

UNIVERSITÉ DES ANTILLES ET DE LA GUYANE
Faculté des Sciences exactes et naturelles

École doctorale pluridisciplinaire :
Santé, Environnement et Sociétés dans les Amériques

THÈSE

pour obtenir le grade de

Docteur de l'Université des Antilles et de la Guyane

Spécialité : **Sciences de la Vie**
Option « Ecologie des Communautés »

par

Greg P.A. Lamarre

**Rôle des insectes phytophages dans la diversité
des arbres des forêts tropicales humides**

Sous la direction de
Christopher Baraloto et de Marc Gibernau

Soutenance prévue le 6 Février 2013 à Kourou (Guyane française)

Devant le jury composé de :

Pr. Vojtech Novotny

Professeur, Czech Academy of Sciences (Czech Republic) / *Rapporteur*

Pr. Terry L. Erwin

Professeur, Smithsonian Institution (USA) / *Rapporteur*

Dr. Paul V.A. Fine

Assistant professor, University of Berkeley (USA) / *Examineur*

Dr. Jérôme Orivel

Directeur de recherche CNRS, Kourou (Guyane française) / *Examineur*

Dr. Marc Gibernau

Chargé de recherche CNRS, Kourou (Guyane française) / *co-directeur de thèse*

Dr. Christopher Baraloto

Directeur de recherche, INRA, Kourou (Guyane française & USA) / *Directeur de thèse*

Remerciements

Je tiens à remercier en premier lieu Christopher Baraloto et Marc Gibernau de m'avoir encadré durant cette thèse de doctorat. C'est un véritable privilège d'avoir pu faire partie de cette équipe internationale et d'avoir eu les moyens de réaliser des expériences inédites en Guyane et au Pérou. Je souhaite également remercier Paul Fine de sa confiance en mon travail et de m'avoir accueilli dans son laboratoire de Berkeley en Californie.

Mes remerciements vont aussi aux rapporteurs et aux membres de mon comité de thèse qui ont accepté d'évaluer ce travail de thèse : Lissy Coley, Terry Erwin, Vojtech Novotny, Claire Fortunel et Jérôme Orivel.

Je souhaite remercier chaleureusement de nombreux scientifiques avec qui j'ai eu la chance de collaborer durant ces trois années de recherche : Akito Kawahara, Luc Legal, Vincent Vedel, Mélanie Mc Clure et Mathieu Chouteau.

Je voudrais adresser mes plus sincères remerciements à deux amis et collègues qui ont vraiment compté dans ma formation de recherche, notamment pour les analyses statistiques : Irène Mendoza et C.E. Timothy Paine.

Mes remerciements vont à tous les membres de mon laboratoire d'Ecologie des communautés et notamment toutes les personnes qui m'ont aidé lors du travail de terrain, en Guyane : Jean-Yves Goret, Benoit Burban, Jocelyn Cazal, Anthony Percevaux et Xavier Leroy.

Je souhaite adresser toute ma reconnaissance et mon amitié aux membres de l'association entomologique SEAG (Société Entomologique Antilles-Guyane) pour m'avoir accueilli et aidé durant les travaux d'identification des insectes, et plus particulièrement Stéphane Brûlé, Julien Touroult, Yves Braet, Marc Tussac, Philippe Collet, Robert Constantin, Roland Lupoli et Mohamed Benmesbah. Votre soutien et votre aide m'ont été vitaux dans l'accomplissement de la partie entomologique de cette thèse. Je tiens à rendre hommage à mon ami et mentor, Frédéric Bénéluz, pour m'avoir accompagné dans ma formation sur les lépidoptères tropicaux.

Un grand merci à tous mes amis(e) avec qui j'ai partagé beaucoup de souvenirs en Guyane : Clément, Nolwenn, Sandra, Sophie, Anaïs, Marion, Fanny D., Fanny H., Emilien, Thomas P., Cyril, Lulu, Quentin, Julien, Ivan, Caroline, Benja, Thomas M., Lukas, Stefan, Santiago, Vincent, Carlos, Naly, et tous les autres... et au Pérou, Marcos, Elvis, Tracy, Seth, Marita, Milagros, Julio, Chevas, Victor, Pedro, et les communautés de PorVenir et de Jenaro Herrera pour leur accueil chaleureux, *y mi hermano* Italo Mesones, sans oublier le cœur de la troupe Wilou, dodo, Maria, Luc, Louise, Claire et Xav, Djé et Lucie toujours à mes côtés.

Je remercie Eléonore pour son soutien inconditionnel et ses encouragements à croire en mon travail et en ma passion.

Pour finir, je tiens à remercier mes parents et ma famille de m'avoir toujours soutenu et encouragé dans mon parcours académique atypique, et notamment dans mon choix de faire une filière environnement dès le plus jeune âge, en somme, le choix du cœur et de la passion. Sans votre aide, rien n'aurait été possible ! Je n'oublie pas ma famille irlandaise qui m'accompagne à chaque instant (*Éire I Mo Chroí*).

*A Léon-Paul et Jean-Jacques Lamarre,
Entomologistes passionnés*





Stéphane Brûlé[®]

Résumé

Les mécanismes à l'origine du maintien de la forte diversité locale des arbres des forêts tropicales humides constituent encore une énigme pour les scientifiques. Cette thèse a pour but d'étudier et de comprendre certains facteurs biotiques et abiotiques qui influencent l'assemblage des communautés des forêts tropicales humides d'Amazonie. A l'aide d'une approche empirique conduite dans les forêts tropicales de Guyane française et du Loreto au Pérou, de nombreuses expériences de terrain ont été mises en place dans le but d'apporter des éléments de réponse sur les mécanismes impliqués dans le maintien de la diversité des communautés d'arbres et d'insectes des forêts amazoniennes. Dans un premier temps, cette thèse permet de souligner l'importance des pressions biotiques exercées sur les communautés d'arbres. En effet, les communautés d'insectes peuvent influencer la composition des communautés d'arbres le long d'un gradient environnemental conduisant à des compromis entre la défense et la croissance. Ces compromis ou *tradeoff* permettent de maintenir la coexistence des espèces de forêts tropicales humides en favorisant la spécialisation des arbres à leur habitat (Chapitre 1, Annexe 3). Cependant, de nombreux facteurs peuvent engendrer des variations dans les compromis d'allocation exhibés par les plantes, ce qui peut compliquer la validité de ces résultats. Dans ce sens, nous avons souligné l'influence du rôle de la cascade trophique et l'existence chez certaines espèces d'arbres de stratégies d'évitement des insectes (Chapitre 2). Dans un second temps, nous avons montré que les filtres environnementaux et les distances géographiques favorisent un fort *turnover* de la composition des arthropodes des forêts tropicales (chapitre 3, Annexe 2). Les résultats de cette étude ont des implications fondamentales sur les mécanismes qui expliquent la structuration des communautés d'insectes herbivores. Nous avons souligné l'importance de l'interaction des communautés des insectes herbivores et de leurs plantes associées. De plus, des prédictions sont présentées sur le degré de spécialisation des insectes à leur plante-hôte (Annexe 3), notamment sur les implications possibles dans les compromis d'allocation chez les plantes. Finalement, des perspectives de recherche sont proposées en vue de poursuivre ces travaux de recherche, et notamment des extensions de mes expériences vers d'autres régions tropicales et tempérées et l'intégration de la phylogénie pour comprendre des mécanismes de coévolution entre communautés d'arbres et insectes. Nous proposons également une intégration des résultats de cette thèse dans les stratégies locales et régionales de conservation des forêts tropicales du bassin amazonien.



Abstract

The mechanisms underlying the maintenance of local diversity of trees in tropical rainforests remain under debate. This dissertation aims to study and understand some biotic and abiotic factors that may influence both tree and insect community assembly in lowland tropical forests of Amazonia. I used an empirical approach to study communities of trees and insects in tropical forests of French Guiana and Peru, to address the extent to which insect herbivores contribute to the turnover of tree species across strong environmental gradients. In Chapter 1, I studied how herbivorous insect communities can influence the composition of tree communities along an environmental gradient by reinforcing tradeoffs between defense and growth that promote habitat specialization (Chapter 1, Appendix 3). The complicated variation in the patterns of growth and defense from this study led me to pursue further observations of an alternative plant defense strategy of time-avoidance of herbivores, which I examined in detail in Chapter 2. I found evidence for coordinated leaf production in some tree species that was consistent with the satiation of herbivores, suggesting that multiple interactions between plants and their herbivores may be responsible for patterns of habitat specialization in trees. In the second part of the dissertation, I examined insect herbivore communities in detail to test for turnover in species composition across geographic and environmental gradients. In Chapter 3, I present evidence for substantial beta-diversity in arthropod communities throughout lowland Amazonian forests. In the discussion I propose research perspectives to complete this research, including the extension of observations to compare tropical and temperate regions and the integration of molecular phylogenetics information to study coevolution of plant lineages and their insect herbivores. I conclude with suggestions for the integration of the results of this thesis in local and regional strategies for the preservation and conservation of tropical forests in the Amazon basin.

Table des matières

Avant-propos	1
I – Introduction générale	3
1) Mécanismes à l’origine du maintien de la diversité des forêts tropicales.....	3
2) La diversité des insectes des forêts tropicales.....	7
3) Le degré de spécialisation des insectes herbivores	10
4) Les défenses des plantes	11
5) <i>Tradeoff</i> entre croissance et défense : l’hypothèse alternative	12
6) Biogéographie et environnement des forêts tropicales d’Amazonie	14
7) Les habitats forestiers d’Amazonie.....	16
II - Matériels et méthodes	18
III - Objectifs de la thèse	23
IV - Chapitre 1 : Herbivorie et spécialisation des arbres d’Amazonie : implication pour l’origine de la diversité <i>beta</i> des arbres tropicaux	26
V - Chapitre 2 : Stratégie de défense des plantes : comment les plantes peuvent échapper aux insectes phytophages ?	45
VI - Chapitre 3 : Structure et composition des communautés d’arthropodes des forêts tropicales humides : effet de l’environnement et des distances géographiques sur la distribution des communautés d’insectes tropicaux.	68
VII – Synthèse Générale	106
1) Spécialisation des arbres à l’habitat et stratégies de croissance et de défense anti-herbivores	107
2) Se défendre ou fuir ? Stratégie d’évitement des insectes herbivores.....	110
3) Le rôle du niveau trophique supérieur dans le <i>growth-defense tradeoff</i>	114
4) Influence de la variation des communautés d’arthropodes dans les forêts tropicales	117
5) La diversité des communautés d’arthropodes expliquée par la diversité des arbres en forêts tropicales ?.....	118

6) Le degré de spécialisation des insectes à leur plante-hôte influence les communautés d'arbres	121
VIII – Perspectives	123
1) Intégration des mesures de spécialisation des insectes à leurs plantes-hôtes	123
2) Vers une comparaison entre les régions tropicales et tempérées	125
3) Importance des processus évolutifs dans les interactions plantes-insectes.....	126
4) Vers une standardisation des collectes d'insectes en forêt tropicale	128
5) Conservation de la forêt tropicale d'Amazonie	130
IX – Conclusion	133
X – Annexes	134
XI – Bibliographie	197

Tables des figures

- **Figure 1.** Schéma des quatre principales composantes expliquant la diversité des arthropodes tropicaux
- **Figure 2.** Schéma conceptuel de l'hypothèse des compromis de croissance et de défense le long d'un gradient de ressource disponible
- **Figure 3.** Site et dispositif expérimental et photographies des trois habitats forestiers étudiés
- **Figure 4.** Schéma conceptuel des différents partitionnements géographiques et environnementaux qui peuvent influencer les assemblages des communautés d'insectes et de plantes
- **Figure 5.** Allocation dans les stratégies de défense et de croissance de deux écotypes de *Protium subserratum* des forêts argileuses (*terra firme*) et de sables blancs du Pérou
- **Figure 6.** Box plot représentant la distribution de trois familles de Coléoptères prédateurs entre les habitats et les pays. Nuage de points de la dissimilarité des communautés d'insectes prédateurs et des insectes phytophages
- **Figure 7.** Corrélation de la diversité locale des communautés de Nymphalidae et des arbres de la forêt amazonienne
- **Figure 8.** Abondance, distribution et niveau d'association des insectes herbivores à leur plante hôte, collectés sur quatre populations de *Protium subserratum*
- **Figure 9.** Forêt de sable blanc sur le site de Laussat en Guyane française
- **Figure 10.** Photographie de la technique du « *fogging* » en forêt tropicale
- **Figure 11.** Planche illustrant plusieurs familles d'arthropodes de différents groupes fonctionnels

Avant-propos

Comment tant d'espèces peuvent-elles coexister dans les forêts tropicales? Depuis l'avènement des premiers naturalistes et explorateurs, cette question fondamentale demeure toujours au cœur d'un débat scientifique majeur. Quand Charles Darwin (1845) a visité pour la première fois la forêt de l'est brésilien dans le cadre de son fameux voyage à bord du Beagle, il a déclaré :

« *When quietly walking along the shady path-ways, and admiring each successive view, I wished to find language to express my ideas. Epithet after epithet was found too weak to convey to those who have not visited the intertropical regions the sensation of delight which the mind experiences* ».

Darwin était abasourdi par ce qu'il voyait ou entendait et même par ce qu'il sentait. Suite à son voyage, il a rapidement été convaincu que toutes les espèces présentes ont évolué à partir d'espèces ancestrales. Ce fut l'émergence et la découverte des mécanismes de changement évolutif : la sélection naturelle. La théorie de l'évolution par sélection naturelle a également été soulignée, au temps des premiers naturalistes, par les différences de faune et de flore rencontrées entre les continents, résultat de différentes histoires évolutives. Un des premiers explorateurs de la forêt tropicale, Alexander von Humboldt, depuis considéré comme un des fondateurs de la biogéographie, sera le premier naturaliste à réaliser que les changements de climat selon l'altitude seraient inévitablement accompagnés de changements successifs dans la composition floristique et faunistique (Humboldt 1807).

Les forêts tropicales humides se démarquent des autres types d'écosystèmes terrestres par leur structure physique complexe et leur biodiversité souvent inégalée sur la planète (Mittermeier *et al.* 1998). La diversité locale des plantes dans les forêts tropicales humides peut regrouper plus de 300 espèces d'arbres à l'hectare, incluant des genres comprenant de nombreuses espèces qui coexistent. Une des questions centrales en écologie des communautés concerne donc la compréhension du « comment et du pourquoi » tant d'espèces apparentées coexistent au sein des forêts tropicales.

Les travaux menés pendant cette thèse s'inscrivent dans les thématiques de l'équipe Ecologie des communautés (UMR Ecologie des Forêts de Guyane) qui visent à comprendre les facteurs contribuant à la structure des communautés et des écosystèmes. Dans le cadre d'un projet NSF piloté par Chris Baraloto de l'UMR Ecofog et Paul Fine de l'Université de Berkeley, l'objectif a été, entre autre, d'intégrer une approche des communautés d'arthropodes dans les études déjà réalisées en écologie des communautés d'arbres. Cela représente une intégration innovante dans les thématiques de l'UMR de Kourou en étroite collaboration avec des entomologistes locaux et internationaux. Cette thèse s'attache à étudier les mécanismes qui peuvent améliorer notre compréhension de l'incroyable diversité des plantes et des insectes à l'échelle des communautés.

L'étude des interactions de ces maillons de la biodiversité terrestre aura pour objectif de proposer des idées et des concepts innovants sur l'organisation des communautés des forêts tropicales humides d'Amazonie. La mise en valeur des insectes dans ce travail de thèse permettra aux lecteurs de saisir toute l'importance de leur rôle dans les assemblages des communautés d'arbres tropicaux.

I- Introduction générale

Le biome des forêts tropicales humides représente l'écosystème terrestre le plus diversifié de la planète. La diversité végétale à l'échelle locale peut atteindre 300 espèces d'arbres par hectare (Gentry 1988, Valencia *et al.* 1994, Oliveira and Mori 1999). En forêt tempérée, on peut généralement rencontrer sur un hectare de forêt une richesse de l'ordre de 20 espèces d'arbres, soit jusqu'à 15 fois moins d'espèces. La diversité des arbres est également très forte à l'échelle régionale, avec des forêts tropicales humides pouvant souvent regrouper plus de 1000 espèces d'arbres sur une surface de 50 hectares (CTFS, Latham and Ricklefs, 1993), incluant des genres comprenant de nombreuses espèces qui coexistent (Wright 2002). Les plantes ne sont pas le seul groupe avec une telle diversité. Les insectes, les oiseaux et les amphibiens montrent également un maximum de diversité dans ces forêts humides (Kricher 2011). Il n'est donc pas surprenant qu'une des questions majeures en écologie des communautés soit « *pourquoi les forêts tropicales sont-elles si diverses?* ».

1) Mécanismes à l'origine du maintien de la diversité des forêts tropicales

Dans la première partie de l'introduction, nous présenterons certains mécanismes responsables du maintien de la diversité des forêts tropicales : les systèmes de coexistence stable, notamment les processus déterministes de la théorie des niches (le principe d'exclusion compétitive). Dans une seconde partie, les mécanismes de coexistence instable formulés dans la théorie neutre unifiée. Nous soulignerons enfin l'importance des ennemis naturels dans le maintien de la diversité des arbres par l'hypothèse de la prédation.

Les processus déterministes

La coexistence de tant d'espèces apparentées (i.e. lignée) pose un véritable challenge à la théorie de la niche qui prédit que chaque espèce occupe une niche unique (Hutchinson 1959). Différents modèles et hypothèses ont été proposés et testés pour expliquer l'assemblage des communautés. La théorie des niches de Hutchinson stipule que l'environnement local, c'est-à-dire toutes les dimensions comprenant les facteurs physiques et chimiques (température, humidité, salinité, concentration en oxygène) conditionnent la présence des espèces (niche fondamentale) mais que les interactions entre individus (i.e. proies et prédateurs) sont également primordiales dans le maintien spatial des espèces (niche réalisée).

La niche écologique représente donc l'utilisation globale qu'une espèce fait des ressources biotiques et abiotiques. Deux espèces ne pourront coexister dans une communauté si leur niche est identique ce qui implique l'élimination locale de certaines espèces ou l'évolution, par sélection naturelle, de l'une des espèces qui acquiert la capacité d'utiliser différentes ressources et donc de changer de niche. La notion des niches selon Hutchinson rassemble la totalité des relations qu'une espèce entretient avec les paramètres de son habitat et avec les autres espèces : ce principe est donc essentiel dans la dimension des niches des espèces (Begon 1996). La distinction entre la niche fondamentale et la niche réalisée permet donc d'introduire, dans l'étude de la coexistence des espèces, les phénomènes de compétition pour une ressource entre les espèces d'une communauté (Tilman 1982, Schoener 1986).

La compétition interspécifique a pu être démontrée par l'étude de deux espèces (ou plus) en quête de la même ressource, qui parfois peut être limitée. La mesure du degré à laquelle une espèce affecte négativement une autre espèce pour une ressource donnée est donc une mesure essentielle. Si les ressources ne sont pas limitées, il y a de fortes chances pour que celles-ci suffisent aux deux espèces, limitant donc la compétition. A l'inverse, le processus de l'exclusion compétitive favorisera l'établissement d'une espèce au détriment d'une autre si les ressources sont limitées. La subdivision ou le partitionnement des ressources permettra aux espèces de se spécialiser à un type de ressource. Il s'agit du mécanisme de partitionnement des niches (i.e. *niche partitioning*, Silvertown 2004). En effet, certaines études ont montré que sous l'effet de ce partitionnement de l'utilisation des ressources dans une communauté, les espèces deviennent de plus en plus spécialisées (Pianka 1973, Finke and Snyder 2008, Cavender-Bares *et al.* 2009). Ainsi, une des hypothèses expliquant la forte diversité des tropiques stipule qu'un fort degré de compétition entre espèces, dans le temps, résultera d'un partitionnement plus important des niches écologiques, induisant donc une plus forte spécialisation des espèces aux ressources.

Wright (2002) liste les principales hypothèses qui peuvent expliquer la coexistence des espèces d'arbres en forêts tropicales et présente les conditions requises pour la validité du principe d'exclusion compétitive. Nous recommandons la lecture de cette *review* pour de plus amples informations théoriques. Wright conclut son article en précisant que de nombreux mécanismes peuvent être mutuellement compatibles.

En écologie des communautés, l'étude des mécanismes régis par les processus déterministes définit que la communauté favorisera l'assemblage des niches écologiques. La diversité des organismes, plantes ou insectes, est donc prédite de varier le long de gradient environnemental (Chase and Myers 2011). Sous l'influence de processus neutralistes ou stochastiques, les variations spatiales de la diversité seront dictées par les limites de dispersion des organismes, ainsi d'effet d'un filtrage environnemental y est exclu (Hubbell 2001).

La théorie neutre

Une hypothèse alternative aux théories déterministes est la théorie neutraliste dite stochastique, développée par Stephen P. Hubbell (2001). Elle stipule que les espèces seraient fonctionnellement équivalentes, c'est-à-dire neutres en termes d'interactions interspécifiques. La diversité augmenterait par un afflux graduel d'espèces à travers de mécanismes d'immigration ou de spéciation. Ainsi, l'extinction serait trop faible pour équilibrer le gain de biodiversité. Cette théorie de coexistence instable définit donc que la distribution des espèces serait spatialement maintenue par des mécanismes aléatoires (Wright 2002). Le maintien des espèces ayant les mêmes probabilités de reproduction, de dispersion, de survie et d'extinction serait exclusivement restreint par des limites de dispersions des arbres (i.e. *dispersal limitation*) et une stochasticité démographique des individus à l'échelle locale (Hubbell 2001, Chave 2004, 2008).

La théorie neutre challenge donc la vision largement répandue que les différences de niches écologiques entre espèces expliquent le mieux les *patterns* de l'assemblage spatial des communautés. Sous l'influence de processus neutralistes ou stochastiques, les variations spatiales de la diversité seront dictées par les limites de dispersion des organismes. L'effet d'un filtrage environnemental y est exclu (Hubbell 2001). De nombreux auteurs reconnaissent un certain paradoxe en ce qui concerne les conditions dans lesquelles les forces des mécanismes déterministes (niche) ou stochastiques (neutre) interagissent pour l'assemblage des communautés, entretenant ainsi un large débat chez les écologistes. L'assemblage des communautés a été depuis reconnu comme étant influencé par un mélange complexe de processus qui agissent simultanément (Cavender-Bares *et al.* 2009, Leibold *et al.* 2010).

Le rôle des ennemis naturels dans la maintenance des forêts tropicales humides

Les insectes phytophages constituent avec leurs plantes-hôtes et leurs ennemis naturels (i.e. niveau trophique supérieur) jusqu'à 75% des espèces sur la planète (Strong *et al.* 1984, Price 2002). Ils sont abondants dans tous les écosystèmes terrestres où les plantes sont présentes. Depuis l'époque de Darwin, les naturalistes ont reconnu que les insectes herbivores avaient une influence primordiale dans le fonctionnement des écosystèmes et pouvaient favoriser la diversité des espèces végétales (Ehrlich and Raven 1964). Les arthropodes favorisent de nombreux processus importants dans les écosystèmes (Didham *et al.* 1996). En effet, les insectes ne sont pas juste numériquement plus diversifiés et abondants, ils accomplissent également de très nombreux rôles fonctionnels à l'exemple de l'herbivorie, de la prédation, du parasitisme, de la décomposition de la matière organique ou encore de la pollinisation (Speight *et al.* 2008).

Les effets de densité-dépendances négatives

De nombreuses études récentes ont confirmé le rôle proéminent des ennemis naturels dans le maintien de la diversité et de l'abondance des arbres tropicaux via les effets de densité-dépendance négative lors du recrutement des plantules à l'échelle locale (Comita *et al.* 2010, Mangan *et al.* 2010, Paine *et al.* 2012, Terborgh 2012). Une des hypothèses la plus répandue définit un exemple spécifique de ces effets de densité-dépendance négative ; il s'agit de l'hypothèse nommée *Janzen-Connell*. Elle postule que les insectes spécialistes réduiront le recrutement de plantules à proximité d'adultes conspécifiques (Janzen 1970, Connell 1971). L'établissement des plantules sera donc plus limité à proximité de l'arbre parent de la même espèce dû à la présence d'insectes herbivores et pathogènes spécialisées à cette espèce. L'effet néfaste de ces insectes spécialistes est donc un des mécanismes qui explique la réduction de la croissance et de la survie des juvéniles de la même espèce (i.e. conspécifique).

Les ennemis naturels causent la mortalité des plantules de la même espèce qui s'établissent au voisinage de l'arbre parent car il y a, *i*) une plus forte chance de rencontrer des herbivores dans cette zone, et *ii*), une faible probabilité de survie quand des insectes spécialistes à cette plante hôte sont rencontrés (Augsburger and Kelly 1984). Le modèle prédit donc que la diversité des arbres sera grande à cause des interactions de densité-dépendances entre les arbres et leurs pathogènes (Augsburger 1983) et/ou herbivores (Condit *et al.* 1992).

L'incidence de ce *feedback* négatif pourra donc fournir un avantage de recrutement localisé pour les juvéniles d'autres espèces (Mangan *et al.* 2010), favorisant ainsi la diversité locale des arbres. Il s'agit d'un modèle dit '*top-down*' où l'intervention des consommateurs primaires (i.e. les insectes) et des pathogènes est essentielle dans le maintien de la diversité du niveau trophique inférieur, les plantes.

2) La diversité des insectes des forêts tropicales

En forêt tropicale humide, l'estimation établie est que seule 30% des insectes sont actuellement décrits. À ce jour, environ 1.7 millions d'espèces sont taxonomiquement décrites (Speight *et al.* 2008) et les deux tiers de cette biodiversité sont supposés être des arthropodes. Les études les plus récentes estiment la diversité globale des insectes entre 4 et 8 millions d'espèces (Gaston 1991, Hammond 1992, Stork 1993, Odegaard 2000, Novotny *et al.* 2002, May 2010, Hamilton *et al.* 2010). Nous savons aussi que la plupart des espèces multicellulaires sont des arthropodes tropicaux associés à des plantes-hôtes (Price 2002) et que la diversité régionale de la majorité de ces espèces est plus forte sous les tropiques (exception pour les Aphididae et les Symphyta; Dixon *et al.* 1987, Gaston and Williams 1996).

Composantes de la diversité des communautés d'arthropodes

Le concept des niches appliqué aux insectes est plus complexe que pour les plantes notamment parce que ces organismes exploitent une myriade de niches écologiques dans une grande majorité des écosystèmes de la planète (Speight *et al.* 2008). La théorie des niches et la compétition interspécifique sont liées par le principe que deux espèces ne devraient pas être capables de coexister si leurs niches sont identiques (Gause 1935). Ainsi, l'importance de l'hétérogénéité spatiale de l'environnement qui représente la gamme des ressources disponibles pour les insectes (arbres morts et vivants, micro-habitats, litières...) est cruciale dans la structuration de l'assemblage des insectes. Les facteurs qui influencent les communautés d'insectes à une échelle régionale sont sources de débats et les données empiriques qui comparent les communautés d'insectes entre des régions tropicales avec différentes histoires géo-climatiques sont rares voire inexistantes.

Quatre principales composantes des processus à l'origine du maintien de la diversité des arthropodes ont été récemment identifiées en forêt tropicale (Fig.1, Lewinsohn and Roslin 2008). Deux composantes seront principalement abordées durant cette thèse, la composante A, une forte diversité des plantes-hôtes et la composante D, une forte diversité *beta* des insectes. La figure 1 présente chacun des mécanismes pouvant expliquer la forte diversité des insectes en forêts tropicales. Afin de déterminer si la diversité d'insectes herbivores augmente avec la diversité des arbres (composant A, Fig.1), les auteurs ont compilé 31 études portant sur la corrélation entre la richesse des espèces d'insectes herbivores et leurs plantes-hôtes. Leur conclusion suggère que la diversité des insectes herbivores est significativement corrélée à une diversité en plantes, notamment dans les zones à forte diversité de plantes. De plus, les auteurs, après avoir intégré deux descripteurs méthodologiques à leur modèle, ont rappelé la grande influence des aspects méthodologiques et le fait que les *patterns* détectés peuvent être affectés par le type d'échantillonnage choisi.

La composante D ou une forte diversité *beta* définit une forte variation entre les communautés locales d'insectes collectés sur différents sites. Des études basées sur la spécialisation des insectes à leurs plantes-hôtes ont pu démontrer que le *turnover* de la composition des communautés d'insectes herbivores est affecté par la structure et le type d'habitat (Novotny *et al.* 2005, Singer and Stireman 2005). De plus, la diversité *beta* des insectes herbivores tropicaux a été examinée le long de gradients altitudinaux (Brehm and Fielder 2003, Rodriguez *et al.* 2010) et latitudinaux (Dyer *et al.* 2007) avec une variation considérable dans la composition de la végétation. Ces études ont montré, quant à elles, un fort *turnover* de la diversité des insectes entre les sites à différents types de végétation (Novotny *et al.* 2005, Odegaard 2006, Beck *et al.* 2007). Cependant, des résultats contrastés ont été trouvés dans d'autres régions tropicales. Une faible diversité *beta* des insectes suggère que le nombre d'insectes qui coexistent localement (diversité *alpha*) représente une forte proportion de la diversité régionale des espèces (diversité *gamma*) (Novotny *et al.* 2007). Novotny et Weiblen (2005) ont expliqué un faible *turnover* des insectes sous les tropiques par le fait que de nombreux herbivores sont spécialisés au niveau du genre ou de la famille plutôt qu'au niveau de l'espèce (Novotny *et al.* 2002, voir section suivante) et que de nombreux genres de plantes sont largement distribués sur une large échelle en forêt tropicale (Pitman *et al.* 1999, Condit *et al.* 2002).

Le degré de spécialisation des insectes à leurs plantes-hôtes et la diversité *beta* des plantes sont donc identifiés comme des points fondamentaux interagissant explicitement dans le maintien de la diversité des insectes herbivores (également présenté Fig. 1B et C). Par exemple, si l'assemblage des herbivores sur deux régions différentes soutenait le même degré de spécialisation à leur plante-hôte, les différences régionales dans la composition des plantes-hôtes devraient également entraîner des différences dans la diversité *beta* des insectes herbivores (Lewinsohn and Roslin 2008).

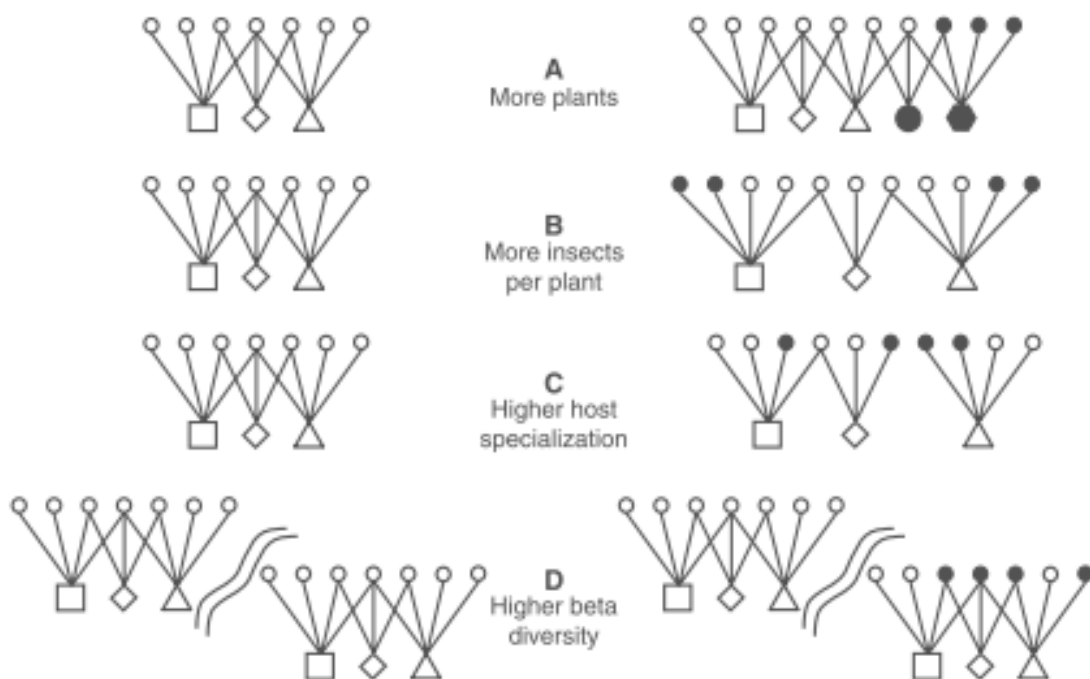


Figure. 1 Schéma des quatre principales composantes expliquant la diversité des arthropodes tropicaux (Tiré de Lewinsohn et Roslin 2008).

La diversité des herbivores est représentée schématiquement par les cercles et les liens avec leurs plantes-hôtes par des lignes. Chaque symbole représente une espèce différente. Les espèces herbivores peuvent avoir plusieurs hôtes, comme indiqué par le croisement des lignes. Pour chaque *pattern*, un assemblage de référence est affiché sur la gauche et l'assemblage le plus diversifié sur la droite. Les différences sont identifiées par des symboles pleins en noir. Les *patterns* contribuant à la diversité en zone tropicale sont les suivants: (A) plus d'espèces de plantes-hôtes *per se.* ; (B) plus d'espèces herbivores par plante ; (C) similitude des herbivores entre les plantes-hôtes, équivalent à plus de spécialisation à l'hôte ; (D) *turnover* des espèces herbivores élevées sur la même plante-hôte entre localités. De manière conceptuelle, Lewinsohn and Roslin (2008) présente, pour chaque composante, un assemblage de référence à gauche et un assemblage plus diversifié à droite. Les différences significatives entre les deux assemblages, c'est-à-dire l'influence de chacun des processus, sont indiquées avec des symboles en gras.

3) Le degré de spécialisation des insectes herbivores

D'une part, les stratégies de défense constituent des pressions de sélection qui affectent les populations d'insectes phytophages ; d'autre part, les insectes herbivores ont développé des mécanismes pour contourner ces défenses (Schoonhoven *et al.* 2005). Cette coévolution entre insecte herbivore et plante hôte se résume donc par une suite de défenses physiques et/ou chimiques employées par les plantes-hôtes et des adaptations morphologiques et/ou physiologiques des insectes pour contourner ou détoxifier ces défenses (Ehrlich and Raven 1964). Entre différentes espèces d'insectes, les niveaux de spécialisation peuvent donc être variables dans l'espace. Les écologistes débattent sur le degré auquel les communautés d'insectes tropicaux exhibent une plus forte spécialisation par rapport aux insectes des zones tempérées (Dyer *et al.* 2007). Cette notion de spécialisation reste compliquée à définir en forêt tropicale, notamment à cause de l'absence de connaissance sur les communautés d'insectes.

Récemment, les connaissances sur la spécificité à la plante-hôte ont été améliorées grâce aux études basées sur le régime alimentaire et/ou à des essais d'élevages (Janzen 1988, Marquis 1991, Basset and Novotny 1999, Novotny *et al.* 2002, Novotny and Basset 2005). D'une manière générale, les études ayant estimé le niveau de spécialisation des insectes en forêt tropicale montrent qu'un très faible nombre d'insectes semblent être monophages, c'est-à-dire associés à une espèce de plante en particulier (Basset 1996, Novotny *et al.* 2002, Weiblen *et al.* 2006, Whitfeld *et al.* 2012).

Dans une communauté d'arbres donnée, plus le degré de spécialisation des insectes sera élevé, c'est-à-dire avec de nombreuses espèces d'insectes spécialistes, plus la variation spatiale des arbres sera forte (i.e. diversité *beta*). Un exemple : nous trouvons une importante diversité *beta* des arbres tropicaux entre différents sites ou régions (Condit *et al.* 2002). Si toutes les espèces d'insectes étaient monophages (i.e. forte spécialisation à leur plante-hôte), le *turnover* des herbivores serait similaire ou même plus fort que le *turnover* de leur plante hôte (forte diversité *beta* des plante-hôtes). A l'inverse, si les communautés d'insectes généralistes, ayant une capacité de se nourrir sur un grand nombre d'espèces d'arbres, dominaient, nous trouverions un faible *turnover* de la composition des communautés d'insectes. La structuration et l'assemblage des communautés de plantes et d'insectes herbivores seraient donc influencés par le degré de spécialisation des insectes à leur plante-hôte. La diversité *beta* des insectes phytophages semble donc intimement liée à la variation spatiale du cortège de plantes-hôtes (Odegaard 2000).

