJ. 2002. Heartwood formation and natural durability – a review. *Wood and Fiber Science* **34**: 587–611.
- Thompson DAW. 1917. *On growth and form*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Thorn AM, Orians CM. 2011. Modeling the influence of differential sectoriality on the photosynthetic responses of understory saplings to patchy light and water availability. *Trees – Structure and Function* **25**: 833.
- Tyree MT, Zimmermann MH. 2002. *Xylem structure and the ascent of sap*, 2nd edn. Berlin: Springer.

- Umebayashi T, Utsumi Y, Koga S, *et al.* 2008. Conducting pathways in north temperate deciduous broadleaved trees. *IAWA Journal* **29**: 247–263.
- Valentine HT. 1985. Tree-growth models: derivations employing the pipe-model theory. *Journal of Theoretical Biology* **117**: 579–585.
- Valentine HT. 1988. A carbon-balance model of stand growth: a derivation employing pipe-model theory and the self-thinning rule. *Annals of Botany* **62**: 389–396.
- Valentine HT. 2001. Comment: Influence of vertical foliage structure on the distribution of stem cross-sectional area increment in western hemlock and balsam fir [Forest Science 46: 86–94]. *Forest Science* **47**: 115–116.
- Valentine HT, Gregoire TG, Burkhart HE, Hollinger DY. 1997. A stand-level model of carbon allocation and growth, calibrated for loblolly pine. *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 817–830.
- Venturas MD, Sperry JS, Hacke UG. 2017. Plant xylem hydraulics: what we understand, current research, and future challenges. *Journal of Integrative Plant Biology* **59**: 356–389.
- Vuorisalo T, Hutchings MJ. 1996. On plant sectoriality, or how to combine the benefits of autonomy and integration. *Vegetatio* **127**: 3–8.
- Waring RH, Gholz HL, Grier CC, Plummer ML. 1977. Evaluating stem conducting tissue as an estimator of leaf area in four woody angiosperms. *Canadian Journal of Botany* **55**: 1474–1477.
- Waring RH, Thies WG, Muscato D. 1980. Stem growth per unit of leaf area: a measure of tree vigor. *Forest Science* **26**: 112–117.
- Waring RH, Schroeder PE, Oren R. 1982. Application of the pipe model theory to predict canopy leaf area. *Canadian Journal of Forest Research* **12**: 556–560.
- Watson MA. 1986. Integrated physiological units in plants. *Trends in Ecology and Evolution* **1**: 119–123.
- Watson MA, Casper BB. 1984. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**: 233–258.
- Weiner J. 1984. Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. *Journal of Ecology* **72**: 183–195.
- Weiskittel AR, Kershaw JA, Hofmeyer PV, Seymour RS. 2009. Species differences in total and vertical distribution of branch- and tree-level leaf area for the five primary conifer species in Maine, USA. *Forest Ecology and Management* **258**: 1695–1703.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* **276**: 122–126.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ. 1999. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science* **284**: 1677–1679.
- West PW. 1993. Model of above-ground assimilate partitioning and growth of individual trees in even-aged forest monoculture. *Journal of Theoretical Biology* **161**: 369–394.
- Westoby M, Wright IJ. 2003. The leaf size–twig size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia* **135**: 621–628.
- White D, Beadle C, Worledge D, Honeysett J, Cherry M. 1998. The influence of drought on the relationship between leaf and conducting sapwood area in *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Trees – Structure and Function* **12**: 406–414.
- White PS. 1983a. Corner's rules in eastern deciduous trees: allometry and its implications for the adaptive architecture of trees. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **110**: 203–212.
- White PS. 1983b. Evidence that Temperate east north american evergreen woody plants follow Corner's rules. *New Phytologist* **95**: 139–145.
- Whitehead D. 1978. The estimation of foliage area from sapwood basal area in Scots pine. *Forestry* **51**: 137–149.
- Whitehead D, Jarvis PG. 1984. Coniferous forests and plantations. In: Kozlowski T, ed. *Water deficit and plant growth*. New York: Academic Press, 49–152.
- Whitehead D, Edwards WRN, Jarvis PG. 1984. Conducting sapwood area, foliage area, and permeability in mature trees of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. *Canadian Journal of Forest Research* **14**: 940–947.
- Wilhelmsson L, Arlinger J, Spångberg K, *et al.* 2002. Models for predicting wood properties in stems of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* **17**: 330–350.
- Wilkes J. 1991. Heartwood development and its relationship to growth in *Pinus radiata*. *Wood Science and Technology* **25**: 85–90.
- Williams M. 1996. A three-dimensional model of forest development and competition. *Ecological Modelling* **89**: 73–98.
- Yamamoto K. 1994. Compatible stem form equations based on the relationship between stem volume and stem cross-sectional area. *Journal of the Japanese Forestry Society* **76**: 108–117.
- Yamamoto K, Kobayashi S. 1993. Analysis of crown structure based on the pipe model theory. *Journal of Japanese Forestry Society* **7**: 445–448.
- Yang KC. 1990. *The ageing process of sapwood ray parenchyma cells in four woody species*. PhD Thesis, University of British Columbia, Canada.
- Yang KC, Hazenberg G, Bradfield GE, Maze JR. 1985. Vertical variation of sapwood thickness in *Pinusbanksiana* Lamb. and *Larixlaricina* (Du Roi) K. Koch. *Canadian Journal of Forest Research* **15**: 822–828.
- Yang KC, Chen YS, Chiu C, Hazenberg G. 1994. Formation and vertical distribution of sapwood and heartwood in *Cryptomeria japonica* D. Don. *Trees – Structure and Function* **9**: 35–40.
- Yu M, Cheng X, He Z, Wu T, Yin Z. 2014. Longitudinal variation of ring width, wood density and basal area increment in 26-year-old loblolly pine (*Pinus taeda*) trees. *Tree-Ring Research* **70**: 137–144.
- Zalamea P-C, Sarmiento C, Stevenson PR, Rodríguez M, Nicolini E, Heuret P. 2013. Effect of rainfall seasonality on the growth of *Cecropia sciadophylla*: intra-annual variation in leaf production and node length. *Journal of Tropical Ecology* **29**: 361–365.
- Zanne AE, Sweeney K, Sharma M, Orians CM. 2006. Patterns and consequences of differential vascular sectoriality in 18 temperate tree and shrub species. *Functional Ecology* **20**: 200–206.
- Zellers C, Saunders M, Morrissey R, *et al.* 2012. Development of allometric leaf area models for intensively managed black walnut (*Juglans nigra* L.). *Annals of Forest Science* **69**: 907–913.
- Ziegler H. 1968. Biologische Aspekte der Kernholzbildung. *Holz als Roh- und Werkstoff* **26**: 61–68.
- Zimmermann MH. 1978. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Canadian Journal of Botany* **56**: 2286–2295.
- Zimmermann MH. 1983. *Xylem structure and the ascent of sap*. Berlin: Springer.
- Zwieniecki MA, Melcher PJ, Ahrens ET. 2013. Analysis of spatial and temporal dynamics of xylem refilling in *Acer rubrum* L. using magnetic resonance imaging. *Frontiers in Plant Science* **4**: 265.



Tree Physiology 00, 1–14
doi:10.1093/treephys/tpz136



Research paper

Scaling of petiole anatomies, mechanics and vasculatures with leaf size in the widespread Neotropical pioneer tree species *Cecropia obtusa* Trécul (Urticaceae)

Sébastien Levionnois^{1,3}, Sabrina Coste¹, Eric Nicolini², Clément Stahl¹, Hélène Morel¹ and Patrick Heuret^{1,2,3}

¹UMR EcoFoG, AgroParisTech, CIRAD, CNRS, INRAE, UA, UG, 97379 Kourou Cedex, France; ²UMR AMAP, CIRAD, CNRS, INRAE, IRD, Université de Montpellier, 34398 Montpellier, France; ³Corresponding authors (sebastien.levionnois.pro@gmail.com, patrick.heuret@inrae.fr)

Received December 21, 2018; accepted December 18, 2019; handling Editor Annikki Mäkelä

Although the leaf economic spectrum has deepened our understanding of leaf trait variability, little is known about how leaf traits scale with leaf area. This uncertainty has resulted in the assumption that leaf traits should vary by keeping the same pace of variation with increases in leaf area across the leaf size range. We evaluated the scaling of morphological, tissue-surface and vascular traits with overall leaf area, and the functional significance of such scaling. We examined 1,271 leaves for morphological traits, and 124 leaves for anatomical and hydraulic traits, from 38 trees of *Cecropia obtusa* Trécul (Urticaceae) in French Guiana. *Cecropia* is a Neotropical genus of pioneer trees that can exhibit large laminae (0.4 m² for *C. obtusa*), with leaf size ranging by two orders of magnitude. We measured (i) tissue fractions within petioles and their second moment of area, (ii) theoretical xylem hydraulic efficiency of petioles and (iii) the extent of leaf vessel widening within the hydraulic path. We found that different scaling of morphological trait variability allows for optimisation of lamina display among larger leaves, especially the positive allometric relationship between lamina area and petiole cross-sectional area. Increasing the fraction of pith is a key factor that increases the geometrical effect of supportive tissues on mechanical rigidity and thereby increases carbon-use efficiency. We found that increasing xylem hydraulic efficiency with vessel size results in lower leaf lamina area: xylem ratios, which also results in potential carbon savings for large leaves. We found that the vessel widening is consistent with hydraulic optimisation models. Leaf size variability modifies scaling of leaf traits in this large-leaved species.

Keywords: allometry, leaf size, petiole anatomy, scaling, theoretical hydraulic conductivity, vessel widening, xylem.

Introduction

Leaf traits have received wide attention over recent years because of the major roles they play in the plant carbon economy. A current, widely accepted paradigm exists as part of the global spectrum of leaf economy (LES), which emphasizes the importance of ‘quick’ to ‘slow’ returns on physiological investments (Wright et al. 2004). In this framework, coordination between structural, chemical and physiological traits has been convincingly described within and between species (Poorter and Evans 1998, Reich et al. 1998, Hikosaka 2004,

Shipley et al. 2006, Niinemets 2015, Onoda et al. 2017). Some studies have also investigated some of the anatomical and physiological changes underlying the variability of traits underpinning the LES, such as leaf mass per area (LMA; Scoffoni et al. 2016, John et al. 2017, Onoda et al. 2017). Leaf size (i.e., petiole length and diameter, lamina length and mainly lamina area), on the other hand, has been generally studied as disconnected from the LES or has been shown to be decoupled from the LES (Baraloto et al. 2010), although it is a trait that can vary hugely, encompassing six orders of

magnitude across vascular plants (Niinemets et al. 2007, Milla and Reich 2007, Wright et al. 2017). For instance, leaf size is certainly subject to strong selective pressures such as light interception (Poorter 2008, Smith et al. 2017) or temperature regulation (Gates 1968, Parkhurst and Loucks 1972, Leigh et al. 2017). The leaf size–stem size relationship and other related concepts (Corner's rules; (Corner 1949, White 1983a, 1983b, Ackerly and Donoghue 1998), leaf-stem allometry (Brouat et al. 1998, Brouat and McKey 2001, Fan et al. 2017), leaf size–twig size spectrum (Westoby et al. 2002) and the leptocaulis–pachycaulis spectrum (Hallé et al. 1978) have been a fruitful framework to tackle the within- and among-species leaf size variability (Westoby et al. 2002), but the related studies remain mainly based on morphological traits (i.e., lamina area, stem cross-sectional area, internode length, petiole length), rather than anatomical or physiological traits (however, see Normand et al. 2008, Fan et al. 2017).

A key aspect of the knowledge gathered from leaf size–stem size relationships involves crucial questions about how and why leaf size varies across the plant kingdom. The traits expressed in different lamina–petiole functional scaling (i.e., allometric vs isometric) within and between species are likely of significance for these questions. Relationships between two traits x and y can be described as: $y = ax^b$, such as $\log(y) = \log(a) + b * \log(x)$, where b is the slope (or allometric exponent) and a the intercept (allometric coefficient). An isometric relationship, when $b = 1$, is a linear and proportionality relationship, implying no change of organ or organism form and shape over ontogeny, or across species. An allometric relationship, when $b \neq 1$, is a non-linear and disproportionality relationship, underlying different pace of variation between two traits, and implying changes of organ or organism form and shape. Discerning allometric vs isometric relationships between organ or organism traits is an important priority, since different functional requirements can be reflected between small vs large organs or organisms, and finally different responses to selective pressures (Harvey and Pagel 1991, Brouat et al. 1998). The lamina–petiole relationship, or the relationship between a given leaf trait with leaf size, has been little studied in this scaling perspective. This gives scattered ideas if leaf size affects leaf functional requirements, and further if sampling both small and large leaves makes a big difference for mechanical, hydraulic and photosynthetic quantifications.

First, a set of studies have argued that larger leaves are disproportionately more carbon expensive, based on the fact that the leaf area fails to keep pace with increases in leaf dry mass, at both inter- (Niinemets et al. 2006, Niklas et al. 2007, Niinemets et al. 2007, Niklas and Cobb 2008, Li et al. 2008, Niklas et al. 2009, Yang et al. 2010) and intraspecific levels (Milla and Reich 2007, Sun et al. 2017). The main explanation is that support requirements increase disproportionately, as the bending moment of a cantilevered beam—as a petiole—scales with the cube of its length (Gere and Timoshenko 1997,

Niinemets et al. 2007), in addition to the drag forces applied to the leaf. The leaf mass–leaf area scaling has been relatively little studied at the intraspecific level (Sun Jun et al. 2017). Moreover, the leaf area–petiole cross-sectional area scaling has received less attention. Fan et al. (2017) report an isometric relationship across 28 *Ficus* species. Price and Enquist's (2007) empirical data support an isometric leaf area–petiole cross-sectional area relationship for 5 out of 18 species and an allometric relationship for 13 out of 18 species. Finally, for both leaf mass–leaf area and leaf area–petiole cross-sectional area scalings, we do not know the size-related anatomy underlying these scalings.

Mechanical measurements have been applied in relation to leaf area. Studies of Niklas (1991, 1992) and Mahley et al. (2018) demonstrated that small vs large leaves are not mechanically equivalent regarding flexural stiffness, both within and across species, with petioles of large leaves being disproportionately stiffer. However, the mechanical structure driving the flexural stiffness between small vs large leaves remains poorly described (Niklas 1999). Mechanical stability can be achieved through two properties: the material property and the geometry. Modification of petiole tissue surfaces and fractions across a leaf size range can determine the mechanical contribution through geometry of main supportive tissues such as xylem, collenchyma and sclerenchyma (Faisal et al. 2010, Niklas and Spatz 2012). Pith is largely made of large parenchyma cells and is cheap due to weak cell wall lignification and fine cell walls (Evert 2006). As the pith generally occupies the central position within an organ, the modifying pith area and fraction could be an efficient way to generate volume with decreased carbon costs (Olson et al. 2018a). Moreover, when pith fraction increases, it mechanically shifts external and supportive tissues (xylem, sclerenchyma, collenchyma) centrifugally, increasing the second moment of inertia of these tissues. The second moment of area quantifies the distribution of mass in a cross section with respect to the centre of inertia of the cross section, and this describes the important effect of size and geometry of the cross section in mechanics. The prevalent role of cross-sectional geometry in the stiffness of petioles has been shown by Mahley et al. (2018), but only for ferns, which exhibit a very different anatomy in comparison to flowering plants.

In comparison to the leaf dry mass–area scaling or petiole mechanics, little is currently known on the link between leaf size, leaf hydraulic conductivity and vascular architecture. Understanding size-related changes of leaf hydraulics and vasculature is important to address size-independent variation, as pointed out for stems (Olson et al. 2009). The West–Brown–Enquist model (WBE model) assumes that the variation of terminal (i.e., minor veins) conduit size and number is independent of leaf size (West et al. 1999, Price and Enquist 2007). Supporting this assumption, Sack et al. (2012) have shown that the global vein density across species is independent of leaf size, even

if major vein density decreases with leaf size. Fiorin et al. (2016) suggest that the spatial organization of stomata with veins is uniform across leaves of different species. However, it can also be hypothesized that small vs large leaves across and within species have to deal with different selective pressures regarding conductive path length and the water supply per unit leaf area. Indeed, across the leaf size range, plants should maintain constant leaf conductance per unit leaf area (K_{leaf} , $\text{kg MPa}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ m}^{-2}$), or at least minimize the loss of K_{leaf} , to sustain transpiration and carbon assimilation (Petit et al. 2016, Pittermann et al. 2018, Echeverría et al. 2019).

A longer leaf implies *de facto* a longer conductive path length that would thus increase hydraulic resistance and likely affect K_{leaf} in the absence of appropriate vascular adjustments. Theoretical models and empirical data support that the axial basipetal widening in vessel diameter reduces the increase in hydrodynamic resistance with conductive path length (West et al. 1999, Becker et al. 2000, Enquist 2003, Anfodillo et al. 2013, Olson et al. 2014). To our knowledge, only two studies measured vessel widening within leaves: Coomes et al. (2008) for 10 oak species, and Lechthaler et al. (2019) for one species of *Acer*. Yet, these studies suggest higher rates of vessel widening within leaves, in comparison to stems. This is consistent with the fact that leaves concentrate a significant part of the hydraulic resistance of the plant (Sack and Holbrook 2006), owing to different vascular architectures between leaves and stems.

A larger leaf also implies *de facto* a larger lamina area to supply with water, and thus an appropriate and sufficient petiole conductivity is required. Increasing the xylem area to increase the number of vessels and increasing the vessel diameter are two non-exclusive ways of reducing total resistance and increasing petiole and vein conductivity to achieve a sufficient leaf water supply. However, an increase in the number of vessels comes with increasing construction costs, because additional space is required (Banavar et al. 1999, McCulloh et al. 2003, Gleason et al. 2018). The conductivity of a vessel increases with the fourth power of its diameter as predicted by the Hagen–Poiseuille law (Tyree and Zimmermann 2002). Thus, a small increase in vessel diameter will drive an exponential increase in the vessel conductivity, but potentially at the cost of increasing embolism risk. A positive allometric relationship of vasculature with size should increase the xylem conductive efficiency (namely xylem-specific conductivity, which is the xylem conductivity divided by the xylem surface) and therefore should limit xylem volume and construction cost. Investigating the petiole xylem and vasculature according to leaf size can be readily implemented and should highlight some hydraulic-related selective pressures correlating with the leaf size variability, at both inter- and intraspecific levels.

We chose to investigate lamina–petiole traits at the intraspecific level as a first step. We focussed this study on the genus

Cecropia, which is known for its hyperdominant pioneer trees that are pivotal in the initiation of tropical forest successions. We selected *Cecropia obtusa* Trécul (Uticaceae), which is a widespread species from the Guiana shield, capable of deploying large leaves with a large size range (100–4,000 cm^2), appropriate for addressing the lamina–petiole scaling with petiole anatomical and vasculature correlates, at the intraspecific level. We measured leaf morphology, tissue areas of the petiole, petiole vascular and theoretical conductive traits. We built a dataset of 1,271 leaves from 38 trees, with anatomical and vascular data for 124 leaves. We aimed to address the following questions:

(i) Is the form of the lamina–petiole scaling isometric or allometric? We hypothesize to find allometric lamina area–petiole cross-sectional area and lamina mass–petiole mass relationships, with petiole mass increasing faster as mechanical requirements disproportionately increase.

(ii) How does petiole anatomy determine petiole mechanics? We hypothesize that pith fraction increases with leaf size, minimizing volumetric construction cost and enhancing mechanical strength through geometry by shifting supportive tissues centrifugally.

(iii) How do longitudinal adjustments of xylem and vasculature variations limit loss of K_{leaf} and construction costs? We hypothesize that K_{leaf} loss limitation for larger leaves is allowed by vessel basipetal widening according to the leaf size and the conductive path length. We hypothesize to find a higher rate of vessel widening within the leaf in comparison to what is known for the stem, consistent with leaves supporting a large amount of the total hydraulic resistance of plants. We also hypothesize that less construction cost is possible than under the hypothesis of an invariable vessel diameter, thanks to a more efficient xylem due to wider vessels, enabling more lamina area per xylem area.

Materials and methods

Study site

The study was conducted in French Guiana along a forestry road in Counami (N5.41430°, W53.17547°, geodesic system WGS84) where the entrance to the road is located 5 km to the east of Iracoubo municipality. The warm wet tropical climate of French Guiana is highly seasonal due to the north–south movement of the Inter-Tropical Convergence Zone. Mean annual rainfall is 2,726 mm year^{-1} , and annual mean air temperature is 25.7 °C (Gourlet-Fleury et al. 2004). There is a dry season lasting from mid-August to mid-November, during which rainfall is $<100 \text{ mm month}^{-1}$.

Plant material, sampling and morphological measurements

Tree sizes ranged from 10.8 to 23.1 m in height, and 6.21 to 30.49 cm in diameter at breast height. Trees were evenly felled in time from September 2014 to October 2016. All the leaves

in the crown were cut by cutting the petiole as close as possible to its insertion point with the stem and placed immediately in plastic bags within coolers. One to five fully expanded leaves per tree—hereafter called A-leaves—were kept for the anatomical studies.

Cecropia leaves are palmatilobate (Figure 1b; Figure S1 available as Supplementary Data at *Tree Physiology* Online), and so there is no single midrib but the same number of midribs as there are lobes, i.e., a midrib departs into and supplies each lobe. In the laboratory, all the leaves were processed within 4 h after felling to keep them as fresh as possible. Petioles were cut as close to the lamina as possible. Two orthogonal diameters (mm) of each petiole, at the middle point of the petiole, were measured because of the tendency of *Cecropia* petioles to exhibit an ellipse shape (Figure S1 available as Supplementary Data at *Tree Physiology* Online; Table 1 for a list of traits and abbreviation). From these two diameters, a cross-sectional area was derived in the shape of an ellipse (A_{pet} , mm²; Figure S1 available as Supplementary Data at *Tree Physiology* Online). For each lamina, the length of the main lobe (i.e., the largest one in the continuation of the petiole; cm) was measured. In the A-leaves, two 1-cm-long petiole segments in the median position was sampled (Figure S1 available as Supplementary Data at *Tree Physiology* Online). The first segment was used to measure their specific density, expressed as the ratio of dry mass to the fresh volume (PD: petiole density; Williamson and Wiemann 2010; Table 1). The fresh volume of the sample was calculated using an inverse Archimedes principle and a precision balance (CP224S, Sartorius), based on the buoyancy (G) of the sample, i.e., G = fresh mass in air—submerged mass (Lehnebach et al. 2019). Dry mass was derived after drying at 103 °C for 3 days. PD was computed as the dry mass divided by G . The second segment was preserved in 70% alcohol and used later for anatomical measurements (see the section headed 'Anatomical measurements'). Because we aimed at studying the effects of the fraction and cross-sectional area of petiole tissues, we choose to focus on the mid-point segment of the petiole between the connection to the stem and the leaf lamina. This point was selected so as to avoid swelling effects at stem and lamina connections. At the base of the petiole, the wide and triangular base is further modified by an external covering of trichilia and secretions of Müllerian bodies serving the nutrition of hosted ants. At the distal end of the petiole, at the point of junction between petiole and lamina main veins, the petiole is more flexible in torsion, which allows the lamina to rotate (pers. obs.). The distance between the anatomical sampling point and the tip of the leaf main lobe was measured (conductive path length; PL, cm) and used for the investigation of vessel widening. Since the vessel diameter—conductive path length relationship is a power function, with rapid changes in vessel diameters close to the conductive path tip, and slower nearly constant towards the base, we assume that anatomical

measurements at our sampling point are proportional to the petiole base.

Lamina dry mass (M_{lamina} , g) and petiole dry mass (M_{pet} , g) were measured with a scale. The leaf dry mass (M_{leaf} , g) is the sum of M_{lamina} and M_{pet} . Lamina area (A_{lamina} , cm²; Figure S1 available as Supplementary Data at *Tree Physiology* Online) was measured with a planimeter (LiCor 3000A, LiCor Inc., Lincoln, NE, USA).

Data from 1,271 mature fully developed leaves (A-leaves and all the other leaves) were used for the characterization of morphological and structural variability.

Anatomical and vascular measurements

We conducted our study on a subset of 124 A-leaves selected to represent the widest range of petiole diameters (from 2.56 to 15.41 mm). Anatomical cross sections (Figure 1c), 20 to 50 μm thick, were sampled from the petiole median segment with a manual microtome (Mikrot L, Schenkung Dapples, Switzerland). All cross sections were stained in a safranin/astra-blue solution to stain unligified cells blue and lignified cells red. Images of each petiole cross section were digitized with an optical microscope (Olympus BX60; Olympus Corporation; Tokyo; Japan) with 50 $\times$ magnification and a Canon camera EOS 500D (lens Olympus U-TVl-X; F 0.0; ISO 100; speed 1/25). Three or four close-up images were taken of each petiole section at different depths of focus and stacked with the Helicon Focus software (v.6.3.2.Pro, <https://www.heliconsoft.com/>). Pictures were assembled in a panorama using Kolor AutoPanoGiga software (v.3.0.0, <http://kolor.com/autopano/>) to obtain a complete picture of the cross section (Figure 1c). The digitized cross sections were processed with CS5 Photoshop software (v.12.0, <http://adobe.com/products/photoshop/html>). We distinguished eight tissue types that comprise the entire petiole anatomy (Figure 1d and e). We manually delineated the tissues on the photographs and created layer masks (Figure 1e). The masks of these layers were used to calculate the cross-sectional area of each tissue and the whole petiole cross-sectional area with the ImageJ software (v.1.43u; <http://imagej.nih.gov/ij/>). We distinguished eight component petiole tissues for further anatomical analysis: (i) the pith, (ii) the sclerenchymatous shield associated with the vascular bundles, (iii) interfascicular parenchyma, (iv) primary xylem, (v) secondary xylem, (vi) phloem (comprising primary and secondary phloem), (vii) cortical parenchyma and (viii) cortical collenchyma (Figure 1e).

As we knew the cross-sectional area of each petiole tissue, we calculated the second moment of area (I , mm⁴) of the main supportive tissues (Table 1). I quantifies the distribution of mass in a cross section with respect to the centre of mass of the cross section, and this describes the important effect of size and geometry of the cross section in mechanics, since the flexural stiffness (E^*I , where E is the elastic modulus) is directly proportional to I (Niklas and Spatz 2012). As I is a fourth

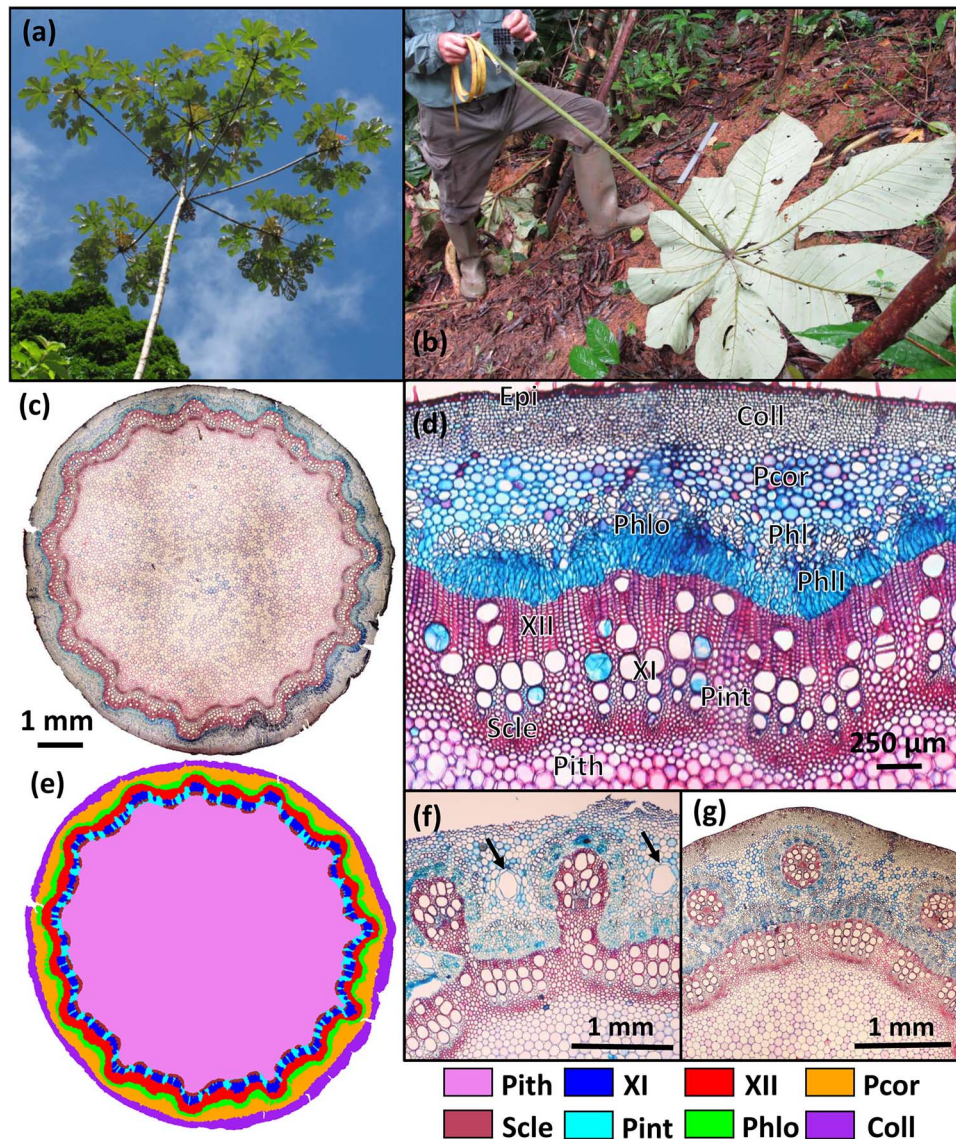


Figure 1. Habits, morphological and petiole-anatomical aspects of *C. obtusa* (Urticaceae). (a) Habits of *C. obtusa*. (b) Leaf of *C. obtusa*. (c) Petiole cross-sectional anatomy of *C. obtusa* in the middle part of the petiole. (d) Close-up of petiole constitutive tissues: pith (Pith), sclerenchyma (Scle), interfascicular parenchyma (Pint), primary xylem (XI), secondary xylem (XII), total phloem (Phlo), primary phloem (PhI), secondary phloem (PhII), cortical parenchyma (Pcor), collenchyma (Coll) and epidermis (Epi). (e) Tissues and corresponding layer masks studied. (f) 'Wavy' cambium with a sub-bicyclic array of vascular bundles. Arrows represent laticiferous canals. (g) Cambial discontinuities, island-like vascular bundles and a bicyclic array of vascular bundles.

power function of the two radii delimiting the ring (Table 1), slight increases in the ring diameter and/or cross-sectional area has dramatic consequences for I , and thus its contribution to flexural stiffness. We focused on the sclerenchyma, collenchyma and secondary xylem, since these tissues are well-known to be supportive tissues in a section and exhibit lignified thick cell walls (Leroux 2012). We also estimated the behaviour of the petiole flexural stiffness by calculating I for the total petiole section and by using the known petiole density as a proxy of E (Table 1). We assumed that this approximation was appropriate,

since it had been shown that the elastic modulus exhibits a linear and positive relationship with the density for both wood (Chave et al. 2009, Dlouhá et al. 2018) and bark (Rosell and Olson 2014).

For the xylem, the cropped part of the image in which the vessels were visible was analysed with the ImageJ software to calculate theoretical xylem hydraulic properties (Abramoff et al. 2004). For each vessel, we calculated its cross-sectional area (μm^2) and its elliptical diameters. To study variations in the dimensions of the vessel, we used the mean hydraulic diameter

Table 1. List of measured traits and abbreviations.

Trait	Abbreviation	Unit	Formula
Petiole cross-sectional area	A_{pet}	mm^2	
Petiole dry mass	M_{pet}	g	
Lamina dry mass	M_{lamina}	g	
Leaf dry mass	M_{leaf}	g	$M_{\text{leaf}} = M_{\text{petiole}} + M_{\text{lamina}}$
Lamina area	A_{lamina}	cm^2	
Petiole density	PD	g cm^3	$\text{PD} = M_{\text{dry}} / (M_{\text{fresh}} - M_{\text{immersed}})$
Second moment of area of a ring-like tissue	I	mm^4	$I = \pi/4 * (r_{\text{ext}}^4 - r_{\text{int}}^4)$ with r_{ext} and r_{int} ring external and internal radii respectively
Approximated petiole flexural stiffness		$\text{g mm}^4 \text{ cm}^{-3}$	$I * \text{PD}$
Conductive path length	PL	cm	
Mean hydraulic diameter	D_h	μm	$D_h = (\Sigma D_v^4 / N)^{1/4}$
Vessel hydraulic diameter	D_v	μm	$D_v = [32(ab)3/(a^2 + b^2)]^{1/4}$ a and b major and minor ellipse diameters
Number of vessels	N_{vessel}		
Conductive area	CA	mm^2	$\text{CA} = \pi (D_h/2)^2 * N_{\text{vessel}}$
Theoretical hydraulic conductivity	K_{th}	$\text{kg s}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ m}$	$K_{\text{th}} = \Sigma K_{\text{ellipse}}$
Theoretical leaf conductance	$K_{\text{leaf,null}}$	$\text{kg s}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ m}^{-2}$	$K_{\text{leaf}} = (K_{\text{th}}/L_{\text{pet}}/2)/A_{\text{lamina}}$
Ellipse conductivity	K_{ellipse}	$\text{kg s}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ m}$	$K_{\text{ellipse}} = \pi a^3 b^3 / 64 \eta (a^3 + b^3)$ with $\eta = 1.002 * 10^{-9} \text{ MPa s}^{-1}$ at 20°C a and b major and minor ellipse diameters

(D_h , μm , Table 1), i.e., the diameter that all vessels, considered as circles, in a given tissue would have to sustain exactly the same tissue hydraulic conductivity (Tyree and Zimmermann 2002). The number of vessels was counted for primary and secondary xylem. We also calculated the conductive area (mm^2) as the sum of the cross-sectional area of all vessels of the surrounding xylem. Knowing the dimensions of each vessel, the number of vessels, and the total petiole xylem area, a theoretical hydraulic conductivity (K_{th} , $\text{m kg MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$) was estimated based on formulas in Table 1. To test the null hypothesis of a decreasing K_{leaf} ($\text{kg MPa}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ m}^{-2}$) across the leaf size range with no vessel widening occurring, we estimated a theoretical leaf conductance ($K_{\text{leaf,null}}$) by firstly dividing the K_{th} by the petiole length. We thus obtained a value for petiole conductance ($\text{kg MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$) which we divided by the lamina area and obtaining $K_{\text{leaf,null}}$.

Previous studies have shown precise tapering rates of vessels along a leaf (Coomes et al. 2008; Lechthaler et al. 2019) or the entire tree (Bettiati et al. 2012, Petit et al. 2014) based on several anatomical measurements along the path of each individual leaf or individual tree. Here, we estimated a tapering rate (D_h/PL) based on a scaling exponent of the log–log relationship between D_h at the midpoint of the petiole, and the path length, across all measured petioles. Following past studies at the tree level for interspecific comparisons (Anfodillo et al. 2006; Olson et al. 2014), we assumed that vessel tapering is primarily determined by the distance from the leaf tip, assuming that all leaves display the same tapering rate.

Data analysis

Laminas used in anatomical studies were sometimes slightly damaged resulting in somewhat biased lamina area measurements. To correct this, we used a prediction model to calculate an estimated lamina area (A_{lamina} , cm^2), since the relationship between the length of the main lobe and the undamaged lamina area is very informative. We calculated the estimated lamina area as: *Estimated lamina area* = $0.701 * \text{Main lobe length}^{2.180}$ ($R^2 = 0.942$, $P < 0.001$, Figure S2 available as Supplementary Data at *Tree Physiology Online*). This estimation of the lamina area was used only to compare tissue cross-sectional area and vasculature traits with leaf area.

All statistical analyses were performed with R software (<https://cran.r-project.org/>). The relationship between each trait pair was determined with an SMA (standardized major axis regression; Warton et al. 2006), which allows minimisation of the error on both the x-axis and y-axis (Harvey and Pagel 1991). These correlation relationships are described as: $y = ax^b$, such as: $\log(y) = \log(a) + b * \log(x)$, where b is the slope (or allometric exponent) and a the intercept (allometric coefficient). A 95% confidence interval was used to decide whether it was significantly correlated or not. A slope test was performed to determine if the slope differed from 1 ($H_1: b \neq 1$ for an allometric relationship) or not ($H_0: b = 1$ for an isometric relationship). SMA were carried out with the (S)MATR package (Falster et al. 2006). The lamina area prediction from the main lobe length was modelled from a NLS (non-linear least squares) with the STATS package.

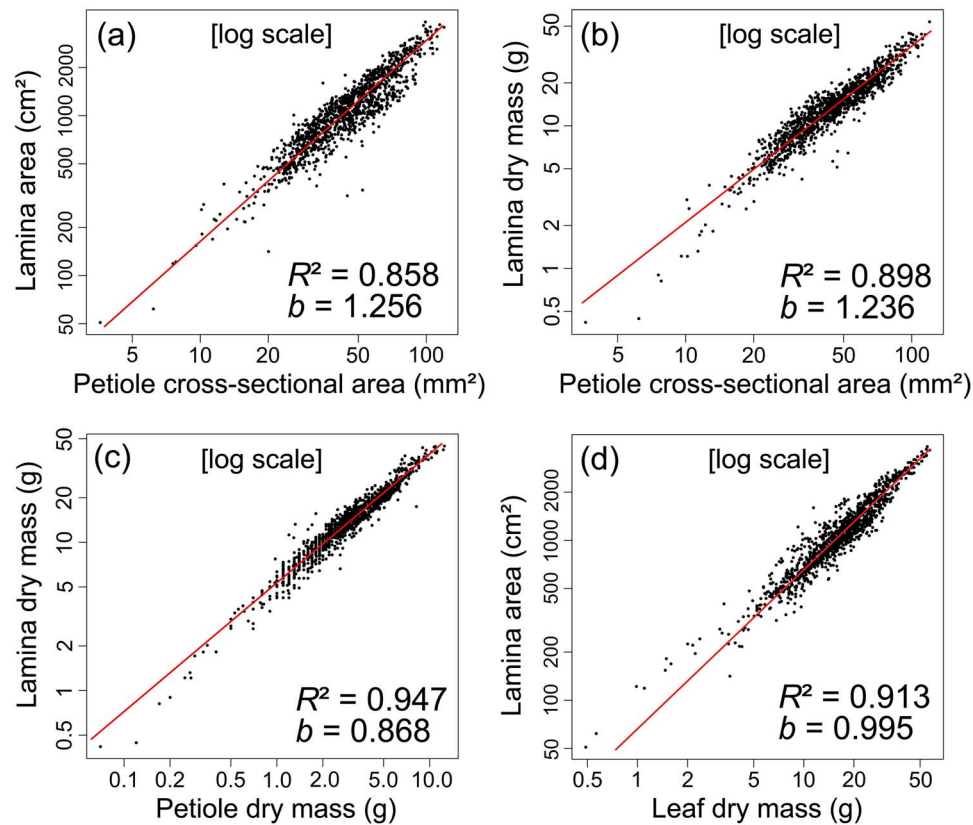


Figure 2. Scaling of morphological traits with leaf size. (a) Lamina area according to petiole cross-sectional area. (b) Lamina dry mass according to petiole cross-sectional area. (c) Lamina dry mass according to petiole dry mass. (d) Lamina area according to leaf dry mass. All relationships are plotted on a log-scale. b : scaling exponent.

Results

Leaf morphological variability

A_{pet} and A_{lamina} were positively and allometrically correlated ($P < 0.001$; $R^2 = 0.779$; Figure 2a; Tables 2 and S1 available as Supplementary Data at *Tree Physiology Online*). A_{pet} and M_{lamina} were positively, and allometrically correlated ($P < 0.001$; $R^2 = 0.898$; Figure 2b; Table 2). M_{pet} and M_{lamina} were positively and allometrically correlated ($P < 0.001$; $R^2 = 0.947$; Figure 2c; Table 2). A_{lamina} and M_{leaf} were positively and isometrically correlated ($P < 0.001$; $R^2 = 0.846$; Figure 2d; Table 2). PD were negatively and allometrically correlated to A_{pet} ($P < 0.01$) but uncorrelated to A_{lamina} ($P < 0.05$) (Table S1 available as Supplementary Data at *Tree Physiology Online*).

Petiole anatomy

Petioles showed pronounced radial symmetry (Figure 1c). The central parenchymatous pith formed the main part of the cross section. The numerous bundles (20 to 80) were arranged in the pith periphery, mainly in only one circle, but in a few cases in two circles. The cambium displayed a diversity of arrangement, with respect to the arrangement of the bundles. From a strictly cyclic structure to a wavy one (Figure 1f), and at the extremity, we observed isolated bundles with

complete cambium discontinuities in a more cortical position (Figure 1g). Primary and secondary xylem and secondary phloem were easy to identify (Figure 1d). A sub-continuous sclerenchymatous shield was present at the interface between the vascular bundles and the pith. The vascular bundles were separated by interfascicular parenchyma. Occasional sclerenchyma were present between the secondary phloem and cortical parenchyma. Depending on the extent of secondary growth, the primary phloem was crushed between the secondary phloem and cortical parenchyma. In the most external part, there was a ring of collenchyma, between the epidermis and the cortical parenchyma. Laticiferous canals were frequently visible, mainly in the cortex (Figure 1f) but also in the pith, but were also sometimes completely absent.

Petiole anatomy and vascular architecture

All tissue areas were significantly and positively correlated with A_{pet} and A_{lamina} ($P < 0.001$; Figure S3a and Table S2 available as Supplementary Data at *Tree Physiology Online*), with most of these relationships being allometric. All tissue fractions relative to A_{pet} were correlated to A_{pet} ($P < 0.001$; Figure S3b and Table S2 available as Supplementary Data at

Table 2. Main log–log linear relationships based on standardized major axis regression.

Y	X	P	R ²	slope	95% CIs (slope)
A_{lamina}	A_{pet}	<0.001	0.858	1.256	1.229–1.283
M_{lamina}	A_{pet}	<0.001	0.898	1.236	1.213–1.259
M_{lamina}	M_{pet}	<0.001	0.947	0.868	0.857–0.881
A_{lamina}	M_{leaf}	<0.001	0.913	0.995	0.977–1.012
D_h	PL	<0.001	0.469	0.549	0.474–0.638
D_h	A_{lamina}	<0.001	0.502	0.276	0.240–0.318
N_{vessel}	A_{lamina}	<0.001	0.596	0.490	0.456–0.524
CA	A_{lamina}	<0.001	0.635	0.780	0.685–0.875
Xylem area	A_{lamina}	<0.001	0.711	0.860	0.772–0.978
Approx. EI	A_{lamina}	<0.001	0.653	1.720	1.522–1.918

Bold values refer to significant correlation ($P < 0.05$). Table 1 for a list of abbreviations. CI: confidence interval.

Tree Physiology Online). All tissue fractions relative to A_{pet} were correlated to A_{lamina} ($P < 0.001$; Figure S3b and Table S2 available as Supplementary Data at Tree Physiology Online), except for the phloem ($P > 0.05$). Pith had the highest fraction ($44.78\% \pm 1.12$) with the highest effect on petiole size (27.02 to 59.41% of the cross section, Figure 3a). The lamina area allometrically and positively scaled with the number of vessels ($P < 0.001$; $R^2 = 0.596$; Figure 3d; Table 2), such that large leaves were associated with disproportionately less vessels. The lamina area allometrically and positively scaled with conductive area ($P < 0.001$; $R^2 = 0.635$; Figure 3c; Table 2), such that large leaves were associated with disproportionately less conductive area. The lamina area allometrically and positively scaled with xylem area ($P < 0.001$; $R^2 = 0.711$; Figure 3b; Table 2), such that large leaves were associated with a disproportionately less xylem area.

The second moment of area (I) for collenchyma, secondary xylem and sclerenchyma was significantly and positively related to A_{lamina} ($P < 0.001$; $R^2 = 0.578$, 0.712 , and 0.645 , respectively; Figure 4a–c). The approximated petiole flexural stiffness was positively and allometrically correlated to A_{lamina} with a slope significantly superior to 1 ($P < 0.001$; $R^2 = 0.653$; Figure 4d; Table 2).

D_h was significantly and positively related to A_{lamina} ($P < 0.001$; $R^2 = 0.502$; Figure 5a; Table 2). D_h was positively and allometrically related to the conductive path length ($P < 0.001$; $R^2 = 0.469$; Figure 5b; Table 2). The estimated tapering rate (D_h/PL) was $0.549 \mu\text{m cm}^{-1}$ (Figure 5b). $K_{\text{leaf,null}}$ was significantly and negatively related to A_{lamina} and the conductive path length ($P < 0.01$; Figure 5c and d).

Discussion

Our results provide an understanding of the tissue-level and vascular adjustments characterizing lamina–petiole scaling at the intraspecific level for a widespread Neotropical pioneer tree species, *Cecropia obtusa*. The results point out (i) an allometric scaling between lamina size and petiole size, such

that larger leaves show a higher lamina area for a given petiole cross-section, (ii) a higher pith fraction, related to higher petiole flexural stiffness through the second moment of area (I) of the mechanically stiff tissues surrounding the pith, (iii) a vessel widening allowing for a reduced effect of increasing path length with leaf size and (iv) a higher lamina area per xylem area for larger leaves, due to relatively less conductive area for larger leaves.

Morphological petiole–lamina scaling

The finding of a positive and allometric relationship between petiole dry mass and lamina dry mass (Figure 2c), with a disproportionately higher petiole mass for a given lamina mass, is in agreement with what has been previously described (Niinemets et al. 2006, 2007, Li et al. 2008). This pattern has been explained by the scaling of the bending moment of a cantilevered beam with the cube of its length (Gere and Timoshenko 1997), in addition to drag forces requiring a disproportionate mechanical reinforcement of the petiole with leaf size (Niinemets et al. 2007, Li et al. 2008). However, the isometric scaling of lamina area with the leaf dry mass (Figure 2d) is not in agreement with the repeatedly shown diminishing return pattern, predicting increasing costs for leaf support with increasing leaf size (Niinemets et al. 2006, 2007, Niklas et al. 2007, 2009, Milla and Reich 2007, Li et al. 2008, Sun Jun et al. 2017). Although the leaf area–leaf mass allometric scaling is significant at the interspecific level, the allometric scaling is not ubiquitous at the intraspecific level, based on this present study for *C. obtusa*, and Milla and Reich (2007) for 11 species.

We found a positive allometric relationship between lamina area and petiole cross-sectional area (Figure 2a), such that large leaves exhibit a larger lamina area for a given petiole cross-sectional area. This change is in agreement with the allometric relationship between lamina mass and petiole cross-sectional area we found (Figure 2b), such that large leaves exhibit larger lamina mass for a given petiole size. Larger petioles support a disproportionately larger load. Therefore, we wondered what

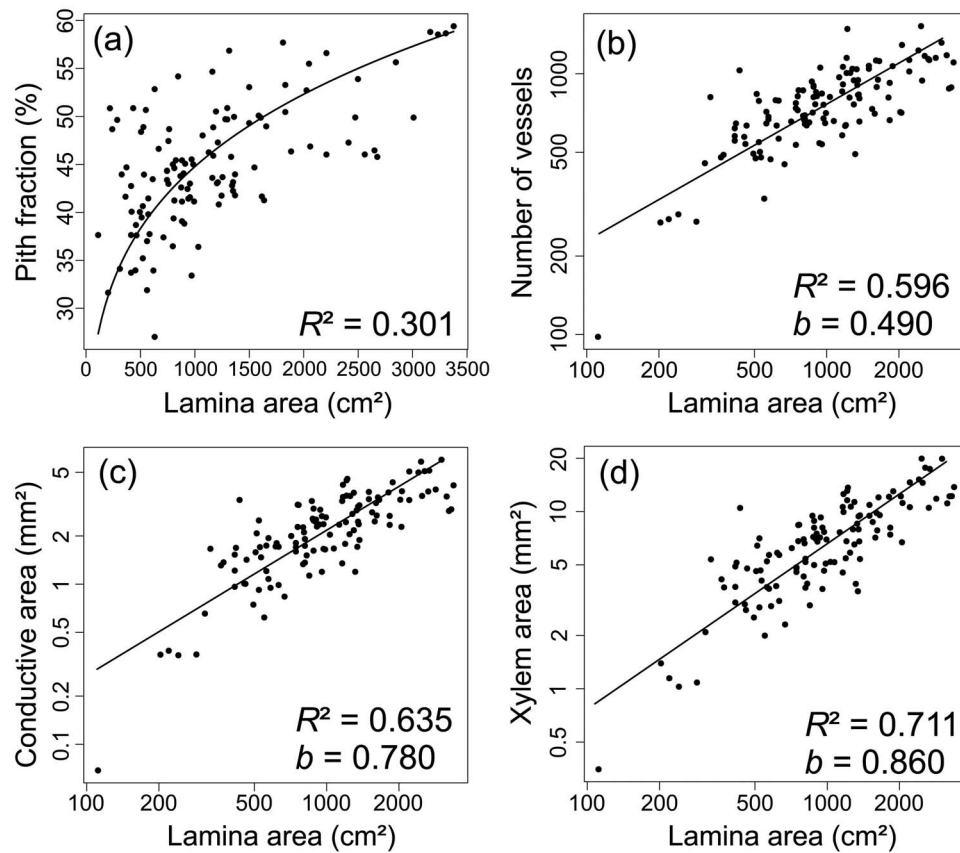


Figure 3. Scaling of petiole anatomy with leaf size. (a) Pith cross-sectional fraction according to lamina area. (b) Number of vessels according to lamina area plotted on a log-scale. (c) Conductive area according to lamina area, plotted on a log-scale. (d) Xylem area according to lamina area, plotted on a log-scale. b : scaling exponent.

petiole anatomical and mechanical changes are associated with this morphological pattern.