4) Les défenses des plantes

Les insectes herbivores ont un impact majeur sur le *fitness* des plantes. En effet, les plantes ne peuvent se battre ou fuir les insectes herbivores. Certaines espèces possèdent un long temps de génération et un faible taux de renouvellement, ce qui apparaît comme un désavantage au regard des insectes. Ces derniers sont capables de s'adapter rapidement à des changements de conditions du fait de leur petite taille et de leur temps de génération de courte durée combinés à une capacité de reproduction rapide (Schoonhoven *et al.* 2005). En moyenne, plus de 10% de la production annuelle des plantes d'une communauté naturelle peut être consommé par les insectes herbivores (Coley *et al.* 1985). Les insectes exercent donc une forte influence sur les plantes, par une augmentation de leur mortalité et par la diminution de la biomasse qui aurait pu être allouée pour la croissance ou la reproduction. Il n'est donc pas surprenant que les plantes aient évolué un extraordinaire panel de défenses anti-herbivores (Coley *et al.* 1986, Becerra 2003, 2007, Hanley *et al.* 2007).

Dans la littérature, de nombreuses études ont permis de comprendre à quel point les défenses des plantes sont efficaces. Hanley *et al.* (2007) ont conceptualisé trois catégories ou types de défenses. Les défenses dites chimiques peuvent impliquer la production d'une variété de métabolismes secondaires (Hartmann 1996), de type phénoliques, terpènes et d'alcaloïdes (voir Schoonhoven *et al.* 2005). Les défenses structurales représentent tous les traits morphologiques ou anatomiques qui peuvent dissuader les insectes de les consommer (épines, trichomes, pubescence, sclerophylly...voir Hanley *et al.* 2007) ; on peut également trouver les termes de défenses physiques dans la littérature. Enfin, les défenses dites phénologiques se définissent par de rapides *turnover* des organes, une rapide expansion des feuilles (voir Coley and Barone 1996) ou encore un synchronisme de la production foliaire entraînant un évitement des herbivores dans le temps (Aide 1988, 1993).

La plupart des modèles théoriques qui adressent l'étude des variations interspécifiques dans la défense assument que la sélection naturelle a optimisé les investissements dans la défense pour que les bénéfices pour la plante soient plus importants que les coûts (Feeny 1976, Coley *et al.* 1985, Crawley 1985). Les arbres des forêts tropicales possèdent une diversité de défenses plus importante que les arbres des forêts tempérées (Coley and Aide 1991). Certains auteurs ont donc logiquement suggéré qu'un plus grand investissement dans la défense contre les insectes est une réponse évolutive aux attaques généralement intenses des herbivores (Coley and Barone 1996).

La coévolution plante-insecte herbivore est donc identifiée comme le majeur facteur responsable de la diversité des composés chimiques des plantes (Ehrlich and Raven 1964, Becerra 2006).

5) *Tradeoff* entre croissance et défense : l'hypothèse alternative

Un compromis ou *tradeoff* écologique se produit quand une plus forte valeur sélective (i.e. *fitness*) d'une espèce sous un type de condition cause une réduction de *fitness* sous une condition différente (Mc Arthur and Levins 1964). En d'autres termes, il s'agit d'un compromis qui peut modifier les performances d'une espèce à travers différentes conditions environnementales. Un bon exemple concerne les espèces d'arbres des forêts tropicales qui se développent sur une myriade de types de sols sur lesquels de nombreuses espèces de plantes se sont adaptées à des conditions édaphiques particulières (Phillips *et al.* 2003, Russo *et al.* 2005, Paoli *et al.* 2006, Baraloto *et al.* 2007).

Par exemple, les forêts de sables blancs, très pauvres en nutriments et concentrées en acide et aluminium, sont caractérisées par une végétation unique et un niveau de spécialisation à l'habitat inégalé (Fine *et al.* 2006, 2010). La théorie tend à valider l'importance des facteurs édaphiques pour la performance d'une espèce. Janzen (1974) a été le premier à reconnaître que le principal facteur contraignant une plante à pousser sur du sable blanc était la pression des insectes herbivores plutôt que l'incapacité des plantes à croître durablement sous des conditions de faibles ressources. Fine *et al.* (2004) ont testé expérimentalement cette hypothèse et ont mis en évidence que les insectes herbivores (ou pathogènes) influençaient la diversité des forêts tropicales humides en contribuant à la spécialisation des espèces à leur habitat. Ce principe est connu actuellement sous le nom de '*Growth-defense tradeoff*' (Fine *et al.* 2004, 2006).

La pression des insectes phytophages sur leurs plantes-hôtes demeure constante et cet effet mesurable est très intense en forêt tropicale humide (Coley and Kursar 2003). Au stade de jeunes feuilles, où la teneur en eau et en azote est la plus forte, les plantes sont très vulnérables aux attaques des phytophages (Aide 1993). Elles ont donc développé de nombreuses stratégies de défense contre les herbivores (Grimes *et al.* 1968, Rhoades 1979, Coley *et al.* 1985, Herms and Mattson 1992, Agrawal and Fishbein, 2006).

La théorie de défense des plantes prédit que, dans les habitats à faible ressources disponibles (principalement nutriment et eau), l'impact des insectes herbivores serait d'autant plus élevé étant donné le fort coût de remplacement du tissu végétal (Fig. 2). Ces espèces à croissance lente investissent donc plus d'énergie dans la défense contre les herbivores du fait de l'impossibilité pour elles d'allouer simultanément des ressources pour la croissance et la défense (Coley *et al.* 1985). Les espèces d'arbres dans les habitats à forte ressources disponibles sont supposées investir plus dans la croissance avec un plus fort *turnover* de leurs organes, au détriment de la défense (Fig. 2). L'impact des herbivores sur les espèces à croissance rapide allouant leur ressource pour la croissance serait donc plus fort que sur les espèces à croissance lente investissant dans les défenses anti-herbivores (Fine *et al.* 2006, Lamarre *et al.* 2012).

Le long de forts gradients environnementaux (i.e. habitats contrastés en ressources), les traits exprimés par les espèces sont supposés être convergents au sein du même habitat et divergents entre habitats (Ackerly *et al.* 2006). L'étude de la façon dont les compromis influencent l'assemblage des espèces au sein d'un habitat ainsi qu'entre habitats est essentielle dans la compréhension « du pourquoi et du comment » tant d'espèces apparentées coexistent dans les régions tropicales, ainsi que dans l'appréciation de la contribution de la diversité *beta* à la diversité généralement élevée des forêts tropicales (Gentry 1986, 1988, Condit *et al.* 2002). Ces compromis ou *tradeoff* d'allocation des ressources entre la croissance et la défense anti-herbivores peuvent expliquer des performances différentes dans des habitats contrastés (*Growth-defense tradeoff*; Coley *et al.* 1987, Marquis 2004, Fine *et al.* 2004). A cette condition, les insectes herbivores influencent la spécialisation des arbres à leur habitat et favorisent la diversité *beta* des arbres tropicaux.

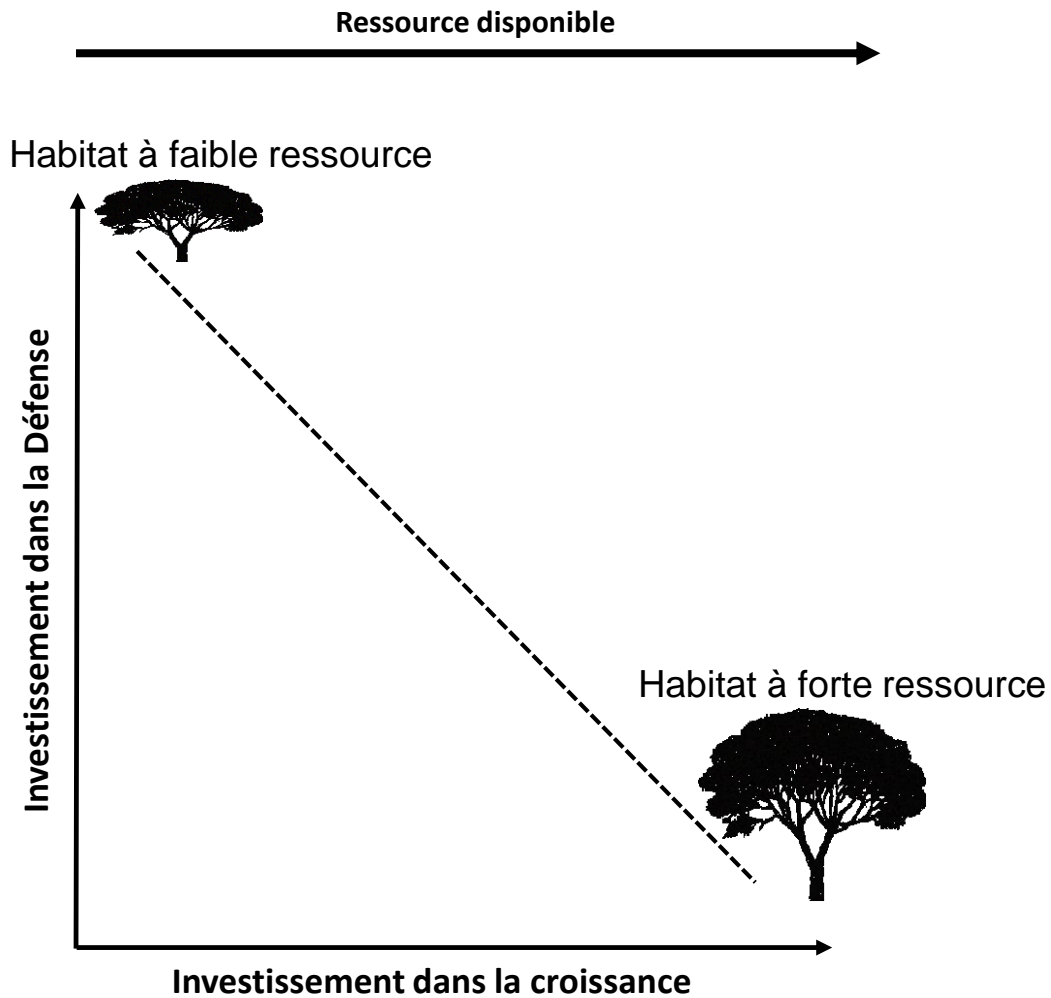


Figure 2. Schéma conceptuel de l'hypothèse des compromis de croissance et de défense le long d'un gradient de ressource disponible

6) Biogéographie et environnement des forêts tropicales d'Amazonie

Contexte paléo-climatologique du bassin amazonien

Le bassin amazonien couvre une surface de plus de 6.8 millions km² de forêt tropicale humide. Cet écosystème terrestre soutient sans nul doute la plus grande biodiversité de la planète (Hoorn 1993). L'évolution du complexe géologique et paléo-climatique a été, en partie, causée par l'émergence de la chaîne Andine. Le soulèvement des Andes dans la partie centrale et nordique a été causé par une subduction le long de la plaque pacifique pendant le paléogène (65 à 34 millions d'années, voir Poulsen *et al.* 2010). Au fur et à mesure de son évolution, la chaîne des Andes se forme. Il en résulte un changement drastique du climat régional et une augmentation conséquente des régimes de pluies.

Cette période de l'histoire de l'Amazonie donna naissance à de nouveaux environnements aquatiques qui ont drainé une gigantesque quantité de nutriments. Cette période est appelée le Pebas (Hoorn 2006). Il en résultera une rapide diversification des espèces d'invertébrés, de mollusques, d'ostracodes ainsi que de reptiles et d'amphibiens. De plus, des études ont pu mettre en évidence que l'histoire géologique du bassin de l'Amazonie, impliquant le soulèvement des Andes, les incursions marines ainsi que d'importants changements fluviaux a engendré une forte hétérogénéité environnementale dans cette région (voir Hoorn *et al.* 2010). Les scientifiques ont compris que l'évolution du climat de cette période avait eu un large impact sur l'évolution du paysage actuel de l'Amazonie (Poulsen *et al.* 2010, Hoorn *et al.* 2010). Sur une large échelle de temps, ces variations de climat peuvent avoir une influence importante sur les gradients actuels de diversité en Amazonie (ter Steege *et al.* 2010). Une considération de l'évolution du bassin amazonien nous paraît donc cruciale dans la compréhension des mécanismes d'évolution de la biodiversité.

De chaque côté de l'Amazonie... Son histoire

La comparaison des patrons régionaux de diversité entre différentes formations géologiques et édaphiques du bassin amazonien a montré que la plus forte diversité de mammifères terrestres et d'amphibiens se trouve sur les sols d'Amazonie occidentale (e.g. augmentation en éléments nutritifs au cours du Néogène, voir Quesada *et al.* 2009). En effet, ces sols présentent une concentration en nutriments beaucoup plus élevée que les sols plus anciens et érodés de l'est amazonien (e.g. plateau des Guyanes) expliquant, en partie, la distribution actuelle des organismes de la forêt amazonienne.

La productivité des forêts et leur dynamique sont également plus importantes sur les sols de l'ouest amazonien (ter Steege *et al.* 2006), suggérant que la composition du substratum rocheux, la diversité et la productivité de l'écosystème sont interdépendants. La disponibilité des nutriments et l'hétérogénéité des habitats sont donc des facteurs primordiaux dans la compréhension de la diversité amazonienne et de son évolution. Hoorn *et al.* (2010) concluent que des recherches futures seront nécessaires pour comprendre les mécanismes qui sous-tendent l'assemblage et l'évolution de la biodiversité amazonienne, et notamment à travers l'étude des deux interfaces paléo-climatiques des forêts de l'ère du cénozoïque (ouest) et du cratonique (est). Le bassin amazonien et son paysage sont le résultat d'une histoire géologique qui a engendré la plus forte diversité en arbres au monde (Gentry 1988, Hubbell *et al.* 2008).

L'analyse de sept inventaires forestiers a montré que deux principaux gradients influençaient la composition des arbres en Amazonie ; un premier qui reflète la fertilité des sols, avec à l'est des sols plus anciens et érodés ayant une plus faible fertilité (e.g. plateau des Guyanes) ; et un second qui consiste en un gradient de saisonnalité, avec des longueurs de saison sèche variables d'est en ouest (voir ter Steege *et al.* 2006). Ce *pattern* a également été mis en évidence par Condit *et al.* (2002) démontrant qu'un plus grand *turnover* de la composition floristique des forêts de Panama est expliqué par une plus grande hétérogénéité des sols et des climats en comparaison aux forêts d'Equateur et du Pérou. Nous présenterons donc l'importance de cette hétérogénéité environnementale dans la composition des habitats forestiers présents en Amazonie (Gentry 1988, Fine *et al.* 2010, Baraloto *et al.* 2011).

7) Les habitats forestiers d'Amazonie

Dans les basses terres de la forêt amazonienne, nous dénombrons trois principaux habitats forestiers (Wittmann *et al.* 2006). L'habitat dominant, certainement le plus étudié, est la forêt argileuse de *terra firme* (ci-après TF). Ces forêts possèdent une grande disponibilité en nutriments souvent variables dans l'espace (Quesada *et al.* 2009). Elles arborent une composition et une structure floristique dense et diverse avec certains arbres de grandes tailles, pouvant atteindre 50 mètres de hauteur (Pitman *et al.* 2001). Ce type de forêt de *terra firme* représente l'habitat le plus dominant avec une surface d'environ 80% de la surface totale d'Amazonie (ter Steege *et al.* 2000). Cet habitat forestier supporte également les communautés d'arbres les plus diverses de la planète (Valencia *et al.* 1994).

Adjacentes aux forêts de *terra firme*, les forêts sur sable blanc (ci-après WS) sont souvent distribuées sous forme d'îles-forêts (ter Steege *et al.* 2000, Fine *et al.* 2005). Ces habitats sont considérés comme des habitats à faible ressources disponibles (eau et nutriment) où seules les espèces à croissance lente seront favorisées. Une plus grande longévité des feuilles qui indique un plus grand conservatisme des tissus a également été démontrée (Janzen 1975). Présents au Pérou et en Guyane, les forêts de sable blanc possèdent une composition et une structure végétale unique avec de nombreuses espèces endémiques (Fine *et al.* 2010). Ces forêts atypiques couvrent une surface de 5 à 10% de la surface totale du bassin amazonien (ter Steege *et al.* 2000). Ces forêts arborent une composition végétale distincte mais moins diverse que celles rencontrées en forêt de *terra firme*.

En Guyane, nous trouvons un autre type de forêt de sable blanc sur les montagnes de quartzique. Les connaissances de ces forêts sont encore restreintes, notamment en ce qui concerne les communautés d'insectes. Principalement situées dans le massif de la Petite Montagne Tortue (e.g. Régina), leur composition végétale est apparentée à la forêt de sable blanc de l'ouest guyanais. Elles se localisent généralement sur les crêtes ou les pentes des montagnes de l'est, entre 200 et 400 mètres d'altitude.

Le dernier type d'habitat forestier d'Amazonie est la forêt saisonnièrement inondée (ci-après SF, voir Prance 1979 pour plus de détails). Ces forêts supportent un niveau d'eau qui ne descend jamais en dessous de 50 cm de profondeur et dont les sols de surface restent souvent submergés pendant les périodes de fortes précipitations. Nombreux sont les arbres qui se sont adaptés à pousser dans de fortes conditions d'anoxie. Ce milieu extrême se caractérise par une structure et une composition végétale assez diverses, une fertilité du sol moyenne à forte et un niveau de stress abiotique élevé (Wittman *et al.* 2006). Plusieurs sous-types de forêts de bas fond sont toutefois présents en Amazonie (Prance 1979). Nous généraliserons dans cette thèse les forêts des bas-fonds comme des forêts soumises à un effet variable de l'inondation, dans les zones à faible topographie pour la Guyane (e.g. sous influence de la saisonnalité) et près des rivières ou proche des lits des majeurs bassins fluviaux au Pérou, où l'influence des niveaux des fleuves conditionne l'inondation de ces forêts.

Chacun de ces trois types d'habitats abrite une composition floristique unique (Fine *et al.* 2010, Wittmann *et al.* 2010) et a des propriétés structurales et une composition spécifique unique (Baraloto *et al.* 2011). En raison de la propension des espèces spécialistes à un habitat spécifique, une forte diversité *beta* des arbres a été signalée (Baraloto *et al.* 2007, Fine *et al.* 2010). De plus, une récente étude sur la biomasse de carbone a montré un fort contraste dans la biomasse aérienne entre ces trois habitats forestiers (Baraloto *et al.* 2011).

II – Matériels et méthodes

Les sites d'études

Cette recherche se base sur un dispositif de parcelles installé dans le cadre du projet AmaLin (NSF DEB-0743800): '*Habitat specialization and the community assemblage of Amazonian tree lineages*'. Ce dispositif a permis d'établir 74 parcelles forestières permanentes dans le nord du Pérou (Loreto) et en Guyane française ce qui représente une surface de 2500 Km² de forêt amazonienne (Fig. 3). Les deux sites d'études au nord du Pérou se situent dans la région amazonienne du Loreto : Por Venir dans la réserve nationale Allpahuayo-Mishana (environ 50 Km au nord-ouest d'Iquitos ; 85°46'S, 053°12'W) proche du fleuve Rio Nanay et le site de Jenaro Herrera sur le fleuve Ucayali (environ 150 Km au sud d'Iquitos ; 84°58'S, 059°8'W). Comme on peut observer sur la figure 3, les deux sites d'études se situent de chaque côté du fleuve Amazone, avec Jenaro Herrera au Sud, et Por Venir au nord. Dans la région nord du Pérou, les précipitations sont irrégulières avec un régime de pluie variable qui ne présente pas de saisonnalité marquée comme dans les régions orientales d'Amazonie (Marengo 1998).

En Guyane, les sites se situent sur la Petite Montagne Tortue dans la région de Régina à l'est (04°19'N, 052°14'W, précipitation annuelle ~ 3900 mm) et Laussat dans le secteur de Mana à l'ouest du département de Guyane française (05°28'N, 053°35'W, ~ 2600 mm). Le site de Laussat se trouve au cœur d'une zone protégée sous la juridiction d'un arrêté préfectoral de protection de biotope. La forêt de Guyane est soumise à un climat tropical influencé par des régimes de pluies et des variations de températures entre les saisons. La saisonnalité annuelle de la Guyane est contrôlée par la Zone Intertropicale de Convergence (ZIC). Ces masses d'airs se déplacent au cours de l'année et provoquent une grande saison des pluies entre mi-novembre et avril entrecoupée d'une petite saison sèche en mars (Wagner 2011). Une grande saison sèche entre la mi-août et la fin novembre marque les mois les plus secs avec des précipitations mensuelles souvent inférieures à 50 mm de pluie (Bonal *et al.* 2008).

Les différences de climat entre la Guyane et le Pérou sont donc très prononcées. Les implications d'une saisonnalité marquée (Guyane) ou non (Pérou) seront prises en compte dans tous les travaux réalisés pendant cette thèse. Dans chaque pays, les sites d'études, séparés par au moins 50 km, sont choisis pour représenter de nombreuses répétitions des trois principaux habitats forestiers précédemment présentés.

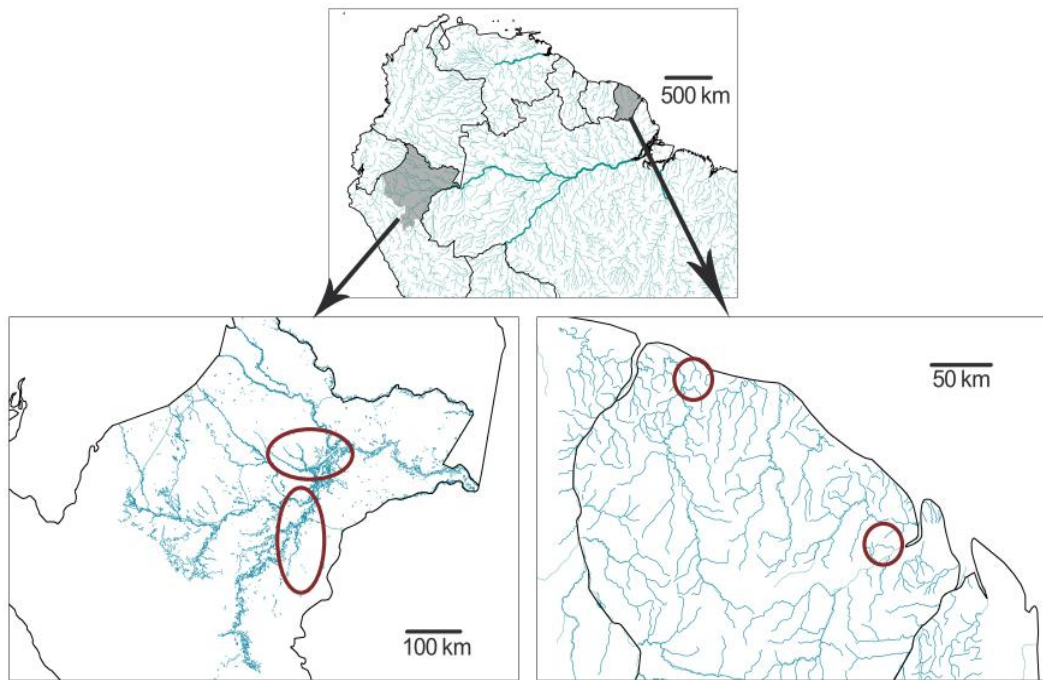


Figure 3: Site, dispositif expérimental et photographies des trois habitats forestiers étudiés.

En haut, la carte du nord de l'Amérique du sud et du bassin amazonien. Les parties coloriées en gris représentent la Guyane française à l'est et la région Loreto au Pérou à l'ouest du bassin de l'Amazone. Les sites d'études sont entourés par un cercle rouge dans chaque région. Les trois photographies représentent les habitats forestiers étudiés, de gauche à droite : les forêts de *terra firme* (Laussat, Guyane française), les forêts saisonnièrement inondées et les forêts de sable blanc (Petite Montagne Tortue, Guyane française).

Les parcelles forestières

Le dispositif du projet AmaLin a permis d'établir une répétition de parcelles dite Gentry (Philips *et al.* 2003), qui ont été modifiées pour obtenir une surface inventoriée équivalente à 0.5 ha de forêt tropicale (Baraloto *et al.* 2012). Ce protocole consiste en dix transects d'une longueur de 50 mètres. Les parcelles représentent une surface d'un périmètre de 200 x 100 mètres de forêt (i.e. 2 hectares). Son *design* a pour but d'optimiser les mesures sur la diversité spécifique et la biomasse aérienne des arbres tropicaux (Baraloto *et al. sous presse*).

D'autres mesures ont été effectuées dans le cadre du projet, notamment les traits fonctionnels des arbres et leurs feuilles, tiges, troncs et racines (Fortunel *et al.* 2012). Les déterminations des arbres utilisés pour cette thèse correspondent soit au niveau de la famille (99.8% des individus), au niveau du genre (94.6%) soit à une classification par morphoespèce pour 87.2% des individus, avant une validation au niveau de l'espèce pour la mise en collection en herbier. Un extrait fertile ou non de chaque spécimen a été déposé à l'herbier de Cayenne (CAY) et au muséum d'Iquitos au Pérou (AMAZ). De nombreux détails complémentaires sur la configuration et le *design* des parcelles forestières mises en place dans le projet AmaLin sont accessibles dans la littérature (Baraloto *et al.* 2011). Des indices climatiques ont permis une définition du climat local au voisinage des parcelles. Ces données sont issues des mesures de Météo-France en Guyane et de l'IIAP au Pérou. Deux indices ont été compilés, la moyenne annuelle des précipitations (mm/an) et l'indice de saison sèche (voir Malhi *et al.* 2006, Baraloto *et al.* 2011). Dix points de carottage des sols représentatifs de différentes profondeurs ont été réalisés dans chaque parcelle (e.g. de 0 à 20 cm). Grâce à des analyses physico-chimiques, nous avons mesuré de nombreuses variables édaphiques qu'il s'agisse de la composition des sols (N, C, ratio C:N, Mg, Ca, Na, K, NO₃-N et P-Olsen) ou de la texture (pourcentage d'argile, de sable et de limons). Ces variables compilées ont permis de définir des gradients environnementaux basés sur trois grandes catégories de facteurs : édaphique, structure forestière et climatique. Tous les détails sur les mesures environnementales sont disponibles dans Baraloto *et al.* (2011).

Protocoles d'échantillonnage des arthropodes tropicaux

Un des problèmes en entomologie tropicale est le manque de consensus quant au type de stratégie méthodologique à adopter pour la comparaison des communautés entre sites échantillonnés. Profitant de ce réseau de parcelles permanentes où la composition et la structure spatiale des arbres de ces forêts tropicales est connue, nous avons intégré une approche innovante dans l'échantillonnage des arthropodes des sous-bois (Annexe 1). Douze parcelles ont été sélectionnées pour l'ensemble des travaux de terrain de cette thèse. Dans l'ensemble, ces parcelles d'études représentent toute la gamme de variation des facteurs environnementaux observés dans le réseau de parcelles (Baraloto *et al.* 2011).

Le protocole proposé dans cette thèse s'appuie sur l'utilisation simultanée de deux pièges d'interception (le piège malaise et le piège à vitre) et deux pièges d'attraction (le piège à fruits et le piège lumineux). Pour chaque parcelle forestière, deux pièges à vitres, deux pièges malaises et quatre pièges à fruits ont été installés en quinconce sur chaque ligne des transects des parcelles de manière à couvrir au maximum les trajectoires des insectes volants dans la parcelle (i.e. capture bidirectionnelle). Les pièges d'interception ont été placés en périphérie de trouées ou chablis. Chaque piège est séparé par une distance d'au moins 20 mètres.

Pour chaque parcelle, l'échantillonnage a permis la collection de 24 pièges d'interceptions, de 48 pièges à fruits et 24 pièges lumineux (voir méthode chapitre 3). Nous avons collecté nos pièges à insectes de mars à novembre 2010 en Guyane française et de juin à septembre 2011 au Pérou. Un total de 216 récoltes a été traité au laboratoire d'écologie intégrative de Kourou. A notre connaissance, cette collection représente un des plus gros effort d'échantillonnage standardisé en forêt tropicale humide et le seul effectué en Amazonie à l'échelle des communautés. Nous avons intégré une partie des concepts et des avancées méthodologiques réalisés durant cette thèse dans une annexe méthodologique, soulignant notamment la performance des pièges d'interception pour la collecte des insectes et des Arachnides à l'échelle des communautés des forêts tropicales (Vedel *et al.* 2011, Lamarre *et al.* 2012).

Taxonomie et détermination

L'étude de l'assemblage des insectes tropicaux à l'échelle des communautés (e.g. habitats) dans ce projet a permis une collaboration avec la *Société Entomologique Antilles-Guyane* (SEAG), notamment sur les types de pièges à utiliser (Annexe. 1). Tous les spécimens collectés en Guyane et au Pérou ont été triés et classés au laboratoire d'écologie intégrative de Kourou. Sur la période de thèse, plus de six mois complets ont été nécessaires pour trier, classer et identifier les insectes collectés. Un total de 200.000 spécimens d'arthropodes a été collecté, avec environ 150.000 individus analysés dans le chapitre 3. Une grande partie de la thèse qui concerne la systématique et la taxonomie s'est appuyée sur un réseau de taxonomistes d'environ 120 spécialistes, regroupant des chercheurs de muséums, d'institutions et d'universités mais également un grand nombre d'amateurs. Grâce à l'assistance des collègues de la SEAG dotés de plusieurs années d'expérience sur les insectes tropicaux, tous les spécimens ont, au minimum, été identifiés au niveau de la famille ou de la sous-famille. L'intégralité des collections a été envoyée dans plus de 15 pays différents. Tous les insectes décrits comme nouveaux pour la Guyane, le Pérou ou nouveau pour la science sont toujours en cours de description. Les halotypes seront déposés dans les muséums de références spécifiques à chaque taxonomiste.

Analyse des données

L'ensemble des données empiriques de cette thèse a été exclusivement traité et analysé à l'aide de la plateforme du logiciel R 2.14.1 (R Core Team 2012). Les graphiques et les analyses statistiques qui concernent l'étude de la diversité des insectes ont principalement été effectués grâce au package *ade4*, *vegan*, *MASS*, *spacodiR* et *lattice*. Plusieurs essais d'analyses nous ont amenés à utiliser le logiciel SPADE (Chaos *et al.* 2008) et PAST (Hammer *et al.* 2001). Les détails sur les analyses statistiques sont inclus dans une partie spécifique dans chaque article présentés ci-après.

III- Objectifs de la thèse

Les insectes phytophages représentent plus de 25% de la biodiversité terrestre (Price 2008). Les forêts tropicales sont reconnues pour abriter la majorité de cette diversité (Erwin 1982, Ødegaard 2000). L'évolution des insectes herbivores dans les forêts tropicales est inexorablement liée à celle des plantes-hôtes avec lesquelles ils interagissent (Ehrlich and Raven, 1964). La diversité locale des plantes des forêts tropicales humides peut regrouper plus de 1000 espèces d'arbres, incluant des genres comprenant de nombreuses espèces qui coexistent (Wright 2002). La coexistence de tant d'espèces apparentées pose donc un véritable challenge à la théorie de la niche, qui prédit que chaque espèce occupe une niche unique (Hutchinson 1959). Les mécanismes et les facteurs qui sont à l'origine du maintien d'une telle diversité restent encore un challenge pour les scientifiques.

Dans un cadre conceptuel à l'échelle des communautés, cette thèse a pour but d'étudier et de comprendre certains facteurs biotiques et abiotiques qui influencent l'assemblage des communautés d'arbres et d'insectes dans les forêts tropicales humides (Fig. 4). Avec une approche écologique, nous utilisons des données empiriques récoltées sur le terrain en Guyane française et au Pérou dans le cadre du projet AmaLin. Ce manuscrit de thèse s'articule autour de trois chapitres représentés par des articles scientifiques. D'autres articles pertinents écrits lors de la thèse ont été insérés en annexes pour apporter des compléments d'informations à l'introduction, aux méthodes et à la synthèse générale.

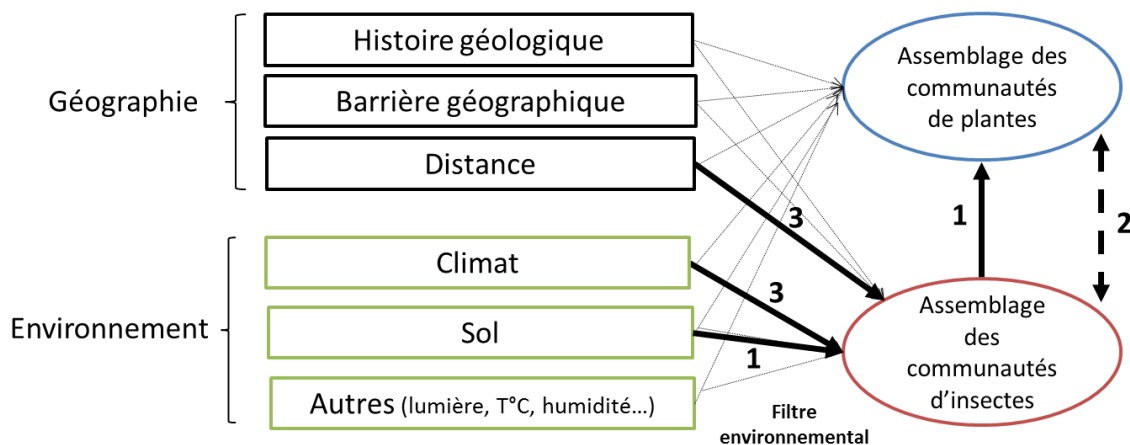


Figure 4. Schéma conceptuel des différents partitionnements géographiques et environnementaux qui peuvent influencer les assemblages des communautés d'insectes et des plantes.

Chaque flèche représente un effet potentiel sur les communautés d'insectes et de plantes. Seules les flèches en gras seront traitées dans cette thèse. Les numéros affichés correspondent respectivement à chaque chapitre de la thèse.

La première partie de la thèse s'attache à étudier le rôle et la contribution des insectes herbivores dans le processus de spécialisation des arbres (Fig. 4, flèche 1). Ainsi, le premier objectif vise à tester l'hypothèse selon laquelle la diversité régionale des arbres en forêt tropicale humide serait liée, au moins en partie, à la pression des insectes herbivores qui induirait des compromis au niveau des arbres. Cette partie concerne l'analyse des compromis d'allocation des ressources investie par les plantes entre la croissance et les défenses anti-herbivores sous une pression de sélection des insectes herbivores (Fig. 4, flèche 1). Ces compromis varieraient selon l'abondance des ressources (nutriments et eau) ainsi qu'en fonction du groupe phylogénétique d'arbres considéré. Il s'agira du premier test explicite des effets de l'habitat sur le compromis croissance/défense (Coley *et al.* 1985, Fine *et al.* 2004, 2006) au niveau de la communauté d'arbres tropicaux. Les implications vont permettre de souligner la contribution et le rôle des insectes herbivores dans la diversité *beta* des arbres d'Amazonie.

La seconde partie de la thèse concerne les mécanismes de défenses des arbres, en particulier la stratégie de synchronisation de la production foliaire, développée par certaines espèces spécialistes des habitats forestiers entre différentes lignées phylogénétiques. Le cadre conceptuel introduit une hypothèse alternative à la théorie de défense des plantes à travers l'étude innovante des stratégies d'« évitement » des insectes herbivores exhibées par les plantes. Cette partie est considérée comme une extension de la théorie de défenses des plantes déjà approfondie en chapitre 1. Le second objectif est donc de tester l'hypothèse selon laquelle les stratégies de défenses des plantes sont efficaces dans la réduction des dommages des insectes herbivores. Nous émettons l'hypothèse que certaines plantes seraient capables d'éviter les attaques des insectes phytophages par des mécanismes indirects de défenses (Fig. 4, flèche 2) conduisant à une satiété des insectes et une réduction significative des dommages. Cette partie apportera des éléments de réponse sur le comportement alimentaire des insectes, le *timing* de production des feuilles et la capacité des insectes à répondre à une augmentation des ressources (e.g. *insect-tracking of changes in leaf production*).

La troisième partie s'attache à étudier les communautés d'insectes tropicaux dans les forêts tropicales humides d'Amazonie. Après avoir développé dans le premier chapitre le rôle des ennemis naturels sur les arbres et leur contribution à la spécialisation à l'habitat, nous aborderons les facteurs pouvant expliquer la distribution spatiale de ces communautés d'insectes, et plus spécifiquement leur interaction avec l'environnement et la géographie.

Dans ce sens, le troisième objectif de cette thèse vise à tester les effets de gradients environnementaux et géographiques sur la composition et la structure des arthropodes tropicaux d'Amazonie (Fig. 4, flèche 3). Cette partie analysera les variations spatiales des communautés d'arthropodes tropicaux à travers des filtres environnementaux (i.e. habitat) à différentes distances géographiques. L'analyse des variations du *turnover* de la composition des insectes tropicaux entre différentes unités spatiales (diversité *beta*) nous permettra d'apporter une contribution majeure sur les facteurs à l'origine de la diversité globale des forêts d'Amazonie. Cette dernière partie représente la première étude sur la composition des arthropodes de la forêt amazonienne à l'échelle des communautés. Finalement, nous discuterons des implications des les mécanismes à l'origine de la diversité des insectes tropicaux à l'aide d'une approche taxonomique et fonctionnelle.

Chapitre 1

Herbivorie et spécialisation des arbres d'Amazonie

Implication pour l'origine de la diversité *beta* des
arbres tropicaux



Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: *Coptocycla undecimpunctata*
(S. Brûlé[®])

La diversité des plantes tropicales est extraordinairement élevée tant à l'échelle locale qu'à l'échelle régionale. De nombreuses études démontrent, via les mécanismes de densité-dépendance, que la diversité locale est maintenue par les ennemis naturels (Metz *et al.* 2010, Mangan *et al.* 2010). Cependant, nous savons peu de chose sur la façon dont ces ennemis naturels influencent la diversité *beta* des arbres entre les habitats et/ou les régions tropicales. Une explication possible est que la pression des insectes herbivores serait à l'origine des compromis d'allocation des ressources par les plantes (nutriments, eau) dans l'investissement dans la croissance ou la défense (e.g. *growth-defense tradeoff*, Coley *et al.* 1985). Ces compromis écologiques engendreraient la spécialisation des arbres le long de gradients de ressources favorisant ainsi la coexistence des espèces (Fine *et al.* 2004, 2006).

La théorie de défenses des plantes stipule que, dans les habitats à faible ressources disponibles (principalement nutriment et eau), l'impact des insectes herbivores serait d'autant plus intense à cause du fort coût de remplacement du tissu végétal (Fig.2). Nous prédisons donc qu'une augmentation de la disponibilité des ressources devrait s'accompagner d'une augmentation du taux d'herbivorie et d'une diminution de l'allocation des plantes à la défense. De plus, les abondances relatives des espèces au sein des lignées devraient refléter les *patterns* de spécialisation à l'habitat ainsi que les compromis d'allocations. Nous considérons qu'un contexte phylogénétique est essentiel non seulement pour comparer les traits homologues des plantes (i.e. les stratégies de défense) à travers les habitats, mais aussi pour relier l'évolution de ces compromis aux *patterns* de diversification des espèces dans chaque lignée phylogénétique.

Nous avons testé ces prédictions sur des arbres de forêt de sable blanc, de *terra firme* et sur les forêts inondées au Pérou et en Guyane française. Ces trois habitats représentent la gamme de fertilité des sols, de la structure des forêts et de compositions floristiques trouvées sur l'ensemble du bassin amazonien (Baraloto *et al.* 2011). Sur 12 parcelles permanentes, nous avons marqué toutes les nouvelles feuilles produites sur 394 arbres juvéniles représentant un total de 68 espèces d'arbres. Nous avons sélectionné les trois espèces les plus abondantes dans chaque parcelle en plus des espèces de cinq lignées suivies dans le cadre du projet AmaLin: *Swartzia* et *Inga* (Fabaceae), les Protieae (Burseraceae), les Bombacoideae (Malvaceae), et *Micropholis* (Sapotaceae). Nous avons mesuré les taux de production de feuilles pour chaque juvénile et nous avons calculé l'impact relatif des insectes herbivores qui définit le ratio entre les taux d'herbivorie et les taux de production de feuilles.

Le taux d'herbivorie était de 2,1% en moyenne par mois et n'était pas corrélé au taux de production de feuilles. Le taux d'herbivorie était similaire entre les trois habitats. En contradiction avec nos prédictions, nous discuterons, dans cette étude, de potentielles explications pour cette absence de corrélation, et notamment, 1), les herbivores ne sont pas un important agent sélectif pour les arbres, particulièrement à ce stade ontogénique, 2), notre échantillonnage prend uniquement en compte les espèces qui tolèrent l'ombre (i.e. *shade-tolerant species*), 3), les espèces à croissance rapide peuvent éviter les herbivores dans le temps pour une production foliaire synchrone ou imprévisible et 4) les espèces à croissance rapide peuvent exhiber de nouveaux types de défense peu coûteux en terme d'allocation.

L'impact relatif des herbivores dépassait les taux de production de feuilles pour la plupart des espèces. Le taux de production de feuilles était significativement plus élevé dans les forêts inondées que dans les deux autres habitats. Les espèces recevant un fort taux d'herbivorie étaient significativement moins abondantes dans les forêts de *terra firme*. Dans l'ensemble, les espèces au sein des lignées présentaient des *patterns* contrastés quant à leur taux d'herbivorie et de production de feuilles au sein des habitats suggérant que chaque lignée arbore une histoire évolutive unique quant à l'investissement dans la croissance et la défense antiherbivore.

Ce projet représente le premier test explicite des effets de l'habitat sur l'herbivorie au niveau de la communauté. Ces résultats soulignent le besoin d'étude à long terme intégrant un contexte phylogénétique au niveau des mesures quantitatives de terrain pour mieux comprendre le rôle des interactions entre espèces dans les patrons régionaux de biodiversité. Ainsi, cette étude apparaît comme une contribution substantielle à la littérature sur les patrons de diversité régionale des espèces d'arbres et d'insectes herbivores en Amazonie.

Ce travail, présenté ci-après, a été soumis et accepté dans le journal *Ecology* le 15/11/11.

Herbivory, growth rates, and habitat specialization in tropical tree lineages: implications for Amazonian beta-diversity

GREG P. A. LAMARRE,^{1,2} CHRISTOPHER BARALOTO,^{2,3} CLAIRE FORTUNEL,² NALLARETT DÁVILA,^{4,5} ITALO MESONES,⁵ JULIO GRANDEZ RÍOS,^{5,6} MARCOS RÍOS,⁶ ELVIS VALDERRAMA,⁶ MAGNO VÁSQUEZ PILCO,^{5,7} AND PAUL V. A. FINE^{5,8}

¹Université Antilles Guyane, UMR Ecologie des Forêts de Guyane, 97310, Kourou, French Guiana

²INRA, UMR Ecologie des Forêts de Guyane, 97310, Kourou, French Guiana

³Department of Biology, University of Florida, Gainesville, Florida 32611 USA

⁴Botany Graduate Program, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brazil

⁵Department of Integrative Biology, 1005 Valley Life Sciences Building Number 3140, University of California, Berkeley, California 94720 USA

⁶Departamento de Biología, Universidad de la Amazonía Peruana, Iquitos, Peru

⁷Departamento Forestal, Universidad de la Amazonía Peruana, Iquitos, Peru

Abstract. Tropical plant diversity is extraordinarily high at both local and regional scales. Many studies have demonstrated that natural enemies maintain local diversity via negative density dependence, but we know little about how natural enemies influence beta-diversity across habitats and/or regions. One way herbivores could influence plant beta-diversity is by driving allocation trade-offs that promote habitat specialization across resource gradients. We therefore predicted that increasing resource availability should be accompanied by increasing herbivory rates and decreasing plant allocation to defense. Second, relative abundances within plant lineages are predicted to reflect patterns of habitat specialization and allocation trade-offs. A phylogenetic context is vital not only to compare homologous plant traits (including defense strategies) across habitat types, but also to connect evolutionary trade-offs to patterns of species diversification in each phylogenetic lineage.

We tested these predictions for trees in white-sand, clay terra firme, and seasonally flooded forests in Peru and French Guiana that represent the range of soil fertility, forest structure, and floristic compositions found throughout the Amazon region. We established 74 0.5-ha plots in these habitats and sampled all trees. Within 12 representative plots we marked newly expanding leaves of 394 saplings representing 68 species, including the most abundant species in each plot in addition to species from five focal lineages: *Swartzia* and *Inga* (Fabaceae), *Protieae* (Burseraceae), *Bombacoideae* (Malvaceae), and *Micropholis* (Sapotaceae). We measured total leaf production rates for each sapling and calculated relative herbivory impact as the ratio between herbivory rate and leaf production rate.

Herbivory rates averaged 2.1% per month, did not correlate with leaf production rate, and were similar across habitats. Relative herbivore impacts exceeded leaf production rates for most species. Leaf production rate averaged 2.8%, was significantly higher in seasonally flooded forests than the other two habitats, and exhibited significant correlations with specific leaf area. Species with high herbivory rates exhibited significantly lower relative abundances in terra firme forests. Overall, focal species within lineages present contrasting patterns regarding their herbivory rates and leaf production rate within habitats. These results highlight why a lineage-based approach is necessary when attempting to connect hypotheses regarding evolutionary trade-offs to community assembly patterns.

Key words: Amazon rainforest; beta-diversity; forest habitat; French Guiana; herbivory; natural enemies; Peru; plant defense traits; resource availability.

INTRODUCTION

Tropical plant diversity is extraordinarily high at both local and regional scales, including a significant component of beta-diversity, or the turnover in species composition across habitats and regions (Condit 2002,

Tuomisto et al. 2003, Fine et al. 2010, Swenson et al. 2012). Increasing evidence has demonstrated the critical role of natural enemies in maintaining local diversity via negative density dependence (Carson et al. 2008, Comita et al. 2010, Mangan et al. 2010, Metz et al. 2010), but we know very little about how natural enemies influence beta-diversity. Recently, Fine et al. (2004) proposed that herbivores contribute to plant beta-diversity by driving allocation trade-offs that promote habitat specialization across resource gradients.

Manuscript received 3 March 2011; revised 2 November 2011; accepted 15 November 2011; final version received 22 December 2011. Corresponding Editor: J. Cavender-Bares. For reprints of this Special Issue, see footnote 1, p. S1.

⁸ Corresponding author. E-mail: paulfine@berkeley.edu

Plant defense theory predicts that, in low-resource environments, the impact of herbivory will be especially large because of the cost of replacing lost tissue, thereby driving natural selection for plant defenses (Janzen 1974, Coley et al. 1985). Investment in defenses, in turn, will cause even slower growth rates due to the impossibility of allocating energy simultaneously to both growth and defense (the growth–defense trade-off; Coley 1987). In high-resource environments, plants can invest more of their energy into growth rather than defense because resources are more available and thus tissue loss is less costly. Across habitats that differ in resource availability, herbivores are therefore predicted to reinforce convergence within habitats and divergence among habitats in allocation strategies of growth vs. defense investment and in the corresponding herbivory rates. In this way, herbivores can promote habitat specialization and beta-diversity in plants (Fine et al. 2004, 2006).

The Amazonian lowlands exhibit substantial habitat heterogeneity. Hoorn et al. (2010) present evidence that the complex geological history during the Miocene involving the Andean uplift, marine incursions, and major fluvial changes promoted environmental and topographic heterogeneity that has been a major driver of Amazonian diversification. In addition, there is a broad soil fertility gradient that corresponds with seasonality from the western Amazon (fertile clay soils, no annual dry season) to the Guianas (infertile eroded clays, well-established dry season). In the mega-diverse Amazonian lowlands there are three well-defined habitats: (1) white-sand forest habitat islands (WS) that are surrounded by (2) terra firme clay forests with higher nutrient availabilities (TF; see Plate 1); and, in low-lying areas near rivers and streams (3) seasonally flooded forests (SF) in which the water table never descends below 50 cm depth and where surface soils often remain submerged during periods of high precipitation. Each of these three habitat types harbors a unique floristic composition (Fine et al. 2010, Wittmann et al. 2010), and there is high beta-diversity among these three habitats due to the high propensity of habitat specialist species (Baraloto et al. 2007, Fine et al. 2010). Notably, many of the same lineages (i.e., genera) have representative habitat specialist species that occur in each of these habitats.

We focused on such lineages in addition to other species that are the most abundant in each habitat type, to investigate whether insect herbivores drive habitat specialization to white-sand, terra firme, and seasonally flooded forests. Here we expanded on the hypothesis that the growth–defense trade-off interacts with environmental gradients to promote habitat specialization in plants. We integrated multiple axes of divergent environmental gradients (soil fertility, drought, and flooding), and developed explicit predictions regarding how evolutionary trade-offs in plant allocation to growth, defense, and flood tolerance should influence

the evolution and maintenance of specialization to habitats, and hence, promote beta-diversity.

We posit that allocation to growth, anti-herbivore defense and flood tolerance is best conceptualized as a series of evolutionary trade-offs, because each costs energy and a plant cannot simultaneously invest in all three. Thus, we predict that in nutrient-poor WS soils, plants invest in defense at the expense of growth and flood tolerance. In SF forests, we predict that plants invest in flood tolerance, which reduces their investments to growth and/or defense. In nutrient-rich TF forests, we predict that plants should invest more in growth at the expense of defense and flood tolerance. We therefore predict, not only that species with higher investment in growth will incur lower defense investment, but also that the extent of this investment will depend on the resource availability of the habitat in which the species occurs (Fig. 1a). However, defense investment may not always correlate well with herbivore attack, especially with limited sampling effort (Fig. 1a, b). For example, plants with low defense investment and high growth rates can either experience high herbivory rates (e.g., pioneer species; Coley 1983, 1988) or low-to-high herbivory rates (Fig. 1b, diamond lineage) depending on whether some conspecific individuals are able to escape natural enemies via herbivore satiation or unpredictable phenology of leaf production (Aide 1988, 1993). Alternatively, species may be able to defend themselves at low cost or herbivores may not be important selective agents, in which case, we would predict no strong correlation between herbivory rates and growth rates.

Trade-offs in allocation between growth and defense may be mostly enforced by specialist herbivores that themselves are undergoing antagonistic coevolution with their host plants, which in turn, may have phylogenetically conserved defense strategies (Ehrlich and Raven 1964, Agrawal et al. 2009). As a result, phylogenetic relatedness of plants often mediates plant–insect interactions (Fine et al. 2006, Agrawal et al. 2009), and a phylogenetic context is necessary to make predictions about how the growth–defense trade-off may influence community composition and beta-diversity. Allocation strategies to growth, defense, and flood tolerance within and among plant lineages could be evolutionarily convergent (high variability within lineages) or conservative (low variability within lineages). If traits are convergent, then lineages may be comprised of multiple habitat specialists, and we would predict positive correlations between growth traits and herbivory rates within lineages, which in turn, may explain the relative abundance of species across habitats.

In this paper, we tested these predictions for trees in WS, TF, and SF forests in Peru and French Guiana. We integrate data on leaf production, herbivory rates, leaf traits, and species distribution across a network of 74 plots that represent the range of soil fertility, forest structure, and floristic compositions found throughout

the Amazon region. We used a comparative approach for both abundant species in each habitat type and for five focal lineages that comprise habitat specialists (*Swartzia* and *Inga* [Fabaceae], *Protieae* [Burserraceae], Bombacoideae [Malvaceae], and *Micropholis* [Sapotaceae]) to address three research questions: (1) How do allocation strategies related to growth and defense vary among species and lineages? (2) How does leaf production and herbivory vary among habitats and countries? (3) How do allocation trade-offs predict the relative abundance of a species across white-sand, clay terra firme, and seasonally flooded forests?

MATERIALS AND METHODS

Study sites and plot network

This study is based in a permanent vegetation plot network of 74 modified Gentry plots established during 2008–2010 to broadly sample geographic and environmental gradients in lowland tropical forests of South America (Baraloto et al. 2011). The plot network represents a factorial design, with multiple replicates in Loreto, Peru, and French Guiana, of the three broad habitat classes (SF, TF, and WS).

Focal species

We selected focal species to address our research questions using an expanded phylogenetic approach to ensure adequate representation of local floristic composition in each habitat and region. We focused our analyses on five lineages that are widespread in the Amazon Basin and Guiana Shield and contain multiple species associated with each of the three studied habitats: *Inga* and *Swartzia* (Fabaceae), *Protium* (Burserraceae), Bombacoideae (Malvaceae), and *Micropholis* (Sapotaceae) (Table 1). These lineages are phylogenetically dispersed within the eudicots, the dominant angiosperms in tropical rain forests, with representatives of asterids (Sapotaceae), fabids (Fabaceae), and malvids (Malvaceae and Burserraceae). Each of these lineages is known to employ diverse physical and chemical defense strategies (Table 1). We also studied at least three species in each plot that were among the species with the highest relative abundance in each habitat in each region. Overall, we focused on 68 species across the two regions (Fig. 2). Here we integrated three data sets collected for these species: censuses of sapling leaf production and leaf herbivory, measures of leaf functional traits related to plant growth and herbivore defense, and measures of habitat association from the floristics data of the 74 plots.

Leaf production and herbivory censuses

We marked newly expanding leaves of saplings of the focal taxa within 12 plots representing the three habitats in two locations of each geographic region (French Guiana and Peru). Overall, the 12 focal plots represent almost the entire range of variation in environmental

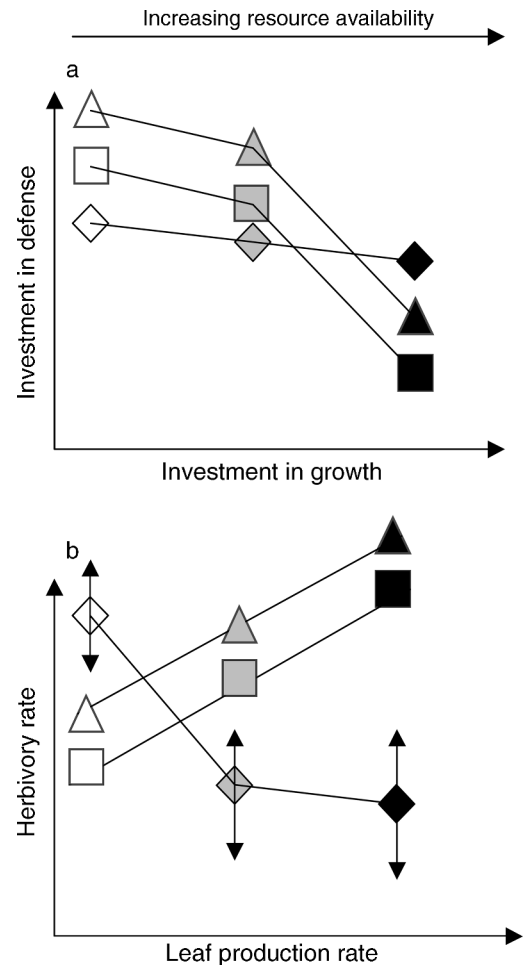


FIG. 1. A conceptual illustration of the predicted relationships among growth rates, defense investment, and herbivory rates and how they relate to habitat association. Three different lineages are shown by the three different shapes, and shading corresponds to habitat association arranged in a gradient of increasing resource availability from left to right (white is white-sand forest, gray is seasonally flooded forest, and black is terra firme forest). (a) Species from white-sand forests are predicted to have low growth and high investment in antiherbivore defenses, flooded forest species are predicted to have intermediate levels of growth and defense investment, and terra firme species are predicted to have high growth rates and low defense rates. (b) Predicted herbivory rates are plotted against leaf production rates for the same three lineages and across the same habitat gradient. Traits related to growth–defense trade-offs are shown to be phylogenetically convergent, allowing species from each lineage to adapt and specialize to habitats with divergent resource availabilities. Note that the diamond lineage employs an “escape” strategy by allocating leaf production unpredictably and synchronously to cause herbivore satiation in higher-resource habitats and can experience either high or low rates of herbivory, depending on which individuals are sampled.

factors observed in the plot network (Baraloto et al. 2011).

For each focal species present in each plot, we located 3–8 saplings from 1 to 5 m in height, to permit

TABLE 1. A summary of the focal lineages with preliminary results of distribution from plots in Peru and French Guiana (FG) including clay terra firme, seasonally flooded forest (SF), and white-sand (WS) habitats.

Lineage	No. spp. total	No. Amazonian spp.	No. spp. in Peru and FG	No. spp. shared between Peru and FG	No. spp. in two or more habitats	No. spp. in SF	No. spp. in WS	Existing DNA data, genes used (sources)	Chemical defense strategies (sources)
<i>Inga</i> (Fabaceae)	300	250	86	19	17	15	6	ITS, trnL-F (1)	phenolics, saponins, non-protein amino acids (6)
<i>Micropholis</i> (Sapotaceae)	40	35	16	5	5	2	4	ndhF, rbcL, trnL, rps16 (2)	latex (2, 7)
<i>Pachira</i> (<i>s.l.</i>) (Malvaceae)	48	45	9	2	3	3	2	trnL-F matK, ITS (3)	mucilaginous latex, fungicides (7)
Tribe Protieae (Burseraceae)	180	100	45	14	6	4	6	phyC, ETS, ITS, trnL-F, rps16 (4)	terpenes, lignans, coumarins, phenolics (8)
<i>Swartzia</i> (Fabaceae)	180	140	21	4	5	3	5	atpB-rbcL, trnL-F, Aat, ITS (5)	saponins, terpenes, isoflavones, pterocarpans (9)

Sources: (1) Richardson et al. 2001, Lavin 2006; (2) Anderberg and Swenson 2003, Swenson and Anderberg 2005; (3) Duarte et al. 2011; (4) Fine et al. 2005, Weeks et al. 2005, A. Weeks (*unpublished data*); (5) Lavin et al. 2005, Torke and Schaal 2008; (6) Coley et al. 2006, Lokvam and Kursar 2005, Lokvam et al. 2006; (7) Schultes and Raffauf 1990; (8) Fine et al. 2006, Zoghbi et al. 1994, Ramos et al. 2000, Siani et al. 1999, Almeida et al. 2002; (9) DuBois and Sneden 1996, Orphelin et al. 1996.

comparisons with other studies investigating herbivory rates in tropical forests (e.g., Coley 1983). Saplings were chosen to represent understory light conditions in each habitat, with crown exposure indices (Poorter et al. 2006) between 1 and 2.5. The crown exposure index of each sapling was noted as a covariate in all analyses. We followed all individuals once every two weeks to monitor leaf production and herbivory. As buds burst, we marked a cohort of 5–8 leaves for each individual and tracked their fates once every two weeks until leaves were fully expanded. In French Guiana, surveys began in March 2010 with the final census in December 2010; this period corresponds to the end of the rainy season and most of the dry season (Bonal et al. 2008). In Peru, there is generally no marked dry season, and monitoring was initiated in July 2010 with the final census in June 2011.

At each census, we estimated the proportion of full expansion surface area of the leaf developmental stage, and we evaluated surface area removed by herbivores using a plastic grid (0.25-cm² squares). All removed parts caused by herbivorous insects, as a loss of photosynthetic surface, necrosis, leaf mines, and galls, were considered to be likely natural enemy attacks. Other types of physical damage were not considered to be herbivore damage. The proportion of area damaged at each census was estimated visually and confirmed in the laboratory by analyzing in situ pictures using WinFolia software (Regent Instruments, Toronto, Canada).

From the field measurements, we calculated three indices describing leaf production (a proxy for growth allocation) and herbivory (a proxy of defense allocation). First, we defined leaf production rate (LPR;

leaf·leaf⁻¹·month⁻¹) for time t (initial and final) for each individual based on measures of net assimilation rate (Hunt 1978) to standardize the amount of biomass allocated into leaf tissue production per unit time by initial plant size as follows:

$$\text{LPR} = \left[\log(\text{leaf blade count at } t_{\text{fin}}) - \log(\text{leaf blade count at } t_{\text{init}}) \right] / (t_{\text{fin}} - t_{\text{init}}).$$

We then estimated herbivory rate (HR; leaf·leaf⁻¹·month⁻¹) for each individual using a linear approximation of surface area removed during leaf expansion, averaged for all observed leaves to a composite measure for each individual as

$$\text{HR} = \sum_{i=1}^L \left(\frac{\text{Area removed}}{\text{Total area}} \right) / \text{Expansion time}$$

where L is the total number of leaves per individual and leaf expansion time was estimated, to the nearest week, as the time from bud opening to attain maximum leaf size. This measure standardizes leaf surface removed by herbivores among plants with different leaf expansion rates. Nevertheless, it may overestimate total herbivory because it assumes a linear extrapolation across leaf lifetime, even though most herbivory is expected to occur during leaf expansion (Coley and Barone 1996).

The consequence of herbivory on the opportunity cost for the plant will depend not only on the amount of biomass removed by herbivores, but also on the rate at which this biomass can be replaced (Coley 1987, Cyr and Pace 1993, Cebrian and Duarte 1994). We therefore estimated an index of herbivore impact (HI) as the ratio

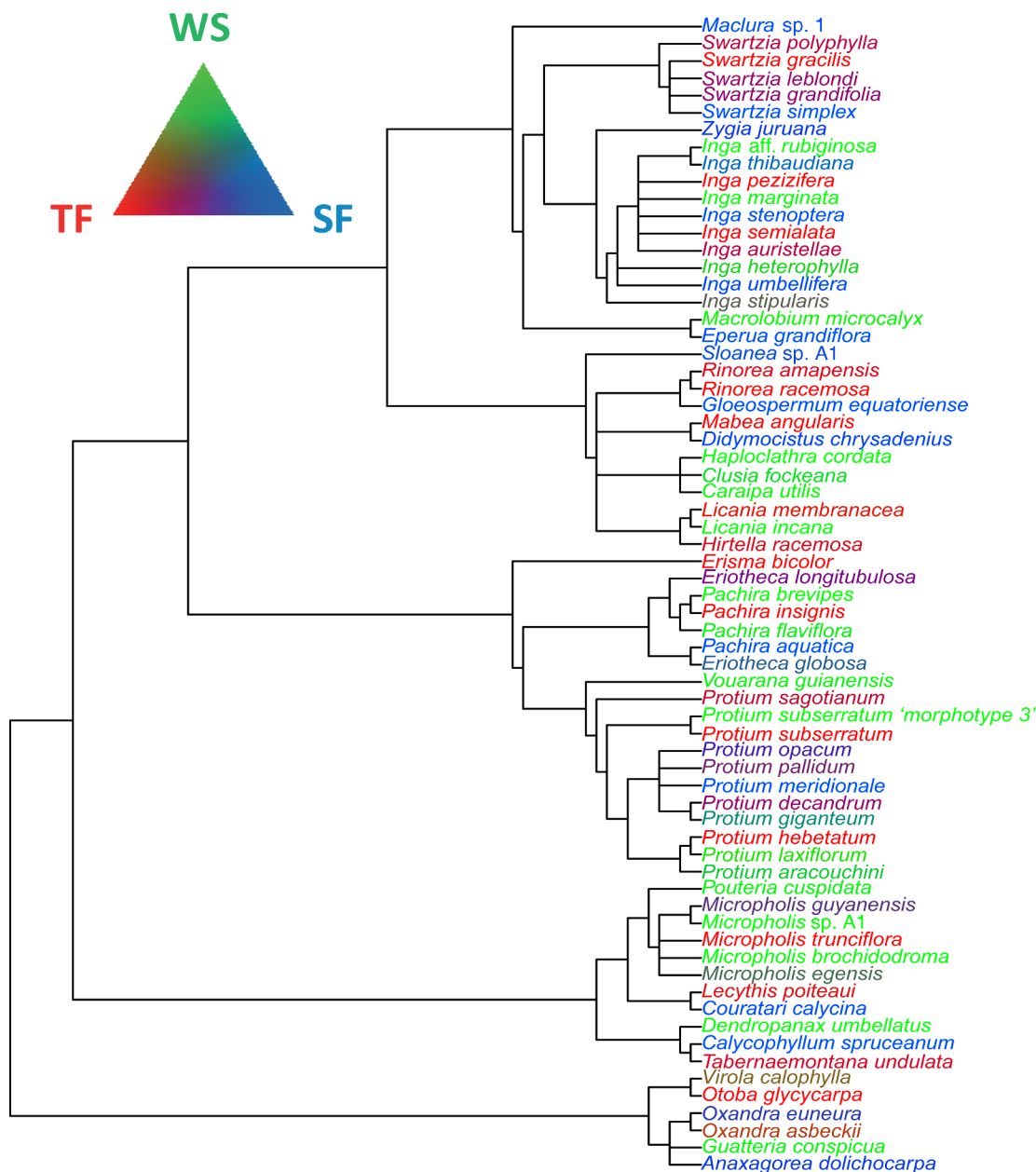


FIG. 2. Evolutionary relationships and habitat associations for the focal taxa in Peru and French Guiana. The cladogram is based on the Angiosperm Phylogeny Group (APG) III classification and nomenclature (APG 2009). Colors of species epithets are scaled to the proportion of stems of each species found across 74 0.5-ha plots in each of clay terra firme (red, TF), white-sand (green, WS), and seasonally flooded (blue, SF) forests.

of herbivory rates and leaf production rates:

$$HI = \frac{HR}{LPR}$$

This index is unit-less because it represents the ratio of two parameters with the same units. An HI of 1 indicates that leaf biomass is transferred to the herbivore trophic level at a rate equivalent to its production. An HI >1 indicates that herbivore consumption outpaces

foliar production, whereas if the index is <1, then tissue loss from herbivory is less than that produced.

Leaf functional traits

We measured six leaf functional traits related to growth and herbivory on at least one individual of each species in each of the 12 plots. We sampled individuals other than those censused for herbivory and leaf production because our methods included destructive

sampling. On three leaves per individual, leaf chlorophyll content was estimated using three values from a Minolta SPAD 502DL meter (Spectrum Technologies, Plainfield, Illinois, USA) with calibrations after Coste et al. (2010); leaf thickness was measured as the mean of three measurements with a digital micrometer (Mitutoyo Instruments, Singapore), and leaf toughness was measured as the average of three punch tests with a Chatillon penetrometer (Ametek, Largo, Florida, USA). The leaves were scanned using a portable scanner (LiDE 60; Canon, Lake Success, New York, USA), and their area was determined by image analyses with Winfolia software (Regent Instruments, Toronto, Canada). The leaves were dried at 60°C for 72 h, and their dry mass was weighed to determine specific leaf area (SLA; leaf area divided by its dry mass). All leaves were then pooled together and ground to fine powder using a ball mill (Retsch MM200, Retsch, Haan, Germany). Their C and N contents (%) were determined by mass spectrometry at the Mass Spectrometry Facility of the University of Florida, Gainesville, Florida.

Habitat association

For each focal species, we compiled data from all 74 plots to determine its relative abundance in each habitat (e.g., Baraloto et al. 2007). We then used the indicator species value following the method of Dufrene and Legendre (1997) as a measure of habitat association for each species in each habitat. This measure scales from 0 to 1 and integrates both the relative frequency of each species across plots in a given habitat, with its relative abundance in each habitat.

Data analyses

We tested relationships between LPR and HR (Question 1) using standardized major axis regression (SMA) to account for variance in both variables (Warton 2007). We performed SMA analyses on the entire dataset and within each lineage.

To examine phylogenetic signal in LPR, HR, and HI (Question 1), we constructed a phylogenetic topology for the focal species using the backbone of the APG3 megatree (R20091110) provided by the Phylomatic utility (Webb and Donoghue 2005), in addition to existing published and unpublished work from each lineage's molecular phylogenetic analyses (Fine et al. 2005, Torke and Schaal 2008, Dexter et al. 2009, Duarte et al. 2011; P. Fine, *unpublished data*; C. Baraloto, J. Vieu, and J. Chave, *unpublished data*). We updated polytomies below the family level using Mesquite (Maddison and Maddison 2010) when further resolution from more than one gene indicated higher than 90 posterior probability or bootstrap support. We then calculated Blomberg's *K* (2003) for all 68 focal taxa, and examined differences among the five focal lineages conducting an analysis of variance (ANOVA). To examine relationships between leaf functional traits

and LPR, HR, and HI (Question 1), we performed correlation analyses with and without phylogenetically independent contrasts based on the topology of our phylogenetic tree.

We then conducted an ANOVA to test for differences in LPR, HR, and HI among habitats and countries (Question 2).

We tested for relationships between LPR and HR and habitat associations within each habitat (Question 3) using 95% quantile regressions to determine if LPR and HR constrained the extent to which species had high indicator values in a particular habitat (Koenker 2005).

All analyses were conducted in the R statistical platform, version 2.11 (R Core Development Team 2010), using the packages smatr (Warton 2007), picante (Kembel et al. 2010), APE (Paradis et al. 2004), vegan (Oksanen et al. 2010), labdsv (Roberts 2010), and quantreg (Koenker 2011).

RESULTS

Leaf production and herbivory rates in species and lineages

Leaf production rates varied almost 50-fold among the studied species, from 0.002 leaves-leaf⁻¹·month⁻¹ in *Oxandra euneura* (Annonaceae, Peru SF) to 0.12 leaves-leaf⁻¹·month⁻¹ in *Didymocistus chrysadenius* (Euphorbiaceae, Peru SF; Fig. 3). Herbivory rates were also highly variable, ranging from 0.1% per month in *Lecythis poiteaui* (Lecythidaceae, French Guiana TF) to 7.8% per month in *Pachira aquatica* (Malvaceae, Peru SF). We found no relationship between LPR and HR using major axis regressions among all species or within each of the five focal lineages. Indeed, the ratio of HR to LPR, as measured by HI, was also highly variable. *Oxandra euneura* was estimated to have lost leaf tissue 14 times faster than it replaced it over the study period, whereas *Protium subserratum* 'morphotype 3' (see Daly and Fine 2011; Burseraceae, Peru WS) replaced tissue nearly 20 times faster than it was lost. Overall, about half of the studied taxa lost tissue faster than it was replaced (i.e., HI > 1) during the study period (above the 1:1 line in Fig. 3).

Phylogenetic signal in leaf production and herbivory rates

None of the three indices describing growth–defense trade-offs showed significant phylogenetic correlations across the 68 studied taxa; all three indices had very low Blomberg's *K* indices < 0.066 (see the Appendix), within the range of confidence intervals under the null hypothesis of no phylogenetic correlation. Indeed, we observed as much variation among species within *Protium*, *Inga*, and Bombacoideae as among most genera (see Fig. 3). Nevertheless, we did find overall differences in leaf production and herbivory rates among the five focal genera (Fig. 4), with *Micropholis* exhibiting significantly lower LPR than *Pachira* and lower HR and HI than *Inga*.

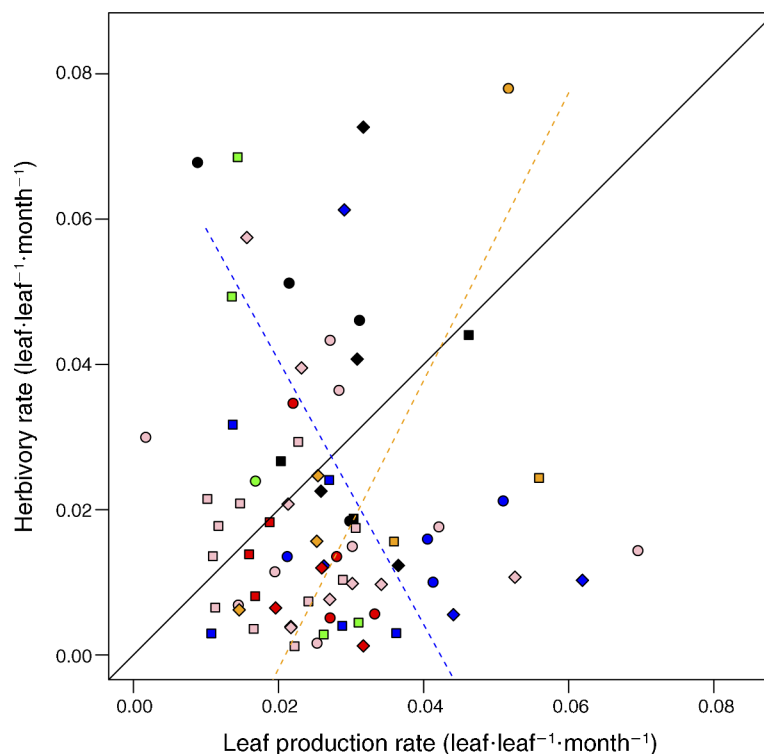


FIG. 3. Relationships between herbivory rates and leaf production rates for abundant species (pink symbols) in each habitat (circles, seasonally flooded forest; squares, terra firme clay; and diamonds, white-sand forest) and the five focal lineages: *Swartzia* (green), *Inga* (black), Protieae (blue), Bombacoideae (orange), and *Micropholis* (red). The black diagonal line indicates a rate of herbivory equivalent to a rate of leaf production (herbivore impact [HI] index = 1). Trend lines for *Protium* and Bombacoideae are shown to illustrate contrasting patterns, even though no relationship within genus or overall was significant for major axis regression ($P > 0.05$).