Petiole tissue partitioning

As pith fraction increases, the distance of a given tissue to the petiole cross-sectional centre of inertia increases, as does the second moment of inertia to a fourth-power function of this distance. The case of collenchyma is of primary importance since it is known to be a supporting tissue, with small cells and relatively thick cell walls compared with other living cells (Leroux 2012). The collenchyma is the most external tissue within the petiole section with a ring geometry, exhibiting the largest change in the second moment of area (Figure 4a). In the same line, the secondary xylem is also a well-known supporting tissue, exhibiting a ring geometry and which fraction increases with leaf size. Its increasing fraction occurs at the same time as the distance to the cross-sectional centre of inertia increases with pith fraction and determines an overall increase of the second moment of area of the secondary xylem with leaf size (Figure 4b). This was also the case for the sclerenchyma (Figure 4c), although sclerenchyma exhibited relatively low values of I (0.05 to 95 mm⁴). The allometric exponents of the

supportive tissues according to the lamina area (Figure 4a–c) indicate that I increases faster for the sclerenchyma, followed by the secondary xylem, suggesting that the relative geometrical contribution of these tissues to the petiole flexural stiffness increases across the leaf size range.

Increasing organ size and mass logically increases the mechanical load (Mahley et al. 2018). Moreover, we found an allometric relationship between lamina dry mass and petiole cross-sectional area, with disproportionately higher lamina dry mass for leaves (Figure 2b). This suggests a disproportionately higher mechanical load on petioles of large leaves. This is in agreement with the approximated petiole flexural stiffness allometrically related to the lamina area (Figure 4d), such that petioles are disproportionately stiffer on large leaves to overcome the mechanical load. This suggestion is in agreement with past studies demonstrating disproportionately higher petiole stiffness with increasing petiole thickness (Niklas 1991, 1992, Mahley et al. 2018). Therefore, our results suggest that the effect of geometry through pith fraction determines the overall increase in petiole flexural stiffness, since the decrease of petiole density with leaf size—and thus petiole elastic modulus—is balanced (Figure 4d), as also shown by

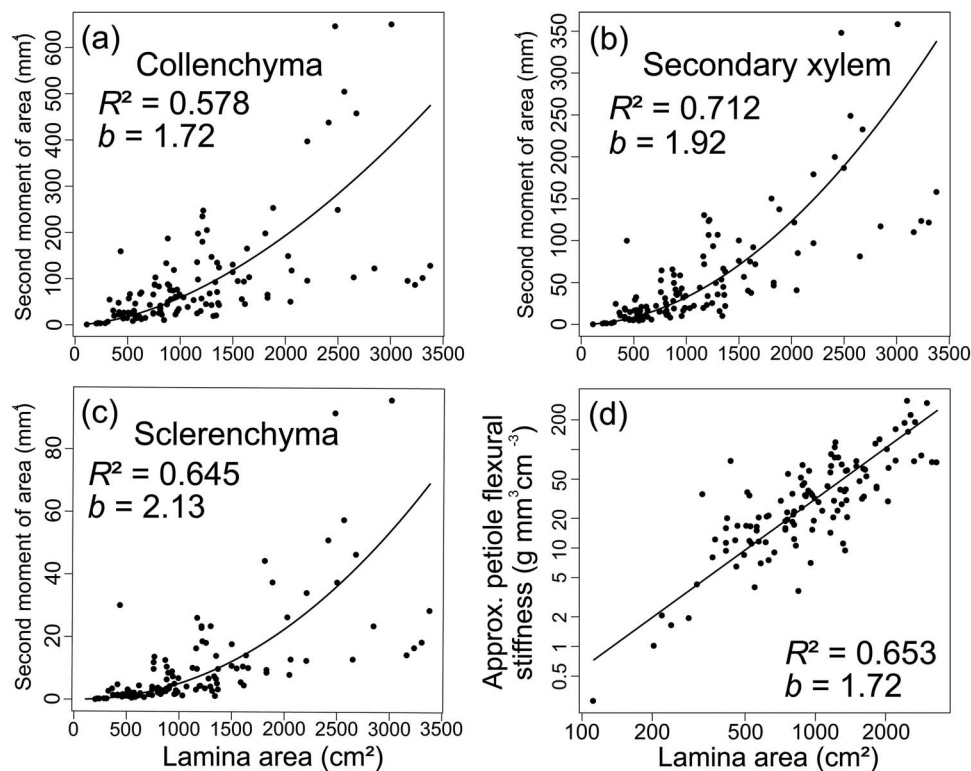


Figure 4. Scaling of mechanical traits with leaf size. (a) Collenchyma xylem second moment of area according to lamina area. (b) Secondary xylem second moment of area according to lamina area. (c) Sclerenchyma second moment of area according to lamina area. (d) Approximated petiole flexural stiffness (product of petiole second moment of area with petiole density) according to lamina area, plotted on a log-scale. b : Scaling exponent.

Mahley et al. (2018) for ferns. However, since the pith is often hollow in large structure, one may not exclude that the pressure of selection is actually on the surrounding tissues.

Changing petiole pith fraction and thus collenchyma, secondary xylem and sclerenchyma is clearly a cheap mechanism in terms of carbon allocation to balance the self-loading mechanical stress arising with leaf size. Moreover, we found a negative relationship between A_{pet} and PD, and no relationship of PD with A_{lamina} . These results suggest that volumetric construction cost can decrease with A_{pet} , or at least does not increase with leaf size.

Petiole vascular architecture

The estimation of $K_{\text{leaf, null}}$ (Figure 5a and b) confirms that K_{leaf} decreases with leaf size in the case of an absence of vessel widening, as the hydraulic resistance is well-known to be dependent on the path length (Tyree and Zimmermann 2002). Without vessel widening, large leaves cannot be selected since (i) the higher pressure drop that would be associated with such leaves would increase the risk of cavitation (Tyree and Ewers 1991, Cruziat et al. 2002) and (ii) a lower K_{leaf} necessarily drives lower gas exchanges and carbon assimilation (Brodribb 2009, Scoffoni et al. 2016) and thus less efficient carbon payback. Therefore, this result suggests that K_{leaf} is constant across leaves and not limiting for carbon assimilation (Echeverría

et al. 2019, Petit et al. 2016, Pittermann et al. 2018), even if water flux measurements would be required for confirmation.

Even if such a pattern of vessel widening has been repeatedly shown along the stem of adult trees for several species (Petit et al. 2008, 2010, Bettati et al. 2012, Anfodillo et al. 2013, Olson et al. 2014), leaves have received less attention. The estimated widening rate (0.55) was closely similar to those found by Coomes et al. (2008; mean of 0.54; a range of 0.42–0.73) across 10 *Quercus* L. (Fagaceae) species, and not too far from those found by Lechthaler et al. (2019; slope of 0.45) for one species of *Acer*. A striking feature here is the convergence of widening rates between studies, despite contrasting ecology (i.e., temperate vs tropical) and phylogenetic origins of the investigated species. Such a finding suggests that the hydrodynamic resistance is such a strong selective pressure on hydraulic architecture that it drives a single leaf vascular architecture across vascular plants. Hydraulic optimality models (West et al. 1999) predict a minimum and convergent widening rate of 0.2, but only for stems, to totally mitigate the hydrodynamic resistance. Indeed, this convergent widening rate is found across most plants and trees when looking into the stem vasculature (Anfodillo et al. 2006, 2013, Petit et al. 2014, Olson et al. 2014, 2018b). The vessel widening rate is not constant through the total path length (Bettati et al. 2012), with a scaling two to three times higher in leaves

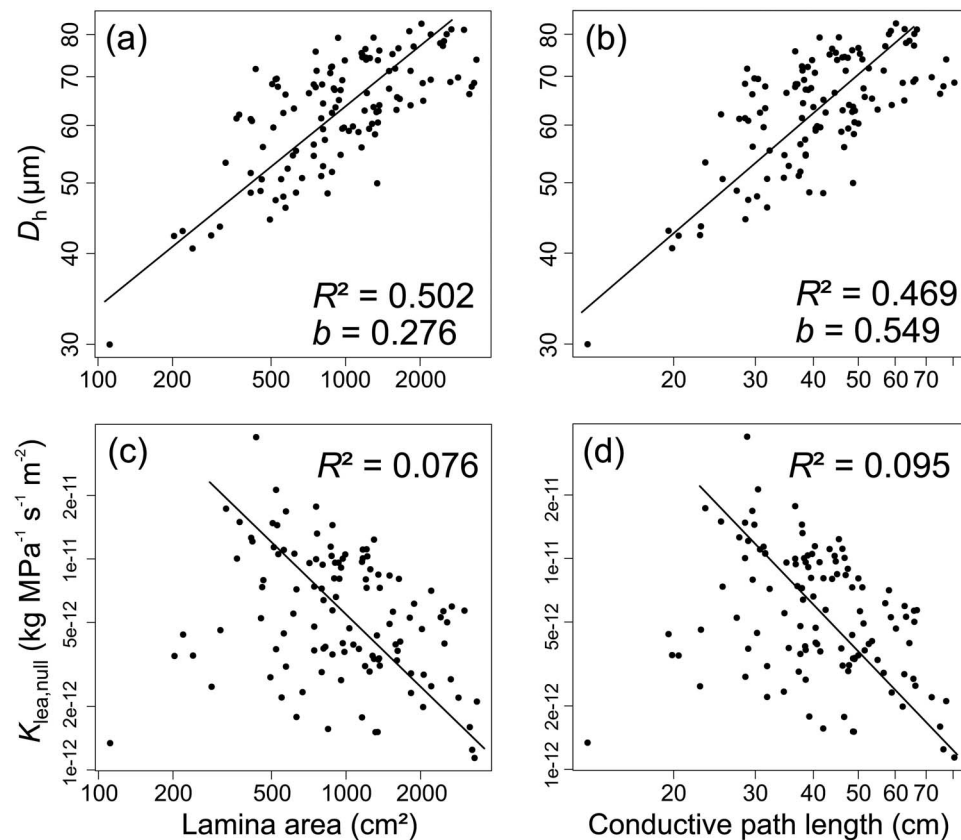


Figure 5. Scaling of vascular traits with leaf size. (a) Mean hydraulic diameter according to lamina area. (b) Mean hydraulic diameter according to path length. (c) Theoretical leaf conductance under the hypothesis of no vessel widening according to lamina area. (d) Theoretical leaf conductance under the hypothesis of no vessel widening according to path length. All relationships are plotted on a log-scale. b : scaling exponent.

(this study; Coomes et al. 2008, Lechthaler et al. 2019). This participates at concentrating much of the hydraulic resistance in leaves—up to 50% (Sack and Holbrook 2006)—whereas leaves represent a small fraction of the total conductive path length, i.e., few centimetres of few tens of centimetres for leaves against tens of metres for the entire tree. The hydraulic segmentation hypothesis (Tyree and Zimmermann 2002, Pivovarov et al. 2014) assumes that leaves should be hydraulically more resistant than stems, as ‘bottlenecks’, to always preserve far lower water potentials in leaves and promote drought-induced embolism containment in easy-to-renew organs. These issues deserve more investigations, to link vessel widening rates in leaves with the relative contribution of leaves in the hydraulic resistance of plants.

The allometric relationship between the number of vessels and the supplied lamina area suggests an increase in the number of vessels per leaf area, from the leaf base towards the leaf tip (Figure 3d). This therefore suggests vessel furcation. This contradicts the WBE model (West et al. 1999, Rosell et al. 2017) which predicts an absence of furcation, even if the WBE model does not initially integrate predictions for leaves. However, this result is in agreement with the empirical test of

Lechthaler et al. (2019), who also support the existence of conduit furcation towards terminal parts within *Acer* leaves.

For *C. obtusa* leaves, vessel tapering and furcation towards the leaf tip leads to a conductive area-decreasing architecture towards the leaf base, as supported by the allometric relationship between the conductive area and the supplied lamina area (Figure 3c). This supports the prediction of the WBE model (West et al. 1999, Rosell et al. 2017). However, our result is not in agreement with Lechthaler et al. (2019), who support a conductive area-preserving architecture for *Acer* leaves. This discrepancy may come from the fact that Lechthaler et al. (2019) analysed the vascular architecture across both the petiole and the midrib, whereas in our study we only focused on the petiole. In the lamina, the strong furcation of the vein system may lead to more numerous vessel furcations in comparison with the petiole. Therefore, less vessel furcations within the petiole may allow for wider vessels, therefore reducing the required conductive area, according to the Hagen–Poiseuille law.

The conductive area-decreasing architecture allows for a reduction of the xylem area supplying the lamina for large leaves, as supported by the allometric relationship between xylem area and lamina area (Figure 3b). According to the

Hagen–Poiseuille’s law, a given conductive area can determine different conductivities, from numerous but small conduits to few but wide conduits. However, according to the packing rule, the building of numerous small conduits would require more xylem area and volume. Therefore, this implies that selection favours an even water supply to all parts of the leaf independently of leaf size, with minimal carbon investment (Banavar et al. 1999).

Finally, disproportionately less xylem area for large leaves explains the allometric relationship between the petiole cross-sectional area and the lamina area, with disproportionately less petiole cross-sectional area for large leaves.

Conclusion

The different functional attributes linking flexural stiffness (elastic modulus vs I , and allometric scaling of flexural stiffness), carbon cost (leaf mass and density) and vasculature (vessel widening, xylem area and conductive area) between large and small leaves, suggest that these three functional dimension—mechanics, carbon allocation and hydraulics respectively—are selected for precise combinations and further determine leaf size variation possibilities. Environmental factors are known to shape leaf size diversity (e.g., annual rainfall, temperature, solar radiation, soil nutrients), but some other selective pressures are intrinsically linked to the possibility of developing large leaves or not (i.e., return on invested biomass, self-loading, conductive path length). The contrasting mechanics, carbon allocation and vasculatures between large and small leaves shed light on these selective pressures in our study. Indeed, we showed that large leaves exhibited (i) disproportionately higher lamina area for a given petiole cross-sectional area, (ii) higher pith fraction with disproportionately stiffer petioles and (iii) disproportionately less xylem area for a given lamina area, associated with a decreasing-area vascular architecture towards the leaf base. But these selective pressures are currently not fully understood. Our study calls for more studies on these selective pressures to better characterize and understand to what extent they are independent or not. We argue that a better comprehension of these selective pressures should extend the knowledge of drivers shaping leaf size variability and, furthermore, permit us to understand how and why leaf size seems disconnected from LES.

Supplementary Data

Supplementary Data for this article are available at *Tree Physiology* Online.

Funding

S.L. was supported by a doctoral fellowship from CEBA (ref. ANR-10-LABX-0025). This study benefited from an *Investisse-*

ment d’Avenir grant managed by the *Agence Nationale de la Recherche* (CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025).

Acknowledgements

The authors thank Julie Bossu, Coffi Belmys Cakpo, Henri Caron, Jocelyn Cazal, Saint-Omer Cazal, Aurélie Cuvelier, Bruno Clair, Aurélie Dourdain, Jean-Yves Goret, Marie Hartwig, Ariane Mirabel, Audin Patient, Pascal Petronelli, Laurent Risser, Dylan Taxile, Valérie Troispoux, Niklas Tysklind and Lore Verryck for their assistance with field work and measurement of leaf traits. We thank Jacques Beauchêne, Christine Heinz and Nick Rowe for preliminary discussions around the project and first results. We thank Hervé Cochard for fruitful discussions for data analysis. We thank Tancrede Alméras, Camilo Zalamea and Nick Rowe for critical and valuable comments on successive version of the manuscript.

Authors’ contributions

P.H. conceived and designed the study; P.H., S.L., E.N., S.C., H.M. and C.S. collected field samples and measured morphological traits; S.L. performed anatomical sections. S.L. and P.H. performed images and data analysis; S.L. and P.H. wrote the manuscript; all authors discussed the results and contributed valuable comments on the manuscript.

References

- Abramoff MD, Magalhães PJ, Ram SJ (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics Int* 11:36–42.
- Ackerly D, Donoghue MJ (1998) Leaf size, sapling allometry, and Corner’s rules: phylogeny and correlated evolution in maples (*Acer*). *Am Nat* 152:767–791.
- Anfodillo T, Carraro V, Carrer M, Fior C, Rossi S (2006) Convergent tapering of xylem conduits in different woody species. *New Phytol* 169:279–290.
- Anfodillo T, Petit G, Crivellaro A (2013) Axial conduit widening in woody species: a still neglected anatomical pattern. *IAWA J* 34:352–364.
- Banavar JR, Maritan A, Rinaldo A (1999) Size and form in efficient transportation networks. *Nature* 399:130.
- Baraloto C, Timothy Paine CE, Poorter L et al. (2010) Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecol Lett* 13:1338–1347.
- Becker P, Gribben RJ, Lim CM (2000) Tapered conduits can buffer hydraulic conductance from path-length effects. *Tree Physiol* 20:965–967.
- Bettiati D, Petit G, Anfodillo T (2012) Testing the equi-resistance principle of the xylem transport system in a small ash tree: empirical support from anatomical analyses. *Tree Physiol* 32:171–177.
- Brodrick TJ (2009) Xylem hydraulic physiology: the functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Sci* 177:245–251.
- Brouat C, Gibernau M, Amsellem L, McKey D (1998) Corner’s rules revisited: ontogenetic and interspecific patterns in leaf-stem allometry. *New Phytol* 139:459–470.
- Brouat C, McKey D (2001) Leaf-stem allometry, hollow stems, and the evolution of caulinary domatia in myrmecophytes. *New Phytol* 151:391–406.

- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol Lett* 12:351–366.
- Coomes DA, Heathcote S, Godfrey ER, Shepherd JJ, Sack L (2008) Scaling of xylem vessels and veins within the leaves of oak species., scaling of xylem vessels and veins within the leaves of oak species. *Biol Lett* 4:302, 302–302, 306.
- Corner EJJ (1949) The Durian Theory or the origin of the modern tree. *Ann Bot* 13:367–414.
- Cruziat P, Cochard H, Améglio T (2002) Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Ann For Sci* 59:723–752.
- Dlouhá J, Almérás T, Beauchêne J, Clair B, Fournier M (2018) Biophysical dependences among functional wood traits. *Funct Ecol* 32:2652–2665.
- Echeverría A, Anfodillo T, Soriano D, Rosell JA, Olson ME (2019) Constant theoretical conductance via changes in vessel diameter and number with height growth in *Moringa oleifera*. *J Exp Bot* 70:5765–5772.
- Enquist B (2003) Cope's rule and the evolution of long-distance transport in vascular plants: allometric scaling, biomass partitioning and optimization. *Plant Cell Environ* 26:151–161.
- Evert R (2006) Parenchyma and collenchyma. In: Esau's plant anatomy. Wiley-Blackwell, pp. 175–190.
- Faisal TR, Khalil Abad EM, Hristozov N, Pasini D (2010) The impact of tissue morphology, cross-section and turgor pressure on the mechanical properties of the leaf petiole in plants. *J Bionic Eng* 7:S11–S23.
- Falster DS, Warton DI, Wright II (2006) User's guide to SMATR: standardised major axis tests & routines Version 2.0, Copyright 2006. R Instr
- Fan Z-X, Sterck F, Zhang S-B, Fu P-L, Hao G-Y (2017) Tradeoff between stem hydraulic efficiency and mechanical strength affects leaf–stem allometry in 28 *Ficus* tree species. *Front Plant Sci* 8.
- Fiorin L, Brodribb TJ, Anfodillo T (2016) Transport efficiency through uniformity: organization of veins and stomata in angiosperm leaves. *New Phytol* 209:216–227.
- Gates DM (1968) Transpiration and leaf temperature. *Annu Rev Plant Physiol* 19:211–238.
- Gere JM, Timoshenko SP (1997) Mechanics of materials. PWS Publishing Company, Boston.
- Gleason SM, Blackman CJ, Gleason ST, McCulloh KA, Ocheltree TW, Westoby M (2018) Vessel scaling in evergreen angiosperm leaves conforms with Murray's law and area-filling assumptions: implications for plant size, leaf size and cold tolerance. *New Phytol* 218:1360–1370.
- Gourlet-Fleury S, Guehl JM, Laroussine O (2004) Ecology and management of a neotropical rainforest: lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana. Elsevier, Paris.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB (1978) Tropical trees and forests - an architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Harvey PH, Pagel MD (1991) The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press.
- Hikosaka K (2004) Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *J Plant Res* 117:481–494.
- John GP, Scoffoni C, Buckley TN, Villar R, Poorter H, Sack L (2017) The anatomical and compositional basis of leaf mass per area. *Ecol Lett* 20:412–425.
- Lechthaler S, Colangeli P, Gazzabin M, Anfodillo T (2019) Axial anatomy of the leaf midrib provides new insights into the hydraulic architecture and cavitation patterns of *Acer pseudoplatanus* leaves. *J Exp Bot*.
- Lehnebach R, Bossu J, Va S, Morel H, Amusant N, Nicolini E, Beauchêne J (2019) Wood density variations of legume trees in french guiana along the shade tolerance continuum: heartwood effects on radial patterns and gradients. *Forests* 10:80.
- Leigh A, Sevanto S, Close JD, Nicotra AB (2017) The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: does theory hold up under natural conditions? *Plant Cell Environ* 40:237–248.
- Leroux O (2012) Collenchyma: a versatile mechanical tissue with dynamic cell walls. *Ann Bot* 110:1083–1098.
- Li G, Yang D, Sun S (2008) Allometric relationships between lamina area, lamina mass and petiole mass of 93 temperate woody species vary with leaf habit, leaf form and altitude. *Funct Ecol* 22:557–564.
- Mahley JN, Pittermann J, Rowe N et al. (2018) Geometry, allometry and biomechanics of fern leaf petioles: their significance for the evolution of functional and ecological diversity within the Pteridaceae. *Front Plant Sci* 9.
- McCulloh KA, Sperry JS, Adler FR (2003) Water transport in plants obeys Murray's law. *Nature* 421:939.
- Milla R, Reich PB (2007) The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274:2109–2115.
- Niinemets Ü (2015) Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New Phytol* 205:79–96.
- Niinemets Ü, Portsmouth A, Tena D, Tobias M, Matesanz S, Valladares F (2007) Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Ann Bot* 100:283.
- Niinemets Ü, Portsmouth A, Tobias M (2006) Leaf size modifies support biomass distribution among stems, petioles and mid-ribs in temperate plants. *New Phytol* 171:91–104.
- Niklas K, Spatz H-C (2012) Plant physics.
- Niklas KJ (1991) Flexural stiffness allometries of angiosperm and fern petioles and rachises: evidence for biomechanical convergence. *Evolution* 45:734–750.
- Niklas KJ (1992) Petiole mechanics, light interception by Lamina, and “economy in design”. *Oecologia* 90:518–526.
- Niklas KJ (1999) A mechanical perspective on foliage leaf form and function. *New Phytol* 143:19–31.
- Niklas KJ, Cobb ED (2008) Evidence for “diminishing returns” from the scaling of stem diameter and specific leaf area. *Am J Bot* 95:549–557.
- Niklas KJ, Cobb ED, Niinemets Ü, Reich PB, Sellin A, Shipley B, Wright IJ (2007) “Diminishing returns” in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. *Proc Natl Acad Sci* 104:8891–8896.
- Niklas KJ, Cobb ED, Spatz H-C (2009) Predicting the allometry of leaf surface area and dry mass. *Am J Bot* 96:531–536.
- Normand F, Bissery C, Damour G, Lauri P-É (2008) Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf–stem allometry in mango cultivars. *New Phytol* 178:590–602.
- Olson ME, Aguirre-Hernández R, Rosell JA (2009) Universal foliage-stem scaling across environments and species in dicot trees: plasticity, biomechanics and Corner's rules. *Ecol Lett* 12:210–219.
- Olson ME, Anfodillo T, Rosell JA, Petit G, Crivellaro A, Isnard S, León-Gómez C, Alvarado-Cárdenas LO, Castorena M (2014) Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecol Lett* 17:988–997.
- Olson ME, Rosell JA, Zamora Muñoz S, Castorena M (2018a) Carbon limitation, stem growth rate and the biomechanical cause of Corner's rules. *Ann Bot* 122:583–592.
- Olson ME, Soriano D, Rosell JA et al. (2018b) Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. *Proc Natl Acad Sci* 115:7551–7556.