Leaf production, herbivory rates, and leaf functional traits

Leaf production rates were correlated with some leaf functional traits describing the leaf economics spectrum (Fig. 5). Leaf production was faster in species with higher SLA and lower leaf toughness, especially when phylogenetically independent contrasts were employed (Table 2). However, neither HR nor HI was significantly correlated with any leaf traits for the studied taxa (Fig. 5).

Leaf production and herbivory rates in contrasting habitats

Leaf production rates differed among both habitats and countries (Fig. 6), with consistently higher rates in SF forests in both countries ($F_{2,349} = 8.4$, $P < 0.001$) and Peruvian forests in general ($F_{1,349} = 3.6$, $P = 0.06$). Herbivory rates were also nearly twice as high in Peru as in French Guiana ($F_{1,349} = 8.4$, $P < 0.001$), but there was no significant difference in herbivory rates among habitats ($F_{2,349} = 0.6$, $P = 0.54$). The relative impact of herbivory reflects the balance between leaf biomass produced and eaten by herbivores. Overall, this index did not differ significantly among habitats, but saplings in Peru had nearly twice the relative herbivory impact as

did those studied in French Guiana ($F_{1,349} = 7.0$, $P = 0.008$; Fig. 6).

Growth–defense trade-offs and habitat specialization

The focal taxa exhibited striking contrasts in habitat association across the 74 plots, with more than two-thirds of the focal species showing clear preference for a single habitat. This can be visualized by the range of colors represented by species names in Fig. 2. We found strong support for divergent patterns of habitat associations within each of the five focal lineages, and we were able to study specialists to each of the three habitats in each of the five lineages. Species that were strongly associated with TF forests exhibited significantly lower rates of leaf production and lower herbivory (Fig. 7), such that no species with high LPR or high HR was dominant in that habitat. Species strongly associated with the other habitats also tended to have lower LPR and HR, but the triangular trend was not as strong (Fig. 7).

The five lineages we studied in detail showed contrasting patterns with respect to their herbivory and leaf production rates and habitat association. In *Protium* and *Swartzia*, relative abundances in TF forests

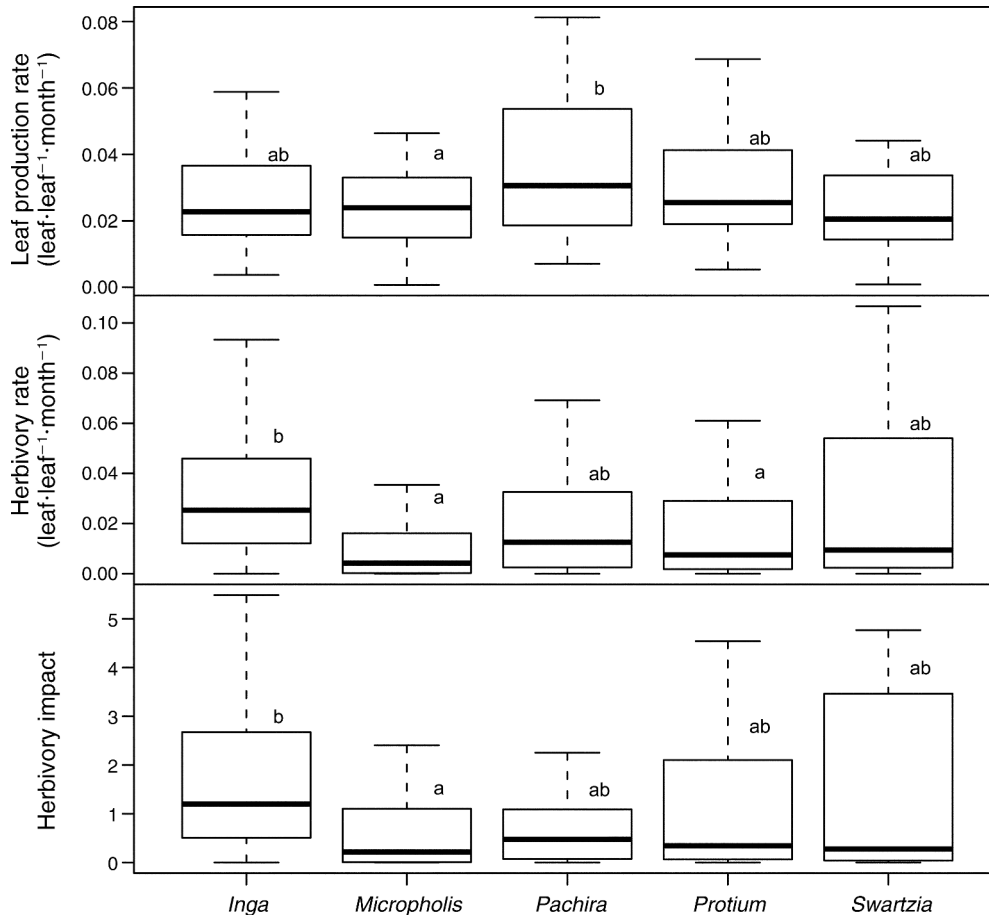


FIG. 4. Boxplots illustrating differences among the five focal genera for (a) herbivory rates, (b) leaf production rates, and (c) the relative impact of herbivory. The bottom and top of the box represent the 25th and 75th percentile, and the band near the middle of the box shows the median. The ends of the whiskers represent the minimum and maximum ranges of the data. Lowercase letters denote groups with significantly different means calculated with Tukey HSD post hoc tests following one-way ANOVA on log-transformed variables.

are well explained by the herbivory rates of saplings (Fig. 7), and to a lesser extent by their leaf production rates.

DISCUSSION

Variation in growth and defense strategies

Our study represents the most comprehensive examination of leaf production and herbivory rates in tropical trees, including both a phylogenetic approach to species selection and a broad gradient of environmental conditions. We predicted that we would find a general positive relationship between LPR and HR (or HI) and that differences in HR and HI would be found among habitats, consistent with the hypothesis that the growth–defense trade-off contributes to observed patterns of habitat specialization in trees (Fig. 1a, b). Instead, we found no general positive relationship between HR and LPR (Fig. 3), although we did find some significant differences among habitats (Fig. 6).

Potential explanations for the lack of correlation between HR and LPR include (1) herbivores may not be important selective agents for these trees, and/or not at this particular life stage; (2) our sample included only shade-tolerant species; (3) fast-growing species in our sample may be flushing their leaves synchronously and satiating their specialist enemies and/or flushing their leaves at unpredictable times, and thereby escaping their enemies; or (4) fast-growing species may have some novel defense that is effective, but does not entail a large allocation cost and thus does not trade-off with LPR. We treat each of these explanations in turn.

Our results may reflect the fact that herbivores are not important selective agents in these forests; more specifically, the sapling stage may not be the most appropriate stage at which to evaluate the impact of herbivory. Saplings are commonly the focus of woody-plant herbivory studies (Coley 1983, Endara and Coley 2011, Moles et al. 2011), perhaps in large part because

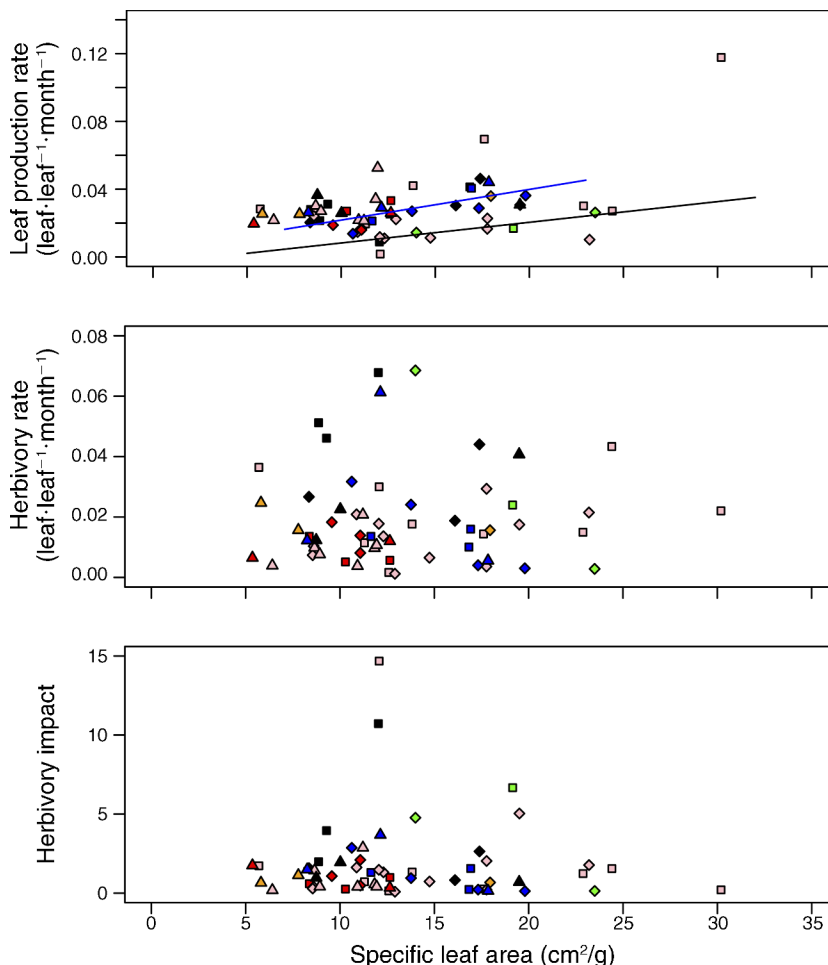


FIG. 5. Relationships between a leaf functional trait related to plant growth strategy, specific leaf area (SLA), and (a) leaf production rates, (b) herbivory rates, and (c) the relative impact of herbivory. Symbols are coded as in Fig. 3, with abundant species in each habitat (pink symbols) and the five focal lineages: *Swartzia* (green), *Inga* (black), Proteieae (blue), Bombacoideae (orange), and *Micropholis* (red). Trend lines are shown for significant major axis regression coefficients overall (black) or within lineages (by color).

they are easy to survey. However, saplings are known to have lower levels of defense than seedlings (Boege and Marquis 2005), and in general, tropical tree seedlings experience less herbivory-related mortality as they age

(Baraloto et al. 2005, Fine and Mesones 2011). Previous work on WS and TF plants that reported significant differences in growth rates, defense allocation, and herbivory-related mortality between habitats for multi-

TABLE 2. Pairwise correlations between leaf production rate (LPR), herbivory rate (HR), herbivory impact (HI), and leaf traits.

Trait	LPR	HR	HI	SLA	LA	Thick	Tough	LN	LC:N
LPR	1	-0.113	-0.355	0.427	0.021	-0.036	-0.270	-0.009	-0.024
HR	-0.014	1	0.571	0.026	-0.171	-0.175	0.071	0.083	-0.050
HI	-0.222	0.658	1	-0.036	-0.086	-0.175	0.183	0.143	-0.088
SLA	0.473	-0.038	-0.021	1	-0.282	-0.555	-0.705	0.515	-0.544
LA	-0.174	0.086	0.044	-0.392	1	0.206	0.421	-0.143	0.151
Thick	0.327	-0.112	-0.148	-0.533	0.199	1	0.699	-0.480	0.566
Tough	-0.495	0.267	0.327	-0.697	0.412	0.628	1	-0.529	0.620
LN	0.379	-0.081	-0.083	0.524	-0.115	-0.398	-0.561	1	-0.914
LC:N	-0.421	0.053	0.103	-0.544	0.092	0.588	0.647	-0.907	1

Notes: Pearson correlation coefficients for species means (above diagonal) and phylogenetically independent contrasts (below diagonal) are shown in boldface type when significant, following Bonferroni-corrected alpha values ($P < 0.0014$). Leaf functional traits include: specific leaf area (SLA), total leaf area (LA), leaf thickness (Thick), leaf toughness (Tough), leaf nitrogen content (mass based; LN), and leaf carbon–nitrogen content ratios (LC:N).

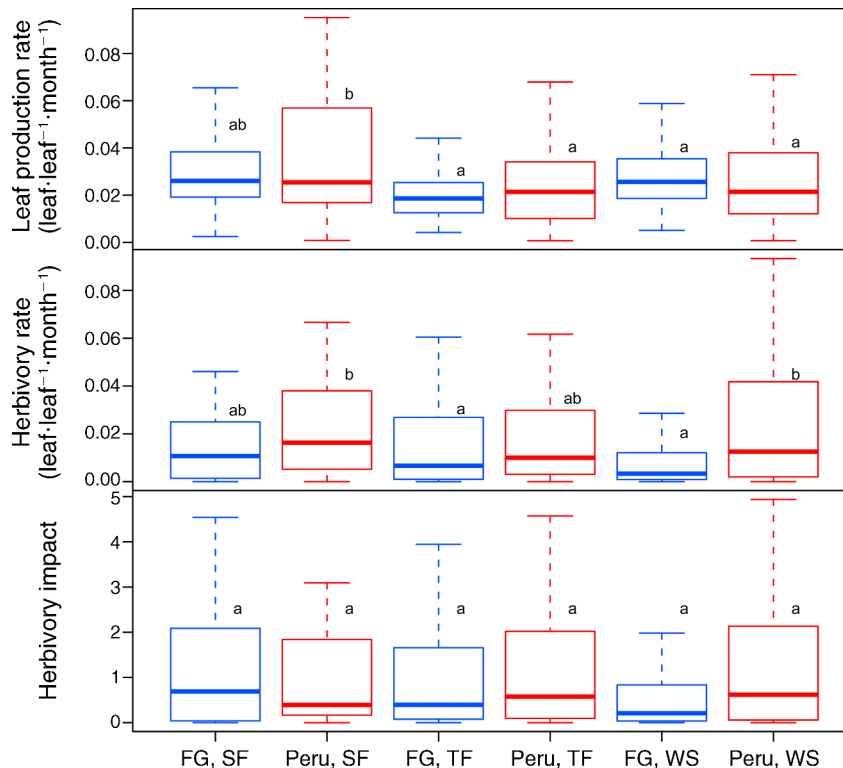


FIG. 6. Boxplots illustrating differences among countries (Peru and French Guiana [FG]) and habitats (seasonally flooded [SF], clay terra firme [TF], and white-sand [WS] forests) for (a) herbivory rates, (b) leaf production rates, and (c) the relative impact of herbivory. The bottom and top of each box represent the 25th and 75th percentile, and the band near the middle of the box shows the median. The ends of the whiskers represent the minimum and maximum ranges of the data. Lowercase letters denote groups with significantly different means calculated with Tukey HSD post hoc tests following two-way ANOVA on log-transformed variables.

ple lineages was based on seedlings, not saplings (Fine et al. 2004, 2006).

Second, whereas previous studies that have found a positive relationship between growth and herbivory across resource gradients have also studied saplings, they have included both pioneers and shade-tolerant species in high-light environments (Coley 1988, Endara and Coley 2011). In our study, by not including true pioneer species or light gaps, we have excluded those trees (both within and among species) that are likely to have the highest relative growth rates (see the top right quadrant in Fig. 1). This fact is especially important when considering that the seasonally flooded and Peruvian terra firme habitats generally have large light gaps with abundant pioneer species (e.g., *Cecropia*, *Trema*, and so on) that were not included in our sample (and that never occur in white-sand forests; Fine et al. 2010). Saplings in the understory are thought to be mostly light limited, waiting for a gap to allow them the chance to grow to the canopy and become a reproductive adult (Wright 2002). Insect herbivores are also less likely to be attracted to shady environments (Richards and Windsor 2007), and in general, lower overall leaf biomass and insect herbivore abundances are found in the understory of undisturbed forests compared to edges

of light gaps (Whitfield et al. 2012). Further research integrating herbivory rates for the same species across different life history stages, and across light environments, will be critical to fully evaluate the true relationship between growth and herbivory rates.

A third explanation for the lack of a general relationship between LPR and HR is that some species may be experiencing low herbivory rates without investing in defenses, by escaping through time and/or space. *Protium* species (Fig. 3) that have high LPR appear to be escaping their herbivores, perhaps via synchronous leaf flushing and herbivore satiation (Aide 1988, 1993). However, herbivory rates in such “escape” species are thought to be extremely variable, because some individuals in a population will be heavily defoliated while others will be left untouched, perhaps due to herbivore satiation (Coley and Kursar 1996). Alternatively, plants may be escaping their enemies through space, perhaps with unpredictable leaf flushing. This explanation is very similar to apparency theory (Feeny 1976). Endara and Coley (2011) argue strongly that apparency theory does not explain plant defense strategies, as there is no evidence that “unapparent” plant species suffer more damage from specialist herbivores than from generalist herbivores, nor is there

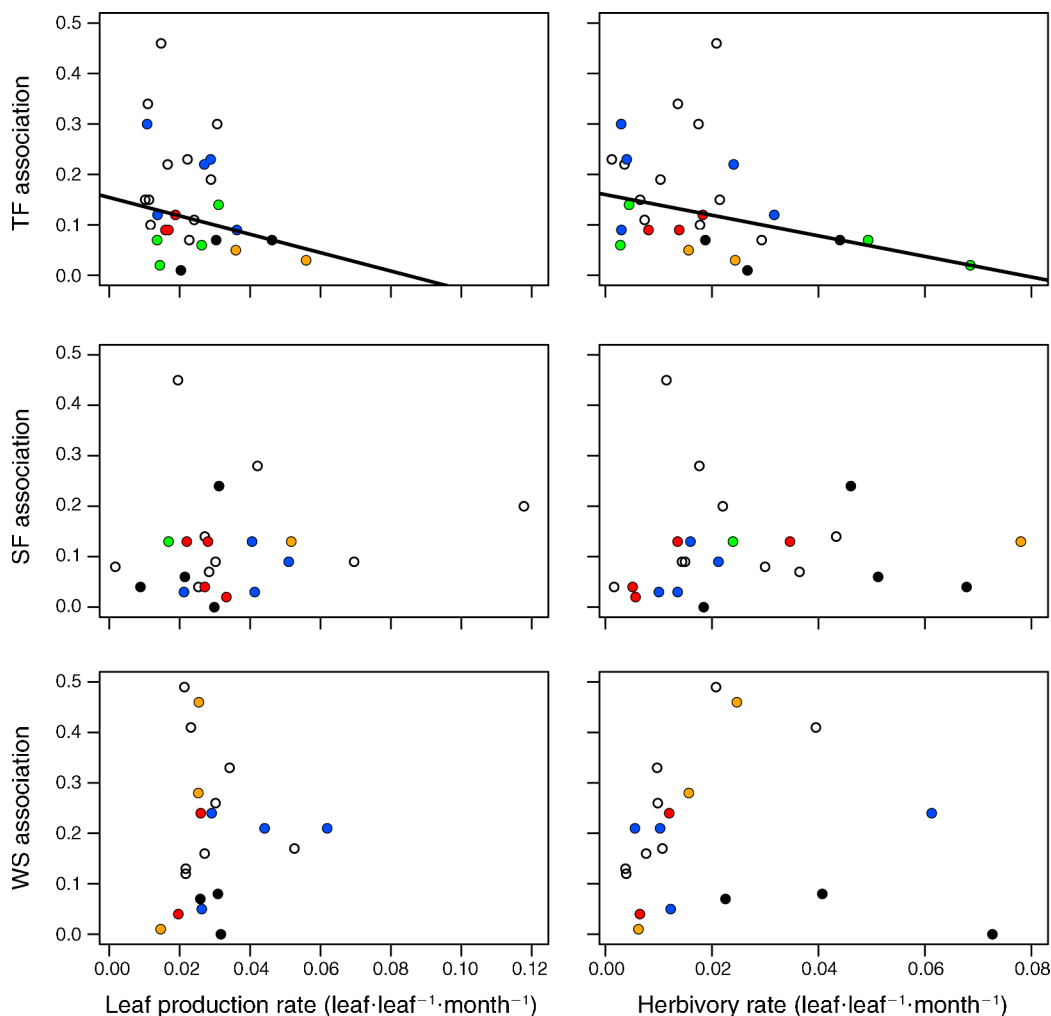


FIG. 7. Relationships between leaf production and herbivory rates and habitat association indices (indicator values of Dufrene and Legendre [1997]). Symbol colors are coded as in Fig. 3 for abundant species from each habitat (open symbols) and the five focal lineages. Trend lines are shown for lineages for which 95% quantile regression coefficients were significant at $P < 0.05$.

any evidence that herbivores have any difficulty in locating their host plants. Our comparative analysis focused on a large number of species, with the compromise of relatively low sample sizes (between three and eight individuals per species per plot). We posit that with such small sample sizes it is likely that we failed to observe the full breadth of variation in herbivore attack. As a result, the fast-growing species that appear to be escaping their herbivores in Fig. 3 are unlikely to do so over larger spatial and temporal scales. Larger sample sizes will allow better characterization of the relative importance of stochastic processes in herbivory rates within communities (Barber and Marquis 2011).

Finally, it is possible that the growth–defense trade-off is not universal, and that some species are able to defend themselves adequately at little cost, allowing them to produce high LPR and escape herbivory.

Although this possibility is important to consider, a recent meta-analysis of 50 studies evaluating the growth–defense trade-off found strong general support for the trade-off, suggesting that plant defenses are indeed costly and come at the expense of growth rates (Endara and Coley 2011). In agreement with our results, this meta-analysis found no significant differences in defenses or herbivory rates among habitats differing in resource availabilities, a pattern the authors attributed to the difficulty in sampling herbivory appropriately through time and space (Endara and Coley 2011).

Phylogenetic signal and correlations of growth and defense strategies

We found strong patterns of convergence in herbivory rates, leaf production, and our index of relative impact of herbivory throughout the 68 species, with species within our five focal lineages exhibiting high variation in

the rates of both leaf production and herbivore attack (Figs. 3 and 4). These results are consistent with the idea that there are plant defense syndromes that are evolutionarily convergent within and among lineages (Agrawal and Fishbein 2006). Fine et al. (2006) found a similar pattern studying a much smaller subset of species from three of these same focal lineages in Peru; and here we confirm this pattern across broader phylogenetic, spatial, and environmental scales, including 68 species from 17 plant families in WS forests, SF forest, and TF forests in two different regions on opposite sides of the Amazon Basin. Similarly, Whitfield et al. (2012) found high phylogenetic lability in latex production within their sample of trees, which was an important predictor of herbivory levels in their study. Furthermore, they found that neither insect abundance nor diversity in a New Guinean forest was predicted by plant phylogenetic information.

The strong correlations between LPR and leaf functional traits (Fig. 5, Table 2) suggest that our measure of leaf production rates was consistent with a general pattern of growth strategy among these species (Baraloto et al. 2010). Indeed, we expect species with thinner, cheaper leaves to exhibit higher growth rates (Poorter et al. 2006) and more rapid leaf turnover (Coley 1983). However, leaf traits associated with the leaf economics spectrum (Wright et al. 2004) were not correlated with herbivory rates across species (Table 2). We suggest this may be due to variable investment in chemical defenses that may not correlate with other leaf morphological and physiological characteristics.

It is important to note that the predictions in Fig. 1 regarding the growth–defense trade-off and its role in beta-diversity refer to defense investment (i.e., energy allocated to defense), rather than to defense type (terpenes vs. alkaloids, for example). Indeed, even though we found convergence in herbivore rates (our proxy for defense), defense type could still be phylogenetically conserved (e.g., all *Bursera* species produce monoterpenes; Becerra 1997). Defense type is thought to influence the degree of specialization by herbivores (Ehrlich and Raven 1964). Although general predictions regarding plant investment in growth vs. defense focus on the amount of defense, the type of defense and its influence on host plant specialists may impact both measurement of the growth–defense trade-off, as well as patterns of community assembly within and across habitats (Cavender-Bares et al. 2009).

Measuring herbivory in tropical forests

To what extent do our measures of leaf production and herbivory represent appropriate proxies of allocation strategies of growth and defense? Our method of scaling HR with LPR represents a synthesis of plant defense theory with community-level trophic analyses (Coley 1987, Cyr and Pace 1993, Cebrian and Duarte 1994). This approach allows for comparisons of the relative impact of herbivory across plants of different

sizes and across habitats with different resource availabilities, and gives an estimate of the relative amount of plant biomass that is transferred to higher trophic levels.

Previous studies have generally sampled herbivory using much less labor-intensive methods, sampling percentage of leaf area eaten sometimes only once or twice, but rarely repeatedly over several months (reviewed in Coley and Barone 1996, Moles et al. 2011). When one samples herbivory rates without also calculating LPR, it is difficult to interpret what “percentage of leaf area eaten” means to the plant and to the community of herbivores. In our opinion, including both of these measures is critical. Global comparisons of herbivory rates (Moles et al. 2011) should consider herbivory rate in the context of LPR and leaf lifetime before drawing conclusions about whether or not tropical forests have higher herbivory rates than temperate forests, because it is necessary to standardize herbivory rate and impact across resource gradients and growth forms (see also Johnson and Rassman 2011). Our measure of herbivory impact as the ratio of herbivory to leaf production reveals that most plants in these tropical forests are experiencing high rates of herbivory scaled to the amount of biomass produced, suggesting that herbivory represents a significant cost to plants.

Variation in the growth–defense trade-off across habitats and countries

The contrasts in herbivore impacts between TF and WS forests have been well studied in Peru (Fine et al. 2004, 2006). From this work, we predicted that plants in nutrient-poor white-sand soils will invest in defense at the expense of growth, leading to slow turnover of leaf tissues (low LPR) that are well defended (low HR; e.g., Fig. 1a). In this study, we found some evidence for lower rates of leaf production and lower herbivory in WS forests of French Guiana (Fig. 6), as found in previous studies (Coomes and Grubb 1998, Fine et al. 2004, 2006). In nutrient-rich TF forests, we predicted the opposite trend, with plants investing more in growth at the expense of defense, leading to high LPR and high HR, a pattern for which we did not find support (Fig. 6).

We found significantly higher LPR in SF forests. This result correlates with the higher soil resources found in these habitats and rapid rates of turnover of stems in these forests due to seasonal flooding (Ferry et al. 2010, Baraloto et al. 2011). However, higher LPR was not accompanied by higher HR. We posit that this may be explained in part by predators and parasitoids of herbivores, which play a crucial role in tropical forests by regulating herbivore populations (Raw 1998, Dyer and Letourneau 2003, Van Bael et al. 2003). Both plant defense theory and trophic cascade theory predict that plant defenses should be lower in high-resource plant communities and higher in low-resource plant communities. Differences in herbivory rates across habitats may



PLATE 1. Five *Heliconius* caterpillars (Nymphalidae: Heliconiinae) feeding in a terra firme forest plot near the Nanay River, Loreto, Peru. Photo credit: G. P. A. Lamarre.

therefore be dependent on the strength of a trophic cascade. Indeed, pressure on herbivores from a third trophic level can allow plants in high-resource environments to persist with a lower defense investment (Van Bael et al. 2003, Richards and Coley 2007, Mooney et al. 2010).

Because of the higher variability of soil fertility among habitats in Peru (Baraloto et al. 2011), we expected the differences in LPR and HR among habitats to be much more marked in Peru than in French Guiana, which was not the case. Still, these results must be interpreted in their temporal context given an extreme drought event that occurred in the western Amazon during the study period, reducing precipitation by more than two-thirds in some of our Peruvian study sites (Lewis et al. 2011). We suggest that the 2010 drought may have induced substantial drought stress in our study sites in Peru, resulting in lower leaf production than typical years, and perhaps, driving down herbivory rates in SF and TF. Moreover, drought may have provoked cascading interactions at higher trophic levels. Indeed, previous research at Barro Colorado Island in Panama has documented that in years of extreme drought, herbivore

abundances greatly decreased and caused major die-offs in the third trophic level (Wright et al. 1999).

Finally, we found significantly higher HR in Peru than in French Guiana. Seasonality differs between the eastern and western Amazon, with aseasonal ever-wet rain forests common near the equator in the west, and strong two-to-three-month dry seasons in the east (Baraloto et al. 2011). Insect abundance is predicted to be higher in aseasonal regions (Basset et al. 2003). In addition, the western Amazon contains edaphic habitats that range from fertile to extremely infertile while the rest of the basin has much lower variance in soil fertility, being composed of brown sand, eroded ancient clays and similar white-sand quartzite edaphic habitats (Hoorn et al. 2010). Plant productivity tracks soil fertility and also correlates with insect abundance (Kaspari et al. 2000). Thus, we expect that the higher rates of herbivory found in Peru were due to both the higher soil fertility overall and aseasonal climates.

Growth–defense strategies and habitat specialization

Herbivory rates influence the relative abundance of plant species across contrasting habitat types, as we found that species suffering high herbivory rates do not

become dominant in any of the three habitats we studied (Fig. 7). For TF forests, there was a significant and negative correlation between both LPR and HR with relative abundance. Thus, herbivory rates do affect beta-diversity in these forests, but not directly as we predicted, with different species experiencing divergent impacts of herbivory in different habitats. Instead, we observed that no species was common within any habitat if it suffered high herbivory rates (Fig. 7). We envision a hierarchical model by which species are filtered among habitat types based on environmental filtering across abiotic gradients (Kraft et al. 2008), with local abundances determined by herbivore assemblages. We also expect herbivores to influence the evolution of functional traits that are linked to habitat association, although we acknowledge that these interactions do not appear to be very important at the sapling life stage.

Our approach represents several advances, with a strong integration of novel indices relating herbivory and species traits to species distributions across contrasting habitats in two biogeographic regions, and with contrasts among multiple monophyletic lineages. However, the strength of the relationships we observed was relatively weak. Our results underline the need for long-term studies integrating a phylogenetic context with field observations to better understand the role of species interactions in shaping regional patterns of biodiversity.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the many colleagues who participated in field work in French Guiana, especially Pascal Pétronelli, Julien Engel, Alec Baxt, Benoit Burban, Benjamin Leudet, Jean-Yves Goret, Seth Kauppinen, Tim Paine, Suzanne Rabaud, Isabelle Fabre, Anthony Percevaux, and Xavier Leroy; and in Peru, especially Julio Sanchez and Fabio Casado. Research was supported by a collaborative NSF grant (DEB-0743103/0743800) to C. Baraloto and P. V. A. Fine, the Fond Social Européen (FSE) to G. P. A. Lamarre, and an INRA Package grant to C. Baraloto.

LITERATURE CITED

- Agrawal, A. A., and M. Fishbein. 2006. Plant defense syndromes. *Ecology* 87(Supplement):S132–S149.
- Agrawal, A. A., M. Fishbein, R. Halitschke, A. P. Hastings, D. L. Rabosky, and S. Rasmann. 2009. Evidence for adaptive radiation from a phylogenetic study of plant defenses. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106:18067–18072.
- Aide, T. M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature* 336:574–575.
- Aide, T. M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology* 74:455–466.
- Almeida, E. X., L. M. Conserva, and R. P. Lyra-Lemos. 2002. Coumarins, coumarinolignoids and terpenes from *Protium heptaphyllum*. *Biochemical Systematics and Ecology* 30:685–687.
- Anderberg, A. A., and U. Swenson. 2003. Evolutionary lineages in Sapotaceae (Ericales): a cladistic analysis based on *ndhF* sequence data. *International Journal of Plant Science* 164:763–773.
- APG [Angiosperm Phylogeny Group]. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161:105–121.
- Baraloto, C., D. E. Goldberg, and D. Bonal. 2005. Performance trade offs among tropical seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology* 86:2461–2472.
- Baraloto, C., F. Morneau, D. Bonal, L. Blanc, and B. Ferry. 2007. Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. *Ecology* 88:478–489.
- Baraloto, C., C. E. T. Paine, L. Poorter, J. Beauchene, D. Bonal, A.-M. Domenach, B. Hérault, S. Patiño, J.-C. Roggy, and J. Chave. 2010. Decoupled leaf and stem economics in rainforest trees. *Ecology Letters* 13:1338–1347.
- Baraloto, C., S. Rabaud, Q. Molto, L. Blanc, C. Fortunel, B. Hérault, N. Dávila, I. Mesones, M. Ríos, E. Valderrama, and P. V. A. Fine. 2011. Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Global Change Biology* 17:2677–2688.
- Barber, N. A., and R. J. Marquis. 2011. Leaf quality, predators, and stochastic processes in the assembly of a diverse herbivore community. *Ecology* 92:699–708.
- Basset, Y., T. Kitching, S. Miller, and V. Novotny, editors. 2003. *Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Becerra, J. X. 1997. Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. *Science* 276:253–256.
- Blomberg, S. P., T. Garland, and A. R. Ives. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57:717–745.
- Boege, K., and R. J. Marquis. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 20:441–448.
- Bonal, D., A. Bosc, S. Ponton, J. Y. Goret, B. Burban, P. Gross, J. M. Bonnefond, J. A. N. Elbers, B. Longdoz, D. Epron, J. M. Guehl, and A. Granier. 2008. Impact of severe dry season on net ecosystem exchange in the neotropical rainforest of French Guiana. *Global Change Biology* 14:1917–1933.
- Carson, W. P., J. Anderson, E. Leigh, and S. A. Schnitzer. 2008. Challenges associated with testing and falsifying the Janzen Connell hypothesis: a review and critique. Pages 210–242 in W. P. Carson and S. A. Schnitzer, editors. *Tropical community ecology*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Cavender-Bares, J., K. H. Kozak, P. V. A. Fine, and S. W. Kembel. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12:693–715.
- Cebrian, J., and C. M. Duarte. 1994. The dependence of herbivory on growth rate in natural plant communities. *Functional Biology* 8:518–525.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53:209–233.
- Coley, P. D. 1987. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist* 106:251–263.
- Coley, P. D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* 74:531–536.
- Coley, P. D., and J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305–335.
- Coley, P. D., J. P. Bryant, and F. S. Chapin, III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895–899.
- Coley, P. D., and T. A. Kursar. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: Physiological constraints and ecological tradeoffs. Pages 305–336 in S. S. Mulkey, R. Chazdon, and A. P. Smith, editors. *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Coley, P. D., et al. 2006. Divergent defensive strategies of young leaves in two Neotropical species of *Inga*. *Ecology* 86:2633–2643.

- Comita, L. S., H. C. Muller-Landau, S. Aguilar, and S. P. Hubbell. 2010. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science* 329:330–332.
- Condit, R. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295:666–669.
- Coomes, D. A., and P. J. Grubb. 1998. A comparison of 12 tree species of Amazonian caatinga using growth rates in gaps and understorey, and allometric relationships. *Functional Ecology* 12:426–435.
- Coste, S., C. Baraloto, C. Leroy, E. 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.
- Cyr, H., and M. Pace. 1993. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystem. *Nature* 466:753–756.
- Daly, D. C., and P. V. A. Fine. 2011. A new Amazonian section of *Protium* (Burseraceae) including both edaphic specialist and generalist taxa. *Studies in Neotropical Burseraceae XVI. Systematic Botany* 36:939–949.
- Dexter, K. G., T. D. Pennington, and C. W. Cunningham. 2009. Using DNA to assess errors in tropical tree identifications: How often are ecologists wrong and when does it matter? *Ecological Monographs* 80:267–286.
- Duarte, M., G. L. Esteves, M. F. Salatino, K. C. Walsh, and D. Baum. 2011. *Phylogenetic analyses* of *Eriotheca* and related genera (Bombacoideae, Malvaceae). *Systematic Botany* 36:690–701.
- DuBois, J. L., and A. T. Sneden. 1996. Ferreirinol: A new 3-hydroxyisoflavanone from *Swartzia polyphylla*. *Journal of Natural Products* 59:902–903.
- Dufrene, M., and P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345–366.
- Dyer, L. A., and D. Letourneau. 2003. Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs. *Ecology Letters* 6:60–68.
- Ehrlich, P. R., and P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study of coevolution. *Evolution* 18:586–608.
- Endara, M.-J., and P. D. Coley. 2011. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology* 25:389–398.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Pages 1–40 in J. W. Wallace and R. L. Mansell, editors. *Recent advances in phytochemistry*. Plenum Press, New York, New York, USA.
- Ferry, B., F. Morneau, J. D. Bontemps, L. Blanc, and V. Freycon. 2010. Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 98:106–116.
- Fine, P. V. A., D. C. Daly, G. V. Munoz, I. Mesones, and K. M. Cameron. 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution* 59:1464–1478.
- Fine, P. V. A., R. Garcia-Villacorta, N. Pitman, I. Mesones, and S. W. Kembel. 2010. A floristic study of the white sand forests of Peru. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97:283–305.
- Fine, P. V. A., and I. Mesones. 2011. The role of natural enemies in the germination and establishment of *Pachira* (Malvaceae) trees in the Peruvian Amazon. *Biotropica* 43:265–269.
- Fine, P. V. A., I. Mesones, and P. D. Coley. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305:663–665.
- Fine, P. V. A., Z. J. Miller, I. Mesones, S. Irazuzta, H. M. Appel, I. Stevens, I. Saaksjarvi, J. C. Schultz, and P. D. Coley. 2006. The growth–defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology* 87(Supplement):S150–S162.
- Hoorn, C., et al. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330:927–931.
- Hunt, R. 1978. *Plant growth analysis*. Edward Arnold, London, UK.
- Janzen, D. H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by the Dipteroocarpaceae. *Biotropica* 6:69–103.
- Johnson, M. T. J., and S. Rassman. 2011. The latitudinal herbivory-defence hypothesis takes a detour on the map. *New Phytologist* 191:589–592.
- Kaspary, M., L. Alonso, and S. O'Donnell. 2000. Three energy variables predict ant abundance at a geographical scale. *Proceedings of the Royal Society B* 267:485–489.
- Kembel, S. W., P. D. Cowan, M. R. Helmus, W. K. Cornwell, H. Morlon, D. D. Ackerly, S. P. Blomberg, and C. O. Webb. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26:1463–1464.
- Koenker, R. W. 2005. *Quantile regression*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Koenker, R. W. 2011. R package 'quantreg.' R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://cran.r-project.org/web/packages/quantreg/index.html>
- Kraft, N. J. B., R. Valencia, and D. D. Ackerly. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322:580–582.
- Lavin, M. 2006. Floristic and geographic stability of discontinuous seasonally dry tropical forests explains patterns of plant phylogeny and endemism. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Lavin, M., P. Herendeen, and M. F. Wojciechowski. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary. *Systematic Biology* 54:530–549.
- Lewis, S. M., P. M. Brando, O. L. Phillips, M. Geertje, F. van der Heijden, and D. Nepstad. 2011. The 2010 Amazon drought. *Science* 331:554.
- Lokvam, J., T. Brenes-Arguedas, J. S. Lee, P. D. Coley, and T. A. Kursar. 2006. Allelochemic function for a primary metabolite: the case of L-tyrosine hyper-production in *Inga umbellifera*. *American Journal of Botany* 93:1109–1113.
- Lokvam, J., and T. A. Kursar. 2005. Divergence in structure and activity of phenolic defenses in two co-occurring *Inga* species. *Journal of Chemical Ecology* 31:2563–2580.
- Maddison, W. P., and D. R. Maddison. 2010. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 2.73. Arizona Board of Regents on Behalf of the University of Arizona, Tucson, Arizona, USA. <http://mesquiteproject.org/>
- Mangan, S. A., S. A. Schnitzer, E. A. Herre, K. M. L. Mack, M. C. Valencia, E. I. Sanchez, and J. D. Bever. 2010. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature* 456:753–756.
- Metz, M., W. P. Sousa, and R. Valencia. 2010. Widespread density-dependent seedling mortality promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest. *Ecology* 91:3675–3685.
- Moles, A. T., S. P. Bonser, A. G. B. Poore, I. R. Wallis, and W. J. Foley. 2011. Assessing the evidence for latitudinal gradients in plant defence and herbivory. *Functional Ecology* 25:380–388.
- Mooney, K. A., R. Halitschke, A. Kessler, and A. A. Agrawal. 2010. Evolutionary trade-offs in plants mediate the strength of trophic cascades. *Science* 327:1642–1644.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, and H. Wagner. 2010. *vegan: community ecology package*. R package version 1.17-2. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>
- Orphelin, B., M. Brum-Bousquet, F. Tillequin, M. Koch, and C. Moretti. 1996. *Swartziarboreols A–E*, five new cassane

- diterpenoids from *Swartzia arborescens* (Aubl.) Pittier. *Heterocycles* 43:173–183.
- Paradis, E., J. Claude, and K. Strimmer. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20:289–290.
- Poorter, L., L. Bongers, and F. J. J. M. Bongers. 2006. Architecture of 54 moist forest species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* 87:1289–1301.
- Ramos, M., A. Siani, M. Tappin, A. Guimaraes, and J. E. d. S. Ribeiro. 2000. Essential oils from oleoresins of *Protium* spp. of the Amazon region. *Flavour and Fragrance Journal* 15:383–387.
- Raw, A. 1998. The third trophic level of plant defence: neotropical social wasps' use of odors of freshly damaged leaves when hunting. *Revista Brasileira de Zoologia* 15:1075–1092.
- Richards, L. A., and P. D. Coley. 2007. Seasonal and habitat differences affect the impact of flood and predation on herbivores: a comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos* 116:31–40.
- Richards, L. A., and D. M. Windsor. 2007. Seasonal variation of arthropod abundance in gaps and the understorey of a lowland moist forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 23:169–176.
- Richardson, J. E., R. T. Pennington, T. D. Pennington, and P. M. Hollingsworth. 2001. Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science* 293:2242–2245.
- Roberts, D. W. 2010. labdsv: ordination and multivariate analysis for ecology. R package version 1.4-1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://cran.r-project.org/web/packages/labdsv/labdsv.pdf>
- Schultes, R. E., and R. F. Raffauf. 1990. *The healing forest: medicinal and toxic plants of the northwest Amazonia*. Dioscorides Press, Portland, Oregon, USA.
- Siani, A. C., M. F. S. Ramos, O. Menezes-de-Lima, Jr., R. Ribeiro-dos-Santos, E. Fernandez-Ferreira, R. O. A. Soares, E. C. Rosas, G. S. Susunaga, A. C. Guimarães, M. G. B. Zoghbi, and M. G. M. O. Henriques. 1999. Evaluation of anti-inflammatory-related activity of essential oils from the leaves and resins of species of *Protium*. *Journal of Ethnopharmacology* 66:57–69.
- Swenson, N. G., et al. 2012. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology* 93(Supplement):S112–S125.
- Swenson, U., and A. A. Anderberg. 2005. Phylogeny, character evolution, and classification of Sapotaceae (Ericales). *Cladistics* 21:101–130.
- Torke, B. M., and B. A. Schaal. 2008. Molecular phylogenetics of the species-rich neotropical genus *Swartzia* (Leguminosae, Papilionoideae) and related genera of the swartzoid clade. *American Journal of Botany* 95:215–228.
- Tuomisto, H., K. Ruokolainen, M. Aguilar, and A. Sarmiento. 2003. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 91:743–756.
- Van Bael, S. A., J. D. Brawn, and S. K. Robinson. 2003. Birds defend trees from herbivores in a Neotropical forest canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100:8304–8307.
- Warton, D. I., and J. Ormerod. 2006. smart R package. Version 2.0. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://cran.r-project.org/>
- Webb, C. O., and M. J. Donoghue. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes* 5:181–183.
- Weeks, A., D. C. Daly, and B. B. Simpson. 2005. The phylogenetic history and historical biogeography of the frankincense and myrrh family (Bursaceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35:85–101.
- Whitfield, T. J. S., V. Novotny, S. E. Miller, J. Hreck, P. Klimes, and G. D. Weiblen. 2012. Predicting tropical insect herbivore abundance from plant traits and phylogeny. *Ecology* 93(Supplement):S211–S223.
- Wittmann, F., J. Schöngart, and W. J. Junk. 2010. Phytoecography, species diversity, community structure and dynamics of Central Amazonian floodplain forests. Pages 57–97 in W. J. Junk, M. T. F. Piedade, P. Parolin, F. Wittmann, and J. Schöngart, editors. *Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management*. Springer Verlag, Heidelberg, Germany.
- Wright, I., et al. 2004. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1–14.
- Wright, S. J., C. Carrasco, O. Calderon, and S. Paton. 1999. The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology* 80:1632–1647.
- Zoghbi, M., J. Siqueira, E. Wolter, and O. Junior. 1994. Chemical constituents of *Protium* (Bursaceae). *Acta Amazonica* 24:59–62.

SUPPLEMENTAL MATERIAL

Appendix

A summary of phylogenetic signal tests (*Ecological Archives* E093-186-A1).

Chapitre 2

Stratégie de défense des plantes

Comment les plantes peuvent échapper aux insectes phytophages?



Burseraceae: *Protium aracouchini*
Arbre spécialiste des forêts de sable-blanc
(G. Lamarre[©])

Les plantes, sous une constante pression, ont développé de nombreuses stratégies contre leurs ennemis naturels, les insectes herbivores. Afin de réduire leurs dommages, les plantes ont développé des stratégies de défenses chimiques (métabolisme secondaire, terpénoïdes... Becerra 1997, Kursar and Coley, 2003), structurales (dureté et épaisseur des feuilles, trichomes... Hanley *et al.* 2007) voire même indirectes (nectar extrafloral, Heil *et al.* 2004; Bixenmann *et al.* 2012).

Cependant, ces défenses ne peuvent pas être totalement efficaces lors du stade de jeunes feuilles du fait des contraintes liées à leur croissance/développement (faible épaisseur, peu de défense chimique). La forte quantité d'eau et d'azote à ce stade ontogénique rend les plantes plus vulnérables durant cette période (Herms and Mattson 1992, Coley and Barone 1996). Néanmoins, il existe un mécanisme de défense qui est, encore à ce jour, peu étudié. Cette stratégie implique la synchronie de la production des feuilles conduisant à un évitement ou à une satiation des insectes dans le temps. Très peu de données empiriques existent sur la façon dont les espèces, grâce à cette stratégie, peuvent « échapper » à leurs ennemis naturels et ainsi réduire les impacts sur leur *fitness*.

Durant cette étude, nous avons mesuré simultanément l'herbivorie et la production des feuilles sur des espèces d'arbres spécialistes de deux habitats forestiers (forêts de *terra firme* ou de sables blancs de Guyane française). Nous émettons l'hypothèse que cette stratégie d'évitement des insectes par une production de feuilles synchrones (i.e. pic de production foliaire durant une courte période de temps) sera suivie dans le temps par une satiation des insectes (Aide, 1988, 1993). De plus, nous prédisons que la production de feuilles sera plus synchrone sur les espèces de *terra firme* que sur celles de sables blancs, principalement à cause d'un coût de production de feuille plus élevé sur des habitats à faible ressource (chapitre précédent). L'objectif est de comprendre *i*, comment le synchronisme foliaire varie entre lignées et entre habitats et *ii*, dans quelle mesure les herbivores peuvent être temporellement corrélés à la production de feuilles.

Les résultats de cette étude soulignent l'importance des connaissances phénologiques dans les interactions entre les plantes et les insectes. L'étude suggère que l'investissement des espèces tropicales dans une production de feuilles synchrones est significativement différent entre espèces. Un très fort degré de synchronisme a notamment été montré dans la lignée des *Protieae* (*Burseraceae*) et dans une moindre mesure chez les *Bombacoideae*.

Les *Protium* de chaque habitat exhibent un fort synchronisme foliaire suggérant une convergence dans ce trait de défense au sein de la lignée. Ce signal phylogénétique nous conduit donc à penser à un avantage évolutif de trait de défense au sein de cette lignée. Malgré le patron montré sur les *Protium spp.*, les autres lignées exhibent un niveau de synchronisme significativement plus fort en habitat à forte ressource (i.e. *terra firme*), en accord avec nos prédictions. Notre étude prouve également que la corrélation entre le *timing* de la production foliaire et l'herbivorie est différente entre espèces d'arbres et habitats. Cela suggère que les pics synchrones de production foliaire, dans une courte fenêtre de temps, sont suivis par une augmentation de l'abondance des herbivores (augmentation de l'herbivorie). Ainsi, nous postulons que les plantes produisant des feuilles avec synchronie peuvent concentrer les insectes spécialistes dans le temps et l'espace et seront donc plus susceptibles d'entraîner une satiation de ces derniers.

Ce travail apporte une meilleure compréhension du phénomène de synchronisme foliaire chez les arbres de sous-bois des forêts tropicales et nous permet d'envisager des perspectives importantes quant au compromis d'allocation de croissance ou de défense impliqué dans la spécialisation des arbres à leur habitat. Dans le but d'augmenter les connaissances sur les co-variations des insectes et de leurs plantes-hôtes en interaction avec leur environnement, nous recommandons une étude sur le long-terme comprenant des mesures simultanées de production foliaire et d'herbivorie sur les plantes tropicales avec un pas de temps hebdomadaire.

Cet article a été soumis au journal *Biotropica* le 08/11/12 et est actuellement en *review*.



Contrasting patterns of leaf synchrony and herbivory rates among tropical tree habitat specialists

Journal:	<i>Biotropica</i>
Manuscript ID:	Draft
Manuscript Type:	Insights
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Lamarre, Greg; Université Antilles-Guyane, UMR Ecologie des Forêts de Guyane, ; INRA, UMR EcoFoG Mendoza, Irene; Universidade Estadual Paulista (UNESP). Instituto de Biociencias, Departamento de Botânica, Plant Phenology and Seed Dispersal Research Group; Muséum National d'Histoire Naturelle, Département d'Ecologie et Gestion de la Biodiversité Fine, Paul; University of California, Berkeley, Integrative Biology Baraloto, Christopher; INRA, UMR EcoFoG; University of Florida, Department of Biology
Keywords:	Synchrony, phenology, tropical forest habitat, herbivorous insects, resource availability, time lag , insect satiation, escape, French Guiana

SCHOLARONE™
Manuscripts

1
2
3 1 **Contrasting patterns of leaf synchrony and herbivory rates among tropical**
4
5
6 2 **tree habitat specialists**
7
8
9
10 3

11
12
13 4 Greg P.A. Lamarre^{1,2}, Irene Mendoza^{3,4}, Paul V.A. Fine⁵ and Christopher Baraloto^{2,6}
14
15
16 5

17
18
19 6 ¹ Université Antilles Guyane, UMR Ecologie des Forêts de Guyane, 97310, Kourou, French Guiana
20

21 7 ² INRA, UMR Ecologie des Forêts de Guyane, 97310, Kourou, French Guiana
22

23 8 ³ Universidade Estadual Paulista (UNESP). Instituto de Biociências - Departamento de Botânica, Plant Phenology
24 and Seed Dispersal Research Group. Avenida 24-A n° 1515, CEP 13506-900, Rio Claro, Brazil
25
26 9

27 10 ⁴ Muséum National d'Histoire Naturelle. Département d'Ecologie et Gestion de la Biodiversité. UMR 7179 CNRS-
28 MNHN, 1 Av. du Petit Château, 91800, Brunoy, France
29
30 11

31 12 ⁵ Department of Integrative Biology, 1005 Valley Life Sciences Building Number 3140, University of California,
32 Berkeley, California 94720 USA
33
34 13

35 14 ⁶ Department of Biology, University of Florida, Gainesville, Florida 32611 USA
36
37 15
38
39

40 16 **Abstract.** We simultaneously monitored leaf production and herbivory rates from specialists of
41 *terra firme* (TF) and white-sand (WS) habitats within five tree lineages. Patterns of leaf
42
43 17 *terra firme* (TF) and white-sand (WS) habitats within five tree lineages. Patterns of leaf
44
45 18 synchrony and herbivore damage differed among tree lineages but synchrony was in general
46
47 19 higher in TF than WS, and exhibited a tighter time-lag between leaf production and herbivory.
48
49

50 20
51
52
53 21 **Keywords.** Synchrony; phenology; tropical forest habitat; herbivorous insects; resource
54
55 22 availability; time lag; insect satiation; escape; French Guiana
56
57
58
59
60

1
2
3 23 MANY DEFENSE STRATEGIES OF PLANTS AGAINST INSECT HERBIVORES HAVE BEEN WELL-
4
5 24 DESCRIBED, including chemical defenses (Herms & Mattson 1992, Becerra 1997, Kursar &
6
7 25 Coley 2003), plant structural traits (Hanley *et al.* 2007) and indirect defenses, such as production
8
9 26 of extrafloral nectar (Heil *et al.* 2004; Bixenmann *et al.* 2012). Although some young leaves are
10
11 27 chemically defended, the usually high concentration of water and nitrogen in addition to low leaf
12
13 28 toughness renders them highly vulnerable to natural enemies during this stage (Herms & Mattson
14
15 29 1992, Coley & Kursar 1996). A less-studied defense strategy involves the synchrony of leaf
16
17 30 production, such that leaf biomass exceeds the capacity of consumption (insect satiation; Aide
18
19 31 1993). Very few empirical data exist on how tropical plant species may escape their natural
20
21 32 enemies in time via synchronous leaf production. We posit that the time-lag between insect
22
23 33 herbivory and leaf production can shed light on how plants may escape herbivore damage (Fig.1).
24
25 34 Under the insect satiation hypothesis (Fig.1A), a peak of synchronous leaf production would be
26
27 35 correlated with a peak of herbivore damage with a short time-lag, during which specialist leaf-
28
29 36 feeding insects are limited in their population sizes and are not capable of consuming the majority
30
31 37 of expanding leaves before they mature. In contrast, a more continuous leaf production (e.g.
32
33 38 asynchrony) is not likely to reduce damage via an escape strategy (Fig.1B), resulting in a higher
34
35 39 overall impact of herbivory in the absence of other defense mechanisms such as toxic compounds
36
37 40 or extrafloral nectaries (Macauley & Fox 1980, McKey 1989).

38
39 41 Plant defense theory predicts that species growing in low-resource habitats invest more
40
41 42 energy into defense against natural enemies (e.g. leaf toughness, thickness and a battery of
42
43 43 secondary metabolites; see Kursar & Coley 2003) at the expense of growth due to the high cost of
44
45 44 tissue replacement (Coley *et al.* 1985, Fine *et al.* 2006, Lamarre *et al.* 2012). In contrast, plant
46
47 45 species growing in high-resource habitats are predicted to allocate more resources to leaf and
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3 46 stem production) because of the lower cost of leaf replacement and the larger presence of the
4
5 47 third trophic level (i.e. insect predator, parasitoid). We examined patterns of the synchrony of leaf
6
7 48 production and insect herbivory within two common tropical forest habitats in lowland Amazonia
8
9 49 that contrast markedly in soil resource availability (Wittman *et al.* 2006, Baraloto *et al.* 2011): (1)
10
11 50 *terra firme* clay forests (TF), and (2) white-sand forests (hereafter WS). We predicted that leaf
12
13 51 production would be more synchronous in high-resource environments (hereafter TF) than in
14
15 52 low-resource environments (WS). The cost and the investment of leaf production are thought to
16
17 53 be lower in TF than in WS (Coley *et al.* 1985). Closely related plant species are more likely to
18
19 54 share common natural enemies (Ehrlich & Raven, 1964) in addition to defense strategies
20
21 55 (Agrawal *et al.* 2009). We therefore controlled for phylogenetic signal of synchrony by studying
22
23 56 five monophyletic tree lineages that employ diverse types and different amounts of physical and
24
25 57 chemical defense strategies (Lamarre *et al.* 2012), with one focal species of each lineage
26
27 58 specialized to each habitat type. We predicted that within-lineage synchrony would be stronger
28
29 59 than among-lineage synchrony. We addressed the following questions: (1) How does the
30
31 60 synchrony of leaf production vary among lineages and habitats? (2) To what extent is herbivory
32
33 61 temporally correlated with leaf production among lineages and habitats?
34
35
36
37
38
39
40
41

42 62 Our study plots were located at the Laussat Conservation Area in French Guiana
43
44 63 (05°28'N, 053°35'W). Climate in the region is driven by a seasonal alternation between a wet
45
46 64 season (December to August) and a dry season (September to November). Surveys lasted from
47
48 65 March to July 2012, corresponding in French Guiana to one complete rainy season and a short
49
50 66 dry season in March (Bonal *et al.* 2008). We studied five lineages to relate leaf phenology patterns
51
52 67 with herbivory: *Inga* (Fabaceae), *Protium* (Burseraceae), Bombacoideae (Malvaceae),
53
54 68 *Micropholis* (Sapotaceae), and *Licania* (Chrysobalanaceae). We selected these lineages because
55
56
57
58
59
60

1
2
3 69 they are phylogenetically dispersed within the eudicots, the dominant angiosperms in tropical rain
4
5 70 forests, and are widespread in the Amazon basin and the Guiana Shield. From each lineage, we
6
7
8 71 chose one species that was common in each habitat type and infrequent or absent in the other
9
10 72 (Lamarre *et al.* 2012). Plant monitoring was conducted in a modified Gentry plot covering a
11
12 73 surface of 2-ha in each habitat type (Phillips *et al.* 2003, Baraloto *et al.* 2011), in which we
13
14 74 measured leaf production and herbivory rates in 8 to 20 individuals per species according to their
15
16 75 abundance. We chose to monitor conspecific saplings separated by at least 10 meters avoiding
17
18 76 direct effect of insect specialist populations. We therefore controlled for light availability with all
19
20 77 individuals sharing a same crown exposure index of 2 or less in each habitat.
21
22
23

24
25 78 Leaf phenology and herbivory measurements were performed on saplings from 1 to 4
26
27 79 meters height because understory saplings receive higher proportion of herbivory attacks (Coley
28
29 80 *et al.* 1985). We monitored a total of 172 juvenile trees weekly during a four-month period (17
30
31 81 censuses). During each census, we tagged new leaves produced since the week before using
32
33 82 colored wire and we counted the number of produced, damaged and defoliated leaves. We
34
35 83 estimated the proportion of the leaf area removed each week using transparent sheets with a 5
36
37 84 mm grid. We calculated an index of Leaf Production Rate (hereafter LPR) for each individual
38
39 85 and census, as follows:
40
41
42
43
44

45 86
$$\text{LPR } tn = \frac{\text{leaf blades produced at } tn}{\text{Initial leaf blades count} + \sum_{i=1}^N \text{weekly blades produced}}$$

47
48
49 87 Where tn is the census at week n and N is the total number of weeks during which we carried out
50
51 88 our study. We estimated an Herbivory Rate (hereafter HR) for each individual and census using a
52
53 89 linear approximation of the surface area removed during leaf expansion, averaged for all
54
55
56 90 observed leaves to a composite measure for each individual as:
57
58
59
60

$$91 \quad HR_{tn} = \frac{\sum_{t=1}^n \text{No. damaged blades at } tn \cdot \overline{\text{Herbivory at } tn}}{\sum_{t=1}^n \text{weekly blades produced}} / 100$$

92 Where $\overline{\text{Herbivory}}$ is the mean of the accumulated surface removed by herbivores of all the leaves
 93 showing damage at time tn . HR includes defoliated leaves due to herbivore or pathogen attack
 94 (assigning a value of 100% as Aide 1993). To estimate synchrony in leaf production (Question
 95 1), we calculated for each individual the week at which leaf production rate was greatest
 96 (hereafter $Tmax$). We also estimated the percentage of individuals that reached their $Tmax$ at each
 97 census. Then, we calculated the number of weeks that encompassed 90% of individuals of that
 98 species having reached their peak of leaf production (following Augspurger 1983; hereafter
 99 $week90$). We tested differences in $Tmax$ and $week90$ among habitats and lineages using a
 100 Generalized Linear Model with a Poisson distribution (Bolker *et al.* 2009). To estimate the
 101 temporal correlation among the timing of leaf production and herbivory rate (Question 2), we
 102 used a cross-correlation analysis between the weekly values of LPR (used as the explanatory
 103 variable) and the differences among censuses of the cumulative value of HR (used as the
 104 response variable) for each individual that had produced at least one new leaf during the
 105 monitoring time (Legendre & Legendre 1998). We extracted the lags that significantly
 106 maximized each cross-correlation and explored differences in positive lags among habitats and
 107 lineages using a binomial Generalized Model. We used a stepwise variable selection based on the
 108 Akaike Information Criterion (AIC) to select the best statistical model in all cases (Burnham &
 109 Anderson 2002). Statistical analyses were performed with R software 2.13.1 and package lme4
 110 (R Core Team 2011).

111 The five tree lineages showed contrasting patterns in their timing of leaf production (Fig.
 112 1; Table 1; and Appendix S1). $Tmax$ showed a significant interaction term for habitats and
 113 lineages (lower AIC for the saturated model; Table 1), with four of the ten studied taxa showing a

1
2
3 114 high degree of synchrony (i.e. the dispersion of T_{max} values was lower; Fig. 2). The shortest
4
5 115 “window” of LPR occurred for the two *Protium* species (Burseraceae), *Micropholis egensis*
6
7
8 116 (Sapotaceae) and to a lesser extent the two Bombacoideae, all of whom displayed a higher degree
9
10 117 of synchrony. *Protium* saplings in both habitats showed strong evidence of convergent patterns of
11
12 118 phenological synchrony (Fig. 2). Accordingly, *Protium* also showed the 90% of individual’s
13
14
15 119 peaks of leaf production at shorter time intervals (i.e. 11 weeks; Table S2). In contrast with plant
16
17 120 defense theory, trees growing in WS were able to produce many new leaves simultaneously (e.g.
18
19
20 121 one individual of *P. aracouchini* in WS produced more than 400 leaves in two weeks). It is
21
22 122 fascinating that both *Protium* species exhibited strong synchrony patterns; however we realize
23
24 123 that these are only two of the more than 30 *Protium* species occurring in French Guianan
25
26
27 124 rainforests and further sampling is needed. If congeners do share common herbivores, selection
28
29 125 would favor synchrony of leaf flushing within close relatives; we therefore speculate that *Protium*
30
31 126 may be undergoing antagonistic coevolution with lineage-specialist herbivores.
32
33

34
35 127 Although leaf production of *Protium* spp. were synchronous both in TF and WS, the other
36
37 128 four lineages showed higher synchrony in TF specialist species, consistent with our predictions
38
39 129 (Fig. 2; Appendix S2). Phenological patterns of leaf production may diverge between the white
40
41
42 130 sand and the *terra firme* clay forest communities; however, the strength of the differences was
43
44 131 relatively weak (10.4 weeks in TF and 15 weeks in WS). In our study, leaf production for six of
45
46
47 132 the ten studied species was spread over at least 15 weeks (especially *Licania* and *Inga* lineage;
48
49 133 Fig.2), this pattern suggesting that these two lineages are producing leaves more or less
50
51 134 continuously through a complete wet season (Fig. 1.B). We speculate from our field observations
52
53
54 135 that *Inga* and *Licania* may have evolved other effective defense strategies such as extrafloral
55
56 136 nectaries and/or delayed greening. Environmental variations may play an important role in
57
58
59
60

1
2
3 137 driving leaf production (Wright & Van Schaik 1994), so differences between these two habitats
4
5 138 in ecological conditions (e.g. canopy structure, light availability, soil nutrients and micro-climate)
6
7
8 139 are probably affecting synchrony, in spite of the lineage-specific pattern. Although light
9
10 140 conditions and climate were considered equivalent between the two habitats, additional
11
12 141 physiological processes such as the balance between leaf construction cost and photosynthesis
13
14 142 with regards to environmental cues (temperature, photoperiod and solar irradiance) may influence
15
16 143 leaf production and synchrony.
17
18

19
20 144 In our study, we found contrasting responses among species in the correlation between the
21
22 145 timing of herbivory and leaf production (Fig. 3 and Table 1). All species showed an elevated
23
24 146 number of positive lags between LPR and HR, except for *M. guyanensis*. In addition, within each
25
26 147 lineage the proportion of positive lags was higher for TF than WS. This result means that peaks
27
28 148 in leaf production could be tracked by insects, which consequently increased their damage during
29
30 149 the peak of synchronous flush (Appendix S1; Fig. 1). For all species except *P. aracouchini* and *M.*
31
32 150 *guyanensis*, the mean lag between the peak of LPR and HR was lower than 2 weeks, which
33
34 151 indicates a very fast tracking by insects (Fig. 3). This pattern suggests that species may minimize
35
36 152 the window of leaf expansion when plants are more vulnerable (i.e. less-defended chemically).
37
38 153 The tissue loss to insect herbivores is therefore concentrated in very short window of leaf
39
40 154 expansion, consistent with previous reports that identified leaf expansion rate as effective defense
41
42 155 strategy (Kursar and Coley, 2003).
43
44
45
46
47
48

49
50 156 A high percentage of *M. guyanensis* individuals reached their peak of HR before the peak
51
52 157 of LPR (i.e. negative lags in Fig. 3), but this may be an artifact provoked by the brief duration of
53
54 158 the study and the few leaves produced by this species (Appendix S2). An increase of herbivory
55
56 159 during a synchronous flush would suggest that herbivore specialists are concentrated in time and
57
58
59
60

1
2
3 160 space. However, with only 17-weeks monitoring, we failed to adequately capture the leafing
4
5 161 patterns in half of the studied species (see *Licania* and *Inga*, Fig. 2 and Appendix S1). The
6
7 162 species with higher synchrony of leaf flushing (*Protium* and Bombacoideae lineages) showed a
8
9
10 163 higher percentage of positive lags, indicating that insects more tightly track leaf production in
11
12 164 these lineages and are therefore more likely to exhibit leaf synchrony for satiating insects (Fig.
13
14
15 165 1A). The extent to which herbivorous insects are able to track changes in leaf production of a
16
17 166 host plant may result in an indirect defense strategy to reduce their impact (Aide 1991, 1993, Van
18
19
20 167 Schaik *et al.* 1993). Although a tight tracking of leaf production by insects is indirectly
21
22 168 suggesting insect satiation, we failed to observe clearer patterns of insect satiation (see Aide
23
24 169 1993) because of the short duration of the monitoring. However, we believe that further studies
25
26 170 would allow testing whether synchrony leads to insect satiation based on such close tracking by
27
28
29 171 insects of peaks of leaf production. A similar pattern was observed among the ten most
30
31 172 synchronous species in a lowland Panamanian forest showing higher herbivory damage out of the
32
33 173 peak of synchronized flushes (Aide 1993). It would suggest, in turn, that plant species may
34
35 174 produce leaves in time of low abundance of insects, presumably escaping herbivores. In both
36
37
38 175 cases, this indirect defense strategy would result in reduced impact of natural enemies on the host
39
40
41 176 plants. Our results show that high levels of synchrony in tropical tree species strongly differ
42
43 177 among tropical tree species and that such pattern may be constrained by the type of environment,
44
45 178 sometimes in a very short window of time. Our study emphasizes the need for high-precision
46
47
48 179 measurements in plant phenology monitoring, with weekly censuses instead of monthly (e.g.
49
50 180 Aide 1993), although longer time periods than 17 weeks would also be desirable.
51

52
53
54 181
55
56
57
58
59
60

1
2
3 182 Our study represents one of the few attempts to measure simultaneously both leaf
4
5 183 production and herbivory rates on tropical plants (but see Aide 1993), and to our knowledge is
6
7
8 184 the first to employ a lineage-based approach across a gradient of environmental conditions. This
9
10 185 study also underlines the need of long-term monitoring integrating plant phylogeny with host
11
12 186 specialization field experiments to better understand the processes involved in leaf synchrony and
13
14
15 187 its consequence in plant-insect interactions.
16
17
18
19
20

21 189 **ACKNOWLEDGEMENTS**

22
23
24
25 190 We thank Jocelyn Casal, Jean-Yves Goret, Eléonore Bernardo and Antonin Leclercq for help in
26
27 191 field work. This manuscript has been improved by the help of C.E.T. Paine, Q. Molto and P.-C.
28
29 192 Zalamea. Research was supported by a collaborative NSF grant (DEB-0743103/0743800) to C.
30
31 193 Baraloto and P.V.A. Fine, the Fond Social Européen (FSE) to G.P.A. Lamarre, and an INRA
32
33 194 Package grant to C. Baraloto. I. Mendoza benefited of a Brazilian CNPq grant (150483/2012-0)
34
35 195 during the writing of this paper. This article is an output of the interaction held during the ATBC
36
37 196 meeting in Bonito (June 2012).
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

202 **REFERENCES**

- 203 AGRAWAL, A. A., M. FISHBEIN, R. HALITSCHKE, A. P. HASTINGS, D. L. RABOSKY, AND S.
204 RASMANN. 2009. Evidence for adaptive radiation from a phylogenetic study of plant defenses.
205 PNAS 106: 18067–18072.
- 206 AIDE, T. M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical
207 understory community. *Nature* 336: 574–575.
- 208 AIDE, T. M. 1991. Synchronous leaf production and herbivory in juveniles of *Gustavia superba*.
209 *Oecologia*, 88: 511-514.
- 210 AIDE, T.M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community.
211 *Ecology* 74: 455–466.
- 212 AUGSPURGER, C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit-set of 6 Neotropical shrubs.
213 *Biotropica* 15: 257-267.
- 214 BARALOTO, C., S. RABAUD, Q. MOLTO, L. BLANC, C. FORTUNEL, B. HÉRAULT, N. DAVILA, I.
215 MESONES, M. RIOS, E. VALDERAMA, AND P. V. A. FINE. 2011. Disentangling stand and
216 environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Global Change Biology*
217 17: 2677-2688.
- 218 BECERRA, J. X. 1997. Insects on plants: macro evolutionary chemical trends in host use. *Science*
219 276: 253-256.
- 220 BIXENMANN, R. J., P.H. COLEY, AND T.A. KURSAR. 2012. Developmental Changes in Direct and
221 Indirect Defenses in the Young Leaves of the Neotropical Tree Genus *Inga* (Fabaceae).
222 *Biotropica* 0(0): 1-10.
- 223 BOLAND, W. 2004. Evolutionary change from induced to constitutive expression of an indirect
224 plant resistance. *Nature* 430: 205–8.
- 225 BONAL, D., A. BOSCH, S. PONTON, J. Y. GORET, B. BURBAN, P. GROSS, J. M. BONNEFOND, J. A. N.
226 ELBERS, B. LONGDOZ, D. EPRON, J. M. GUEHL, AND A. GRANIER. 2008. Impact of severe dry
227 season on net ecosystem exchange in the Neotropical rainforest of French Guiana. *Global Change*
228 *Biology* 14:1917–1933.
- 229 BURNHAM, K. P., AND D. R. ANDERSON. 1998. Model Selection and Inference. A Practical
230 Information Theoretic Approach. Springer-Verlag, New York.