- Onoda Y, Wright IJ, Evans JR, Hikosaka K, Kitajima K, Niinemets Ü, Poorter H, Tosens T, Westoby M (2017) Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytol* 214:1447–1463.
- Parkhurst DF, Loucks OL (1972) Optimal leaf size in relation to environment. *J Ecol* 60:505–537.
- Petit G, Anfodillo T, Mencuccini M (2008) Tapering of xylem conduits and hydraulic limitations in sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees. *New Phytol* 177:653–664.
- Petit G, DeClerck FAJ, Carrer M, Anfodillo T (2014) Axial vessel widening in arborescent monocots. *Tree Physiol* 34:137–145.
- Petit G, Pfautsch S, Anfodillo T, Adams MA (2010) The challenge of tree height in *Eucalyptus regnans*: when xylem tapering overcomes hydraulic resistance. *New Phytol* 187:1146–1153.
- Petit G, Savi T, Consolini M, Anfodillo T, Nardini A (2016) Interplay of growth rate and xylem plasticity for optimal coordination of carbon and hydraulic economies in *Fraxinus ornus* trees. *Tree Physiol* 36:1310–1319.
- Pittermann J, Olson ME, Way D (2018) Transport efficiency and cavitation resistance in developing shoots: a risk worth taking. *Tree Physiol* 38:1085–1087.
- Pivovarov A, Sack S, Santiago L (2014) Coordination of stem and leaf hydraulic conductance in southern California shrubs: a test of the hydraulic segmentation hypothesis. *New Phytol* 203:842–850.
- Poorter H, Evans JR (1998) Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* 116:26–37.
- Poorter RDMA (2008) Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. *Oecologia* 158:35–46.
- Price CA, Enquist BJ (2007) Scaling mass and morphology in leaves: an extension of the WBE model. *Ecology* 88:1132–1141.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB (1998) Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis–nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Funct Ecol* 12:948–958.
- Rosell JA, Olson ME (2014) The evolution of bark mechanics and storage across habitats in a clade of tropical trees. *Am J Bot* 101:764–777.
- Rosell JA, Olson ME, Anfodillo T (2017) Scaling of xylem vessel diameter with plant size: causes, predictions, and outstanding questions. *Curr For Rep* 3:46–59.
- Sack L, Holbrook NM (2006) Leaf hydraulics. *Annu Rev Plant Biol* 57:361–381.
- Sack L, Scoffoni C, McKown AD, Frole K, Rawls M, Havran JC, Tran H, Tran T (2012) Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns. *Nat Commun* 3:837.
- Scoffoni C, Chatelet DS, Pasquet-kok J, Rawls M, Donoghue MJ, Edwards EJ, Sack L (2016) Hydraulic basis for the evolution of photosynthetic productivity, 16072. *Nat Plants* 2.
- Shipley B, Lechowicz MJ, Wright I, Reich PB (2006) Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecol* 87:535–541.
- Smith DD, Sperry JS, Adler FR (2017) Convergence in leaf size versus twig leaf area scaling: do plants optimize leaf area partitioning? *Ann Bot* 119:447–456.
- Sun J, Fan R, Niklas KJ, Zhong Q, Yang F, Li M, Chen X, Sun M, Cheng D (2017) “Diminishing returns” in the scaling of leaf area vs. dry mass in Wuyi Mountain bamboos, Southeast China. *Am J Bot* 104:993–998.
- Tyree MT, Ewers FW (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol* 119:345–360.
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002) Xylem structure and the ascent of sap, 2nd edn. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006) Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biol Rev* 81:259–291.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1999) A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400:664–667.
- Westoby M, Daniel S, Falster DS, Angela T, Moles, Peter A. Veski, Wright and IJ (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu Rev Ecol Syst* 33:125–159.
- White PS (1983a) Corner’s rules in Eastern deciduous trees: allometry and its implications for the adaptive architecture of trees. *Bull Torrey Bot Club* 110:203–212.
- White PS (1983b) Evidence that temperate east north american evergreen woody plants follow Corner’s rule. *New Phytol* 95:139–145.
- Williamson GB, Wiemann MC (2010) Measuring wood specific gravity... correctly. *Am J Bot* 97:519–524.
- Wright IJ, Dong N, Maire V et al. (2017) Global climatic drivers of leaf size. *Science* 357:917–921.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M et al. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827.
- Yang D, Niklas KJ, Xiang S, Sun S (2010) Size-dependent leaf area ratio in plant twigs: implication for leaf size optimization. *Ann Bot* 105:71.



RESEARCH ARTICLE



Soil variation response is mediated by growth trajectories rather than functional traits in a widespread pioneer Neotropical tree

Cite as: Levionnois S, Tysklind N, Nicolini E, Ferry B, Troispoux V, Le Moguedec G, Morel H, Stahl C, Coste S, Caron H, Heuret P. Soil variation response is mediated by growth trajectories rather than functional traits in a widespread pioneer Neotropical tree. bioRxiv 351197, ver. 4 peer-reviewed and recommended by PCI Ecology (2020).

Sébastien Levionnois^{1*}, Niklas Tysklind¹, Eric Nicolini², Bruno Ferry³, Valérie Troispoux¹, Gilles Le Moguedec², Hélène Morel¹, Clément Stahl¹, Sabrina Coste¹, Henri Caron^{2, 4}, Patrick Heuret^{1,2*}

Posted: 31st January 2020

Recommender:
François Munoz

Reviewers:
Georges Kunstler and François Munoz

Correspondence:
sebastien.levionnois.pro@gmail.com
patrick.heuret@inrae.fr

¹UMR EcoFoG, AgroParisTech, CIRAD, CNRS, INRAE, Université des Antilles, Université de Guyane, 97310 Kourou, France.

²UMR AMAP, Université de Montpellier, CIRAD, CNRS, INRAE, IRD, 34398 Montpellier, France.

³UMR SILVA, AgroParisTech, INRAE, 54280 Champenoux, France.

⁴UMR BIOGECO, INRAE, Université de Bordeaux, Cestas, France.

This article has been peer-reviewed and recommended by
Peer Community in Ecology

DOI of the recommendation text:

<https://doi.org/10.24072/pci.ecology.100041>



Peer Community In Ecology

ABSTRACT

1. Trait-environment relationships have been described at the community level across tree species. However, whether interspecific trait-environment relationships are consistent at the intraspecific level is yet unknown. Moreover, we do not know how consistent is the response between organ vs. whole-tree level.

2. We examined phenotypic variability for 16 functional leaf (dimensions, nutrient, chlorophyll) and wood traits (density) across two soil types, Ferralitic Soil (FS) vs. White Sands (WS), on two sites for 70 adult trees of *Cecropia obtusa* Trécul (Urticaceae) in French Guiana. *Cecropia* is a widespread pioneer Neotropical genus that generally dominates early successional forest stages. To understand how soil types impact resource-use through the processes of growth and branching, we examined the architectural development with a retrospective analysis of growth trajectories. We expect soil types to affect both, functional traits in relation to resource acquisition strategy as already described at the interspecific level, and growth strategies due to resource limitations with reduced growth on poor soils.

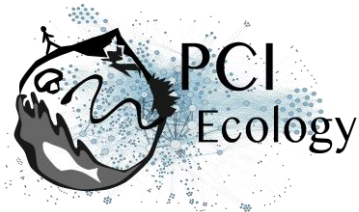
3. Functional traits were not involved in the soil response, as only two traits -leaf residual water content and K content-showed significant differences across soil types. Soil effects were stronger on growth trajectories, with WS trees having the slowest growth trajectories and less numerous branches across their lifespan.

4. The analysis of growth trajectories based on architectural analysis improved our ability to characterise the response of trees with soil types. The intraspecific variability is higher for growth trajectories than functional traits for *C. obtusa*, revealing the complementarity of the architectural approach with the functional approach to gain insights on the way trees manage their resources over their lifetime. Soil-related responses of *Cecropia* functional traits are not the same as those at the interspecific level, suggesting that the effects of the acting ecological processes are different between the two levels. Apart from soil differences, much variation was found across sites, which calls for further investigation of the factors shaping growth trajectories in tropical forests.

Keywords: architecture; *Cecropia obtusa*; ferralitic/white-sand soils; functional traits; growth trajectory; intraspecific variability

Introduction

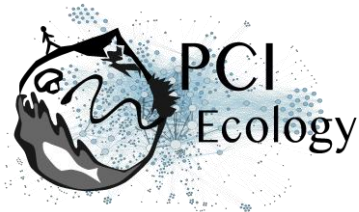
Trait-based community ecology seeks to predict the processes of assemblage and maintenance of plant communities over time and space (McGill et al. 2006). The key questions in this field are (i) the identification of ecological processes determining community composition (McGill et al. 2006; Shipley et al. 2016), and (ii) the role of intraspecific variability (ITV) in community assemblages, and to what extent ITV can be ignored by using species-level functional trait means (Violle et al. 2012; Shipley et al. 2016). Trait-based approaches have improved our understanding of the role of ecological processes in community assemblage. Environmental filtering drives



community assemblage through the interaction of individuals with the abiotic environment (Kraft et al. 2015): Physiologically challenged individuals are eliminated, so that the breadth of functional trait values is predicted to be small (i.e. functional trait under-dispersion) within local communities. Another process, niche differentiation is based on the interaction of neighbouring individuals, and incorporates the effects of both resource competition and shared predators (Uriarte et al. 2004). For species co-existence, they cannot share exactly the same niche, such that evenness of functional trait value distribution is predicted to be high, leading to functional trait over-dispersion within local communities. Both ecological processes, environmental filtering and niche differentiation, have been demonstrated for various habitats and landscapes, with environmental filtering tending to be more pervasive (Kraft et al. 2008; Swenson and Enquist 2009; Paine et al. 2011; HilleRisLambers et al. 2012).

ITV has long been ignored, or at least underestimated, in trait-based community ecology (Violle et al. 2012; Shipley et al. 2016). This has been the case for studies investigating ecological processes of community assemblages (Schamp et al. 2008; Kraft et al. 2008; Swenson and Enquist 2009); but see Paine et al. (2011). ITV may allow a species to thrive in several communities. First, displaying a large ITV would allow a species to fit a large abiotic spectrum, since there is a higher probability that the required functional trait values compatible with the habitat fall into the possible range of functional trait values of the species. In such a case, the success of individuals in terms of environmental filtering is promoted. Second, displaying a large ITV allows different ways to avoid functional trait similarity with neighbours, and contributes to the niche differentiation among habitats. Recent efforts for incorporating ITV into trait-based community ecology have validated these hypotheses (Fridley and Grime 2010; Jung et al. 2010, 2014; Lepš et al. 2011; Kraft et al. 2014). Moreover, studies have demonstrated that incorporating ITV increases the predictive power of models for species interactions, trait-environment relationships, and ecosystem productivity (Jung et al. 2010; Paine et al. 2011).

Generalist species are particularly useful to understand the role of ITV and environmental filtering in the structuring of community composition. Generalist species are defined here as species able to thrive within a larger range of abiotic conditions than most of species, and generally regarding one kind of condition, i.e. topographic, edaphic, light... First, generalist species tend to display large ITV, and by definition they inhabit large ecological spectrums (Sides et al. 2014). Generalist species offer the opportunity to test hypotheses regarding how ecological processes act at the intraspecific level, how functional traits are mediated regarding the ecological processes, and if they do so in the same way than at the interspecific level. Second, better knowledge on how ITV of functional traits is structured should help to better decide if and how ITV must be accounted for in trait-based community ecology,

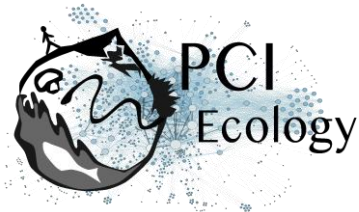


especially for generalist species, which are often regionally widespread and abundant (Holt et al. 2002; Borregaard and Rahbek 2010; Boulangeat et al. 2012).

The Amazon rainforest has been a rich study field for investigating key questions on trait-based ecology, such as relationships of functional traits with environmental gradients (Kraft et al. 2008). Edaphic gradients have been particularly studied to disentangle drivers of spatial distribution of species and functional traits over the Amazon basin (Sabatier et al. 1997; Clark et al. 1999; Stropp et al. 2011; Allié et al. 2015). The contrast between white-sand (WS) versus ferrallitic soils (FS) has been repeatedly used for explaining Amazonian spatial species diversity turnover. WS are mainly quartz soils, representing 3% to 5% of soils in the Amazon basin and exist as island-like spots in a matrix of other soils such as FS (Adeney et al. 2016; Fine and Baraloto 2016). WS are poor in mineral nutrients and acidic, with low-usable water reserves and poor nitrogen mineralization, especially in comparison with common FS. The environmental filtering ensued by the FS-WS heterogeneity has strong impacts on species distribution patterns at the community level (Stropp et al. 2011; ter Steege et al. 2013; Daly et al. 2016; Fine and Baraloto 2016), as well as affecting functional traits. WS flora is characterised by a convergence towards a conservative functional strategy of nutrient acquisition because of the scarce nutrient availability and severe water stress (Grubb and Coomes 1997; Patiño et al. 2009; Fyllas et al. 2009; Fine et al. 2010; Fortunel et al. 2012; Fortunel, Paine, et al. 2014; Fortunel, Ruelle, et al. 2014; Fine and Baraloto 2016). These imply higher leaf mass area (LMA), higher wood density, smaller seeds, and lower leaf nutrient contents associated with higher nutrient use efficiency (Fine and Baraloto 2016), in comparison with other soil types such as FS.

Many generalist species are able to grow on either end of the FS-WS gradient (Fine and Baraloto 2016). A pervasive soil response has been demonstrated for the tree species *Protium subseratum* Engl. (Burseraceae), where Fine et al., found significant differences on the chemical traits associated to herbivory resistance between individual growing on FS and WS, paralleling the environmental filtering acting at the interspecific level (Fine et al. 2013). However, we do not know how more commonly used, morphological, and easy-to-measure functional traits (e.g. LMA, leaf area, leaf thickness, wood density...), largely used in trait-based plant community ecology, vary at the intraspecific level between FS and WS, and if the environmental response of these functional traits mirrors the environmental filtering acting at the community level (Fortunel, Paine, et al. 2014).

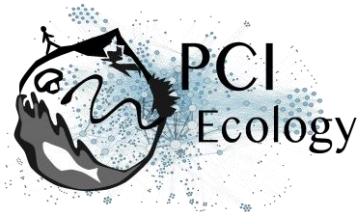
Phenotypic adjustment to abiotic factors could occur in different manners according to the plant compartment (i.e. roots, trunk, or leaves; Paine et al. 2011, Freschet et al. 2018, Fortunel et al. 2014) or the function (assimilation, mechanical stability, conduction...; Freschet et al. 2018). For instance, functional traits associated to resource acquisition (e.g. leaf and root traits) could vary independently of functional traits related to resource use (e.g. growth, defense; Fine et al. 2006, 2013). Easy-to-



measure, organ-level, functional traits commonly used in trait-based ecology are appropriate to capture a snapshot image of the resource-acquisition strategy (Baraloto et al. 2010). They are generally assumed to be proxies of the individual performance, and therefore to indirectly impact fitness (Violle et al. 2007). But functional traits generally measured in trait-based ecology fail to take into account the growth strategy, which integrates the long-term response of the individual to its environment. Limiting habitats, such as WS, are physical boundaries in terms of available energy, water and nutrients per unit of time for a given plant. Even if functional traits associated to resource acquisition do not vary, the resource scarcity could have an effect on how the tree develops in space and time throughout the whole tree lifespan. Here, we combine functional trait approaches with a whole-tree developmental approach based on retrospective analysis to gain complementary aspects of tree phenotypic responses.

With a whole-tree developmental approach, we can consider the development of the trunk for instance, described as a sequence of repetitive elementary units (e.g. internode, growth unit, annual shoot), universal for vascular plants, and the accumulation and fluctuation of growth, branching, and flowering processes through a tree's lifespan (Heuret et al. 2006; Guédon et al. 2007; Taugourdeau et al. 2012). Therefore, the accumulation of growth and branching over time can be expressed as a growth trajectory, and represents the ability of trees to develop and produce biomass. Such growth trajectory can be seen as a performance trait, as growth is one of the three main components of individual performance directly impacting fitness (Violle et al. 2007). Moreover, the analysis of the fluctuation of elementary units (internode length, annual shoot length, number of branches...) through tree's lifespan conveys complementary insights on the determinants of variation of growth trajectory across trees, and further help to characterize different growth strategies. Here, we aim to elucidate the role of ITV in functional traits and growth patterns in allowing species to thrive in different environments by studying the Amazon rainforest genus *Cecropia*, composed of hyperdominant pioneer tree species, critical in the recovery of Amazon forests.

We focus on *Cecropia obtusa* Trécul (Urticaceae), a widespread Guiana shield generalist species, capable of growing on both FS and WS, and displaying perennial growth marks, which allow for an analysis of life history based on architecture analysis (growth, branching, flowering) through time, making *C. obtusa* a model species for tree architecture and growth (Heuret et al. 2002; Zalamea et al. 2008; Mathieu et al. 2012; Letort et al. 2012). We measured commonly used functional leaf and wood traits, coupled with the growth trajectory (i.e. fluctuation and accumulation of growth over time) and architectural development (i.e. integration of growth, branching, and flowering processes) analyses for *C. obtusa* individuals from two sites with both soil types in French Guiana. We aim to answer the following questions:



(i) Is the effect of environmental filtering on functional traits the same at the intraspecific and interspecific levels?

(ii) Do the measured functional traits and performance traits response equivalently to soil types for *C. obtusa*?

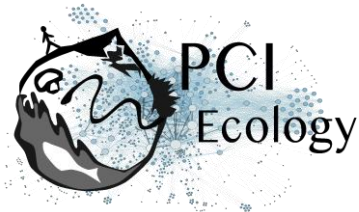
Methods

Terms and definitions

In this study, we use the term of “functional trait” according to the definition of Violle et al. (2007), as any morphological, physiological, or phenological trait which impact fitness indirectly via their effects on growth, survival, or reproduction. But in this study, functional traits specifically refer to easy-to-measure traits, generally measured at the organ level, generally measured in trait-based ecology, and sometimes referred as soft traits (Violle et al. 2007): e.g. leaf area, leaf mass area, wood density... These traits are generally measured at a specific given moment of the plant’s life, disconnected from the developmental trajectory, and ignoring potential ontogenetic effects on the trait value. That is why we oppose functional traits to performance traits in our study. Performance traits are defined here as morphological traits directly related to growth, branching, and flowering processes, and that can be expressed as longitudinal data, i.e. trajectory: internode length, annual shoot length, number of branches per annual shoot, number of inflorescence per annual shoot... according to plant height, or plant age, or node ranking. We also used whole-tree-level traits, defined as traits capturing whole-tree features of architecture at a specific given moment of the plant’s life, such as tree height, the total number of branches and inflorescences, the number of branching orders... Such traits are generally harder to measure than soft traits we refer as functional traits in our study, and are not expressible as longitudinal data as our performance traits. The goal of the use of this specific terminology in the context of our study is to contrast the architectural approach and related measurements of architectural-feature trajectories, which are not so common in trait-based ecology.

*Study species: Why *C. obtusa* is an appropriate tree model species?*

C. obtusa has several characteristics that allow the retrospective construction of a tree’s past growth. The growth of *C. obtusa* is continuous (no cessation of elongation) and monopodial (no death of meristem), the tree is made of a set of axes, where each one is composed of an ordered, linear, and repetitive succession of phytomers (i.e. the set of a node, an internode, a leaf, and its axillary buds; Fig. S1). Leaves are stipulated, with an enveloping stipule named calyptra which has a protective function (Fig. S1). At the leaf establishment, the calyptra sheds leaving a characteristic ring scar delimiting the associated internode, and usable as a permanent growth marker. The 10-day stable phyllochron (i.e. rhythm of leaf production) associated with such permanent



growth marker allows for the retrospective analysis of tree growth and development, covering the tree's lifespan (Heuret et al. 2002; Zalamea et al. 2012).

There are three lateral buds in the axil of each leaf (Fig. S1). The central bud is vegetative and can develop into a new axis. The two others are proximal lateral buds of the vegetative central one and can develop into inflorescences. The inflorescences leave permanent scars after shedding, allowing the retrospective analysis of tree's lifespan flowering events. The same retrospective analysis is possible with branching events since the presence of past branches remains visible.

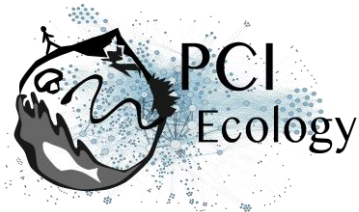
Study site

Two sampling sites were selected in French Guiana: (1) Counami, along the Counami forestry road (N5.41430°, W53.17547°, geodesic system WGS84); and (2) Sparouine, along the national road 5 (N5.27566°, W54.20048°). The warm and wet tropical climate of French Guiana is seasonal due to the north-south movement of the Inter-Tropical Convergence Zone. Annual rainfall is 3,041 mm year⁻¹ and annual mean air temperature is 25.7 °C at Paracou experimental station (Gourlet-Fleury et al. 2004) situated nearly at 30 km and 150 km to the east of Counami and Sparouine sites respectively. There is one long dry season lasting from mid-August to mid-November, during which rainfall is < 100 mm month⁻¹. The two studied sites (Counami and Sparouine) are characterised by rainfall differences (Fig. S2). Counami shows higher levels of rainfall and higher contrasts between the long rainy and the long dry seasons. For each of the two sites, two micro-localities are identified corresponding to two soil types: ferrallitic soils (FS) and white-sand soils (WS). Local sites were chosen to be well drained and on upper slopes.

Plant material, study conception, and sampling

Individuals had grown in clearings and formed a secondary forest where they are the dominant species together with *C. sciadophylla*. A total of 70 trees were selected in September and December 2014 respectively for Counami and Sparouine sites: 32 in Counami and 38 in Sparouine. Soil samples were taken at the same time for pedological analysis. On the Counami site, where individuals are widely spaced, a soil sample was taken at the basis of each individual tree. On the Sparouine site, where individuals were clustered, 9 soil samples were taken, as each soil sample was representative of 4-6 individuals located no further than 30m from the soil sample spot.

As *C. obtusa* is dioecious, only pistillate (i.e. female) trees were felled to avoid potential sex-related variability in the measured functional traits. Trees were not felled according to the same scheme in the two sites. Trees were preselected to have as close as possible comparable diameters at breast height (DBH), and age was estimated with binoculars according to the method described by Zalamea et al. (2012). By counting



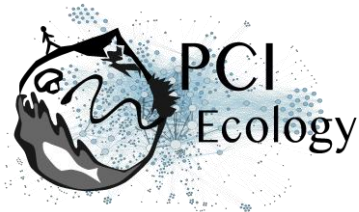
the number of internodes we were able to estimate the age of trees as each internode is produced in 10 days (Heuret et al. 2002; Zalamea et al. 2012). In Sparouine, all individuals correspond to a single colonisation pulse on both soil types: all individuals have similar age (7-10 years), with DBH of 11.94 to 25.70 cm, and heights of 13.85 to 23.20 m (Fig. S3). Both soil types were represented by 19 individuals and all individuals were felled and measured between the 14th and the 19th of September 2015. Thus, season-, size-, and age-related effects on functional traits are controlled for soil and individual comparisons.

The experimental design at Counami was different. The forestry road was opened gradually, and therefore the age of the trees differed according to the road section (Zalamea et al. 2012). All individuals assigned to WS at Counami were selected at a single small WS patch located 6 km after the entrance of the road. WS trees represented a single colonisation pulse and were of similar age (14-16 years, except one significantly older with 22.8 years old), with DBH from 6.21 to 15.18 cm, and heights from 10.27 to 16.18 m, (Fig. S3). It was not possible to choose trees on FS on a single restricted area because of the perturbation of soil structure by the logging machines and because we excluded trees on down slopes. Consequently, FS trees were sampled between km 6 to 11 of the forestry road and included different cohorts with different ages (7-23 years), DBH of 9.55 to 22.44 cm, and heights of 12.16 to 22.63 m (Fig. S3). Thirteen and nineteen individuals were sampled on FS and WS respectively. Counami trees were felled at different dates, from September 2014 to April 2016. The contrasted protocol was chosen to study seasonal and ontogenetic effect on leaf traits, but the results of such analysis will not be addressed here. No seasonal effects on leaf traits were detected, and ontogenetic effects on functional trait were standardised, as presented in the Statistical analyses part.

Soil properties

Pedological analyses included granulometry, moisture content, pH, organic matter content, and contents of exchangeable cations (Appendix S1, with detailed abbreviations). The complete sampling procedure is described in the Appendix S1. Exchangeable cations were analysed divided by cation-exchange capacity (CEC) to avoid correlations between the former and the latter. We also calculated a soil index of fertility as: $\text{soil}_{\text{index}} = (\text{K} + \text{Ca} + \text{Mg} + \text{Na}) / \text{CEC}$.

The a priori classification of soil types (FS-versus-WS) was confirmed by pedological analyses of the soil properties within each site. The described pattern of soil properties is congruent with that reported in the literature (Adeney et al. 2016; Fine and Baraloto 2016). WS consist of a large proportion of coarse sand with high Ca:CEC (calcium on CEC) and C:N (carbon on nitrogen) ratios. FS consist of a large proportion of clay and silt with high moisture, N, C, MO P_{tot} (total potassium) contents and a high Al:CEC (aluminium on CEC) ratio. Based on water availability, N content, and



soil_{index}, the site fertility can be ordered as COU-FS > SPA-FS > COU-WS = SPA-WS. Sparouine WS are characterised by higher H:CEC and Fe:CEC ratio than Counami WS. The related results are presented in Appendix S1. Within sites, the difference between soil types is more contrasted in Counami than in Sparouine.