- 1
2
3 231 COLEY, P.D., J. P. BRYANT, AND F. S. CHAPIN. 1985. Resource availability and plant antiherbivore
4 232 defense. *Science* 230: 895-899.
- 5
6 233 DUFRENE, M., AND P. LEGENDRE. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a
7 234 flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345–366.
- 8
9 235 EHRLICH, P. R., AND P. H. RAVEN. 1964. Butterflies and plants: a study of coevolution. *Evolution*
10 236 18:586–608.
- 11
12 237 FINE, P. V. A., Z. J. MILLER, I. MESONES, S. IRAUZTA, H. M. APPEL, M. H. H. STEVENS, I.
13 238 SÄÄKSJARVI, J. C. SCHULTZ, AND P. D. COLEY. 2006. The growth-defense trade-off and habitat
14 239 specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology* 87(7): S150-S162.
- 15
16 240 HANLEY, M. E., B. B. LAMONT, M. M. FAIRBANKS, AND C. M. RAFFERTY. 2007. Plant structural
17 241 traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and*
18 242 *Systematics* 8: 157-178.
- 19
20 243 HEIL, M., S. GREINER, H. MEIMBERG, R. KRÜGER, J. L. NOYER, G. HEUBL, K. E. LINSENMAIR, AND
21 244 HERMS, D. A., AND W. J. MATTSON. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The*
22 245 *Quarterly Review of Biology* 67(3): 283-335.
- 23
24 246 KURSAR, T. A., AND P. D., COLEY. 2003. Convergence in defense syndromes of young leaves in
25 247 tropical rainforest. *Biochem. Syst. Ecol.* 31: 929-949.
- 26
27 248 LAMARRE, G. P. A., C. BARALOTO, C., FORTUNEL, N. DAVILA CARDOZO, I. MESONES, J. GRANDEZ
28 249 RIOS, M. RIOS, E. VALDERRAMA, AND P. V. A. FINE, P.V.A. 2012. Herbivory, growth strategies
29 250 and habitat specialization in tropical tree lineages: implications for Amazonian beta-diversity.
30 251 *Ecology* 93(8) Supplement: 195-210.
- 31
32 252 LEGENDRE, P., AND L. LEGENDRE. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- 33
34 253 MACAULEY, B. J., AND L. R. FOX. 1980. Variation in total phenols and condensed tannins in
35 254 *Eucalyptus*: leaf phenology and insect grazing. *Aust. J. Ecol.* 5: 31-35.
- 36
37 255 MCKEY, D. 1989. Interactions between ants and leguminous plants. *In* Stirton, C. H., and J. L.
38 256 Zarucchi (Ed). *Advances in legume biology*, pp. 673-718 Missouri Botanical Garden, Saint
39 257 Louis, Missouri, USA.
- 40
41 258 PHILLIPS, O. L., P. N. VARGAS, A. L. MONTEAGUDO, A. P. CRUZ, M. E. C. ZANS, W. G. SANCHEZ,
42 259 M. YLI-HALLA, AND S. ROSE. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a
43 260 landscape-scale approach. *J. of Ecol.* 91: 757-775.
- 44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

- 1
2
3 261 R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical Computing. R
4 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
5 262
6
7 263 VAN SCHAİK, C. P., J. W. TERBORGH, AND J. WRIGHT. 1993. The phenology of tropical forests:
8
9 264 adaptative significance and consequences for primary consumers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24:
10 265 353-377.
11
12 266 WITTMANN, F., J. SCHÖNGART, AND W. J. JUNK. 2010. Phytogeography, species diversity,
13
14 267 community structure and dynamics of Central Amazonian floodplain forests. *In* Junk, W.J., M. T.
15 268 F. Piedade, P. Parolin, F. Wittmann, and J. Schöngart. (Ed). *Amazonian floodplain forests:*
16 269 *ecophysiology, biodiversity and sustainable management*, pp. 57–97. SpringerVerlag,
17 270 Heidelberg, Germany.
18
19 271 WRIGHT, S. J., AND C. P. VAN SCHAİK. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American*
20
21 272 *Naturalist* 143: 192-199.
22
23
24
25 273
26
27
28 274
29
30 275
31
32 276
33
34
35 277
36
37 278
38
39 279
40
41 280
42
43
44 281
45
46 282
47
48 283
49
50 284
51
52 285
53
54 286
55
56
57
58
59
60

287 **Table 1:** Summary of the models used in this work analyzing the influence of habitat and lineage
 288 on the peaks of leaf production (*Tmax*), the number of weeks when the 90 % of the individuals
 289 showed peaks of leaf production (*week90*) and the proportion of positives lags in the cross-
 290 correlation between LPR and HR (*positive lags*). Models are ranged from the best ($\Delta AIC = 0$) to
 291 poorest fits. Bold font denotes models with equivalent empirical support (within 2 AIC units).
 292 Residual deviance and residual degrees of freedom are given for each model.

dependent variable	predictor variables	AIC	ΔAIC	residual deviance	residual df
<i>Tmax</i>	habitat * lineage	1156,5	0	636,16	136
	lineage	1193,5	37	683,12	141
	habitat + lineage	1195,3	38,8	682,94	140
	null	1290,1	133,6	787,74	145
	habitat	1292,1	135,6	787,71	144
<i>week90</i>	habitat	60,778	0	13,774	8
	null	62,967	2,189	17,963	9
	lineage	65,274	4,496	12,27	5
<i>positive lags</i>	habitat + lineage	88,481	0	74,481	93
	habitat * lineage	89,608	1,127	69,608	90
	lineage	91,135	2,654	79,135	94
	null	96,279	7,798	94,279	99
	habitat	96,6	8,119	92,6	98

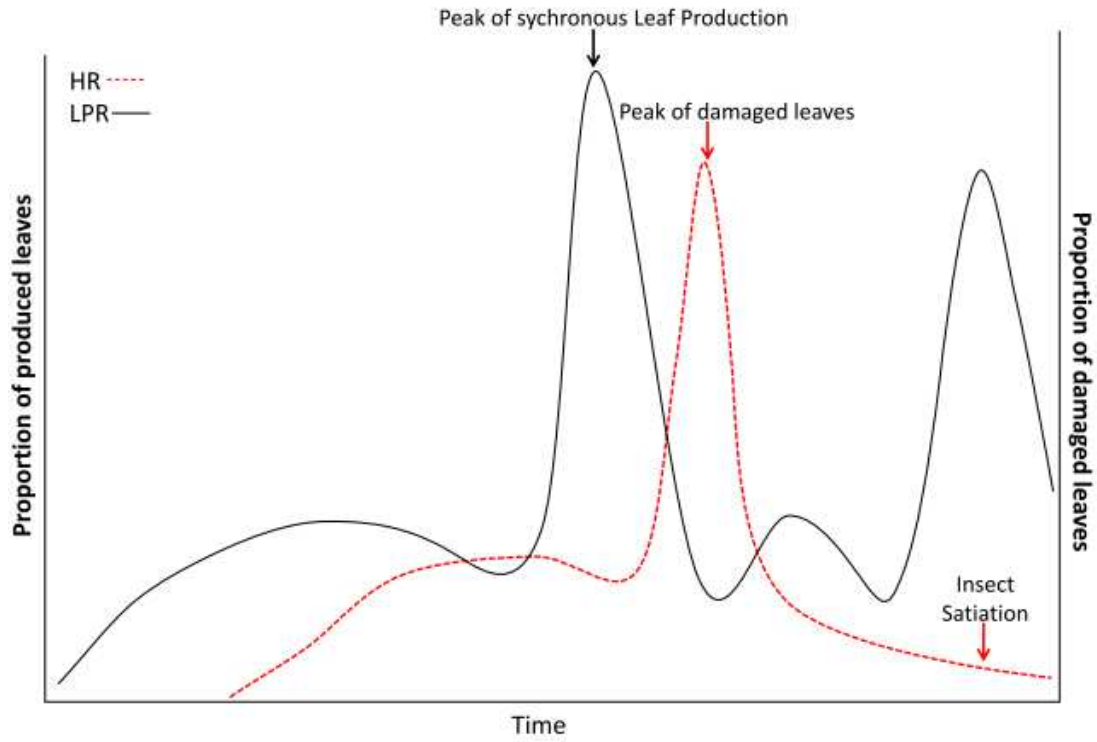
Figures Legends

Figure 1: A conceptual illustration of the consequences of synchronous and asynchronous leaf production on herbivory rates. A) Synchronous leaf production, under which a peak of leaf production will be followed by a peak in herbivory. If insects are satiated then subsequent peaks of leaf production will not be accompanied by a new increase of HR. B) Continuous leaf flushing (or asynchrony), which results in a constant level of herbivory that can be reduced only by investment in defense. A fitness advantage of synchrony for a species occurs if the overall impact of herbivory is lower than with asynchronous leaf production, and this will depend on investment in other defense strategies. The dashed line corresponds to a plant species that has not developed defense strategies (higher impact of HR), while other species may invest in effective defense mechanisms (thicker dashed line), resulting in lower overall impact.

Figure 2: Boxplots illustrating differences among the ten focal species for the peaks of leaf production rates (T_{max}). Red plots represent tree species that showed leafing synchrony, and black plots those that showed continuous leaf production. The top panels represent the *terra firme* specialists and the bottom panels represent white sand specialists.

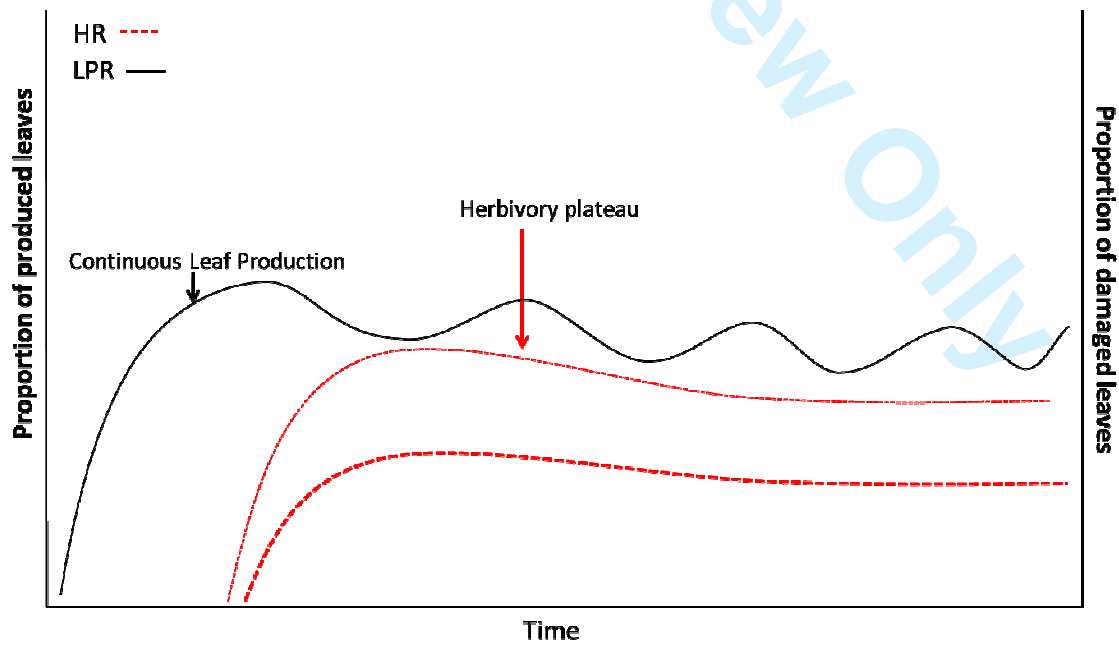
Figure 3: Histogram of the lags that significantly maximized the cross-correlation among LPR and HR for each species. Positive lags mean that the peak of HR was reached after the peak of LPR and negative lags mean the opposite. The x/y ratio in the top of each panel means the number of significantly positive cross-correlations in relation with the number of individuals of each species that at least produced a new leaf. The top panels represent the *terra firme* specialists and the bottom panels represent white sand specialists.

322 FIGURE 1A



334

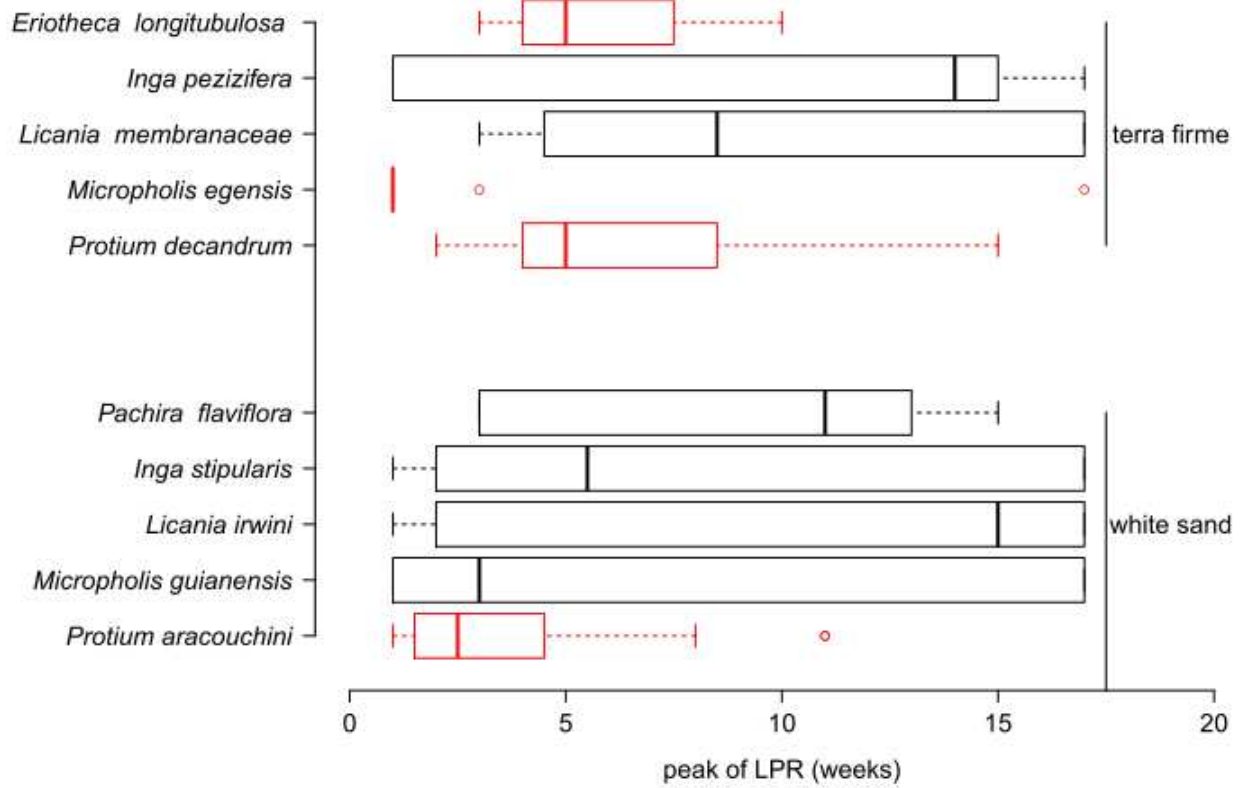
335 FIGURE 1B



336

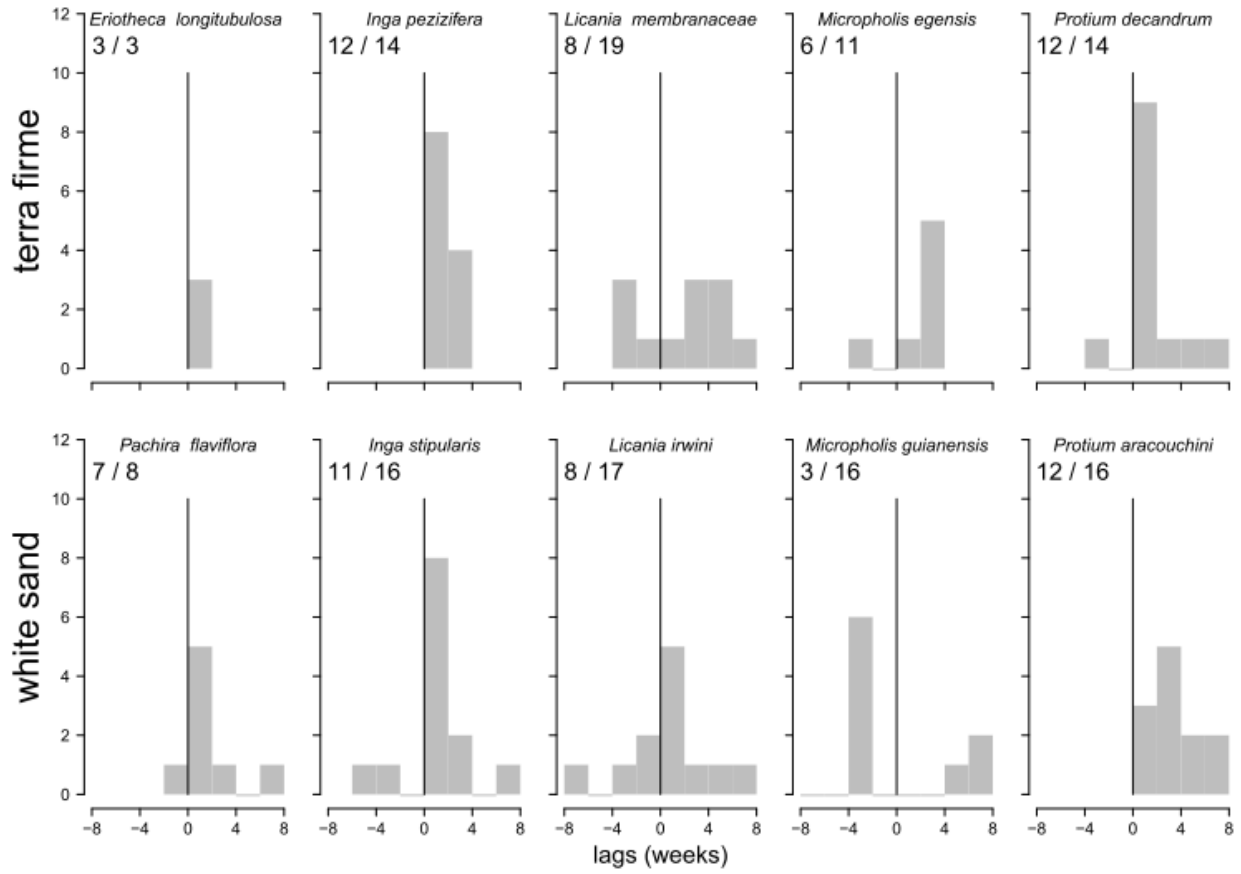
337
338
339

FIGURE 2



340
341
342
343
344
345
346
347

348 **FIGURE 3**



349

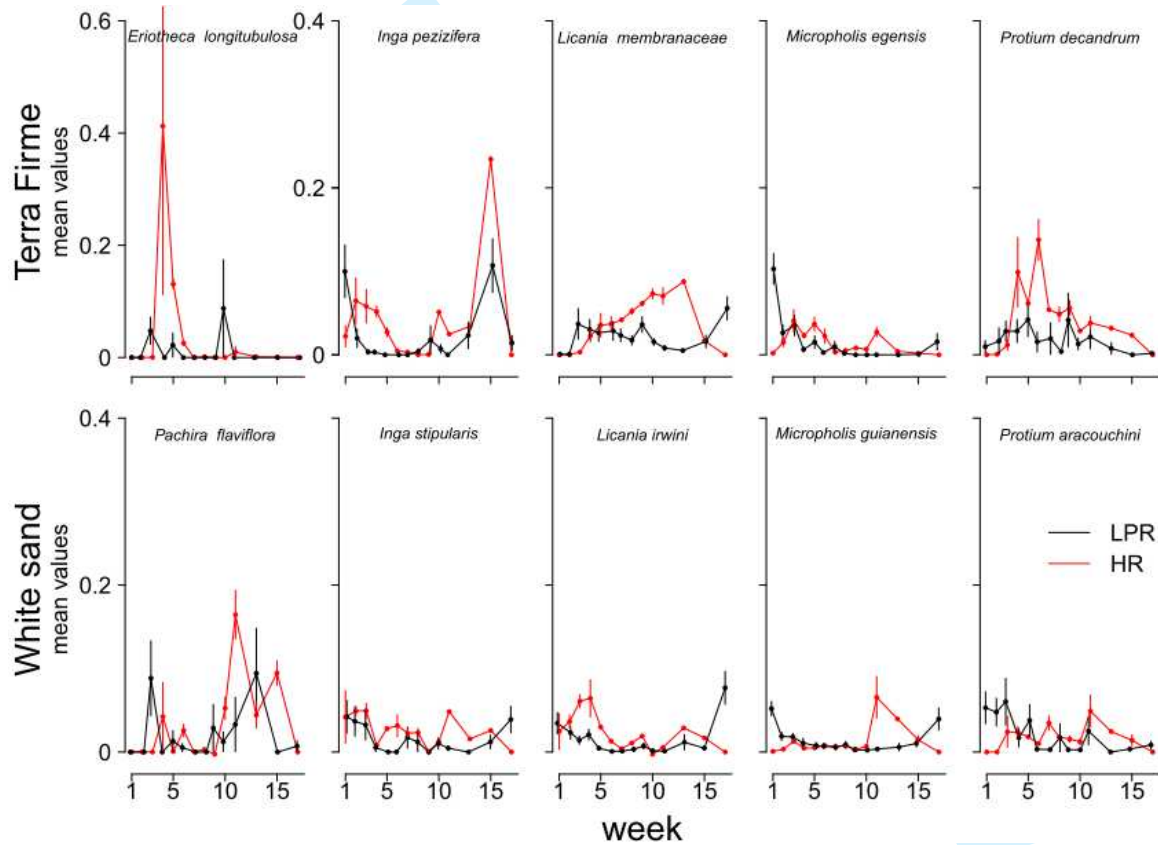
350

351

View Only

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

352 **Appendix S1:** Plot illustrating the mean values per weeks of the percentage of herbivory rate
 353 (HR) and Leaf Production rate (LPR) among the ten studied species during the observation
 354 period. Vertical bars show standard errors. The top panels represent the *terra firme* specialists
 355 and the bottom panels represent white sand specialists.



358

359

360

361

362 **Appendix S2:** Summary of some descriptive variables of leaf production and herbivory damage.

363 The dependent variable *week90* is the number of weeks necessary for including the 90% of

364 individuals showing peaks of leaf production. Except for the percentage of individuals without

365 leaf production and week 90, values represent mean \pm SD.

Lineage (Family)	species	Habitat	individuals without LPR (%)	Average number of produced leaves	Average number of damaged leaves	Damaged leaves/Total nb of produced leaves (%)	Leaf surface eaten (%)	Week90
Inga (Fabaceae)	<i>Inga stipularis</i>	WS	10	25.17 \pm 20.9	13.6 \pm 12.8	59.4 \pm 0.35	32.46 \pm 0.31	17
	<i>Inga pezizifera</i>	TF	23.80	30.5 \pm 28.6	21.69 \pm 20.05	69.2 \pm 0.31	50.44 \pm 0.29	15
Licania (Chrysobalanaceae)	<i>Licania irwini</i>	WS	5.26	23.39 \pm 19.7	10.38 \pm 9.7	52.4 \pm 0.3	29.62 \pm 0.23	17
	<i>Licania membranaceae</i>	TF	0	54.55 \pm 40.3	41.75 \pm 36.26	66.3 \pm 0.3	47.7 \pm 0.29	15
Micropholis (Sapotaceae)	<i>Micropholis guianensis</i>	WS	5.55	24 \pm 11.9	11.94 \pm 9.5	46.2 \pm 0.27	17.19 \pm 0.17	17
	<i>Micropholis egensis</i>	TF	0	17.36 \pm 13.4	6.86 \pm 7.8	33.8 \pm 0.3	15.91 \pm 0.17	3
Tribe Protieae (Burseraceae)	<i>Protium aracouchini</i>	WS	15.79	83.43 \pm 111.1	23.62 \pm 21.28	38.6 \pm 0.3	24.46 \pm 0.28	11
	<i>Protium decandrum</i>	TF	15.79	21.93 \pm 15.5	17.56 \pm 14.36	72.3 \pm 0.32	51.79 \pm 0.3	11
Bombacaceae (Malvaceae)	<i>Pachira flaviflora</i>	WS	25	24.66 \pm 10.7	16.1 \pm 12.6	63.2 \pm 0.33	37.94 \pm 0.28	13
	<i>Eriotheca longitubulosa</i>	TF	70	21.66 \pm 11.1	11.6 \pm 10.26	66.2 \pm 0.48	58.23 \pm 0.49	8

366

367

368

369

Chapitre 3

Structure et composition des communautés d'arthropodes des forêts tropicales humides

Effet de l'environnement et des distances géographiques sur la distribution des communautés d'insectes tropicaux.



Lepidoptera: Lycaenidae: *Evenus gabriela*
(S. Brulé[®])

La diversité des insectes représente la plus importante composante de la biodiversité terrestre, avec des estimations actuelles de 4 à 8 millions d'espèces (May 2010, Hamilton *et al.* 2010). La majorité de cette diversité se trouve dans les forêts tropicales (Erwin, 1982; Ødegaard 2000). Une importante composante de la diversité globale est la diversité *beta* ou le *turnover* de la composition des espèces le long de gradients géographiques et environnementaux (Tuomisto *et al.* 2003, Condit *et al.* 2002). Des prédictions contrastées ont été proposées quant à la contribution de la diversité *beta* sur la diversité régionale des insectes des forêts tropicales de basse altitude (Lewinsohn et Roslin, 2008). Novotny *et al.* (2007) ont montré une faible diversité *beta* dans les forêts tropicales le long d'un gradient de 500km en Papouasie-Nouvelle-Guinée. En revanche, Dyer et ses collègues suggèrent que les forêts tropicales des basses terres doivent avoir une diversité *beta* élevée pour les arthropodes en raison d'un plus fort degré de spécialisation dans les régions tropicales (Dyer *et al.* 2007).

Nous avons échantillonné 158.334 spécimens d'arthropodes dans 12 parcelles permanentes représentatives d'une grande partie de la variation de l'environnement dans les forêts amazoniennes. Cette gamme de variation est représentée par trois principaux types d'habitats : les forêts de sable blanc, les forêts argileuses de *terra firme* et les forêts saisonnièrement inondées. Sur six sites du bassin amazonien, dans le Loreto au Pérou et en Guyane française, nous avons adapté et mis en œuvre un système unique d'échantillonnage des communautés d'arthropodes à l'aide de pièges d'interception et de pièges d'attractions. Nous avons également mesuré la structure du peuplement forestier, les conditions climatiques et les propriétés physico-chimiques du sol. Nous avons trié les échantillons et classé tous les spécimens d'arthropodes dans 140 groupes taxonomiques (niveau de la famille dans la plupart des cas). Les spécialistes en taxonomie ont ensuite identifié quatre groupes d'insectes de différentes guildes fonctionnelles (Nymphalidae, Saturniidae, Chrysomelidae et Araneae) au niveau du genre ou de l'espèce.

Notre étude représente la première tentative pour découpler les facteurs géographiques et environnementaux qui influencent la composition des communautés d'arthropodes des forêts tropicales. Nous avons trouvé des *turnover* élevés des communautés d'insectes en fonction de la distance géographique, tant au niveau de la communauté (abondance) qu'au niveau de chacun des quatre groupes taxonomiques focaux. La distance géographique est positivement et significativement corrélée au *turnover* des communautés d'insectes à l'échelle locale et régionale.

Au Pérou, des *turnover* élevés d'insectes ont été mesurés sur les sites situés de chaque côté de l'Amazonie. Des tendances similaires ont été montrées pour les oiseaux, ce qui suggère que l'Amazonie peut agir comme une barrière biogéographique majeure pour différents groupes faunistiques. Nous avons également trouvé des *patterns* qui suggèrent un filtrage de l'environnement sur la composition des communautés locales et régionales des arthropodes. Ainsi une corrélation positive et significative a été trouvée entre les distances environnementales et la dissemblance taxonomique des communautés entre chacune de nos parcelles.

Cette étude met en évidence une forte diversité *beta* des communautés d'arthropodes des forêts tropicales d'Amazonie. L'histoire complexe de la biogéographie du bassin amazonien, expliquant en partie l'hétérogénéité environnementale, est soulignée par les différences observées au sein des communautés d'insectes étudiées. Notamment les différences géologiques et climatiques (saisonnalité) entre le plateau des Guyanes et l'ouest amazonien expliquent les nombreux contrastes mis en évidence au niveau des communautés d'arthropodes. De plus, un filtrage environnemental à une échelle de l'habitat (échelle locale) permet à présent d'expliquer les fortes variations des communautés d'arthropodes des forêts tropicales d'Amazonie. La notion de spécialisation des communautés d'insectes à l'habitat, du fait d'une distribution aggrégative des insectes dans l'espace, nous semble importante à approfondir. À l'aide d'une approche fonctionnelle décrivant les niches écologiques de chacun des 140 groupes taxonomiques, nous avons pu mettre en évidence que certaines guildes alimentaires ou groupes fonctionnels possédaient des abondances contrastées entre habitats. Nous pensons qu'un gradient environnemental lié à un facteur d'inondation peut engendrer ce fort *turnover* des compositions d'insectes et pourrait notamment être le moteur de la spécialisation de certains groupes fonctionnels à un environnement spécifique. Cette étude permet de souligner l'importance de l'hétérogénéité locale de l'environnement dans la structuration et la composition des insectes tropicaux. De plus, ce facteur déterministe a été trouvé dans les deux pays étudiés, suggérant un *pattern* consistant au regard de nos prédictions.

Cette étude représente une des plus grandes bases de données d'arthropodes des forêts tropicales humides et reste en attente d'analyses statistiques supplémentaires. Cet article en préparation sera soumis début d'année 2013.

1 **Beta-diversity of Arthropod communities in Amazonian forests**

2 Greg P.A. Lamarre^{1,2}, Paul V.A. Fine³, Italo Mesones³ and Christopher Baraloto^{2,4}

3 ¹ Université Antilles Guyane, UMR Ecologie des Forêts de Guyane, 97310, Kourou, French Guiana

4 ² INRA, UMR Ecologie des Forêts de Guyane, 97310, Kourou, French Guiana

5 ³ Department of Integrative Biology, University of California, Berkeley, 1005 Valley Life Sciences Bldg. #3140,
6 Berkeley, CA 94720-3140, USA

7 ⁴ Department of Biology, University of Florida, Gainesville, Florida 32611 USA

8

9 **ABSTRACT**

10 Insects represent a significant proportion of global biodiversity, with estimates between 4 to 8
11 million species, most of which occur in tropical rainforests. Yet the factors governing assembly
12 rules in tropical insect communities remain poorly understood, particularly in Amazonian forests.
13 We conducted a comprehensive mass sampling of entire arthropod communities within three
14 major habitat types of lowland Amazonian rainforest, including terra firme clay, white sand, and
15 seasonally flooded forests in Peru and French Guiana. We developed a combination of attraction
16 and flight interception traps and sampled 12 plots in which we measured environmental factors
17 related to climate and soil physical and chemical structure. We integrated taxonomic and
18 functional approaches to test changes in arthropod community composition across environmental
19 and geographical gradients. We found strong and consistent turnover in arthropod composition
20 across both geographic distances at several spatial scales, and along the soil type gradients in our
21 sample. Communities in Peru had higher relative abundance of xylophagous insect groups,
22 whereas communities in French Guiana tended to have more phytophagous insects. In both
23 countries, aquatic insects and predators tended to dominate samples from seasonally-flooded
24 forests. Our results provide a stark contrast to observations of low beta-diversity in lowland
25 tropical forests of Papua New Guinea, and underline an urgent need for community sampling of
26 insects using a variety of approaches across different tropical forests.

27

28 **Keywords:** environmental filtering, forest habitat, geographic distances, arthropods community,
29 mass-trapping approach, French Guiana, Peru, plant beta diversity, host specialization

30 INTRODUCTION

31 Insects represent a significant proportion of global biodiversity, with estimates between 4
32 to 8 million species (Thomas 1990, Ødegaard 2000, Novotny et al. 2006, May 2010, Hamilton et
33 al. 2010), most of which occur in tropical rainforests. An important component of overall
34 diversity is beta-diversity or the turnover of species composition across geographic and
35 environmental gradients (Condit et al. 2002, Tuomisto et al. 2003). For example, the few studies
36 examining altitudinal gradients in tropical forests have found strong evidence for species
37 turnover, with only 17% of butterfly species feeding on *Ficus* genus shared between montane and
38 lowland forests (Novotny et al. 2005). However, contrasting predictions have been made for the
39 contribution of beta-diversity to insect diversity within lowland tropical forests (Lewinsohn and
40 Roslin, 2008). Novotny et al. (2007) observed low species turnover and low host plant
41 specialization across a 500km gradient in Papua New Guinea and predicted similar patterns for
42 other lowland forests around major river basins such as the Amazon. In contrast, Dyer and
43 colleagues suggest that tropical lowland forests should have high arthropod beta-diversity
44 because of higher host specificity than temperate regions (Dyer et al. 2007) and high turnover of
45 host plant species composition (e.g., Condit et al. 2002). Yet to date, no community level insect
46 composition study has been conducted in Amazonian forests, despite their importance to global
47 biodiversity estimates (Lewinsohn and Roslin, 2008) and regional conservation and management
48 decisions (Myers et al. 2000).

49 Geographical variation in herbivore community composition has also been a subject of
50 debate because species distribution may be influenced by geographical scale (Tuomisto and
51 Ruokolainen 2006). Geographical differentiation in insect beta diversity may be explained by
52 historical processes, shifts in host association, and/or spatial turnover of host plant species
53 (Novotny et al. 2005, Lewinsohn et al. 2005). Abiotic factors such as climatic gradients also have
54 an important role in structuring herbivores community assembly, as found for geometrids moth in
55 montane rainforest (Brehm et al. 2003, Rodriguez-Castaneda et al. 2010).

56 There is no doubt that the Amazonian rainforest harbors a substantial proportion of
57 terrestrial biodiversity. Hoorn et al. (2010) present evidence that Amazonian diversification has
58 been promoted during the Miocene period due to Andean uplift, marine incursions, and major
59 fluvial changes.

60 This complex geological history has generated substantial heterogeneity in soil physical
61 and chemical properties in the region (Quesada et al. 2009), which covary with climatic
62 differences. For example fertile clay soils are common in the Western Amazon where there is no
63 annual dry season whereas infertile and eroded clays are common in the Guiana Shield where
64 there is a well-established dry season. We would expect substantial spatial changes in arthropod
65 community composition across the Amazon basin for at least one of three reasons. First, beta
66 diversity of herbivore insects should turn over with respect to changes in host plant assemblages
67 which can be considerable in the region (see Tuomisto et al. 2003), with particularly high woody
68 plant diversity in the western Amazon (Stropp et al. 2009). Second, the Western Amazon has in
69 general higher soil fertility than the Eastern Amazon, which may lead to different insect
70 assemblages even independent of changes in plant community composition (Quesada et al. 2009.
71 Third, we expected that seasonality influence arthropod assemblage in aseasonal regions and
72 would support higher insect abundance than regions which have marked seasonality (see Wagner
73 2003). For these reasons, we predict that western Amazonian forests would support both higher
74 insect abundance and greater species richness than forests of the eastern Amazon and Guiana
75 Shield.

76 In the Amazonian lowland tropical forest, we can classify three broad types of forest
77 habitats: (1) nutrient-poor white-sand forest islands (hereafter WS, see Fine et al. 2010) that are
78 surrounded by (2) *terra firme* clay forests with higher nutrient availabilities (TF); and, in low-
79 lying areas near rivers and streams (3) seasonally-flooded forests (SF) in which the water table
80 never descends below 50 cm depth and where surface soils often remain submerged during
81 periods of high precipitation (Baraloto et al. 2007). A unique floristic composition among these
82 three habitats has been detected, suggesting a high spatial turnover among tree species (Baraloto
83 et al. 2007, Fine et al. 2010, and Wittman et al. 2010). Moreover, trees that are specialists to these
84 habitats have shown contrasting patterns in leaf production and herbivory rates that differ
85 significantly among both habitats and countries, with consistently higher rates of leaf production
86 in seasonally-flooded forest (Lamarre et al. 2012a). For this reason, we predicted that
87 environmental filtering would generate high turnover of insects across different habitat types, in
88 addition to predicted turnover across geographic distance.

89

90 Early studies in tropical forests that relied on mass trapping methods (see Basset 2001)
91 produced large samples of insects. However, recent studies have noted that insects are highly
92 mobile and circulate freely, particularly in tropical forest, such that the spatial distribution of
93 flying insects may be a poor indicator of herbivore niches or host plant ranges (Lewinsohn et al.
94 2005). For this reason, there are more recent studies on host specificity of tropical insects than
95 mass-trapping approaches to describing community structure (Novotny and Basset 2005).
96 Estimates of insect beta diversity using the host plant approach have the advantage to sample
97 insects associated to specific host plants in space. However, the accompanying disadvantage is
98 the limitation in study scale to a certain number of host plant groups, with sampling effort
99 increasing greatly with increased numbers of host plant groups studied (Novotny et al. 2007).
100 Ideally both mass trapping and host plant surveys would be conducted in the same sites. We
101 present an initial approach in this framework of mass trapping to test the extent to which
102 arthropod communities turn over across geographic and environmental gradients in Amazonian
103 forests, where neither approach has been attempted at this scale.

104 Insights into mechanisms underlying the correlations between taxonomic composition and
105 environmental and geographic distances can be gleaned using complementary analyses of
106 functional composition (e.g., Baraloto et al. 2012). Measures of functional trait composition are
107 increasingly being used to improve predictions of community structure in response to global
108 changes. For example, Moretti et al. (2009) found a marked contrast between taxonomic and
109 functional descriptions of bee communities in response to fire in Europe. Both temperate and
110 Mediterranean communities showed substantial taxonomic turnover in response to fire. However,
111 temperate communities were also unable to completely replace functional occupancy after fire as
112 well as their Mediterranean counterparts which exhibited greater functional stability.

113 Here, we test predictions of high turnover of insect community composition both between
114 regions (Peru vs. French Guiana) and among the three dominant lowland Amazonian forest
115 habitats. We employed a comprehensive approach to sample entire arthropod communities of
116 each habitat type of lowland Amazonian rainforest involving a combination of multiple traps
117 across geographic scales. We integrate a taxonomical and a functional approach to address the
118 following questions:

- 119 • To what extent does arthropod community composition vary across environmental
120 gradients and geographical distances?
121 • Are differences consistent among different taxonomic and functional groups of
122 arthropods?

123 **METHODS**

124 **Study sites**

125 This study is based on a plot network of 74 modified Gentry plots of 0.5-ha in lowland
126 tropical forest of South America in Loreto, Peru and French Guiana (see Fig. 1). In French
127 Guiana, our study plots were located at the Laussat Conservation Area in the northwestern and in
128 the massif of Petite Montagne Tortue in the northeast of the region. Climate in the Guianas is
129 driven by a marked seasonal alternation between a wet season (December to August) and a dry
130 season (September to November) (Fig.1). In French Guiana, annual seasonality is driven by the
131 Inter-Tropical Convergence Zone, resulting of heavy rains in December to February and April to
132 July. A marked and short dry season in March is also characteristic of the Guianas, in addition to
133 a long dry period during August to November (Bonal et al. 2008). In Loreto, plots were installed
134 in the department of Loreto: in the Allpahuayo-Mishana National reserve in the northwest (Rio
135 Nanay basin) and the Jenaro Herrera Center of Investigation in the southern part of the Amazon
136 (Rio Ucayali basin) (Fig.1). In contrast with the Guianas, there is not a distinctive dry season in
137 northern Peru (Marengo 1998).

138

139 **Site characterization**

140 The plot method was designed for plant community inventories and especially for studies
141 of aboveground biomass, structure and composition of tree species (Baraloto et al. 2012). Each
142 plot consists of ten 10*50m transects distributed throughout a 2-ha area that is chosen for
143 homogeneity and to represent a given forest habitat in a given region. UTM coordinates for each
144 plot (Universal Transverse Mercator system using WGS 1984 datum) were collected using
145 handheld Garmin 60csx units. For our study, we chose twelve plots that represent the entire range
146 of variation in climatic, edaphic and forest structure factors observed in the 74 plot network.
147 Environmental variables describing climate, soil and forest structure were used in order to define
148 the environmental conditions of each studied plot (for complete details see Baraloto et al. 2011).

149 Soil physical and chemical descriptions were conducted on ten bulked samples of surface
150 soil (0-20cm depth) collected throughout each plot. Climatic variables were calculated using
151 Météo-France data in French Guiana and from IIAP weather stations in Peru.

152

153 **Insect sampling strategy**

154 We sampled tropical arthropods in the twelve permanent vegetation plots in August-
155 November 2010 in French Guiana and May-September 2011 in Peru, corresponding to drier
156 periods in each region. We employed a multiple-trapping-method composed by two types of
157 flight interception trap (FIT), the Malaise trap (MT) and the Windowpane trap (WT), and two
158 types of attractive traps: the Fruit trap (FT) and the Automatic Light trap (ALT). Details on
159 interception traps and plot design are available online in Lamarre et al. (2012b). We employed
160 equal sampling effort in terms of number of day-night periods for each trap in each plot in each
161 country. At the community-scale, all adult insects including the six major arthropod orders
162 (Lepidoptera, Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Orthoptera and Arachnida), which make up
163 nearly all feeding guilds in tropical food webs (Moran and Southwood, 1982), were counted and
164 identified to family or subfamily taxonomic level. Some groups remained at the ordinal level due
165 to lack of knowledge on some Neotropical insect clades (e.g. Diptera, Blattaria). We summed the
166 number of flying lepidoptera collected into interception traps and defined them as a distinct group
167 (i.e. Moth_FIT), because of the impossibility to identify those specimens. Most of these
168 specimens were adult moths (mostly Erebiidae and Noctuidae) and Satyrinae butterflies. Samples
169 were deposited in local taxonomic collections and sent to taxonomic specialists for further
170 determination.

171 For four groups (Nymphalidae and Saturniidae, Lepidoptera; Chrysomelidae, Coleoptera;
172 Araneae, Arachnida), entire collections were identified at a higher taxonomic level with precision
173 (genus, species, and/or morphospecies). We sent all insect materials to specific taxonomists that
174 are collaborating along with the *Société Entomologique Antilles-Guyane* (SEAG) representing a
175 total of 120 taxonomists from Institutions, Universities and Museums worldwide. Species are
176 pending identification for many groups. Distribution records were added to the lists of French
177 Guiana (SEAG, Labex CEBA) and Peru (IIAP). Holotypes will be deposited by taxonomists into
178 major museums and institutions.

179 **Functional traits of insect taxa**

180 We assigned for each arthropod family values for 20 functional and ecological traits and
181 constructed a matrix of traits-based similarity (Appendix S3). We selected information that was
182 available in the literature, and during interviews with experts of the SEAG network (Gauld and
183 Bolton 1988, Delvare and Aberlenc 1989, Browne and Scholtz 1999, Lawrance et al. 2000).
184 Some generalization of feeding behavior was made due to lack of knowledge on several tropical
185 taxa. First, in order to extend the designation of insects into major feeding guilds, we focused on
186 feeding sources for each arthropod group. We classified each group by the representative source
187 of food they generally consume, as leaf, sap, wood and decayed vegetation, insect, organic
188 matter, fruit/flower/nectar/seed/ pollen, fungi, or scavenge. Second, we described insect
189 mouthparts (mandibulates, sucking/piercing and siphoning) as a complementary measure of
190 feeding mode. We recognize that insect mouthparts represent a complex structure in which
191 variation may be classified by at least 34 fundamental mouthpart classes (see Labandeira 1997).
192 We chose to distinguish three major mouthparts that represent the ecological attributes of insect
193 feeding strategy among our studied arthropod orders. Third, we described the different habitats
194 inhabited by each group, (aquatic, terrestrial, riparian, litter, wood, endophagy, dead wood, free-
195 living and dung/carrion). We classified free-living insects in this category because these taxa are
196 believed to be ‘tourists insects’ as defined by Moran and Southwood (1982) implying high-
197 mobility fight between a wide range of habitat.

198

199 **Data analyses**

200 A taxonomic- approach was first constructed based on the sum of the relative abundance
201 of each collected arthropod group in each plot. Dissimilarity in arthropod abundance
202 (community-level) and diversity of focal groups (presence-absence) among plots were measured
203 using Horn-Morisita (Chaos et al. 2005) and Bray-Curtis indices (Faith et al. 1987), respectively
204 (Matrix 1). Geographic distances between pairs of plots were measured using Euclidian distance
205 of UTM coordinates from the center of each permanent plot (Matrix 2). An environmental
206 distance matrix of the 24 environmental variables (i.e. forest stand, climatic, and edaphic
207 variables) was calculated for each plot pair following a principal components analysis of the
208 environmental dataset of then entire 74 plot network (Matrix 3).

209 Mantel tests were used to test the strength of the relationship between insect composition
210 dissimilarity and environmental and geographical dissimilarity. Correlations between taxonomic
211 arthropod dissimilarity among habitat and countries were observed using NMDS ordination and
212 tested with non-parametric Kruskal-Wallis tests. We evaluated changes in arthropod relative
213 abundance among habitat and countries using multivariate analyses of variance (MANOVA).

214 The functional-based approach integrated the matrix of 20 functional traits to create
215 pairwise functional dissimilarity matrix for the studied plots (Matrix 4). We constructed a cluster
216 functional dendrogram using Euclidean distances of the overall arthropod community to observe
217 similarity among insect functional traits. We used this dendrogram to calculate pairwise
218 functional differences between all taxonomic groups in the dataset. We then analyzed variation in
219 functional composition in the twelve sampled communities in two ways. First, we examined
220 differences among the functional composition of the samples, calculated as the scores of each
221 taxonomic group along the first two axes of a principal components ordination, weighted by its
222 relative abundance in each sample. We then used Kruskal Wallis tests to test for predicted
223 differences in these metrics of functional composition across habitats and countries. We also used
224 a Mantel test approach similar to that employed for the taxonomic data. Rather than using a
225 taxonomic dissimilarity matrix among sites, we instead calculated index of functional
226 dissimilarity between samples based on Rao's diversity index (the TAUst index of Hardy and
227 Senterre 2007, applied to the scores of each of the first two PCA axes for each sample). All
228 analyses were conducted using statistical programming language R version 2.14.1, with
229 *PBSmapping*, *vegan*, *picante*, *spacodiR*, *MASS*, *pvclust*, *ade4* and *ape* (R development Core
230 Team 2012).

231

232 **RESULTS**

233 We sampled 158,334 arthropods within the 12 permanent vegetation plots of lowland
234 tropical rainforest, representing samples of 140 taxonomic groups (mostly family level).
235 Taxonomic specialists were then able to refine three groups representing contrasting functional
236 guilds [Nymphalidae and Saturniidae (Lepidoptera; leaf chewer/fruit feeder); Chrysomelidae
237 (Coleoptera; leaf chewer); and Araneae (Arachnida; insect predator)] to genus or species-level
238 precision with high certainty, representing a total of 379 taxonomic units identified at species or
239 morphospecies level.

240 **Effect of geographical distances on arthropod composition**

241 The composition of both the entire community and the focal taxa were significantly
242 different across habitats and regions (Fig 2 & 3, appendix S1). We found strong evidence of high
243 turnover of arthropods communities with geographic distance, both for abundance data at the
244 community level and species richness (i.e. presence-absence) within each of the three focal
245 taxonomic groups (Fig. 2, Table 1). Geographic distance was positively correlated with
246 arthropods community turnover at both local and regional scales. In Peru, there was high
247 arthropods turnover between regions on either side of the Amazon (Rio Ucayali in southeast and
248 Rio Nanay in northeast Peru; Fig. 3). Chrysomelidae communities turned over by more than 90%
249 between the two countries (Kruskal-Wallis, Chi-squared=8.3, p=0.003), and Araneae
250 communities exhibited almost completely different species assemblages between the two
251 countries (Kruskal-Wallis, Chi-squared=8.3, p=0.003). In French Guiana, we found extremely
252 high turnover in Chrysomelidae and Lepidoptera communities between the Laussat and Regina
253 regions (Fig. 3, Appendix S2) that differ two-fold in annual precipitation (Kruskal-Wallis, Chi-
254 squared=8.3, p=0.003). Even stronger evidence for turnover was found between Peru and French
255 Guiana (Fig. 2 & 3). Of the 90 taxonomic groups represented by at least 30 individuals, 51 (56%)
256 showed significant differences in abundance between the two countries (Appendix S1). The
257 overall greater importance of geographical distances in the analysis is consistent with the visual
258 inspection of the NMDS plot (Fig. 3). We found significant difference in species composition and
259 overall abundance at community level for all taxonomical groups.

260

261 **Effect of environmental distances on arthropod composition**

262 We also found strong evidence for environmental filtering of local and regional arthropod
263 community composition, with a strong positive correlation between multivariate environmental
264 distance and community taxonomic dissimilarity (Fig. 2). The relative abundance of 40 of the 90
265 taxonomic groups (44%) differed significantly among the three studied forest habitats (Fig. 3,
266 Appendix S1). In particular, we found significant differences between the three forest habitats
267 among Nymphalidae and Saturniidae communities (Kruskal-Wallis, Chi-squared=5.1, p=0.07)
268 and among overall arthropod (Kruskal-Wallis, Chi-squared=7.5, p=0.02). At the community
269 level, our study underlines that a wide range of arthropod families show distinct composition with
270 regards to the habitat type (Appendix S1 & S2). For instance, seasonally-flooded forests

271 exhibited a convergent effect on overall community composition that was remarkably similar in
272 the two countries (Fig. 3). This pattern is consistent with the dominance of aquatic insect
273 communities in seasonally-flooded forest in both countries (i.e. Gerridae, Dryinidae, Trichoptera,
274 Mesovellidae, Veliidae). In contrast with the others groups, leaf-beetles and Araneae do not show
275 significant differences between habitat types as we observed in NMDS ordination (Fig 3,
276 Kruskal-Wallis, Chi-squared=0.03, $p>0.05$).

277

278 **Effect of geographical and environmental distances on arthropod functional composition**

279 We constructed a functional classification for each of the 140 taxa represented by at least
280 30 individuals (i.e. 90 taxa) in our database, based on a literature review of habit, behavior and
281 life history (Appendix S3). We analyzed the turnover of the functional composition among our
282 samples in two ways. First we examined the position of each of the community samples in
283 ordination space represented by a principal components analysis of the functional classification
284 data (Fig. 4a). Functional traits related to insect feeding behavior are represented by first PCA
285 axis (which explained 41.1% of the variance), whereas functional traits related to habitat and
286 microhabitat type had strong loadings on the second PCA axis (which explained 25.9% of the
287 variance).

288 The changes in taxonomical composition we observed (Fig. 2) were accompanied by
289 marked variation in community functional composition. Functional traits related to insect feeding
290 were significantly different between countries (PCA axis 1, Kruskal-Wallis, Chi-squared=4.3,
291 $p=0.03$) but not among forest types (PCA axis 1, Kruskal-Wallis, Chi-squared=2.3, $p=0.3$). In
292 contrast, the functional axis related to insect microhabitat differed among forest habitats (PCA
293 axis 2, Kruskal-Wallis, Chi-squared=6, $p=0.04$) but was similar between countries (PCA axis 2,
294 Kruskal-Wallis, Chi-squared=1.2, $p=0.2$). We observed a positive correlation between
295 environmental and geographical distances and arthropod feeding type dissimilarity (Mantel tests
296 for PCA Axis 1, TAUst1, $r=0.28$, $p=0.03$, $r=0.31$, $p=0.01$). Arthropod microhabitat dissimilarity,
297 as represented by PCA axis 2, was correlated with environmental dissimilarity (TAUst2, $r=0.45$,
298 $p=0.002$) but not with geographic distance (TAUst2, $r=0.001$, $p=0.36$).

299

300

301

302 **DISCUSSION**

303 Our results suggest high arthropod beta diversity among contrasted tropical forest habitats
304 and across geographical distances in Amazonian lowland rainforests. Comparisons across habitat
305 types at both local and regional scales show substantial spatial dissimilarity in overall arthropods
306 collected (abundance-based communities) and in particular for the composition of phytophagous
307 (Lepidoptera, Chrysomelidae) and insect predators (Araneae). In contrast with pioneer studies
308 conducted in Papua New Guinea of Novotny and colleagues (2002, 2006, and 2007), our results
309 are consistent with both environmental filtering and dispersal limitation as major drivers of
310 arthropod community structure.

311 **Geographical variation of arthropod communities**

312 A longstanding geographical trend in insect herbivore diversity is that diversity is highest
313 for almost all taxa in the tropics (but see Dixon et al. 1987). However, several studies that
314 considered herbivore diversity feeding on particular host plants have not found any evidence of
315 dissimilarity between tropical and temperate forests (Janzen 1988, Novotny and Basset 1999 but
316 see Dyer et al. 2007). Historical process are recognized to play a major role in geographical
317 differentiation of local insect assemblages (Lewinsohn et al. 2005), but differences in herbivore
318 community between Amazonian regions that have different biogeographical history do not yet
319 exist. Only few studies have attempted to measure arthropod spatial turnover between tropical
320 regions that differ in seasonality, geological history and plant productivity. Even though
321 additional studies are needed, some evidence indicates that the local assembly of insects may
322 represent a large portion of regional species pools (i.e. alpha diversity, see Orr and Häuser 1996,
323 Novotny et al. 2007).

324 We found substantial evidence for geographic turnover in arthropod community
325 composition, both within and between French Guiana and Peru. This included a strong turnover
326 among overall arthropods between sites separated by as few as 100 km in French Guiana. A
327 recent study showed similar patterns for birds, suggesting that the Amazon acts as a major
328 biogeographical barrier for different animal orders (Alvarez et al. in press). Because of
329 contrasting geological and edaphic histories between French Guiana and Loreto, Peru, historical
330 process may act as a major driver of modern landscape and diversity (Hoorn et al. 2010).

331

332 With only twelve samples, we are not able to statistically disentangle the relative
333 contribution of edaphic and climatic factors on insect community composition. However, we
334 speculate that both edaphic and climatic factors are determinants in contributing to these patterns.
335 We hypothesize that contrasts in soil profiles between ancient soil of the Guiana shield and young
336 and fertile soil of the western amazon (Peru) may explain geographical turnover found in our
337 studied plots (Fig. 2 & 3). For example, a study of dung beetle communities between young and
338 old Amazonian soils showed that younger soils support more than twice as much dung beetle
339 biomass than older soils, and nearly four times more abundance (Radtke et al. 2007). The authors
340 attribute these patterns to differences in seasonality, especially the length of both dry and wet
341 seasons and differences in forest productivity. In addition, contrasts in rainfall leading to different
342 forest composition in the Amazon basin (e.g. and topography, see ter Steege et al. 2006) may also
343 constrain host plant range for insect communities between regions. As we predicted, aseasonal
344 regions support higher arthropod abundance than seasonal regions, in agreement with previous
345 studies (Wagner 2003). Our results are also consistent with previous study that shown higher
346 herbivory rates in Peru than in French Guiana (Lamarre et al. 2012). We recommend further
347 studies between tropical regions that differ in seasonality and geological history to disentangle
348 biogeographical process and environmental determinants that drive regional arthropods diversity
349 across tropical forests.

350

351 **Environmental filtering**

352 Under deterministic processes of niche assembly, we expect strong changes in community
353 composition along environmental gradients, whereas under neutral processes, owing solely to
354 dispersal limitation, we would predict few changes in community composition along
355 environmental gradients at small spatial scales (Chase and Myers 2011). Ecologists attempt to
356 decompose variation in the composition of tropical communities by studying beta diversity across
357 altitudinal, latitudinal and disturbance gradients (Brehm et al. 2003, Novotny et al. 2005, 2007;
358 Dyer et al. 2007, Rodriguez-Castaneda et al. 2010). Novotny et al. (2005) found a high turnover
359 in caterpillars associated with the genus *Ficus* along altitudinal gradients in which plants species
360 composition vary dramatically. A similar pattern was found across a tropical montane gradient
361 where four distinct elevation zones are supporting unique plant and insect communities
362 (Rodriguez-Castaneda et al. 2010).

363 In our study, we present a first approach to estimating arthropod beta diversity using a
364 community-level sampling across dominant tropical forest habitats in South America. As we
365 predicted, spatial variation of arthropod species both at the level of the entire community and
366 within focal taxonomic groups varied consistently across contrasting tropical forest habitats. We
367 found particularly strong differences between the three forest habitats for Nymphalidae and
368 Saturniidae communities. Studies among butterflies have been particularly well-documented in
369 tropical regions with similar pattern observed in changing environmental conditions across
370 habitats (Novotny et al. 2005, Rodriguez-Castaneda et al. 2010).

371
372 Our study shows that marked shifts in environmental conditions are strongly correlated
373 with both arthropod abundance and species richness in lowland tropical forests (Fig. 2 & 3).
374 Increasing resource availability among those habitats has been thought to drive tree species
375 assemblage both at seedling (Fine et al. 2004) and sapling stages (Fine et al. 2006, Lamarre et al.
376 2012). Arthropod spatial variation is likely to track increasing plant resource available as well.
377 Moreover, we believe that the strength of environmental filtering for phytophagous insects may
378 be even stronger because we included white sand forests that are characterized by vegetation with
379 pronounced sclerophylly, low diversity and high endemism (Medina et al. 1990). Only a unique
380 assemblage of phytophagous insects might be able to feed on the thicker and tougher leaves
381 exhibited by white sand tree specialists (Fortunel et al. 2012). Similar patterns were found in
382 hemipteran sap-suckers that modify their stylet to feed on relatively tough tissue (Pollard 1968).
383 Differences in plant structural defenses such as sclerophylly are also likely to influence leaf-
384 feeding insect distribution.

385
386 The low overlap in lepidopteran species composition between highly contrasted habitats
387 may be explained by changes in host plant species composition and differences in habitat
388 structure. Previous studies have shown that plant species composition has strong turnover among
389 local communities (Tuomisto et al. 2003) and across different habitats (Fine et al. 2010; Baraloto
390 *unpublished data*). Although, environmental filtering among beetle (Chrysomelidae) and spider
391 (Araneae) communities was much weaker than geographic turnover (Fig. 2), our result in
392 Chrysomelids shows that *terra firme* clay forests support 2.7 more individuals than white sand
393 forests. Preliminary data suggest that each of these habitats harbors tree assemblages that include

394 habitat specialists. We speculate that turnover in plant resource (i.e. leaf, roots, and flower) are
395 influencing phytophagous beetles community pattern among habitat (Appendix S2). In general,
396 we found a high turnover of arthropods community across forest communities with different
397 floristic composition (Fine et al. 2010).

398

399 **Trophic cascade in tropical forest**

400 It is possible that changes in insect herbivore abundance across habitats may also be
401 dependent on the strength of a trophic cascade (Van Bael et al. 2003, Mooney et al. 2010).
402 Pressure on herbivores from a third trophic level can allow plants in high-resource environments
403 to persist with a lower defense investment. In white sand forest, we might predict, in turn, low
404 abundance of predator and parasitoid communities because of a higher investment by plants in
405 antiherbivore defenses (i.e. bottom-up control). In our study, we found significant differences in
406 abundance of the third trophic level for the most dominant beetle predator families (e.g. Araneae,
407 Carabidae, Histeridae and Staphylinidae), with higher abundance in high-resource habitats than
408 low-resource habitats (e.g. white sand forest) in both countries (Appendix S1). This is consistent
409 with the idea that top-down forces allow plants to invest less in herbivore defense in higher
410 resource habitat than in low resources habitat such as white sand forest where tissue loss may be
411 more costly.

412

413 **Functional composition among tropical arthropod communities**

414 The structure of animal communities has often been described with respect to the animal
415 feeding guild structure. Several authors first described the guild concept for arthropods using
416 seven recognized guilds based on feeding strategy (Roots 1967, 1973, Moran and Southwood
417 1982). To complement and refine the feeding guild approach, we therefore proposed a functional
418 composition approach based on feeding, habitat and mouthpart traits that are inherent to each
419 insect family. Although we recognized that functional traits assigned in our study, especially at
420 the family level, may be a simplistic representation of insect ecological niches, we believe this is
421 a first step in a novel approach to studying arthropod community structure in tropical forests. In
422 tropical habitats especially, recent studies have shown that leaf traits defining higher resource
423 conservation, such as increased leaf toughness and tissue density, are expected in low-resources

424 habitats, whereas terra firme tree species are allocating, in turn, more resource in growth with
425 higher specific leaf area and nutrients concentrations (Baraloto et al. 2010, Fortunel et al. 2012).

426 We found contrasting patterns in insect functional composition among tropical forest
427 communities and to a lesser extent between regions. Samples from Peru vs. French Guiana were
428 characterized by a greater abundance of xylophagous vs. phytophagous taxa, respectively (Fig.
429 4). Interestingly, a recent study on wood allocation strategy by trees in the same habitat plots
430 found that Peruvian tree species have lower wood density in general than French Guiana
431 (Fortunel et al. 2012), perhaps providing more accessible substrate for xylophagous beetles than
432 forests in French Guiana. We predicted that functional allocation tradeoffs among plant species
433 from different habitats would also drive functional composition among arthropod species. For
434 example, allocation to leaf defense strategy such as amount and type of secondary compounds
435 can restrict leaf-chewing for digestion, and these properties are more characteristic of white sand
436 forests. However, we observed only a weak signal for functional traits related to leaf feeding
437 insects (Fig. 4a).

438 Further investigations are needed on functions of different plant tissues (resource
439 conservation or defense) that would allow tree functional trade-offs to influence arthropod
440 community structure in tropical forest. Our analysis did detect that seasonally-flooded forests
441 tended to have a greater abundance of aquatic insects and insect predators than *terra firme* and
442 white sand forests, especially in French Guiana. A recent study pointed out that a high degree of
443 tree fall and disturbance occurs in seasonally flooded forest, resulting in a more rapid forest
444 turnover (Ferry et al. 2010). This pattern may lead to an increase of niche availability for specific
445 feeding guilds. Spatial and temporal availability in resources such as dead suspended wood,
446 standing dead trees and in general decayed vegetation in gaps may explain such turnover.
447 However, we did not find a higher proportion of xylophagous insects in seasonally flooded
448 forests in either country. We also employed a partitioning of the Rao quadratic entropy (Hardy
449 and Senterre 2007) to test if turnover in functional composition was correlated to between site
450 spatial or environmental distances. We found some evidence for turnover in the overall functional
451 composition of insect communities across both environmental geographic gradients, consistent
452 with the patterns between countries and habitats (Fig. 4b).

453 We believe that a refined approach to functional characterizations, in concert with more
454 precise taxonomic determinations in our dataset, will allow us to enhance this analysis.

455 **Measuring beta diversity at community-level to complement host-plant approach**

456 A major field of research concerns the degree of host specialization among different insect
457 groups (Novotny et al. 2002, 2005, 2007, Odegaard et al. 2012). Recent studies show that tropical
458 forests support a very small number of specialized insects associated with a particular plant
459 species (Basset et al. 1996, Novotny et al. 2002, Weiblen et al. 2006 Whitfeld et al. 2012)
460 resulting in low turnover of insect across habitats and regions. If true, increasing host
461 specialization of insects would increase plant beta diversity among our studied habitats and
462 regions (Lewinsohn and Roslin, 2008). For at least two reasons, we predicted that white sand
463 forest community might support more specialized insects than both terra-firme and seasonally-
464 flooded forests. First, beta diversity of herbivorous insects seems closely related to the spatial
465 variation of host plant abundance and predictability (Odegaard 2000, Lewinsohn et al. 2005).
466 Second, a higher habitat specialization by tree species among these habitats (Baraloto et al. 2007,
467 Fine et al. 2010) may influence host specificity among herbivore communities. However, a study
468 conducted in temperate forest points out that insect specialists are likely to track their host plant
469 across long-distances, allowing generalists to be responsible for most of the spatial turnover in
470 their assemblage (Briese et al. 1994). We might therefore predict that variation in host
471 associations would be especially low among contrasting tropical forest habitats. In either case, we
472 believe that further studies on host specialization are crucial to complement the community-level
473 approach proposed in this study.

474 In particular, we recommend the monitoring of tree lineages that include specialists to
475 these different forest habitats that can be found over large geographical scales, including lineages
476 that are common in both the widely studied Papua New Guinea region and the Amazon, such as
477 *Ficus*. By combining mass sampling and host specialization approaches across lowland tropical
478 forests on different continents, we will be able to resolve the contrast between results in Papua
479 and this study, and to refine estimates of global insect diversity.

480

481

482 **ACKNOWLEDGEMENTS**

483 We thank the many colleagues that participated in the field work in Peru, especially Julio
484 Sanchez, Cyrus Harp, Pedro, Julio Grandez, Elvis Valderama and Marcos Rios, and Anthony
485 Percevaux, Xavier Leroy, Benjamin Leudet, Benoit Burban, Jean-Yves Goret and Jocelyn Cazal
486 in French Guiana. We also thank taxonomists from SEAG network, especially Robert Constantin,
487 Yves Braet, Roland Lupoli, Vincent Vedel, Mohamed Benmesbah and Frédéric Bénéluz. We
488 thank the Direction of Areas Naturales Protegidas y Fauna Silvestre INRENA which provided
489 necessary permits for study, collection, and exportation of specimens and the Jefatura de la
490 reserve Nacional Allpahuayo-Mishana (N°005-2011-SERNANP-RNAM-J, permiso de exportación
491 N°006736). We also thank César A. Delgado Vasquez and ‘pépé’ Alvarez Alonzo from Instituto
492 de Investigaciones de la Amazonia Peruana (IIAP) for logistical support and permission to work in
493 and around the Estaciones Allpahuayo-Mishana and the Centro de Investigación Jenaro Herrera.
494 Research was supported by a collaborative NSF grant (DEB-0743103/0743800) to C. Baraloto
495 and P. V. A. Fine, the Fond Social Européen (FSE) to G. P. A. Lamarre, and an INRA Package
496 grant to C. Baraloto.

497

498

499

500

501

502

503

504

505

506

507 **REFERENCES**

- 508 • Alvarez, A. J., Metz, M. R. and Fine, P. V. A. Habitat Specialization by Birds in Western
509 Amazonian White-Sand Forests. *Biotropica*, (in press).
- 510 • Baraloto, C. *et al.* Contrasting taxonomic and functional responses of a tropical tree
511 community to selective logging. *Journal of Applied Ecology*, **49**(4), 861-870 (2012).
- 512 • Baraloto, C. *et al.* Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass
513 in Amazonian forests. *Global Change Biology*, **17**, 2677-2688 (2011).
- 514 • Baraloto, C. *et al.* 2012. Rapid simultaneous estimation of aboveground biomass and tree
515 diversity across Neotropical forests: A comparison of field inventory methods. *Biotropica*,
516 (in press).
- 517 • Basset, Y. *et al.* How many species of host-specific insects feed on a species of tropical tree?
518 *Biological Journal of the Linnean Society*, **59**, 201-216 (1996).
- 519 • Basset, Y. *et al.* Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in
520 the canopy. Cambridge University Press, Cambridge, UK. (2003).
- 521 • Bernays, E. A. and Janzen, D. Saturniid and Spingid caterpillars: two ways to eat leaves.
522 *Ecology*, **69**, 1153-1160 (1988).
- 523 • Bonal, D. *et al.* Impact of severe dry season on net ecosystem exchange in the Neotropical
524 rainforest of French Guiana. *Global Change Biology*, **14**, 1917-1933 (2008).
- 525 • Brehm, G. and Fielder, K. Faunal composition of geometrid moths changes with altitude in
526 an Andean montane rainforest. *Journal of biogeography*, **30**, 431-440 (2003).
- 527 • Browne, J. and Scholtz, C. H. A phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera).
528 *Systematic Entomology*, **24**(4), 51-84 (1999).
- 529 • Briese, D. T., Sheppard, A. W., Zwölfer, H. and Boldt, P.E. The phytophagous insect fauna
530 of Onopordum thistles in the northern Mediterranean basin. *Biological Journal of the*
531 *Linnean Society*, **53**, 231-253 (1994).
- 532 • Cardinal, B. J. *et al.* Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and
533 ecosystems. *Nature*, **443**, 989-992 (2006).
- 534 • Chao, A., *et al.* A new statistical approach for assessing similarity of species composition
535 with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, **8**, 148-159 (2005).
- 536 • Condit, R. *et al.* Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**, 666-669 (2002).

- 537 • Delvare, G. and Aberlenc, P. H. Les Insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale. Clés pour la
538 reconnaissance des familles. Montpellier (CIRAD-PRIFAS), 304 pages (1989).
- 539 • Dyer, L. A. *et al.* Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*,
540 **448**, 696-699 (2007).
- 541 • Erwin, T. *et al.* Mapping Patterns of β -Diversity for Beetles across the Western Amazon
542 Basin: A Preliminary Case for Improving Inventory Methods and Conservation Strategies.
543 Proceedings of the Symposia biodiversity past, present, and future and the future of
544 taxonomy. pp. 72-86 (2005).
- 545 • Faith, D. P, *et al.* Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance.
546 *Vegetatio*, **69**, 57-68 (1987).
- 547 • Ferry, B. *et al.* Higher tree fall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand
548 biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, **98**, 106-116 (2010).
- 549 • Fine, P.V.A. *et al.* A floristic study of the white sand forests of Peru. *Annals of the Missouri*
550 *Botanical Garden*, **97**, 283-305 (2010).
- 551 • Gauld, I. and Bolton, B. The Hymenoptera. Oxford University Press, oxford, UK, 311 pages
552 (1988).
- 553 • Hamilton, A. J. *et al.* Quantifying Uncertainty in Estimation of Tropical Arthropod Species
554 Richness. *The American Naturalist*, **176**(1), 90-95 (2010).
- 555 • Hardy, O. J. and Senterre, B. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an
556 additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology*, **95**, 493-506 (2007).
- 557 • Hoorn, C., *et al.* Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape
558 evolution, and biodiversity. *Science*, **330**, 927-931 (2010).
- 559 • Labandeira, C. C. Insect mouthparts: Ascertaining the Paleobiology of Insect Feeding
560 Strategies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **28**, 153-93 (1997).
- 561 • Lamarre, G. P. A. *et al.* Herbivory, growth strategies and habitat specialization in tropical
562 tree lineages: implications for Amazon beta-diversity. *Ecology*, **93**(8), S195-S210 (2012a).
- 563 • Lamarre G. P. A. *et al.* A comparison of two common flight interception traps to survey
564 tropical arthropods. *ZooKeys*, **216**, 43-55 (2012b).
- 565 • Lawrance, J. F. *et al.* Beetles of the World. CSIRO, Collingwood. (2000).
- 566 • Lewinsohn T. M. and Roslin, T. Four ways towards tropical herbivore mega diversity.
567 *Ecology Letters*, **11**, 398-416 (2008).

- 568 • Lewinsohn, T. M. *et al.* Insects on Plants: Diversity of Herbivore Assemblages Revisited
569 *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**, 597-620 (2005).
- 570 • Marengo, J. A. Climatología de la zona de Iquitos, Perú. In: Kalliola, R. and S. Flores P.
571 (Eds.). *Geoecología y desarrollo amazónico: Estudio integrado de la zona de Iquitos, Perú*,
572 pp. 35-57. *Annales Universitatis Turkuensis Ser A II* 114. Turun Yliopisto, Turku (1998).
- 573 • May, R. M. Tropical Arthropod Species, More or Less? *Science*, **329**, 41-42 (2010).
- 574 • Medina, E. *et al.* Sclerophylly and oligotrophic environments: Relationships between leaf
575 structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forests of the upper
576 Rio Negro region. *Biotropica*, **22**, 51-64 (1990).
- 577 • Mooney, K. A. *et al.* Evolutionary trade-offs in plants mediate the strength of trophic
578 cascades. *Science*, **327**, 1642-1644 (2010).
- 579 • Moran, V. C. and Southwood, T. R. E. The guild composition of arthropods Communities in
580 trees. *Journal of Animal Ecology*, **51**(1), 289-306 (1982).
- 581 • Moretti, M., de Bello, F., Roberts, S. P. M. and Potts, S. G. Taxonomical vs. functional
582 responses of bee communities to fire in two contrasting climatic regions. *Journal of Animal*
583 *Ecology*, **78**, 98-108 (2009).
- 584 • Myers, N. *et al.* Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403** (2000).
- 585 • Novotny, V. *et al.* Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature*,
586 **416**, 841-844 (2002).
- 587 • Novotny, V. *et al.* An altitudinal comparison of caterpillar (Lepidoptera) assemblages on
588 Ficus trees in Papua New Guinea. *Journal of Biogeography*, **32**, 1303-1314 (2005).
- 589 • Novotny, V. *et al.* Why are there so many species of herbivorous insects in tropical
590 rainforests? *Science*, **313**, 1115-1118 (2006).
- 591 • Novotny, V. *et al.* Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature*, **448**,
592 (2007).
- 593 • Ødegaard, F. How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal*
594 *of the Linnean Society*, **71**, 583-597 (2000).
- 595 • Orr, A. G. and Haeuser, C. L. Temporal and spatial patterns of butterfly diversity in a
596 lowland tropical rainforest. In: (Edwards, D. S., Booth, W. E. and Choy, S. C. Eds), *Tropical*
597 *rainforest research current issues*. Kluwer, pp. 125-138 (1996).

- 598 • Pollard, D. G. Stylet penetration and feeding damage of *Eupteryx melissae* Curtis
599 (Hemiptera, Cicadellidae) on sage. *Bulletin of Entomological Research*, **58**, 55-71 (1968).
- 600 • Quesada, C. A. *et al.* Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and
601 function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. *Biogeosciences*,
602 **6**, 3993-4057 (2009).
- 603 • R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R
604 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, [http://www.R-](http://www.R-project.org/)
605 [project.org/](http://www.R-project.org/) (2012).
- 606 • Radtke, M. G. *et al.* The Old and Young Amazon: Dung Beetle Biomass, Abundance, and
607 Species Diversity. *Biotropica*, **39**(6), 725-730 (2007).
- 608 • Rodriguez-Castañeda, G. *et al.* Tropical forests are not flat: how mountains affect herbivore
609 diversity. *Ecology Letters*, **13**, 1348-1357 (2010).
- 610 • Scherber, C. *et al.* Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a
611 biodiversity experiment. *Nature*, **468**, 553-556 (2010).
- 612 • Sombroek, W. Amazon Landforms and soils in relation to biological diversity. *Acta*
613 *Amazonica*, **30**(1), 81-100 (2000).
- 614 • Stropp, J., Ter Steege, H., Malhi, Y., Atdn and Rainfor. Disentangling regional and local tree
615 diversity in the Amazon. *Ecography*, **32**, 46-54 (2009).
- 616 • Ter Steege H, *et al.* Continental-scale patterns of canopy tree composition and function
617 across Amazonia. *Nature*, **443**, 444-447 (2006).
- 618 • Thomas, C. D. Fewer species. *Nature*, **347**, 237 (1990).
- 619 • Thompson, J. N. Variation in interspecific interactions. *Annual Review of Ecology and*
620 *Systematics*, **19**, 65-87 (1988).
- 621 • Tuomisto, H. and Ruokolainen, K. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding
622 the targets of different methods of analysis. *Ecology*, **87**, 2697-2708 (2006).
- 623 • Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. Dispersal, Environment, and floristic
624 variation of Western Amazonian Forests. *Science*, **299**, 241-244 (2003).
- 625 • Van Bael, S. A. *et al.* Birds defend trees from herbivores in a Neotropical forest canopy.
626 *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100**, 8304-8307 (2003).