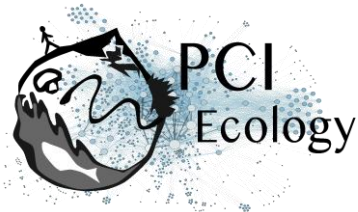
Architectural and functional traits

For all individuals, we measured a suite of performance and whole-tree-level traits at phytomer and whole-tree levels to characterise growth, branching and flowering dynamics, and the resulting tree architecture. Retrospective analysis of development allows us to consider tree developmental trajectories as growth performance traits (i.e. the height-age relationship). Such approach considers the development of the trunk only (i.e. it does not include the complexity of branching events) described as a sequence of phytomers. Three variables were measured for each phytomer: (1) internode length (2) vegetative bud state coded as: 0 for not developed or aborted; 1 for developed, present or pruned, (3) inflorescence bud state coded as: 0 for no inflorescence; 1 for pruned or present inflorescences. Features for bud states are treated as binary values: presence or absence. As suggested by Davis (1970), Heuret et al. (2002), and Zalamea et al. (2008), we analysed periodical fluctuations in internode length, which are driven by seasonal variations of rainfall (Zalamea et al., 2013), as well as the rhythmic disposition of inflorescences and branches to infer the past development of the tree, and model its growth dynamic (section statistical analysis and Appendix S2).

As a first step, the fluctuation of internode length allowed us to estimate (i) the growth representing a single year as the shortest internodes are associated with the peak of the dry season, (ii) the age in days after germination of any internode along the trunk, and (iii) the yearly average time taken by the tree to produce an internode (i.e. the phyllochron).

As a second step, to understand how the trees undergo changes in growth strategies in the two types of soils, we analysed (i) variations of phyllochron, internode length, and annual shoot length over time, and (ii) contribution of the number of internode vs internode length in the annual shoot length variation (See Appendix S2 for the followed methodology).

As a third step, we analysed how these different potential growth strategies (i.e. number vs. length of internodes) determine the cumulative tree height over time, namely the growth performance. Finally, to study space-foraging performance and reproductive performance we analysed the cumulative branching and flowering over time. The measured and estimated traits presented as longitudinal sequences, are shown in Table 1. Whole-tree-level traits were also measured (Table 1). Functional traits were measured at the leaf level (Table 2) as proxies of leaf resource capture, while trunk wood specific gravity was measured as indicator of stem transport, storage



capacity, and mechanical strength (Baraloto et al. 2010). We measured leaf-level traits for only one leaf per individual: either the third or the fourth leaf under the apex of the A1 axis. In this way, potential effects of plant spatial structure and leaf senescence and on variation of leaf-level traits are controlled. Leaf lifespan along the A1 axis was estimated for each tree by counting the number of leaves on a given axis and multiplying it by the known mean phyllochron (10 days, Heuret et al. 2002). The complete sampling procedure for functional traits is described in Appendix S3.

Table 1. List of measured growth and tree-level traits.

Trait	Abbreviation	Unit
<i>Performance traits</i>		
Internode length	IN	mm
Internode length residuals		-
Phyllochron		day
Annual shoot length	AS	cm
Number of nodes per AS		-
Cumulated tree height		m
<i>Tree-level traits</i>		
Age after determination	Age	year
Tree height	Height	m
Diameter at breast height	DBH	cm
Number of trunk internodes	IN _{A1}	-
Number of A2 bearing branches	Br _{bear}	-
Number of A2 dead branches	Br _{dead}	-
Total number of A2 branches	Br _{tot}	-
Branching order	Order	-
Total number of inflorescences	Fl _{tot}	-
Total number of leaves	Leaf _{tot}	-
Total estimated crown area	A _{crown}	m ²
First branching height	Br1stH	m
First flowering height	Fl1stH	m
First branching node rank	Br1stIN	-
First flowering node rank	Fl1stIN	-
First branching age	Br1stAge	year
First flowering age	Fl1stAge	year

Statistical analyses

Topology of trees and the different pedological, whole-tree-level, and functional features associated with each repetitive unit are coded in sequences in Multi-scale Tree Graph format (MTG; Godin & Caraglio, 1998; Godin, Costes, & Caraglio, 1997).

Statistical analyses relative to developmental trajectories were conducted with AMAPmod (op. cit), now integrated in the OpenAlea platform, re-engineered and named 'VPlants' (Pradal et al. 2013), and the R programming language (R Core Team 2018). We conducted autocorrelation coefficients on internodes (length, branch presence, inflorescence presence) to confirm an annual periodicity at stand level (i.e. soil x site) for growth, branching, and flowering processes. Methods and results regarding the analysis of autocorrelation coefficients are presented in Appendix S4. To

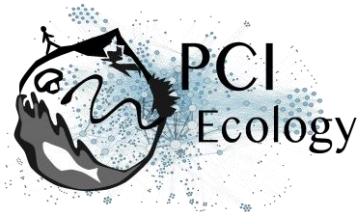
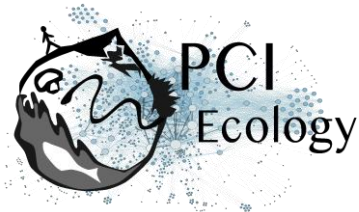


Table 2. List of measured functional traits.

Trait	Abbreviation	Unit
<i>Leaf content traits</i>		
Residual water content	$H_2O_{res,leaf}$	%
$\delta^{13}C$ content	$\delta^{13}C_{leaf}$	‰
Carbon content	C_{leaf}	$g\ kg^{-1}$
Nitrogen content	N_{leaf}	$g\ kg^{-1}$
Carbon/Nitrogen ratio	CN_{leaf}	-
Phosphorus content	P_{leaf}	$g\ kg^{-1}$
Potassium content	K_{leaf}	$g\ kg^{-1}$
Chlorophyll content	Chl_{leaf}	$mg\ ml^{-1}$
<i>Leaf morphological traits</i>		
Leaf lifespan	LL	day
Petiole length	L_{pet}	cm
Petiole cross-sectional area	A_{pet}	mm^2
Number of lobes	N_{lobe}	-
Leaf mass area	LMA	$g\ cm^{-2}$
Leaf thickness	Th_{leaf}	μm
Estimated leaf area	A_{leaf}	cm^2
<i>Wood trait</i>		
Wood specific gravity	WSG	$g\ cm^{-3}$

analyse fluctuations of internode length, we used a method of time series analysis relying on a decomposition principle of signals, described as follows. The different sources of variation, such as long-term changes at low-level frequency (i.e. over hundreds of internodes and several years) vs short-term changes at high-level frequency fluctuations (i.e. over tens of internodes and few months), are identified and filtered (Guédon et al. 2007). Firstly, we calculated a moving average to extract the trend of internode length sequences in a similar way as Zalamea et al. (2008). Having extracted the trend, we looked at local fluctuations by examining the residuals. Residuals were generated by dividing for each internode, its length by its moving average (Appendix S2 for details). The analysis of residuals allowed the identification of the limits of the long dry season in September/October for successive years, since shorter internodes are elongated during this period as shown for *C. obtusifolia* Bertol. (Davis, 1970), *C. peltata* L., and *C. sciadophylla* Mart (Zalamea et al. 2013). Delimitation of annual growth for each individual allowed the estimation of a mean phyllochron for each year according to the node rank (Appendix S2). Knowing the phyllochron allowed the conversion of the rank node to a temporal scale, namely the age. Finally, by considering the length or the number of nodes elongated between two successive dry seasons, we estimated the annual shoot length (Table 1). Growth strategies are studied as (i) variations of phyllochron, internode length, and annual shoot length over time, and (ii) contribution of the number of internode vs. internode length in the annual shoot length variation. Significant differences in performance traits (i.e. internode length, phyllochron, AS length, number of internodes per annual shoot) between FS and WS were identified based on a confidence interval at 95% around the mean



trajectory of the considered performance trait. A mean trajectory was calculated and plotted for each soil type within each site.

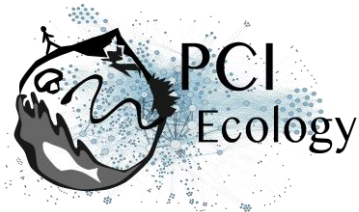
To test the effect of soil type on the variability of growth trajectories –which are longitudinal data by nature–, we tested the correspondence of distribution of (i) soil types, with that of (ii) clusters defined by statistical signatures of growth trajectories. The clusters were characterised with a clustering method on the generated longitudinal data (Table 1), with the *kml* R package (Genolini and Falissard 2009). It is a classification method based on an implementation of “k-means”, itself based on a minimization function of distances among trajectories. For each trait, 100 simulations were used, and decisions are based on the Calinski-Harabasz criterion. The optimal number of clusters corresponds to a maximisation of the Calinski-Harabasz criterion. The dependency of defined clusters on soil types is evaluated with a Pearson’s chi-squared test. Analyses relative to soil, whole-tree-level, and functional trait data are realised in R language.

Unlike the trees sampled at Sparouine, Counami trees formed a non-even-aged population that we sampled at different moments of the year. We tested by multiple regression analysis for the potential effect of season as well as the effect of ontogenetic stage of individuals, assessed by the age of the tree, on the leaf traits of all 70 sampled leaves. Overall, no seasonal effect on leaf functional traits was found. Ontogenetic effects were found for some functional traits and were taken into account before testing for soil effects. Principal Component Analysis (PCA) on soil properties and functional traits were conducted with the *ade4* (Chessel et al. 2004) and *Factoextra* (Kassambara and Mundt 2016) R packages. For the PCA analysis, when ontogenetic effects were found on a given functional traits, residuals of the linear model between this trait and tree age were used. The effect of soil on functional and whole-tree-level traits was tested with linear mixed-effect models (LMER), with the soil gradient modelled by tree coordinates along the first axis (45,4%) of the soil PCA (Appendix S1). Soil and tree age –if a tree age effect was detected for a given functional trait– were set as fixed effects, and site as a random effect. A comparison of factorial coordinates of individuals was conducted for each axis based on a nested-ANOVA and a post-hoc Tukey’s HSD test.

Results

Developmental approach: architecture and growth trajectory

Fig. 1 shows significant differences in trajectories of performance traits between FS and WS, based on plotted confidence intervals around the mean trajectory. Internode length was significantly shorter for WS in comparison to FS in Counami (Fig. 1c) for the first 5 years only. These first 5 years corresponded to the ontogenetic stage with the longest internodes. No difference in internode length was found in Sparouine between



FS and WS (Fig. 1e). Clusters of internode length trajectories significantly matched soil type distributions in Counami ($P < 0.01$), but not in Sparouine ($P > 0.05$; Fig. 1d,f). Phyllochron –and the related variable, the number of nodes per annual shoot–, were not significantly different between FS and WS for either site (Fig. 1a; Fig. S4a,c). Clusters of the trajectories of the number of internodes per annual shoot trajectories significantly matched soil type distributions in Sparouine ($P < 0.01$), but not in Counami ($P > 0.05$; Fig. S4b,d), based on Pearson’s chi-squared tests. Annual shoot length was significantly shorter for WS in comparison to FS in Counami (Fig. S4e) for the first 5 years only. No difference in annual shoot length was found in Sparouine between FS and WS (Fig. S4g). Clusters of annual shoot length trajectories significantly matched soil type distributions in Counami ($P < 0.01$), but not in Sparouine ($P > 0.05$; Fig. S4f,h), based on Pearson’s chi-squared tests.

For both sites, there was a pattern for FS trees to be higher than WS trees for a given age (Fig. 1g,i). For both sites, it was possible to identify two main growing phases. The phases were differentiated by variations in growth rates over the tree’s lifespan. The first phase covered the first 5-7 years, except for FS Counami trees where it was the first 9-10 years. The second growing phase was defined by a slower growth rate, which remained constant for all individuals. For both sites, cluster of tree height trajectories significantly matched soil type distribution based on a Pearson’s chi-squared test ($P < 0.05$; Fig. 1h,j).

The analysis of the cumulated number of pairs of inflorescences on the trunk indicated that there was no significant difference between FS and WS for both sites based on confidence intervals (Fig. 2a, b). In Counami trees, there was a significant difference in the cumulated number of branches of the trunk between FS and WS after 5-6 years old (Fig. 2c). In Sparouine trees there was no significant difference in the cumulated number of branches on the trunk between FS and WS (Fig. 2d).

A significant effect of soil was identified for tree height, DBH, the branching order, and the height of the first flowering and first branching ($P < 0.05$; Table 3; LMER), with all whole-tree-level traits increasing in FS.

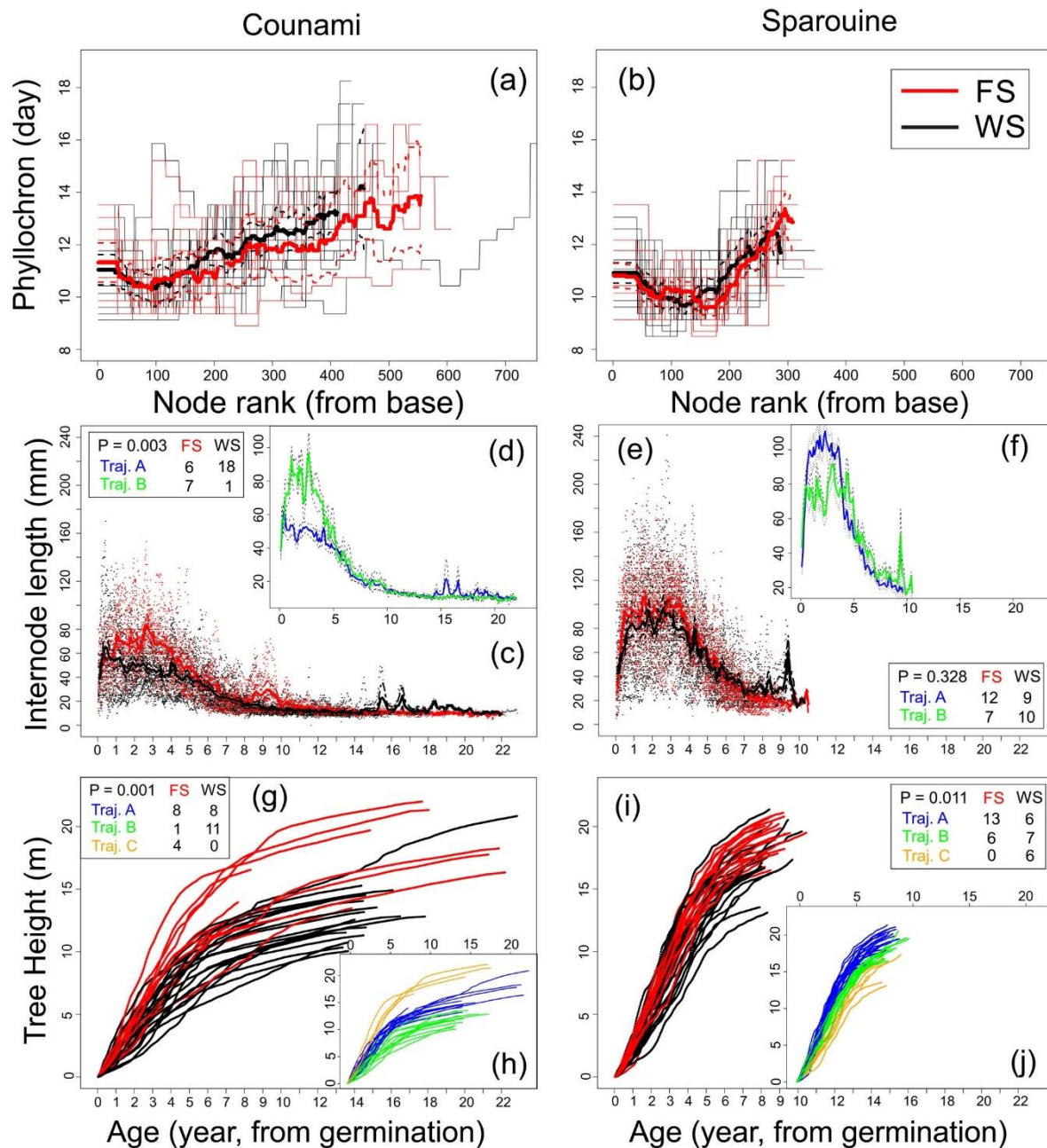
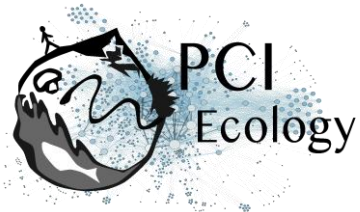


Figure 1. Architectural growth traits according to node rank and age (years). Main boxes represent features according to soil types. Inboxes represent mean trajectories after clustering longitudinal analyses (*kml*). The left column represents Counami trees, the right column represents Sparouine trees. Distributions between soil types and *kml*-trajectories are represented with Pearson chi-squared test. Red: ferralitic soils; black: white-sand soils. Blue: trajectory A; green: trajectory B; orange: trajectory C. Thick lines: means; dashed lines: confidence intervals at 95%.

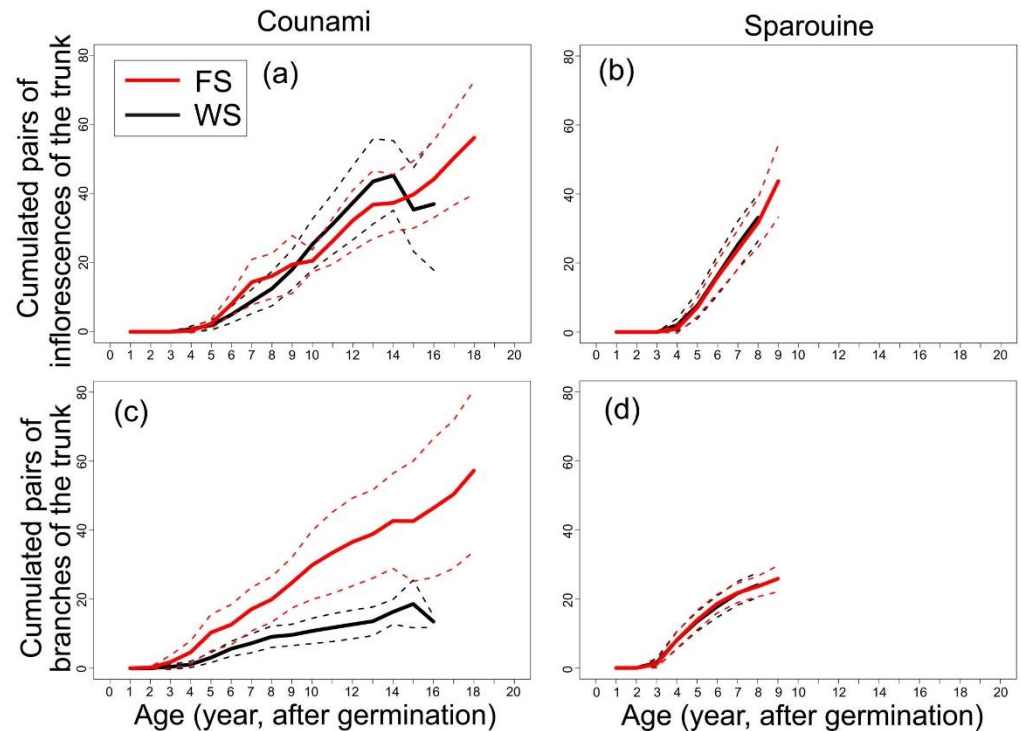
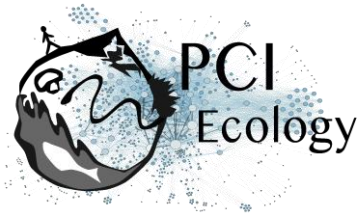


Figure 2. Cumulated number of trunk nodes with pairs of inflorescences and number of branches per annual shot according to the age (year). (a) and (b) Means for inflorescences for Counami and Sparouine respectively. (c) and (d) Means for branches for Counami and Sparouine respectively. Red: ferralitic soils; black: white-sand soils. Thick lines: means, dashed lines: confidence intervals at 95%.

Characterisation of functional traits

The first (28.5 %) and second axes (18.5 %) of the PCA for functional traits explained 47.0 % of the inertia (Fig. 3a). The first axis (28.5 %) was driven by $C:N_{leaf}$, L_{pet} , A_{pet} , A_{leaf} and N_{leaf} . The second axis (18.5 %) is driven by $H_2O_{res,leaf}$ and K_{leaf} . Conditions (i.e. soil types and sites) were not differentiated along the first axis (Fig. 3b; $P > 0.05$; ANOVA), but differentiated along the second axis ($P < 0.001$; ANOVA) with Counami trees differing from Sparouine trees. Significant effect of soil was detected for leaf residual water content and leaf K content ($P < 0.05$; Table 4), with lower residual water content but higher K content for FS trees.

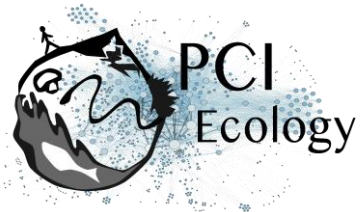


Table 3. Linear mixed-effect models for measured architectural dimension traits between soil types and sites.

Abbreviation	Unit	Age	Soil	Direction	Counami FS	Counami WS	Sparouine FS	Sparouine WS	Range
Height	m	***	***	+	16.13 ± 1.92	13.31 ± 1.10	18.98 ± 0.65	17.27 ± 0.99	10.05 – 21.99
DBH	cm	***	**	+	15.02 ± 2.24	12.44 ± 2.33	19.30 ± 0.97	18.24 ± 1.52	6.21 – 30.49
IN _{A1}	-	***			429.2 ± 87.0	457.9 ± 35.0	289.5 ± 10.1	277.9 ± 14.8	221 – 765
Br _{bear}	-		*	+	7.85 ± 1.75	4.32 ± 1.55	10.74 ± 1.79	11.11 ± 1.82	0 – 19
Br _{dead}	-	***			10.23 ± 6.02	7.47 ± 1.97	12.84 ± 2.35	10.58 ± 2.81	0 – 33
Br _{tot}	-				13.62 ± 4.07	6.79 ± 2.90	21.47 ± 3.80	24.16 ± 8.17	1 – 75
Order	-	***	*	+	2.92 ± 0.41	2.32 ± 0.26	3.16 ± 0.17	3.26 ± 0.20	1 – 4
Fl _{tot}	-				55.54 ± 17.11	46.42 ± 12.31	75.68 ± 24.95	121.9 ± 68.0	0 – 657
Leaf _{tot}	-				140.6 ± 37.6	75.74 ± 31.54	170.74 ± 31.35	200.3 ± 72.7	25 – 674
A _{crown}	m ²				16.44 ± 6.11	6.893 ± 3.472	21.79 ± 4.17	26.78 ± 7.89	1.656 – 74.10
Br1stH	m		**	+	9.04 ± 0.80	8.20 ± 0.80	10.45 ± 0.50	9.05 ± 0.85	5.27 – 14.56
Fl1stH	m	*	***	+	11.29 ± 1.38	9.12 ± 0.89	18.67 ± 0.71	16.71 ± 0.94	6.62 – 20.99
Br1stIN	-				141.8 ± 22.6	178.7 ± 32.1	117.0 ± 6.8	113.7 ± 8.6	81 – 358
Fl1stIN	-	*			188.6 ± 26.3	198.6 ± 32.7	284.2 ± 7.9	264.1 ± 13.9	101 – 412
Br1stAge	year				4.272 ± 0.752	5.297 ± 1.053	3.358 ± 0.220	3.263 ± 0.275	2.332 – 11.94
Fl1stAge	year				5.709 ± 0.821	8.833 ± 0.986	8.307 ± 0.231	7.699 ± 0.406	3.132 – 11.49

Age and Soil refer to potential fixed effects. Direction refers to the direction of the potential relationship between soil and the tested trait: + increasing trait toward FS; - decreasing trait toward FS. Site is set as a random effect. ***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$. See Table 2 for definitions of abbreviations.

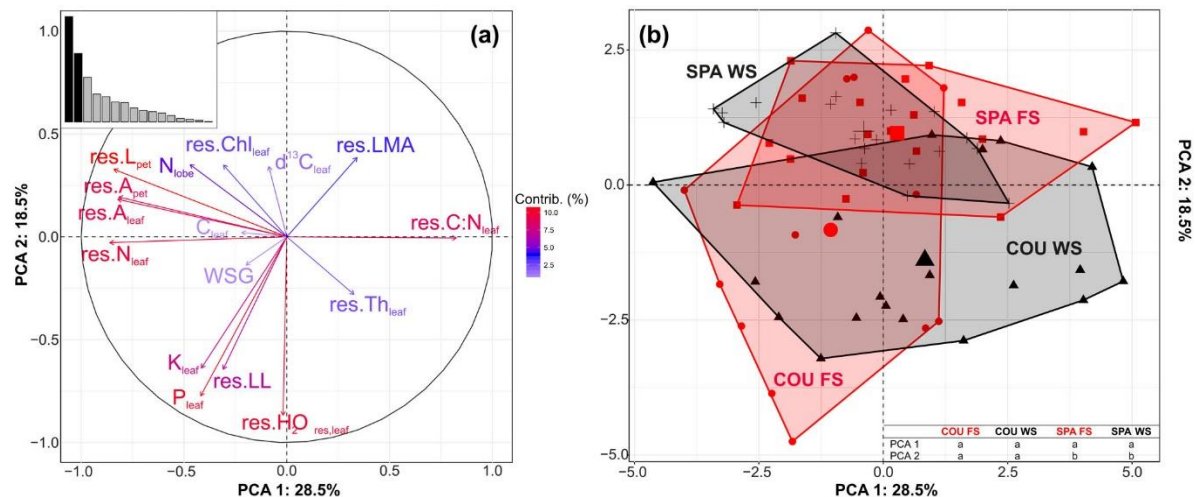


Figure 3. Principal component analysis (PCA) on functional traits for the two sites for 70 trees. (a) Correlation circle of data with the histogram of inertia. (b) Individual factor map of data according to soil types and sites. In (a), the colour gradient indicates the contribution of each variable to the axis. See Table 3 for definitions of abbreviations. “Res” prefixes indicate residuals after removing the ontogenetical effect. In (b), significant differences in coordinates ($P < 0.05$; ANOVA) between soil types and sites are indicated by letter according to the considered axis. Red: ferralitic soils; black: white-sand soils; COU: Counami; SPA: Sparouine.

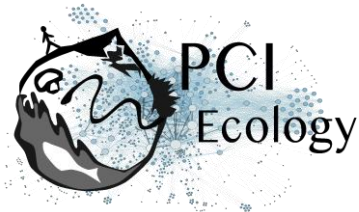


Table 4. Linear-mixed effect models for measured functional traits between soil types and sites.

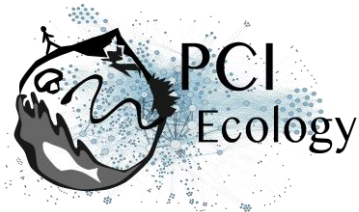
Abbreviation	Unit	Age	Soil	Direction	Counami FS	Counami WS	Sparouine FS	Sparouine WS	Range
H ₂ O _{res,leaf}	%		*	-	9.921 ± 0.557	10.18 ± 0.26	7.823 ± 0.132	8.255 ± 0.124	7.38 – 11.50
δ ¹³ C _{leaf}	‰				-29.61 ± 0.38	-29.74 ± 0.50	-29.30 ± 0.19	-29.78 ± 0.31	-32.12 – -28.41
C _{leaf}	g kg ⁻¹				46.99 ± 0.39	46.27 ± 0.41	47.12 ± 0.22	46.74 ± 0.84	39.11 – 48.04
N _{leaf}	g kg ⁻¹	***			2.531 ± 0.253	2.312 ± 0.170	2.649 ± 0.111	2.743 ± 0.177	1.630 – 3.200
CN _{leaf}	-	**			19.13 ± 1.87	20.52 ± 1.52	17.95 ± 0.85	17.16 ± 0.67	14.84 – 28.01
P _{leaf}	g kg ⁻¹				1.687 ± 0.305	1.698 ± 0.205	1.322 ± 0.231	1.178 ± 0.059	0.588 – 2.42
K _{leaf}	g kg ⁻¹		*	+	16.31 ± 2.98	14.56 ± 2.43	12.30 ± 2.32	9.099 ± 0.865	4.88 – 27.50
Chl _{leaf}	mg ml ⁻¹				62.16 ± 9.73	53.50 ± 6.51	101.4 ± 20.6	110.7 ± 31.5	31.1 – 309.0
LL	day	*			117.3 ± 16.8	110.3 ± 10.8	79.96 ± 0.542	83.82 ± 0.626	58 – 181
L _{pet}	cm	*			37.19 ± 4.60	27.34 ± 3.32	42.79 ± 3.62	47.5 ± 2.70	14.2 – 62.0
A _{pet}	mm ²	*			67.78 ± 12.36	47.90 ± 7.22	77.07 ± 12.41	81.35 ± 8.88	25.1 – 126.3
N _{lobe}	-				7.923 ± 0.268	7.353 ± 0.316	7.667 ± 0.267	8.000 ± 0.218	6 – 9
LMA	g m ⁻²	***			97.42 ± 10.41	96.43 ± 7.95	99.55 ± 3.74	89.06 ± 5.30	63.49 – 130.3
Th _{leaf}	μm	*			366.2 ± 23.7	397.8 ± 19.9	314.7 ± 17.6	302.9 ± 29.8	213 – 482
A _{leaf}	cm ²	***			1860 ± 393	1094 ± 215	2043 ± 362	2587 ± 472	321 – 4916
WSG	g cm ⁻³				0.389 ± 0.029	0.352 ± 0.019	0.325 ± 0.018	0.319 ± 0.014	0.252 – 0.516

Age and Soil refer to potential fixed effects. Direction refers to the direction of the potential relationship between soil and the tested trait: + increasing trait toward FS; - decreasing trait toward FS. Site is set as a random effect.***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$. See Table 2 for definitions of abbreviations.

Discussion

To our knowledge, our study is the first incorporating both, tree architectural development and functional traits, in relation with the environment. It is also the first to quantify functional traits for an Amazonian generalist species regarding soil types: FS and WS. The pedological analysis confirmed strong contrasts in soil characteristics between FS and WS, opening the possibility of soil-related phenotypic response. Only two functional traits were responsive to soil type. But they were not the traits known to be the most structuring in the main economic spectra identified (e.g. LMA for the leaf economic spectrum –Wright et al., 2004- and wood density for the wood-economic spectrum –Chave et al., 2009; Zanne et al., 2010-). Here, our integrated approach, combining functional trait and architectural development, showcases how environmental constraints can impact differently on 1) the response of traits between the organ level and the resource-acquisition axis, and 2) the whole-tree level and the resource-use axis, at least at the intraspecific level. Our study also demonstrated that environmental constraints can also have different effects on traits at the intraspecific and the interspecific level.

Soil-response of functional traits is not the same between intra- and interspecific levels
At the community level in the Amazon rainforest, edaphic contrasts lead to strong environmental filtering mediated by functional traits. WS flora is characterised by a

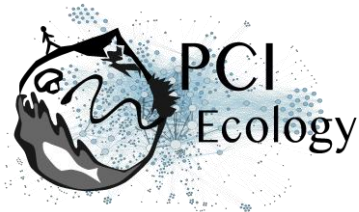


convergence in functional traits, particularly towards a conservative strategy (Grubb and Coomes 1997; Patiño et al. 2009; Fyllas et al. 2009; Fine et al. 2010; Fortunel et al. 2012; Fortunel, Paine, et al. 2014; Fortunel, Ruelle, et al. 2014; Fine and Baraloto 2016). It implies high LMA, high WSG, and low leaf nutrient contents associated with high water use efficiency (i.e. high photosynthetic assimilation to stomatal conductance ratio) for WS tree species (Fine and Baraloto 2016), contrary to FS tree species. Fine & Baraloto (2016) show how WS are limiting for plant development, due to resource scarcity, and how resource scarcity in WS is an abiotic factor selecting for functional trait optima diverging from the functional trait optima found on FS. However, the intraspecific *Cecropia* functional trait response to the same environmental heterogeneity did not parallel the environmental filtering operating on functional traits at the community level (i.e. high LMA and WSG on WS, low LMA and WSG on FS...). This indicates that ecological processes, such as environmental filtering and biotic interactions, work in different ways at the interspecific level and the *C. obtusa* intraspecific level.

A striking result is that the soil was not a driver of the variation of measured leaf and wood traits. Only two leaf traits were responsive to soil types: leaf residual water content and leaf K content. The residual water content, which is not a commonly used as functional trait, is indicative of the capacity of leaf tissues to retain water through osmotic adjustments (Bartlett et al. 2012). The residual moisture content was positively correlated to K content (results not shown; $P < 0.001$; $R^2 = 0.210$), which plays a central role in the maintenance of osmotic integrity of cells and tissues (Marschner 1995). Such correlation between residual water content and soil type suggests that edaphic water stress is one of the primary factors underlying the FS-WS gradient, further shaping the phenotypic response, especially for functional traits related to hydraulics and drought tolerance. This is consistent with the pedological analysis which indicates that water availability strongly contributes to the first axis of the PCA performed on soil characteristics, and underlies the FS-WS gradient (Appendix S1).

Such weak functional trait response was unexpected. Three non-mutually exclusive reasons can be explored to explain why only two functional traits responded to changes in soil type.

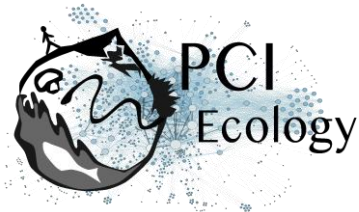
- (1) The leaf and wood functional traits we measured can be subjected to strong variation with the succession of tree ontogenetic stages. This ontogenetic effect can be related to changes in local environment with tree growth such as light (Roggy et al. 2005; Coste et al. 2009; Dang-Le et al. 2013). This ontogenetic effect can also be related to mechanical and hydraulic constraints with self-support and long-transport distance (Ryan et al. 2006; Niklas 2007; Oldham et al. 2010; Bettati et al. 2012; Rungwattana Kanin et al. 2017; Prendin et al. 2018). Two-to-3 fold variation with ontogeny in leaf and wood functional traits has been demonstrated



across several studies (Roggy et al. 2005; Coste et al. 2009; Dang-Le et al. 2013; Rungwattana Kanin et al. 2017; Lehnebach et al. 2019). As we consider the trajectory of internode length variation as a performance trait, the trajectory of leaf trait variation with ontogeny can be considered as an integrated functional trait with its own functional significance regarding environmental filtering with soil types. Alternatively, it can be hypothesised that environmental filtering with soil types decisively occurs at seedling and sapling stages, therefore leaf functional traits expressed at these stages would be more responsive.

- (2) There are relevant functional traits we did not consider in our study. It has been shown that water availability is the leading climate driver of Amazonian rainforest tree growth (Wagner et al. 2012). Water relation and drought-resistance traits, such as drought-induced vulnerability to embolism and stomatal sensitivity, leaf turgor loss point, root depth, crown area to sapwood area ratio, may have played a central role in ensuring growth and survival on the different soil types (Urli et al. 2013; Anderegg et al. 2016; O'Brien et al. 2017; Adams et al. 2017; Eller et al. 2018). Differences in Amazonian soil characteristics can also impact the root system properties (Freschet et al. 2017), including mycorrhizal fungi associations. For instance, it has been shown that ectomycorrhizal mutualisms are much more common on WS (Roy et al. 2016), and several studies suggest that ectomycorrhizal species may be better able to acquire nutrients (Reich 2014).
- (3) The different plant strategies, or life histories, can be defined along two important strategic axes of plant functioning: the resource acquisition (e.g. photosynthesis, soil nutrient absorption) axis and the resource use (e.g. growth, defense and secondary metabolites) axis (Reich 2014). The functional traits (i.e. leaf and wood traits) measured here are related to resource acquisition, and poorly captured how resources are used. Trees may not necessarily respond to WS resource scarcity by modifying functional traits related to the acquisition axis. But instead, the reduced resources assimilated in a given time may be translated into reduced resource use possibilities. Since plants are organisms with undetermined development, growth remains one of the largest carbon and nutrients sink across lifespan. Thus, growth may be a component of an adaptive response to resource scarcity. Deciphering growth processes and strategies, and quantifying their variations, could represent an opportunity for studying changes along the resource use axis, in relation to the environment.

Regarding biotic interactions, the studies of Fine et al. (2004, 2006) suggest that herbivory pressure could be a primary driver of ecological speciation and diversification within a genus on WS, because of higher costs of tissue lost associated with resource-poor habitats. The resource scarcity selects for structures with long lifespan, and resistant to herbivory pressure. Conversely, *Cecropia* trees are

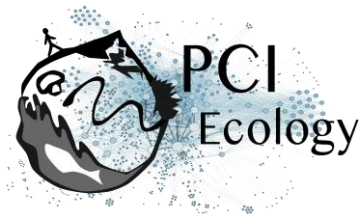


characterised by short lifespan and high growth rates, in relation to their pioneering and competitive strategy, which is in contradiction with a conservative strategy privileging long tree lifespan. Under such hypothesis, selection for light competitiveness would be prevalent on selection for a conservative strategy. This would explain why functional traits such as LMA and WSG are not impacted by soil types as demonstrated by our study. In order to achieve herbivory resistance, three types of defense can be produced: structural, chemical, and mutualistic. Here again, the non-dependence of functional traits such as LMA and WSG on soil types suggests that structural defenses are not required to respond and to allow *Cecropia* trees to grow on WS. Chemical traits related to herbivory resistance have been shown to vary between FS and WS for the generalist tree species *Protium subseratum* (Burseraceae; Fine et al. 2013). Chemical traits related to herbivory pressure, and the herbivory pressure in itself, are poorly known for *Cecropia* trees (Latteman et al. 2014); but functional traits related to herbivory avoidance could play an important role in the strategy required to allow *C. obtusa*'s generalist behaviour (Folgarait and Davidson 1994, 1995; Latteman et al. 2014), and need further investigations. Finally, *Cecropia* species are also famous for their mutualism with the Azteca ant species, where ants offer a protection against visitors by biting (Schupp 1986; Dejean et al. 2009). During field work, we observed ant occupancy on both sites and on both soil types, suggesting an undisturbed interaction between ants and host plants.

Only performance traits are responsive to soil types, not functional traits

Our results suggest that phenotypic response to soil change is mediated by the architectural development, capturing performance traits related to growth and reproduction, rather than functional traits.

An analysis of growth trajectory based on architectural development analysis is a useful tool for the quantification of the resource use strategy. The autocorrelation function at the stand level confirmed a high degree of periodicity across all individuals for growth, flowering, and branching processes (Appendix S4). With the analysis of internode fluctuations, this periodicity has been shown to be annual, and further allowed to shift on a temporal scale and to conduct our retrospective analysis of architecture. We clearly showed that soil types impacted the overall growth trajectory (i.e. cumulated tree height according to age) for both sites, with WS trees having the lowest trajectories. For any given age, WS trees were always smaller, due to resource scarcity. However, such pattern is less noticeable on Sparouine trees. The site difference could be explained by (i) the less pronounced contrasts between FS and WS in Sparouine as shown by our pedological analysis (Appendix S1), and (ii) the rainier dry season in Sparouine (Fig. S2). Under the assumption that the interaction between WS and water scarcity during the dry season is deleterious for tree growth, this may also explain the generally strongest growth trajectories in Sparouine in comparison to

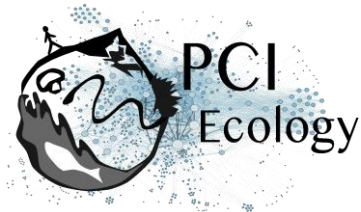


Counami. These substantial site effects on tree phenotype calls for investigating a larger geographic gradient to precise (i) the environmental gradient underlying the geographic gradient (i.e. rainfall, seasonality, irradiance; Wagner et al. 2012), and (ii) the phenotypic response to this environmental gradient.

Regarding the growth strategy, soil type showed a significant effect on both internode length and annual shoot length in Counami, but not in Sparouine. When the soil effect was strong enough, the differences in annual shoot length between soil types corresponded mainly to variations in internode length rather than variations in number of nodes per annual shoot. Reducing the number of nodes per annual shoot would imply the increase of the phyllochron, thus reducing the number of leaves produced per year. Such mechanism would critically affect tree carbon balance, as the contribution of a given leaf to the carbon balance is disproportionate in comparison to most of species: *C. obtusa*'s leaves are large (1,000-5,000 mm², Levionnois et al., data not published) but few (100-600 leaves, Table 3). Similarly, Zalamea et al. (2013) found no difference in phyllochron between *C. sciadophylla* from two distanced locations with contrasting rainfall. The architectural analysis also shows that WS trees in Counami had significantly fewer cumulated branches, and lower branching order, than those in FS. WS trees in Counami have, therefore, reduced space and light foraging capacities, decreasing their competitiveness. Because flowering is synchronous on all crown axes (Heuret et al., 2003), the energetic production cost of inflorescences and seeds is exponentially related to the number of main branches. Therefore, WS trees in Counami must also have comparatively reduced reproductive and dispersive abilities, leading to a reduced overall fitness compared to their FS conspecifics, under the assumption that FS and WS trees form a unique population.

Architectural analysis and deciphering growth strategies can also be applied to roots (Atger and Edelin 1994; Charles-Dominique et al. 2009). Root vs shoot allocation pattern can differ with the environment (Freschet et al. 2018). The root growth strategy directly drives to rooting depth, root lateral expansion, and root density (i.e. number of roots and root lengths per unit of soil volume), which will finally determine soil foraging capacity, water absorption capacity, and belowground intra- and interspecific competition.

Finally, our results were not in agreement with Borges et al. (2019), who applied a similar approach by comparing functional traits for an Asteraceae generalist tree species growing in savanna and cloud forests in a single site in south-eastern Brazil (the study was conducted on a same site, with no distance or climatic effects on functional traits). They found contrasting functional trait responses between the two habitats for a set of functional traits related to resource acquisition and storage (i.e. leaf area and thickness, LMA, wood density), such that savanna individuals were more resource conservative (i.e. high wood density and LMA, thick and small leaves) than those from cloud forest. The discrepancy between the two studies indicates that the type of



phenotypic response (i.e. resource acquisition vs. resource use) for generalist species is not uniform across species, and may vary depending on its functional type (e.g. evergreen vs. deciduous, pioneer vs. late successional, light-demanding vs. shade tolerant), the nature of the resource heterogeneity between habitats (e.g. light, water, soil nutrients), or the range of the environmental gradient. Our study exemplifies the complexity of incorporating ITV in studying ecological processes, and how ITV of different functional traits are not evenly responsive to abiotic factors. However, we demonstrated the potential gains of incorporating architectural analysis in plant community ecology, particularly at the intraspecific level.

Conclusion

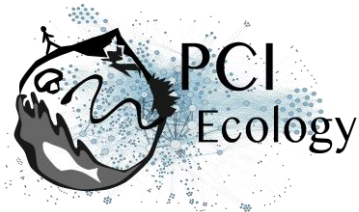
Our study demonstrated that commonly measured traits, related to resource acquisition strategies, are not systematically responsive to contrasting habitats. Other aspects of plant functioning such as resource use strategies, such as through architectural development, can rather mediate such responses. Our study raises concerns about negative signal when investigating environmental filtering at the intraspecific level based on commonly measured functional traits like LMA, leaf thickness, or WSG. Environmental filtering can occur on other dimensions of plant functioning. As architectural analysis has brought insights on environmental filtering at the intraspecific level, such approach could also be applied to the process of niche differentiation, especially regarding intra- and interspecific competition.

Data accessibility

Data are available online: <https://zenodo.org/record/3632505#.XjQJqSPjK00>

Author contributions

PH designed and led the project. PH, SL, EN, VT, HM, NT, CS, SC, BF and HC measured tree architecture and functional traits. BF and VT described soils characteristics. SL, PH and GL performed data analysis. SL wrote the manuscript with contributions from PH and NT. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.



Acknowledgements

Version 4 of this preprint has been peer-reviewed and recommended by Peer Community In Ecology (<https://doi.org/10.24072/pci.ecology.100041>).

We especially thank Jean-Yves Goret, Saint-Omer Cazal and Audin Patient for their major contributions in field work and collecting data. We thank Julie Bossu, Coffi Belmys Cakpo, Jocelyn Cazal, Aurélie Cuvelier, Bruno Clair, Aurélie Dourdain, Alexandre Haslé de Barral, Solène Happert, Marie Hartwig, Clément Jouaux, Yohann Legrauerant, Anabelle Mercrette, Ariane Mirabel, Pascal Petronelli, Laurent Risser, Dylan Taxile, Camille Ziegler and Lore Verryckt for their assistance with field work and measurement of leaf traits. We gratefully thank Isabelle Maréchaux and Christopher Baraloto for critical and valuable comments on the preliminary manuscript. We thank Anna Deasey for English proof reading. We thank the ONF for access to forestry roads and the sampling. We also thank the USRAVE (INRA-COFRAC) of Bordeaux and the SILVA lab (INRA) of Nancy for measurements of leaf nutrients.

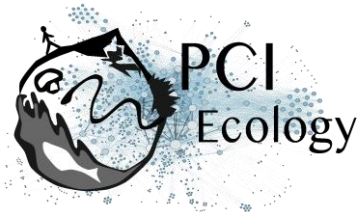
S.L. was supported by a doctoral fellowship from CEBA. This study benefited from an Investissement d'Avenir grant managed by the Agence Nationale de la Recherche (CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025).

Conflict of interest disclosure

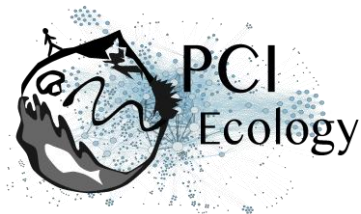
The authors of this preprint declare that they have no financial conflict of interest with the content of this article.

References

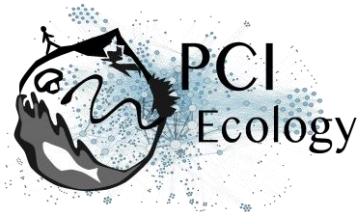
- Adams HD, Zeppel MJB, Anderegg WRL, et al. 2017.** A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology and Evolution*.
- Adeney JM, Christensen NL, Vicentini A, Cohn-Haft M. 2016.** White-sand Ecosystems in Amazonia. *Biotropica* **48**: 7–23.
- Allié E, Pélissier R, Engel J, et al. 2015.** Pervasive Local-Scale Tree-Soil Habitat Association in a Tropical Forest Community. *PLOS ONE* **10**: e0141488.
- Anderegg WRL, Klein T, Bartlett M, et al. 2016.** Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **113**: 5024–5029.
- Atger C, Edelin C. 1994.** Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Canadian Journal of Botany* **72**: 963–975.
- Baraloto C, Timothy Paine CE, Poorter L, et al. 2010.** Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters* **13**: 1338–1347.



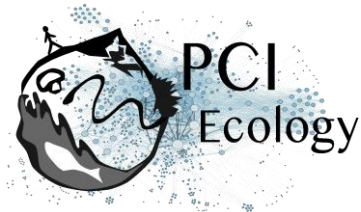
- Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L. 2012.** The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology Letters* **15**: 393–405.
- Bettiati D, Petit G, Anfodillo T. 2012.** Testing the equi-resistance principle of the xylem transport system in a small ash tree: empirical support from anatomical analyses. *Tree Physiology* **32**: 171–177.
- Borges ER, Prado-Junior J, Santana LD, et al. 2019.** Trait variation of a generalist tree species (*Eremanthus erythropappus*, Asteraceae) in two adjacent mountain habitats: savanna and cloud forest. *Australian Journal of Botany* **66**: 640–646.
- Borregaard MK, Rahbek C. 2010.** Causality of the relationship between geographic distribution and species abundance. *The Quarterly Review of Biology* **85**: 3–25.
- Boulangeat I, Lavergne S, Es JV, Garraud L, Thuiller W. 2012.** Niche breadth, rarity and ecological characteristics within a regional flora spanning large environmental gradients. *Journal of Biogeography* **39**: 204–214.
- Charles-Dominique T, Manganet T, Rey H, Jourdan C, Edelin C. 2009.** Architectural analysis of root system of sexually vs. vegetatively propagated yam (*Dioscorea rotundata* Poir.), a tuber monocot. *Plant and Soil* **317**: 61–77.
- Chessel D, Dufour A-B, Thioulouse J. 2004.** The ade4 package - I : One-table methods. *R News* **4**: 5–10.
- Clark DB, Palmer MW, Clark DA. 1999.** Edaphic Factors and the Landscape-Scale Distributions of Tropical Rain Forest Trees. *Ecology* **80**: 2662–2675.
- Coste S, Roggy J-C, Garraud L, Heuret P, Nicolini E, Dreyer E. 2009.** Does ontogeny modulate irradiance-elicited plasticity of leaf traits in saplings of rain-forest tree species? A test with *Dicorynia guianensis* and *Tachigali melinonii* (Fabaceae, Caesalpinioideae). *Annals of Forest Science* **66**: 709–709.
- Daly DC, Silveira M, Medeiros H, Castro W, Obermüller FA. 2016.** The White-sand Vegetation of Acre, Brazil. *Biotropica* **48**: 81–89.
- Dang-Le AT, Edelin C, Le-Cong K. 2013.** Ontogenetic variations in leaf morphology of the tropical rain forest species *Dipterocarpus alatus* Roxb. ex G. Don. *Trees* **27**: 773–786.
- Davis RB. 1970.** Seasonal differences in intermodal lengths in *Cecropia* trees; a suggested method for measurement of past growth in height. *Turrialba*.
- Dejean A, Grangier J, Leroy C, Orivel J. 2009.** Predation and aggressiveness in host plant protection: a generalization using ants from the genus *Azteca*. *Naturwissenschaften* **96**: 57–63.
- Eller C, de V. Barros F, R.L. Bittencourt P, Rowland L, Mencuccini M, S. Oliveira R. 2018.** Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth. *Plant, Cell & Environment*: n/a-n/a.
- Fine PVA, Baraloto C. 2016.** Habitat Endemism in White-sand Forests: Insights into the Mechanisms of Lineage Diversification and Community Assembly of the Neotropical Flora. *Biotropica* **48**: 24–33.
- Fine PVA, García-Villacorta R, Pitman NCA, Mesones I, Kembel SW. 2010.** A floristic study of the white-sand forests of Peru. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **97**: 283–305.
- Fine PVA, Mesones I, Coley PD. 2004.** Herbivores Promote Habitat Specialization by Trees in Amazonian Forests. *Science* **305**: 663–665.



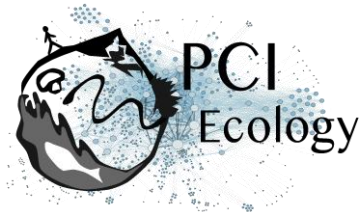
- Fine PVA, Metz MR, Lokvam J, et al. 2013.** Insect herbivores, chemical innovation, and the evolution of habitat specialization in Amazonian trees. *Ecology* **94**: 1764–1775.
- Fine PVA, Miller ZJ, Mesones I, et al. 2006.** The growth–defense trade-off and habitat specialization by plants in amazonian forests. *Ecology* **87**: S150–S162.
- Folgarait PJ, Davidson DW. 1994.** Antiherbivore defenses of myrmecophytic *Cecropia* under different light regimes. *Oikos* **71**: 305–320.
- Folgarait PJ, Davidson DW. 1995.** Myrmecophytic *Cecropia*: antiherbivore defenses under different nutrient treatments. *Oecologia* **104**: 189–206.
- Fortunel C, Fine PVA, Baraloto C. 2012.** Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. *Functional Ecology* **26**: 1153–1161.
- Fortunel C, Paine CET, Fine PVA, Kraft NJB, Baraloto C. 2014.** Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. *Journal of Ecology* **102**: 145–155.
- Fortunel C, Ruelle J, Beauchêne J, Fine PVA, Baraloto C. 2014.** Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. *New Phytologist* **202**: 79–94.
- Freschet GT, Valverde-Barrantes OJ, Tucker CM, et al. 2017.** Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. *Journal of Ecology* **105**: 1182–1196.
- Freschet GT, Violle C, Bourget MY, Scherer-Lorenzen M, Fort F. 2018.** Allocation, morphology, physiology, architecture: the multiple facets of plant above- and below-ground responses to resource stress. *New Phytologist* **219**: 1338–1352.
- Fridley JD, Grime JP. 2010.** Community and ecosystem effects of intraspecific genetic diversity in grassland microcosms of varying species diversity. *Ecology* **91**: 2272–2283.
- Fyllas NM, Patiño S, Baker TR, et al. 2009.** Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences* **6**: 2677–2708.
- Genolini C, Falissard B. 2009.** KML: k-means for longitudinal data. *Computational Statistics* **25**: 317–328.
- Godin C, Caraglio Y. 1998.** A Multiscale Model of Plant Topological Structures. *Journal of Theoretical Biology* **191**: 1–46.
- Godin C, Costes E, Caraglio Y. 1997.** Exploring plant topological structure with the AMAPmod software: an outline.
- Gourlet-Fleury S, Guehl JM, Laroussine O. 2004.** *Ecology and management of a neotropical rainforest : lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Paris: Elsevier.
- Grubb PJ, Coomes DA. 1997.** Seed mass and nutrient content in nutrient-starved tropical rainforest in Venezuela. *Seed Science Research* **7**: 269–280.
- Guédon Y, Caraglio Y, Heuret P, Lebarbier E, Meredieu C. 2007.** Analyzing growth components in trees. *Journal of Theoretical Biology* **248**: 418–447.
- Heuret P, Barthélémy D, Guédon Y, Coulmier X, Tancre J. 2002.** Synchronization of growth, branching and flowering processes in the South American tropical tree *Cecropia obtusa* (Cecropiaceae). *American Journal of Botany* **89**: 1180–1187.



- Heuret P, Meredieu C, Coudurier T, Courdier F, Barthélémy D. 2006.** Ontogenetic trends in the morphological features of main stem annual shoots of *Pinus pinaster* (Pinaceae). *American Journal of Botany* **93**: 1577–1587.
- HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM. 2012.** Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **43**: 227–248.
- Holt AR, Gaston KJ, He F. 2002.** Occupancy-abundance relationships and spatial distribution: A review. *Basic and Applied Ecology* **3**: 1–13.
- Jung V, Albert CH, Violle C, Kunstler G, Loucougaray G, Spiegelberger T. 2014.** Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. *Journal of Ecology* **102**: 45–53.
- Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S. 2010.** Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* **98**: 1134–1140.
- Kassambara A, Mundt F. 2016.** Factoextra : Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses.
- Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM. 2015.** Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* **29**: 592–599.
- Kraft NJB, Crutsinger GM, Forrestel EJ, Emery NC. 2014.** Functional trait differences and the outcome of community assembly: an experimental test with vernal pool annual plants. *Oikos* **123**: 1391–1399.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD. 2008.** Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. *Science* **322**: 580–582.
- Latteman TA, Mead JE, DuVall MA, Bunting CC, Bevington JM. 2014.** Differences in anti-herbivore defenses in non-myrmecophyte and myrmecophyte *Cecropia* trees. *Biotropica* **46**: 652–656.
- Lehnebach R, Bossu J, Va S, et al. 2019.** Wood Density Variations of Legume Trees in French Guiana along the Shade Tolerance Continuum: Heartwood Effects on Radial Patterns and Gradients. *Forests* **10**: 80.
- Lepš J, Bello F de, Šmilauer P, Doležal J. 2011.** Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography* **34**: 856–863.
- Letort V, Heuret P, Zalamea P-C, Reffye PD, Nicolini E. 2012.** Analysing the effects of local environment on the source-sink balance of *Cecropia sciadophylla*: a methodological approach based on model inversion. *Annals of Forest Science* **69**: 167–180.
- Marschner H. 1995.** 8 - Functions of Mineral Nutrients: Macronutrients In: *Mineral Nutrition of Higher Plants (Second Edition)*. London: Academic Press, 229–312.
- Mathieu A, Letort V, Cournède P h., Zhang B g., Heuret P, de Reffye P. 2012.** Oscillations in Functional Structural Plant Growth Models. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena* **7**: 47–66.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M. 2006.** Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* **21**: 178–185.
- Niklas KJ. 2007.** Maximum plant height and the biophysical factors that limit it. *Tree Physiology* **27**: 433–440.



- O'Brien MJ, Engelbrecht BMJ, Joswig J, et al. 2017.** A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. *Journal of Applied Ecology*.
- Oldham AR, Sillett SC, Tomescu AMF, Koch GW. 2010.** The hydrostatic gradient, not light availability, drives height-related variation in *Sequoia sempervirens* (Cupressaceae) leaf anatomy. *American Journal of Botany* **97**: 1087–1097.
- Paine CET, Baraloto C, Chave J, Hérault B. 2011.** Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos* **120**: 720–727.
- Patiño S, Lloyd J, Paiva R, et al. 2009.** Branch xylem density variations across the Amazon Basin. *Biogeosciences* **6**: 545–568.
- Pradal C, Coste J, Boudon F, Fournier C, Godin C. 2013.** *OpenAlea 2.0: Architecture of an integrated modeling environment on the web*. Finnish Society of Forest Science.
- Prendin AL, Mayr S, Beikircher B, von Arx G, Petit G. 2018.** Xylem anatomical adjustments prioritize hydraulic efficiency over safety as Norway spruce trees grow taller. *Tree Physiology* **38**: 1088–1097.
- R Core Team. 2018.** *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Reich PB. 2014.** The world-wide 'fast–slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* **102**: 275–301.
- Roggy J-C, Nicolini É, Imbert P, Caraglio Y, Bosc A, Heuret P. 2005.** Links between tree structure and functional leaf traits in the tropical forest tree *Dicorynia guianensis* Amshoff (Caesalpinaceae).
- Roy M, Schimann H, Braga-Neto R, et al. 2016.** Diversity and Distribution of Ectomycorrhizal Fungi from Amazonian Lowland White-sand Forests in Brazil and French Guiana. *Biotropica* **48**: 90–100.
- Rungwattana Kanin, Hietz Peter, Larjavaara Markku. 2017.** Radial variation of wood functional traits reflect size-related adaptations of tree mechanics and hydraulics. *Functional Ecology* **32**: 260–272.
- Ryan MG, Phillips N, Bond BJ. 2006.** The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant, Cell & Environment* **29**: 367–381.
- Sabatier D, Grimaldi M, Prévost M-F, et al. 1997.** The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* **131**: 81–108.
- Schamp BS, Chau J, Aarssen LW. 2008.** Dispersion of traits related to competitive ability in an old-field plant community. *Journal of Ecology* **96**: 204–212.
- Schupp EW. 1986.** Azteca protection of *Cecropia*: ant occupation benefits juvenile trees. *Oecologia* **70**: 379–385.
- Shipley B, Bello FD, Cornelissen JHC, Laliberté E, Laughlin DC, Reich PB. 2016.** Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* **180**: 923–931.
- Sides CB, Enquist BJ, Ebersole JJ, Smith MN, Henderson AN, Sloat LL. 2014.** Revisiting Darwin's hypothesis: Does greater intraspecific variability increase species' ecological breadth? *American Journal of Botany* **101**: 56–62.



- ter Steege H, Pitman NCA, Sabatier D, et al. 2013.** Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* **342**: 1243092.
- Stropp J, Sleen PV der, Assunção PA, Silva AL da, Steege HT. 2011.** Tree communities of white-sand and terra-firme forests of the upper Rio Negro. *Acta Amazonica* **41**: 521–544.
- Swenson NG, Enquist BJ. 2009.** Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology* **90**: 2161–2170.
- Taugourdeau O, Dauzat J, Griffon S, Sabatier S, Caraglio Y, Barthélémy D. 2012.** Retrospective analysis of tree architecture in silver fir (*Abies alba* Mill.): ontogenetic trends and responses to environmental variability. *Annals of Forest Science* **69**: 713–721.
- Uriarte M, Condit R, Canham CD, Hubbell SP. 2004.** A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology* **92**: 348–360.
- Urli M, Porté AJ, Cochard H, Guengant Y, Burlett R, Delzon S. 2013.** Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology* **33**: 672–683.
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, et al. 2012.** The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **27**: 244–252.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, et al. 2007.** Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882–892.
- Wagner F, Rossi V, Stahl C, Bonal D, Hérault B. 2012.** Water Availability Is the Main Climate Driver of Neotropical Tree Growth. *PLOS ONE* **7**: e34074.
- Zalamea P-C, Heuret P, Sarmiento C, et al. 2012.** The Genus *Cecropia*: A Biological Clock to Estimate the Age of Recently Disturbed Areas in the Neotropics. *PLoS ONE* **7**: e42643.
- Zalamea P-C, Sarmiento C, Stevenson PR, Rodríguez M, Nicolini E, Heuret P. 2013.** Effect of rainfall seasonality on the growth of *Cecropia sciadophylla*: intra-annual variation in leaf production and node length. *Journal of Tropical Ecology* **29**: 361–365.
- Zalamea P-C, Stevenson PR, Madriñán S, Aubert P-M, Heuret P. 2008.** Growth pattern and age determination for *Cecropia sciadophylla* (Urticaceae). *American Journal of Botany* **95**: 263–271.

Appendix

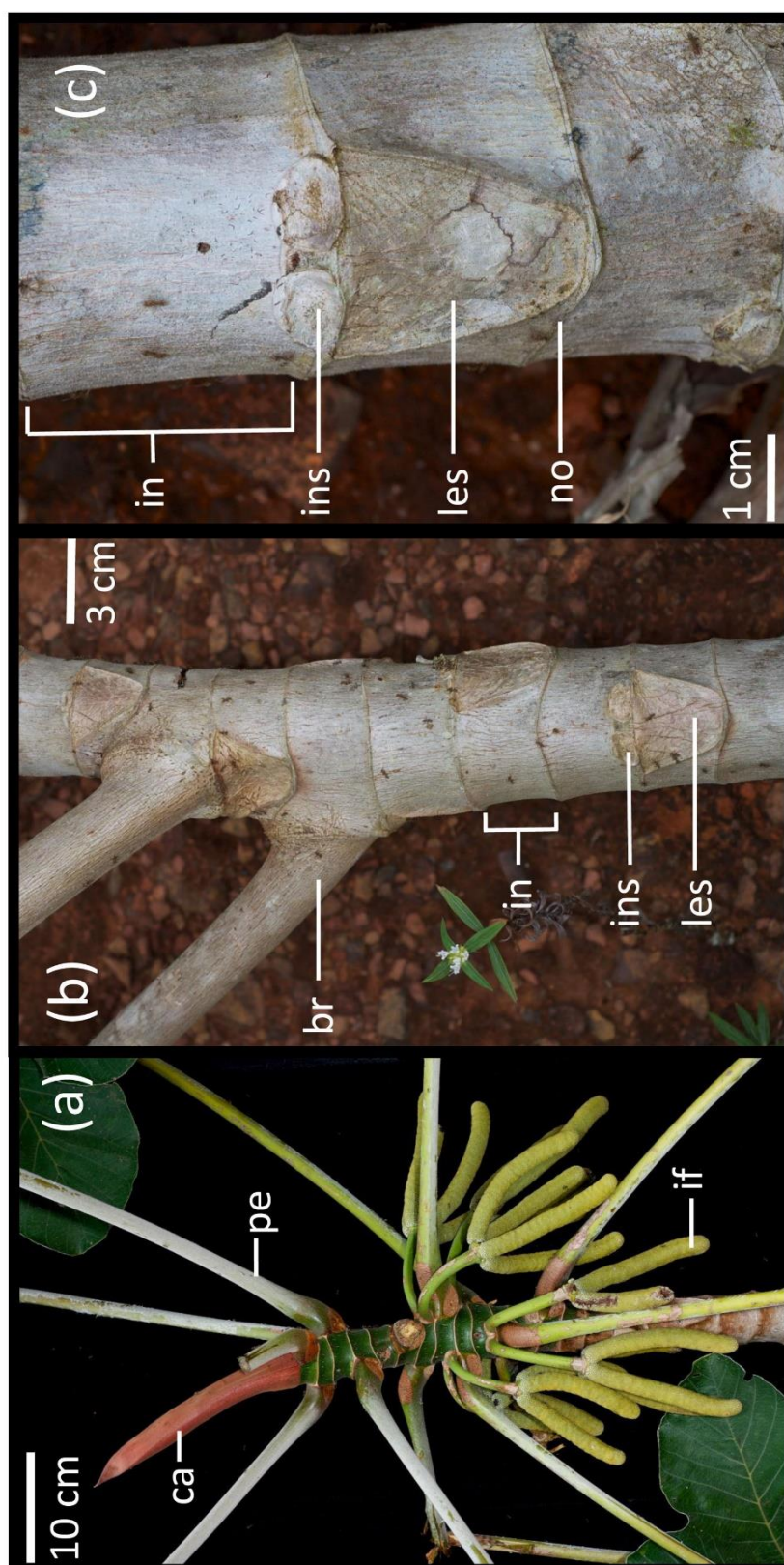


Figure S1. Morphological features of *Cecropia obtusa* Trécul (Urticaceae). (a) Focus on a branch tier, br: branch; in: internode, axis as the trunk are made of a linear succession of internodes; ins: internode succession of internodes; les: leaf scar. (b) Focus on a branch tier, these are twice just above the axillary leaf; les: leaf scar; in: internode, in: internode; ins: internode succession of internodes; no: node marked by the calyptra scar, allowing for the delineation of internodes along an axis as the trunk.

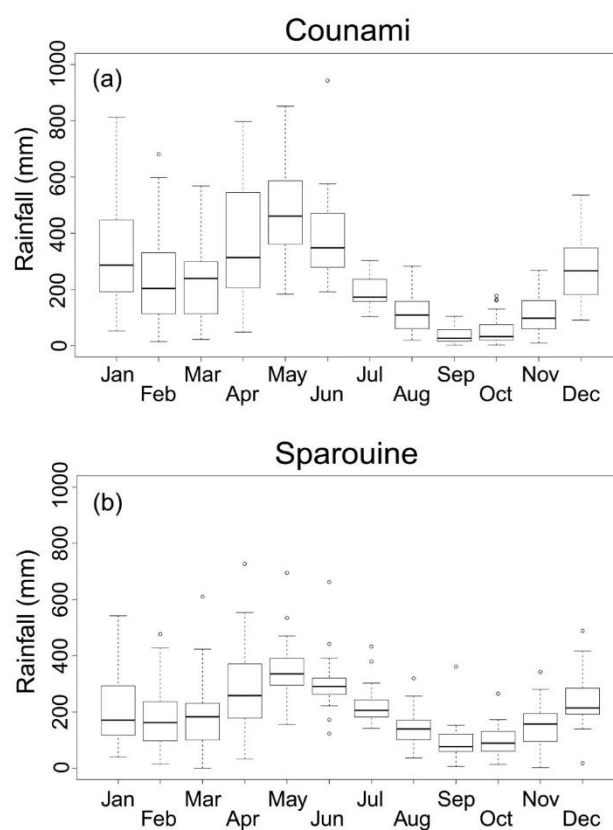
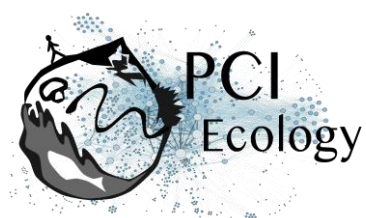


Figure S2. Box plots of mean annual rainfall (mm) from 1980 to 2016. (a) Counami, (b) Sparouine.

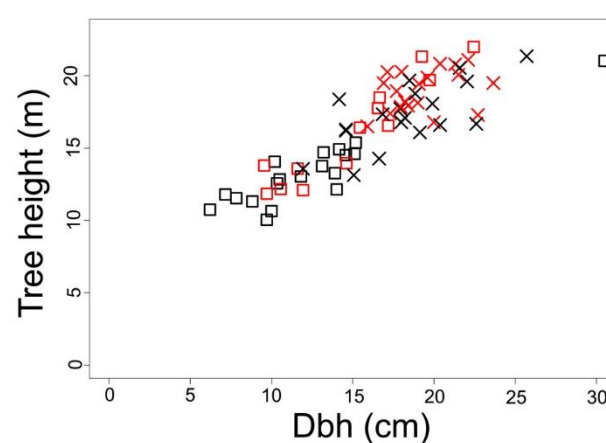


Figure S3. Tree heights (m) according to diameters at breast height (cm). Red: ferralitic soils; black: white-sand soils. Cross: Sparouine; square: Counami.

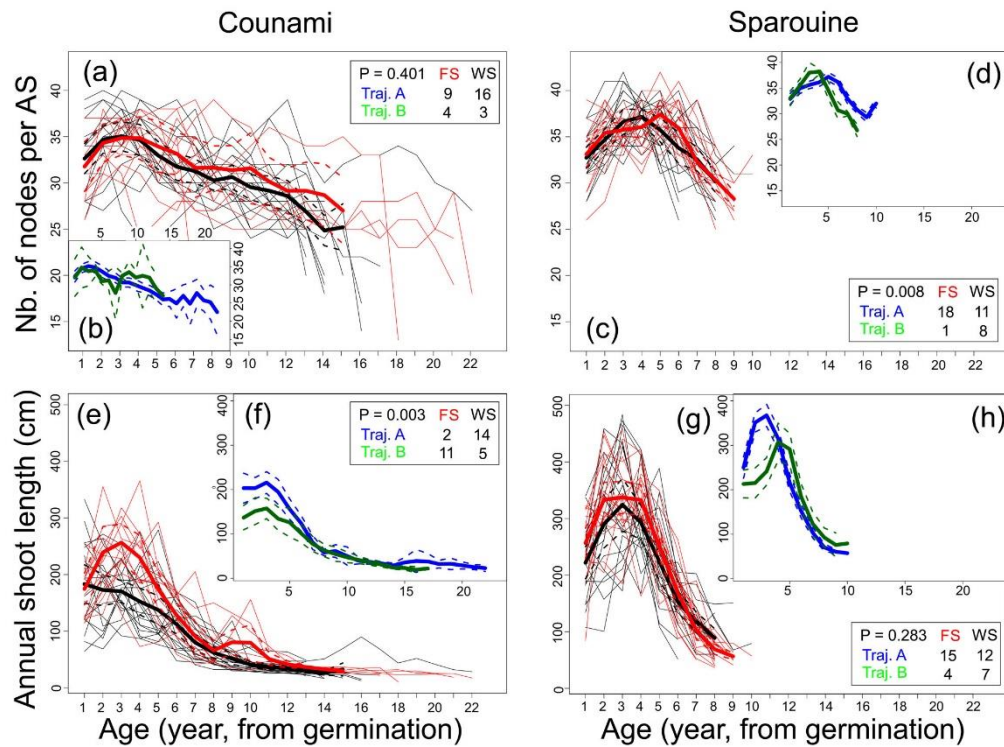
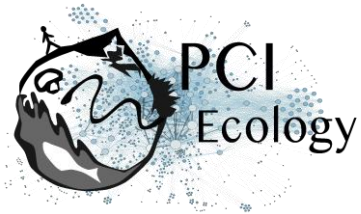
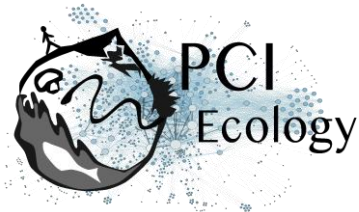


Figure S4. Other architectural growth traits according to age (years): number of nodes per annual shoot and annual shoot length. Main boxes represent features according to soil types. Inboxes represent mean trajectories after clustering longitudinal analyses (*kml*). The left column represents Counami trees, the right column represents Sparouine trees. Distributions between soil types and *kml*-trajectories are represented with Pearson chi-squared test. Red: ferrallitic soils; black: white-sand soils. Blue: trajectory A; green: trajectory B; orange: trajectory C. Thick lines: means; dashed lines: confidence intervals at 95%.



Appendix S1. Pedological characterization: Material and methods, and results

Material and methods

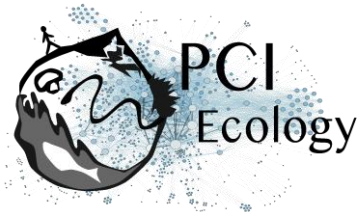
At Counami, soil sampling was conducted between the 8th and the 12th of September 2014, during the day. One sampling was conducted at the base of each individuals. At Sparouine, soil sampling was conducted between the 8th and the 10th of December 2014, during the day. Nine samples was harvested accounting for the 38 individuals because of the proximity of some trees (see Table S1.1). Per pool of trees, sampling was conducted for the individual at the most center of the considered pool. Sampling was conducted at the base of the considered individual, consisting in 4 excavation samples around the tree in cross, as there is a 2-m distance between two opposite excavated subsamples. Each subsamples are excavated at nearly 35 cm of depth. Nearly 500 g of soil material were sampled for each subsamples. For each tree, the 4 subsamples were mixed and dried in a closed room at 25°C and 50 % of relative humidity. Then, 50 g of sample were sent to LAS (Laboratoire d'Analyses des Sols), the central INRA (Institut National de la Recherche Agronomique) laboratory for soil analysis, at Arras for the measurement of soil properties presented in Table S1.2 with abbreviations.

Table S1.1. Soil sample pools for Sparouine

Pool	Soil type	Number of individual
Sample 1	FS	4
Sample 2	FS	4
Sample 3	FS	4
Sample 4	WS	4
Sample 5	WS	4
Sample 6	WS	6
Sample 7	WS	5
Sample 8	FS	3
Sample 9	FS	4

Results

The multivariate analysis of correlations of pedological properties defines two major axes (Fig. S1.1a) which explain 60.5 % of the inertia. The first axis (45.4 %) opposes (i) clayey and silty soils with high moisture, N, C, MO, P_{tot} contents and a high Al:CEC ratio to (ii) coarse sandy soils with high Ca:CEC and C:N ratios. The second axis (15.1 %) groups soils with respect to K:CEC, Fe:CEC, Mg:CEC, Na:CEC ratios and pH. When conditions are integrated (soil types x sites) the first axis reflects mainly the soil-type divergence (Fig. S1.1b), whereas the second



one tends to reflect a between-site gradient. Within sites, the differences between soil types are more contrasted in Counami than in Sparouine. For a given soil type, the differences across sites are more contrasted between FS ($P < 0.05$, ANOVA, Fig. S1.1b) than between WS ($P > 0.05$, ANOVA, Fig. S1.1b), as the Sparouine FS are intermediary between Counami FS and all WS ($P < 0.05$, ANOVA, Fig. S1.1b). These features are reflected in ANOVA tests, where there are more significant differences in granulometric (clay, silt, sand) and organic matter (C, N, C:N, MO, P_{tot}) properties between FS and WS ($P < 0.05$; Table S1.3), and between Sparouine FS and Counami FS ($P < 0.05$; Table S1.3), than Sparouine WS and Counami WS ($P > 0.05$; Table S1.3). Most of the exchangeable cations are only significantly differentiated according to soil types within the Counami site, or according to soil types and site at the same time. Otherwise, most of the exchangeable cations are not differentiated according to soil types within the Sparouine site.

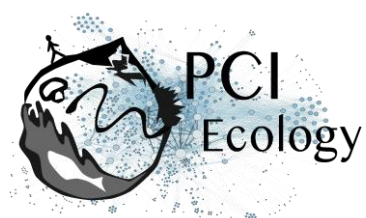
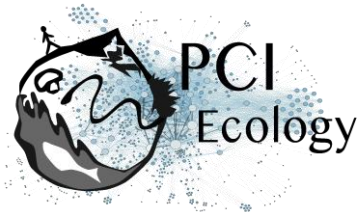


Table S1.2. List of measured soil properties.

Trait	Abbreviation	Unit
<i>Water status</i>		
Moisture content	H_2O_{soil}	$g\ kg^{-1}$
<i>Granulometric</i>		
Clay content	Clay	$g\ kg^{-1}$
Thin silt content	$Silt_{Th}$	$g\ kg^{-1}$
Coarse silt content	$Silt_{Co}$	$g\ kg^{-1}$
Thin sand content	$Sand_{Th}$	$g\ kg^{-1}$
Coarse sand content	$Sand_{Co}$	$g\ kg^{-1}$
<i>Organic matter</i>		
Carbon content	C_{soil}	$g\ kg^{-1}$
Nitrogen content	N_{soil}	$g\ kg^{-1}$
Carbon/Nitrogen ratio	CN_{soil}	-
Organic matter content	MO_{soil}	$g\ kg^{-1}$
Total phosphorus content	$P_{tot,soil}$	$\mu g\ 100g^{-1}$
<i>Exchangeable cation</i>		
Cation-exchangeable capacity	CEC	$cmol\ kg^{-1}$
Calcium content	Ca_{soil}	$cmol\ kg^{-1}$
Magnesium content	Mg_{soil}	$cmol\ kg^{-1}$
Potassium content	K_{soil}	$cmol\ kg^{-1}$
Sodium content	Na_{soil}	$cmol\ kg^{-1}$
Aluminum content	Al_{soil}	$cmol\ kg^{-1}$
Hydrogen content	H_{soil}	$cmol\ kg^{-1}$
Iron content	Fe_{soil}	$cmol\ kg^{-1}$
Manganese content	Mn_{soil}	$cmol\ kg^{-1}$
pH	pH_{soil}	-



Appendix S2. Material and methods: residuals, year delineation and inference of age

Residuals estimation

In the process of primary growth, three components are combined in an additive manner: an individual, an ontogenetic and an environmental component (Guédon et al. 2007, Chaubert-Pereira et al. 2009). To study the environmental component, based on the analysis of fluctuation of internode lengths, we used classical methods of time series analysis relying on a decomposition model principle. The ontogenetic (trend at low frequency) and environmental (fluctuations at mid frequency) sources of variation are differentiated by the application of a filter and then are separable. The applied linear filter converts measured sequences $\{x_t\}$ into another $\{y_t\}$ by a linear operation:

$$y_t = \text{Smooth}(x_t) = \sum_{r=-q}^q a_r x_{t+r}$$

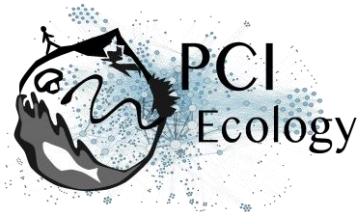
where $\{a_r\}$ is a set of weights such as for each r , $a_r > 0$ and $a_r = a_{-r}$. To smooth out the local fluctuations and estimate the mean, weights should be chosen such that $\sum_r a_r = 1$. This linear operation is often referred to as a moving average, in which a smoothed curve is adjusted. To choose an appropriate filter is difficult and the choice remains partly arbitrary, so it is recommended to try a variety of filters to get an idea of the underlying trend. We chose to use the symmetric smoothing filter corresponding to the probability mass function of binomial distributions with parameters $n = 200$ and $p = 0.05$ to extract the trend of internode length sequences. Having extracting the trend, we looked at local fluctuations by examining the residuals. Residuals were extracted by division:

$$\text{Index}(x_t) = \frac{x_t}{\text{Smooth}(x_t)}$$

This standardization tends to allow us to give the same status to fluctuations of both small and large amplitudes, which is important in old trees that have very short internodes compared to the first node at the trunk base.

Year delineation and inference of age

For Sparouine trees, generated sequences of residuals are used for a cluster analysis with an alignment from the apex, since all Sparouine trees were felled at the same moment in the year. Resulting clusters gather trees for similar growth patterns and rainfall responses, and thus



for similar growth rhythm. Generated mean trajectories of residual sequences are year-segmented based on the assumption that shorter internodes in one year are produced during the long dry season with lower rainfall, where the peak happens in September/October. Generated coordinates are directly injected for each individual according to its cluster belonging and adjusted if necessary.

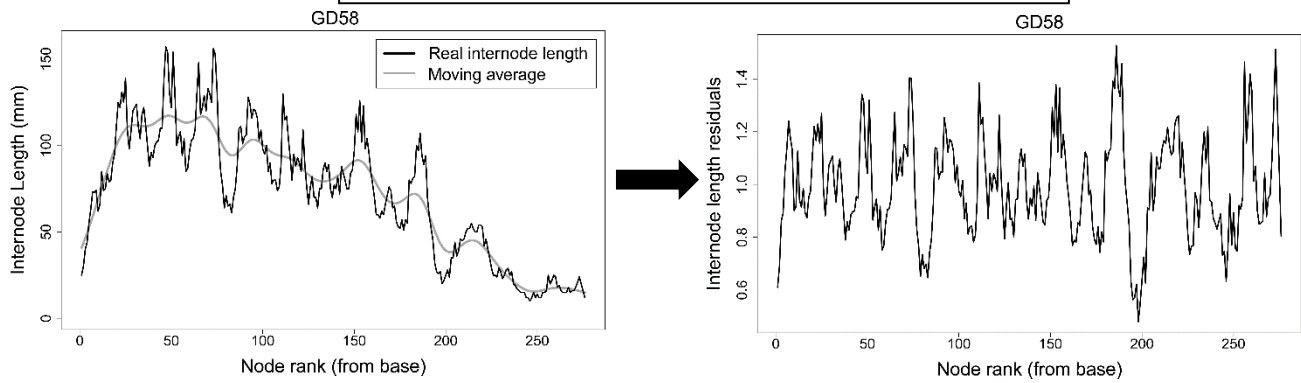
For Counami trees, year delineation is directly realized on each individual's sequence of residuals. Cluster analyses with an alignment from the apex are meaningless, because of contrasted felling dates over the year. Theoretically, year delineations for Counami trees are less robust.

For each year (between two year limits), knowing the number of nodes constituting this year, it is possible to estimate the mean number of days associated with the node production, namely the mean annual phyllochron, by dividing 365 by the number of constitutive nodes. In this way, we infer an inter-annual trend of phyllochron variation but no intra-annual variation. Finally, by cumulating the number of days associated with the production of each node, we estimate the age of each internode from germination. Then, it is possible to infer primary growth according to the chronological age. Within a year, the increase of age through successive internodes is regular and with the same interval.

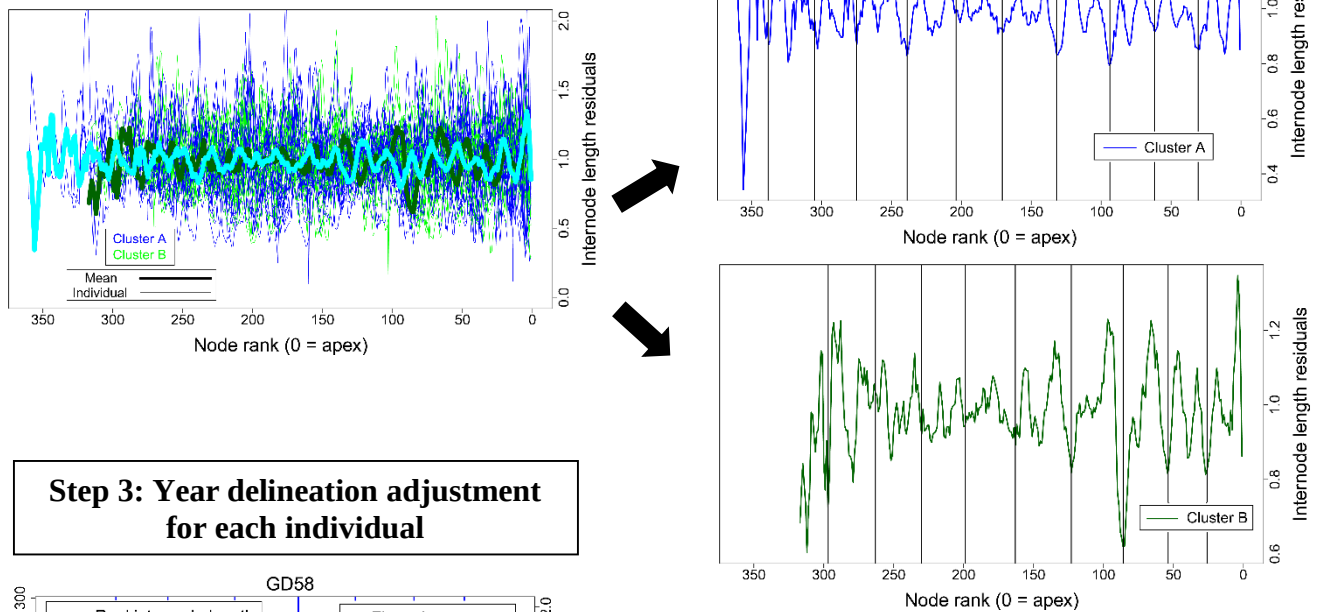
Literature cited

- Chaubert-Pereira, F., Y. Caraglio, C. Laverne, and Y. Guédon. 2009.** Identifying ontogenetic, environmental and individual components of forest tree growth. *Annals of Botany* 104:883–896.
- Guédon, Y., Y. Caraglio, P. Heuret, E. Lebarbier, and C. Meredieu. 2007.** Analyzing growth components in trees. *Journal of Theoretical Biology* 248:418–447.

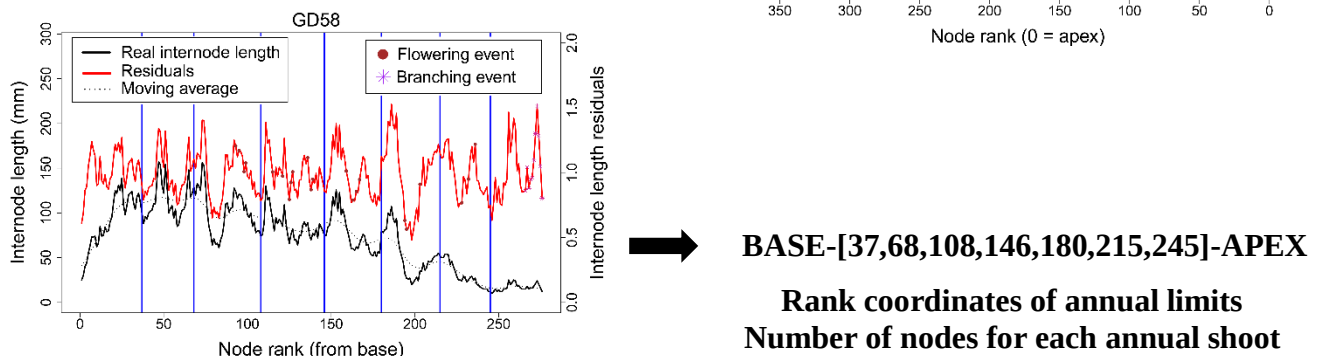
Step 1: Linear filtering and estimation of residuals



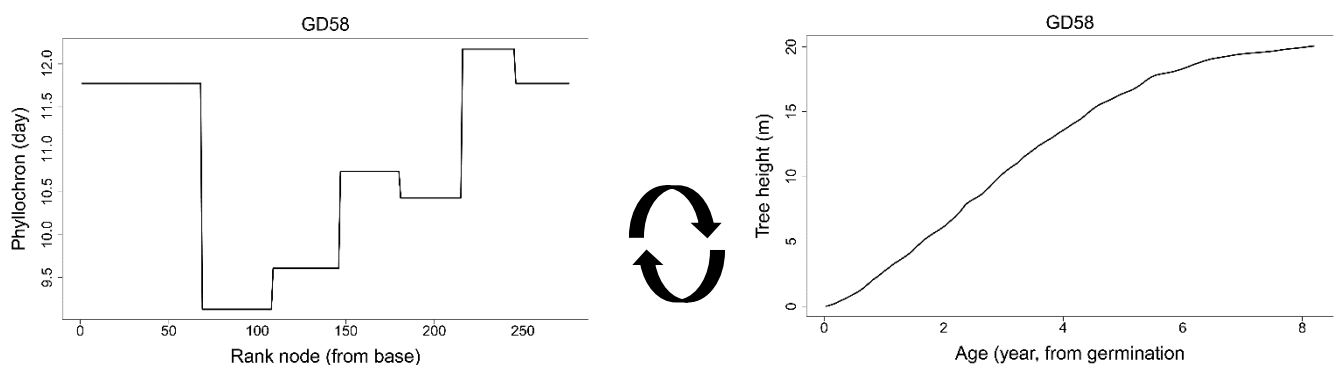
Step 2: KML analysis and year delineation on residual mean trajectories

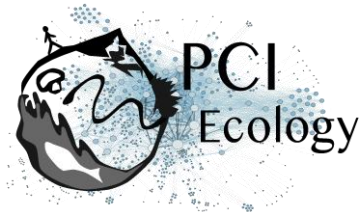


Step 3: Year delineation adjustment for each individual



Step 4: Inference of the phyllochron and estimation of chronological age





Appendix S3. Materials and methods: measurement of leaf and trunk functional traits

Most of leaf functional traits (except those concerning leaf content traits) were measured the day when the tree was felled. The different steps are presented in the temporal order. The petiole length was measured on fresh leaves with a ruler. The petiole cross-sectional area was derived by measuring two orthogonal diameters from the fresh leaves at the exact middle of the petiole.

Leaf mass area (LMA) was measured by firstly cutting for each leaf, three tablets of known surface area (2.356 cm²), from the fresh limb at different points by avoiding veins. Secondly, tablets were dried at 70°C and the dry mass was measured. Finally, LMA was derived as follow:

$$LMA = M_{\text{tablets}} / A_{\text{tablets}}$$

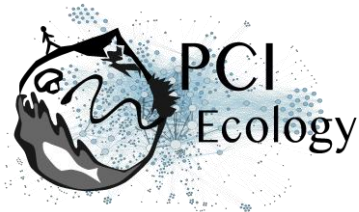
Leaf thickness was measured for each leaf on the fresh leaf at three different points by avoiding veins, with a micrometer. A mean is calculated with the three values. Since the *Cecropia obtusa* leaf is a palmatilobate leaf, lobes were counted. Leaf area was measured with a planimeter (LiCor 3000A, LiCor Inc, Lincoln, NE, USA). Foliar chlorophyll content was assessed with a SPAD-502 chlorophyll meter (Konica Minolta, Osaka, Japan) with a specific *Cecropia obtusa* calibration (Coste et al. 2010). Wood specific gravity (WSG) is estimated with a complete wood slice sampled at 1 meter of height. Bark is removed and wood specific gravity is estimated with the method described by (Williamson and Wiemann 2010):

$$WSG = M_{\text{dry}} / (M_{\text{fresh}} - M_{\text{immersed}})$$

Where M_{dry} is the wood slice dry mass (g), M_{fresh} is the wood slice fresh mass (g), and M_{immersed} is the wood slice mass (g) with the slice put under water. M_{fresh} was measured the day when the tree was felled. M_{dry} was measured after the slice was dried at 103°C.

Leaf lifespan was deviated on the postulate of a constant-10-day phyllochron (i.e. rhythm of leaf production) as shown by Heuret et al. (2002) by multiplying the number of leaves of the A1 axis by 10 days.

Since most of leaves were damaged causing an underestimation of leaf area measurements, we rely on a prediction model to calculate an estimated leaf area and thus an estimated crown area, since the relationship between the length of the main lobe and the undamaged lamina area is very informative (Levionnois et al., 2020; $R^2 = 0.942$; $P < 0.001$). The model is based on 1064 mature and undamaged leaves and shaped from a NLS (non-linear least squares) with the basic STATS

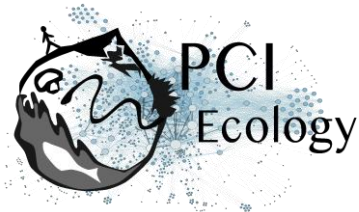


package performed with R software (<http://CRAN-R-project.org>). For each tree of the study, the length of the main lobe was measured for every leaf of the crown with a ruler. Based on our model, the crown area was estimated as the sum of every estimated leaf area.

For leaf content traits, leaves were dried at 70°C. Nearly 10g of dry matters are sampled for each leaf, by avoiding veins. Samples were sent to USRAVE (Unité de Service et de Recherche en Analyses Végétales et Environnementales), the central INRA (Institut National de la Recherche Agronomique) laboratory for plant analysis accredited by COFRAC (Comité Français d'Accréditation), at Bordeaux. Measurements of leaf content traits were conducted for the residual moisture content, $\delta^{13}\text{C}$, carbon, nitrogen, phosphorus and potassium.

Literature cited

- Coste, S., C. Baraloto, C. Leroy, É. Marcon, A. Renaud, A. D. Richardson, J.-C. Roggy, H. Schimann, J. Uddling, and B. Hérault. 2010.** Assessing foliar chlorophyll contents with the SPAD-502 chlorophyll meter: a calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana. *Annals of Forest Science* 67:607–607.
- 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). *American Journal of Botany* 89:1180–1187.
- Levionnois, S., S. Coste, E. Nicolini, C. Stahl, H. Morel, and P. Heuret.** Scaling of petiole anatomies, mechanics, and vasculatures with leaf size in the widespread Neotropical pioneer tree species *Cecropia obtusa* Trécul (Urticaceae), *Tree Physiology*, , tpz136
- Williamson, G. B., and M. C. Wiemann. 2010.** Measuring wood specific gravity...Correctly. *American Journal of Botany* 97:519–524.



Appendix S4. Autocorrelation coefficients: methods and results

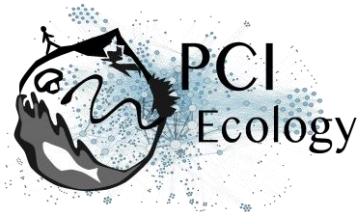
Material and methods

We relied on sample autocorrelation coefficients to point out a potential annual periodicity on the stand level (i.e. soil x site) for growth, branching, and flowering process. Thereafter, such stand periodicity would help to improve retrospective analysis of tree development with a temporal scale. The use of sample autocorrelation coefficients for all trees together allows measurement of the correlation between observations of sequences of quantitative variables separated by different distances. The autocorrelation function measures the correlation between X_t and X_{t+k} as a function of the internode lag k . The sample autocorrelation function is an even function of the internode lag and hence needs to be plotted for $k = 0, 1, 2, \dots, n$. We applied autocorrelation analysis to residual sequences obtained from internode length sequences after removing the ontogenetic trend, to binary branching, and flowering sequences (Guédon et al. 2001, 2003).

Results

Autocorrelation functions calculated for the internode length residues as well as branching and flowering binary sequences all showed significant periodicity, independently of the site or soil type (Fig. S4.1). In Counami, the correlogram calculated for internode residues sequences yielded significant positive maxima at lags 30, 58, 88 in WS and 30, 52, 64, 88 in FS (Fig. S4.1). In Sparouine, a similar pattern was observed with significant positive maxima at lags 17, 34, 79 in WS and 19, 36, 68, 88 in FS (Fig. S4.1b). Similar overall patterns are observed for flowering event sequences. In Counami, the correlogram yielded significant positive maxima at lags 12, 27, 52, 77, 88 in WS and 27, 53, 73, 89 in FS (Fig. S4.1c). In Sparouine, significant positive maxima were at lags 16, 32, 63, 74 in WS and 19, 33, 48, 64, 89 in FS (Fig. S4.1d). Considering the first 50 lags, a bimodal pattern (lags 12-19 and 27-36) is more pronounced in Sparouine and on WS for internode length and flowering variables. In Counami, the correlogram calculated for branching event sequences yielded significant positive maxima at lags 38, 60 in WS and 29, 60, 88 in FS (Fig. S4.1e). In Sparouine, the correlogram calculated for this variable yielded significant positive maxima at lags 30, 40, 70 in WS and 28, 38, 100 in FS (Fig. S4.1f).

Based on rhythms relying on autocorrelation coefficients and the knowledge on *C. obtusa* (Heuret et al. 2002) and *C. sciadophylla*



(Zalamea et al. 2008), we delineated years, trying to respect the following rules: 30-35 trunk nodes per year, 1 to 2 trunk flowering events per year, and 0 or 1 trunk branching event (i.e. tiers of branches) per year. Based on such diagnosis, we calculated the date of the formation of each node and switched from a topological scale, the rank of the node, to a temporal scale (Appendix S2).

Literature cited

- Guédon Y, Barthélémy D, Caraglio Y, Costes E. 2001.** Pattern analysis in branching and axillary flowering sequences. *Journal of Theoretical Biology* 212: 481–520.
- Guédon Y, Heuret P, Costes E. 2003.** Comparison methods for branching and axillary flowering sequences. *Journal of Theoretical Biology* 225: 301–325.
- Heuret P, Barthélémy D, Guédon Y, Coulmier X, Tancre J. 2002.** Synchronization of growth, branching and flowering processes in the South American tropical tree *Cecropia obtusa* (Cecropiaceae). *American Journal of Botany* 89: 1180–1187.
- Zalamea P-C, Stevenson PR, Madriñán S, Aubert P-M, Heuret P. 2008.** Growth pattern and age determination for *Cecropia sciadophylla* (Urticaceae). *American Journal of Botany* 95: 263–271.

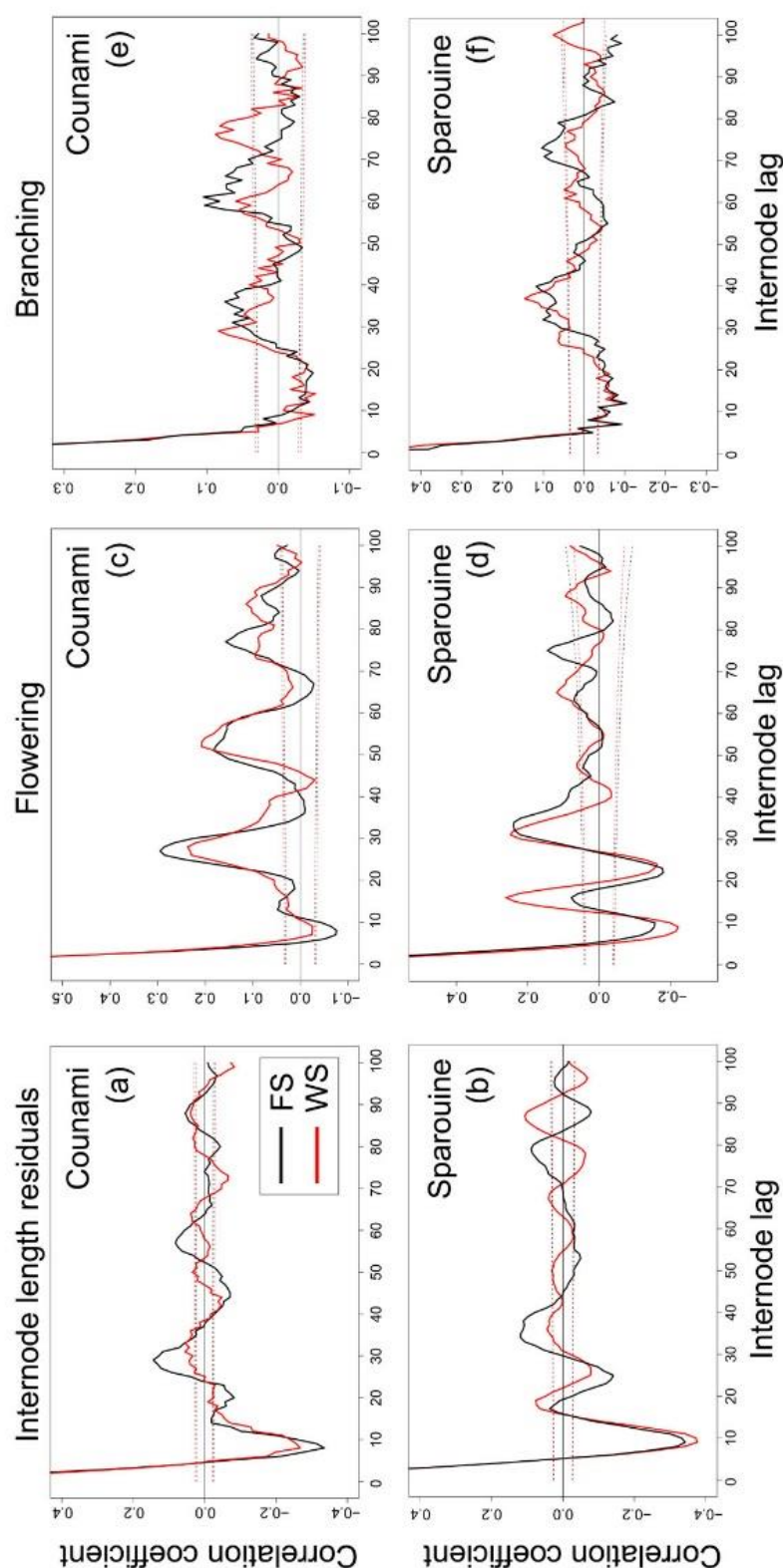


Fig. S4.1. Autocorrelation function according to growth, flowering, and branching processes. (a) Internode length residuals for Counami, (b) Internode length residuals for Sparouine, (c) Flowering presence for Counami, (d) Flowering presence for Sparouine, (e) Branching presence for Counami, (f) Branching presence for Sparouine. Red: ferrallitic soils; black: white-sand soils