- 627 • Wagner, T. 2003. Seasonality of canopy beetles in Uganda. In : (Basset, Y. et al. Eds).
628 Arthropods of tropical forests: Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy.
629 Cambridge University Press, UK. pp. 146-155.
- 630 • Weiblen, G. D. *et al.* Phylogenetic dispersion of host use in a tropical insect herbivore
631 community. *Ecology*, **87**, S62-S75 (2006).
- 632 • Whitfeld, T. J. S. *et al.* Predicting tropical insect herbivore abundance from plant traits and
633 phylogeny. *Ecology*, **93**, S211-S223 (2012).
- 634 • Wittmann, F. *et al.* Phytogeography, species diversity, community structure and dynamics of
635 Central Amazonian floodplain forests. In: (Junk, W. J. Piedade, M. T. F. Parolin, P.
636 Wittmann, F. and Schöngart, J. Eds). Amazonian floodplain forests: ecophysiology,
637 biodiversity and sustainable management. Springer Verlag, Heidelberg, Germany Pages 57-
638 97 (2010).

639

640

641

642

643

644

645

646

647

648

649

650

651

652 **FIGURES LEGEND**

653 **FIGURE 1:** Study sites, insect traps and focal insect groups. A) Map of the Amazon region with
654 major watersheds, illustrating zones where plots were established in the northern (Porvenir) and
655 southern (Jenaro-Herrera) regions of Loreto, Peru; and the western (Laussat) and eastern (Regina)
656 regions of French Guiana. Within each of the four highlighted zones, three plots were established
657 in each of three lowland habitat types – seasonally flooded, *terra firme* clay, and white sand
658 forests. **b)** Picture of the modified windowpane trap installed in a flooded forest of French Guiana
659 (Courtesy G. Lamarre[®]). **c)** Picture of a Chrysomelidae: Cassidinae: *Coptocycla*
660 *undecimpunctata*. **d)** Picture of Saturniidae: *Automeris innoxia* (Courtesy S. Brûlé[®], SEAG).

661 **FIGURE 2: Taxonomic beta-diversity in Amazonian arthropod communities.** Panels show
662 pairwise taxonomic dissimilarity among 12 plots in Peru and French Guiana, measured as Horn-
663 Morista index for overall community structure based on relative abundance of 140 taxonomic
664 groups, and Bray-Curtis index for three focal taxonomic groups based on species presence-
665 absence data, versus geographic distance or environmental dissimilarity, calculated from climate,
666 forest stand, and soil physical and chemical properties. Statistics for Mantel correlation tests are
667 given in each panel, with trend lines from ordinary least squares regressions for significant
668 correlations.

669 **FIGURE 3: Ordination of Amazonian arthropod communities.** Non-Metric Dimensional
670 Scaling (NMDS) ordinations illustrating similarity in composition in plots of different habitats,
671 regions, and countries. Habitats include terra firme clay forest (circle), white sand forest
672 (triangle) and seasonally-flooded forest (square). Light and dark blue symbols represent the
673 Laussat Régina regions of French Guiana, respectively. Light and dark red symbols represent the
674 Porvenir and Jenaro Herrera regions of Peru, respectively (see Fig. 1).

675 **FIGURE 4: Functional beta-diversity in Amazonian arthropod communities.** a) Principal
676 component analysis (PCA) ordination of functional composition weighted by the overall
677 abundance of arthropod community in each studied plot, with symbols as in Fig.3. b) Arthropod
678 taxonomic (TAUst) as calculated using Rao's quadratic entropy, across environmental and
679 geographical gradients. Statistics for mantel correlation tests are given in each panel, with trend
680 lines from ordinary least squares regressions for significant correlations.

681 **FIGURE 1**



682

683

684

685

686

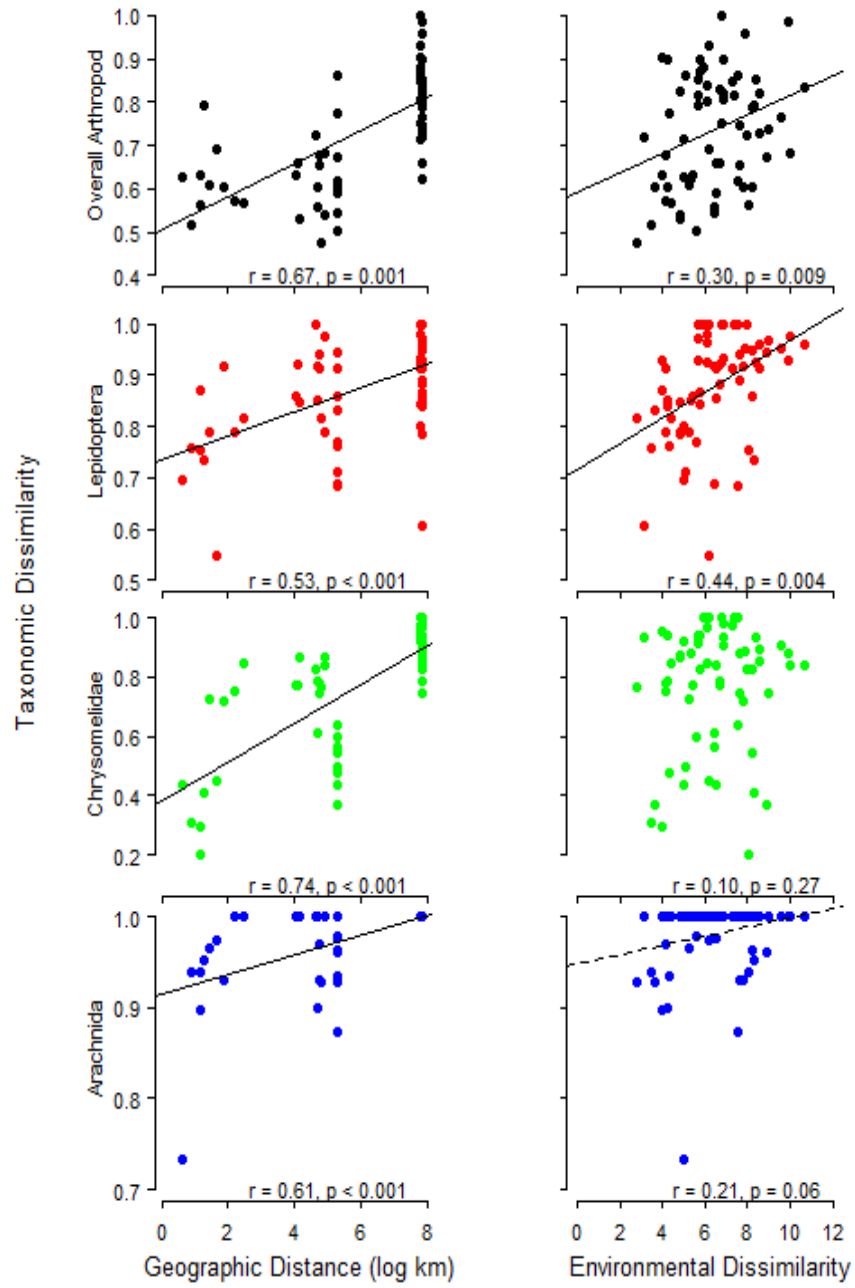
687

688

689

690

691 **FIGURE 2**



692

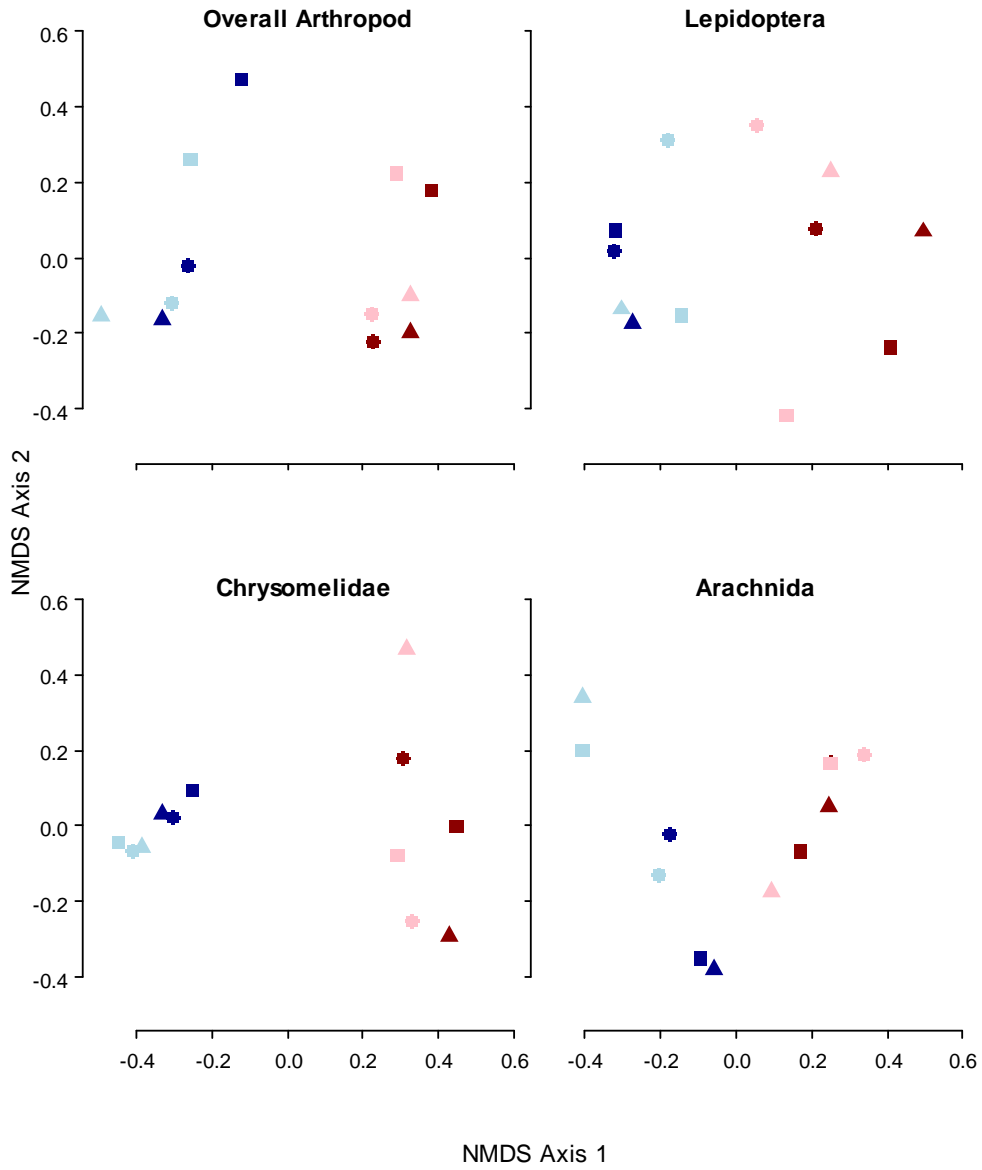
693

694

695

696 **FIGURE 3**

697



698

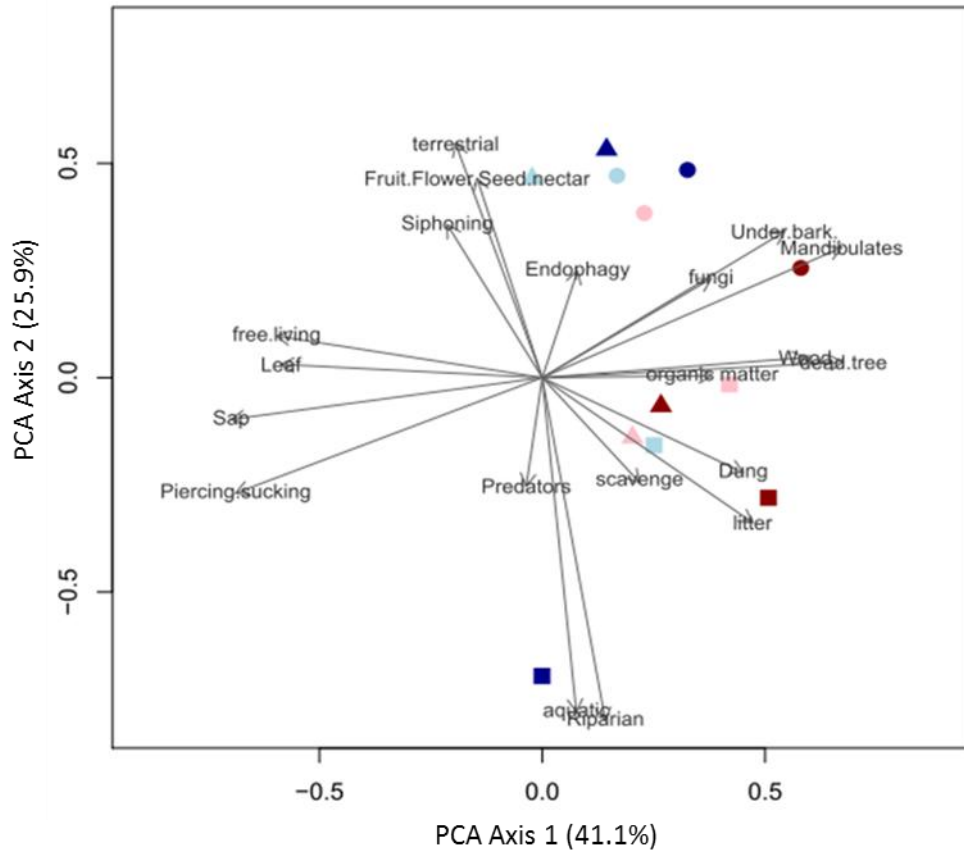
699

700

701

702 **FIGURE 4a**

703



704

705

706

707

708

709

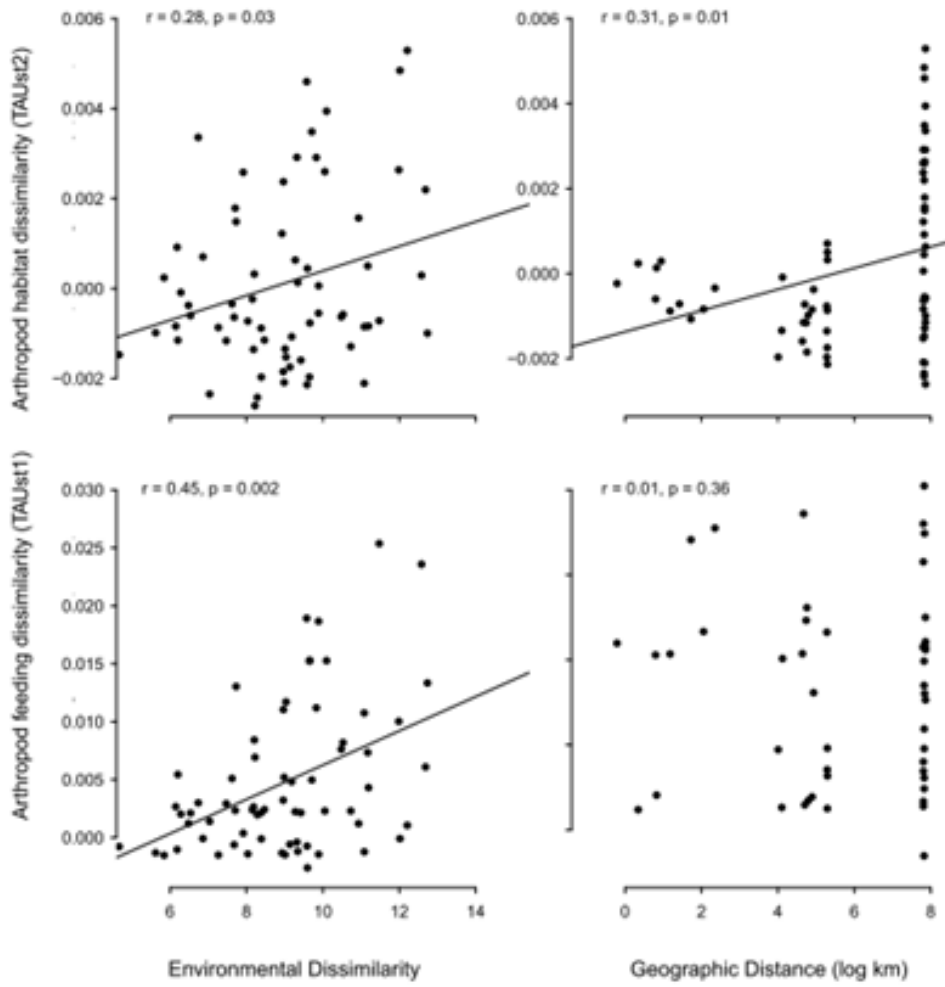
710

711

712

713 **FIGURE 4b**

714



715

716

717

718

719

720

721

722 **Appendix S1:** Changes in arthropod relative abundance among habitat and countries using
 723 multivariate analyses of variance (MANOVA analysis).

Order	Super families	Taxonomic groups	Habitat			Country					Habitat x Country		
			SF	TF	WS	F	p-value	French Guiana	Peru	F value	p-value	F value	p-value
Hemiptera	Fulgoroidea	Acanaloniidae	0	0	3	1	0,422	3	0	1	0,356	1	0,422
Hemiptera	Fulgoroidea	Achilidae	23	23	29	0,09	0,915	7	68	17,157	0,006	0,318	0,739
Orthoptera	Acridoidea	Acrididae	44	131	56	14,372	0,005	124	107	1,476	0,27	6,63	0,03
Coleoptera	Tenebrionoidea	Aderidae	0	4	1	3,5	0,098	0	5	8	0,03	3,5	0,098
Coleoptera	Bostrichoidea	Anobiidae	2	6	5	0,155	0,86	4	9	0,247	0,637	0,125	0,885
Coleoptera	Tenebrionoidea	Anthicidae	10	6	2	0,633	0,563	2	16	4,059	0,091	1,834	0,239
Hemiptera	Cimicoidea	Anthorcoridae	9	27	16	1,618	0,274	2	50	34,393	0,001	0,499	0,63
Coleoptera	Curculionoidea	Anthrribidae	2	20	12	6,964	0,027	26	8	7,385	0,035	2,373	0,174
Hymenoptera	Apoidea	Apoidea	1300	6913	19632	1,147	0,379	527	27318	39,459	0,001	2,956	0,128
Hemiptera	Aradoidea	Aradidae	28	18	3	0,798	0,493	14	35	0,96	0,365	0,177	0,842
Araneae		Araneae	125	112	78	5,185	0,049	214	101	34,663	0,001	9,646	0,013
Lepidoptera	Noctuoidea	Arctiidae	34	65	63	0,558	0,6	102	60	0,045	0,839	0,257	0,781
Hymenoptera	Bethyloidea	Bethylidae	135	443	222	0,619	0,57	75	725	39,434	0,001	2,366	0,175
Blattodea		Blattodea	377	449	429	0,371	0,705	718	537	1,933	0,214	0,954	0,437
Coleoptera	Bostrichoidea	Bostrichidae	201	117	41	3,341	0,106	156	203	0,129	0,732	0,039	0,962
Coleoptera	Curculionoidea	Brentidae	1	3	4	1,333	0,332	6	2	3	0,134	4	0,079
Coleoptera	Buprestoidea	Buprestidae	18	20	12	0,505	0,627	29	21	0,674	0,443	0,941	0,441
Hemiptera	Pentatomoidea	Canopidae	0	1	4	0,637	0,561	0	5	1,727	0,237	0,637	0,561
Coleoptera	Cantharoidea	Cantharidae	48	38	16	2,383	0,173	70	32	5,493	0,058	0,459	0,652
Coleoptera	Caraboidea	Carabidae	923	213	114	37,19	0,004	304	946	30,047	0,002	3,726	0,089
Coleoptera	Chrysomeloidea	Cerambycidae	44	63	20	2,996	0,125	84	43	5,409	0,059	0,744	0,514
Coleoptera	Scarabaeoidea	Ceratocanthinae	5	14	8	2,006	0,215	27	0	107,63	0,004	2,006	0,215
Hemiptera	Cercopoidea	Cercopidae	12	36	21	0,263	0,777	26	43	1,764	0,232	0,105	0,902
Hymenoptera	Chalcidoidea	Chalcidoidea	30	42	25	0,79	0,496	32	65	2,909	0,139	0,357	0,713
Coleoptera	Dryopoidea	Chelonariidae	1	4	7	1,091	0,394	6	6	0	1	0,272	0,771
Hymenoptera	Bethyloidea	Chrysididae	1	3	1	0,456	0,654	2	3	0,062	0,812	0,606	0,576
Coleoptera	Chrysomeloidea	Chrysomelidae	626	797	294	8,551	0,018	541	1176	14,385	0,009	4,744	0,058
Hemiptera	Cicadelloidea	Cicadellidae	898	1043	675	1,188	0,368	1743	873	11,422	0,015	1,074	0,399
Hemiptera	Cicadoidea	Cicadidae	43	8	1	1,345	0,329	39	13	0,158	0,705	0,6	0,578
Coleoptera	Caraboidea	Cicindelidae	52	0	5	3,137	0,117	26	31	0,121	0,74	0,25	0,787
Coleoptera	Cucujoidea	Ciidae	0	1	4	7,878	0,021	0	5	17,388	0,006	7,878	0,021
Hemiptera	Fulgoroidea	Cixiidae	63	91	473	1,708	0,259	29	598	23,529	0,003	0,353	0,716
Coleoptera	Cleroidea	Cleridae	25	15	15	0,015	0,985	18	37	0,418	0,542	1,208	0,362
Coleoptera	Cucujoidea	Coccinellidae	25	39	38	0,108	0,899	58	44	0,203	0,668	0,216	0,812
Coleoptera	Tenebrionoidea	Colydiinae	5	6	2	1,868	0,234	4	9	3,825	0,098	6,201	0,035
Hemiptera	Coreoidea	Coreidae	2	7	0	2,282	0,183	3	6	0,212	0,661	0,364	0,709
Hemiptera	Corixoidea	Corixidae	23	0	18	2,472	0,165	10	31	0,947	0,368	0,553	0,602
Hymenoptera	Apoidea	Crabronidae	47	30	36	0,005	0,995	92	21	16,439	0,007	2,84	0,136
Coleoptera	Curculionoidea	Curculionidae	532	878	406	6,417	0,032	934	882	1,388	0,283	6,001	0,037
Hemiptera	Pentatomoidea	Cydnidae	102	244	55	10,81	0,01	24	377	66,739	0	0,803	0,491

						7								
Hemiptera	Fulgoroidea	Delphacidae	1	2	14	13,87								
						7	0,006	5	12	4,066	0,09	0,069	0,934	
Hemiptera	Fulgoroidea	Derbidae	8	10	27	1,12	0,386	9	36	7,449	0,034	8,508	0,018	
Coleoptera	Dermestoidea	Dermestidae	0	4	4	1,812	0,242	3	5	0,395	0,553	0,395	0,69	
Hemiptera	Fulgoroidea	Dictyopharidae	1	10	11	0,83	0,481	1	21	4,218	0,086	0,738	0,517	
Hemiptera	Dipsocoroidea	Dipsocoridae	1	0	7	0,7	0,533	0	8	1,6	0,253	0,7	0,533	
			2532	2679	1713									
Diptera		Diptera	1	3	9	1,769	0,249	47310	2194	11,075	0,016	0,623	0,568	
Hymenoptera	Bethyloidea	Dryinidae	18	8	5	0,143	0,87	30	1	9,228	0,023	0,3	0,751	
Coleoptera	Scarabaeoidea	Dynastinae	5	14	1	0,993	0,424	12	8	0,011	0,921	0,206	0,819	
Coleoptera	Dytiscoidea	Dytiscidae	2320	30	48	2,687	0,147	130	2268	3,268	0,121	0,186	0,835	
Coleoptera	Elateroidea	Elateridae	302	384	507	1,07	0,401	334	859	11,077	0,016	0,694	0,536	
Coleoptera	Byrrhoidea	Elmidae	54	4	16	0,5	0,63	50	24	0,204	0,667	0,95	0,438	
Coleoptera	Cucujoidea	Endomychidae	10	23	10	0,698	0,534	6	37	16,727	0,006	2,433	0,168	
Coleoptera	Cucujoidea	Erotylidae	23	70	28	2,156	0,197	51	70	0,842	0,394	0,097	0,909	
Coleoptera	Elateroidea	Eucnemidae	29	20	51	0,613	0,572	52	48	0,879	0,385	5,039	0,052	
Hemiptera	Fulgoroidea	Flatidae	12	35	3	3,754	0,088	21	29	0,661	0,447	0,849	0,473	
Hymenoptera	Formicoidea	Formicidae	4479	5593	3198	1,939	0,224	5552	7718	0,063	0,811	3,626	0,093	
Hemiptera	Fulgoroidea	Fulgoridae	0	4	17	4,806	0,057	3	18	2,471	0,167	0,628	0,565	
Hemiptera	Gerroidea	Gerridae	16	0	2	9,808	0,013	7	11	1,039	0,347	0,3	0,752	
Hemiptera	Hebroidea	Hebriidae	14	0	0	1	0,422	14	0	1	0,356	1	0,422	
Lepidoptera	Hesperioidea	Hesperidae	35	15	9	4,019	0,078	28	31	0,188	0,68	1,967	0,22	
Coleoptera	Dryopoidea	Heteroceridae	106	8	5	7,43	0,024	69	50	0,018	0,899	0,734	0,519	
Coleoptera	Histeroidea	Histeridae	252	760	82	9,45	0,014	35	1059	72,801	0	0,832	0,48	
Coleoptera	Scarabaeoidea	Hybosoridae	66	145	17	6,634	0,03	46	182	7,747	0,032	0,427	0,671	
						14,31								
Coleoptera	Hydrophiloidea	Hydrochidae	19	1	2	5	0,005	11	11	0,497	0,507	1,09	0,395	
Coleoptera	Hydrometroidea	Hydrometridae	5	1	0	0,664	0,549	5	1	0,327	0,588	1,336	0,331	
Coleoptera	Hydrophiloidea	Hydrophilidae	445	57	51	9,397	0,014	125	428	10,526	0,018	0,936	0,443	
Hymenoptera	Ichneumonoidea	Ichneumonoidea	896	1225	608	1,979	0,219	1613	1116	1	0,356	0,66	0,551	
Hemiptera	Fulgoroidea	Issidae	0	1	4	7,878	0,021	0	5	17,388	0,006	7,878	0,021	
Coleoptera	Cucujoidea	Laemophloeidae	0	1	3	0,6	0,579	3	1	0,2	0,67	1,4	0,317	
Coleoptera	Cantharoidea	Lampyridae	128	97	26	8,271	0,019	227	24	58,452	0	8,832	0,016	
Coleoptera	Cucujoidea	Languriidae	0	4	0	9	0,016	4	0	9	0,024	9	0,016	
Coleoptera	Staphylinioidea	Leiodidae	1	7	2	7,895	0,021	0	10	48,576	0	7,895	0,021	
Lepidoptera		Moth_FIT	1570	1852	1598	1,099	0,392	4117	903	43,202	0,001	0,821	0,484	
Coleoptera	Dryopoidea	Limnichidae	345	1	8	1,203	0,364	25	329	0,593	0,47	0,058	0,945	
Hemiptera	Fulgoroidea	Lophopidae	4	0	1	1,167	0,373	4	1	0,667	0,445	0,167	0,85	
Coleoptera	Cantharoidea	Lycidae	39	49	23	1,592	0,279	48	63	0,006	0,941	0,66	0,551	
Hemiptera	Lygaeoidea	Lygaeidae	79	25	17	3,042	0,122	14	107	46,23	0	9,296	0,015	
Coleoptera	Cleroidea	Malachiinae	7	15	1	4,361	0,068	19	4	4,776	0,072	3,031	0,123	
Mantodea		Mantodea	8	16	44	9,755	0,013	42	26	5,105	0,065	1,427	0,311	
Hemiptera	Membracoidea	Membracidae	24	29	22	0,114	0,894	9	66	15,556	0,008	0,222	0,808	
Hemiptera	Mesovelioida	Mesoveliidae	18	0	0	1,984	0,218	7	11	0,016	0,905	0,016	0,985	
Hemiptera	Miroidea	Miridae	4	7	10	0,502	0,629	5	16	1,856	0,222	0,427	0,671	
Coleoptera	Tenebrionoidea	Mordellidae	24	89	22	7,728	0,022	66	69	0,006	0,941	0,216	0,812	
Hymenoptera	Mutilloidea	Mutillidae	49	70	24	0,737	0,517	42	101	6,259	0,046	2,244	0,187	
Coleoptera	Cucujoidea	Mycetophagidae	8	3	1	1,439	0,309	2	10	3,848	0,097	3,229	0,112	
Coleoptera	Tenebrionoidea	Mycteridae	4	1	4	0,396	0,689	4	5	0	1	0,272	0,771	
Hemiptera	Naboidea	Nabidae	4	12	3	0,063	0,939	0	19	5,734	0,054	0,063	0,939	

Neuroptera		Neuroptera	2	0	6	0,572	0,592	0	8	1,856	0,222	0,572	0,592
Coleoptera	Cucujoidea	Nitidulidae	357	1025	244	9,244	0,015	443	1183	14,566	0,009	0,745	0,514
Lepidoptera	Noctuoidea	Noctuidae	29	18	38	0,059	0,943	56	29	0,55	0,486	3,386	0,104
Coleoptera	Dytiscoidea	Noteridae	10	0	0	1	0,422	10	0	1	0,356	1	0,422
Lepidoptera	Papilionoidea	Nymphalidae	84	150	99	0,998	0,423	188	145	1,226	0,311	0,204	0,821
Odonata		Odonata	49	10	8	16,985	0,003	36	31	6,449	0,044	3,613	0,093
Coleoptera	Tenebrionoidea	Oedemeridae	10	17	9	0,527	0,615	35	1	30,684	0,001	1,014	0,417
Coleoptera	Lucanoidea	Passalidae	1	3	1	0,167	0,85	5	0	2,667	0,154	0,167	0,85
Coleoptera	Caraboidea	Paussinae	4	0	0	1,8	0,244	1	3	0,2	0,67	0,2	0,824
Hemiptera	Pentatomoidea	Pentatomidae	28	67	49	3,475	0,099	54	90	2,042	0,203	4,112	0,075
Coleoptera	Cucujoidea	Phalacridae	2	2	2	0	1	6	0	3	0,134	0	1
Phasmatodea		Phasmatodea	1	4	25	20,14	0,002	20	10	3,902	0,096	0,065	0,937
Coleoptera	Cantharoidea	Phengodidae	3	84	33	14,94	0,005	79	41	0,46	0,523	3,12	0,118
Coleoptera	Curculionoidea	Platypodinae	18	51	32	1,067	0,401	24	77	4,666	0,074	1,586	0,28
Hymenoptera	Pompiloidea	Pompilidae	114	82	71	0,013	0,987	176	91	0,988	0,359	0,467	0,648
Hymenoptera	Proctotrupeidea	Proctotrupeidea	139	349	139	16,053	0,004	65	562	110,946	0	3,549	0,096
Hemiptera	Sternorrhyncha	Psyllidae	157	279	54	3,08	0,12	330	160	2,763	0,148	0,556	0,6
Coleoptera	Byrrhoidea	Ptilodactylidae	29	97	39	3,22	0,112	70	95	1,997	0,207	0,742	0,515
Lepidoptera	Pyraloidea	Pyalidae	34	28	39	0,612	0,573	41	60	0,35	0,576	0,745	0,514
Hemiptera	Reduivoidea	Reduviidae	67	58	26	3,71	0,089	81	70	0,479	0,515	2,789	0,139
Lepidoptera	Papilionoidea	Riodinidae	9	12	1	1,861	0,235	8	14	0,188	0,68	2,247	0,187
Coleoptera	Tenebrionoidea	Ripiphoridae	0	0	1	1	0,422	0	1	1	0,356	1	0,422
Coleoptera	Saldoidea	Saldidae	0	0	4	9	0,016	0	4	9	0,024	9	0,016
Lepidoptera	Bombycoidea	Saturniidae	51	144	58	4,952	0,054	154	99	3,083	0,13	0,899	0,455
Coleoptera	Staphylinoidea	Scaphidiidae	4	9	5	0,827	0,482	4	14	4,727	0,073	0,556	0,601
Coleoptera	Scarabaeoidea	Scarabaeidae	271	894	186	10,207	0,012	767	584	5,28	0,061	1,758	0,251
Coleoptera	Scirtoidea	Scirtidae	756	17	437	10,857	0,01	70	1140	23,597	0,003	2,455	0,166
Hymenoptera	Vespoidea	Scoliidae	1	4	2	0,915	0,45	5	2	1,494	0,267	0,17	0,847
Coleoptera	Curculionoidea	Scolytinae	1201	703	982	0,179	0,841	1068	1818	0,475	0,516	0,103	0,904
Coleoptera	Tenebrionoidea	Scraptiidae	0	7	3	3,576	0,095	3	7	1,066	0,342	2,076	0,206
Hemiptera	Pentatomoidea	Scutelleridae	0	10	3	2,626	0,152	0	13	7,007	0,038	2,626	0,152
Scutigermorph		Scutigera	0	0	34	3,672	0,091	34	0	3,672	0,104	3,672	0,091
Coleoptera	Staphylinoidea	Scydmaeninae	8	3	8	0,443	0,662	2	17	8,645	0,026	3,247	0,111
Coleoptera	Staphylinoidea	Silphidae	0	1	0	1	0,422	1	0	1	0,356	1	0,422
Coleoptera	Cucujoidea	Silvanidae	12	5	10	0,857	0,471	26	1	21,292	0,004	0,077	0,926
Hymenoptera	Sphecoidea	Sphecidae	18	20	23	0,246	0,789	55	6	30,246	0,002	2,102	0,203
Coleoptera	Cucujoidea	Sphindidae	1	1	2	0,076	0,928	0	4	2,848	0,142	0,076	0,928
Lepidoptera	Bombycoidea	Sphingidae	7	20	27	1,177	0,371	40	14	7,172	0,037	3,592	0,094
Coleoptera	Staphylinoidea	Staphylinidae	3458	3560	713	10,119	0,012	1072	6659	30,943	0,001	0,078	0,926
Hymenoptera		Symphyta	12	2	4	2,987	0,126	5	13	1,56	0,258	5,84	0,039
Coleoptera	Elateroidea	Telegeusidae	1	4	1	1,333	0,332	1	5	3	0,134	4	0,079
Coleoptera	Tenebrionoidea	Tenebrionidae	78	152	199	1,813	0,242	283	146	3,525	0,11	0,545	0,606
Isoptera	Blattoidea	Termitidae	272	32	15	9,979	0,012	66	253	4,994	0,067	0,166	0,851
Orthoptera	Tettigoniidea	Tettigoniidae	78	112	78	1	0,422	181	87	1	0,356	1	0,422
Hemiptera	Miroidea	Tingidae	1	3	1	1,073	0,4	0	5	8,975	0,024	1,073	0,4

Hymenoptera	Mutilloidea	Tiphiidae	6	9	2	0,71	0,529	15	2	4,559	0,077	1,167	0,373
Trichoptera		Trichoptera	82	0	2	7,077	0,026	50	34	0,206	0,666	1,208	0,362
Coleoptera	Scarabaeoidea	Trogidae	12	0	0	1	0,422	0	12	1	0,356	1	0,422
Coleoptera	Cleroidea	Trogossitidae	14	2	2	5,245	0,048	1	17	15,007	0,008	1,831	0,24
Hemiptera	Gerroidea	Veliidae	269	14	116	0,565	0,596	260	139	0,905	0,378	1,176	0,371
Hymenoptera	Vespoidea	Vespidae	524	405	252	0,93	0,445	815	366	2,569	0,16	0,147	0,866

724

725

726

727

728

729

730

731

732

733

734

735

736

737

738

739

740

741

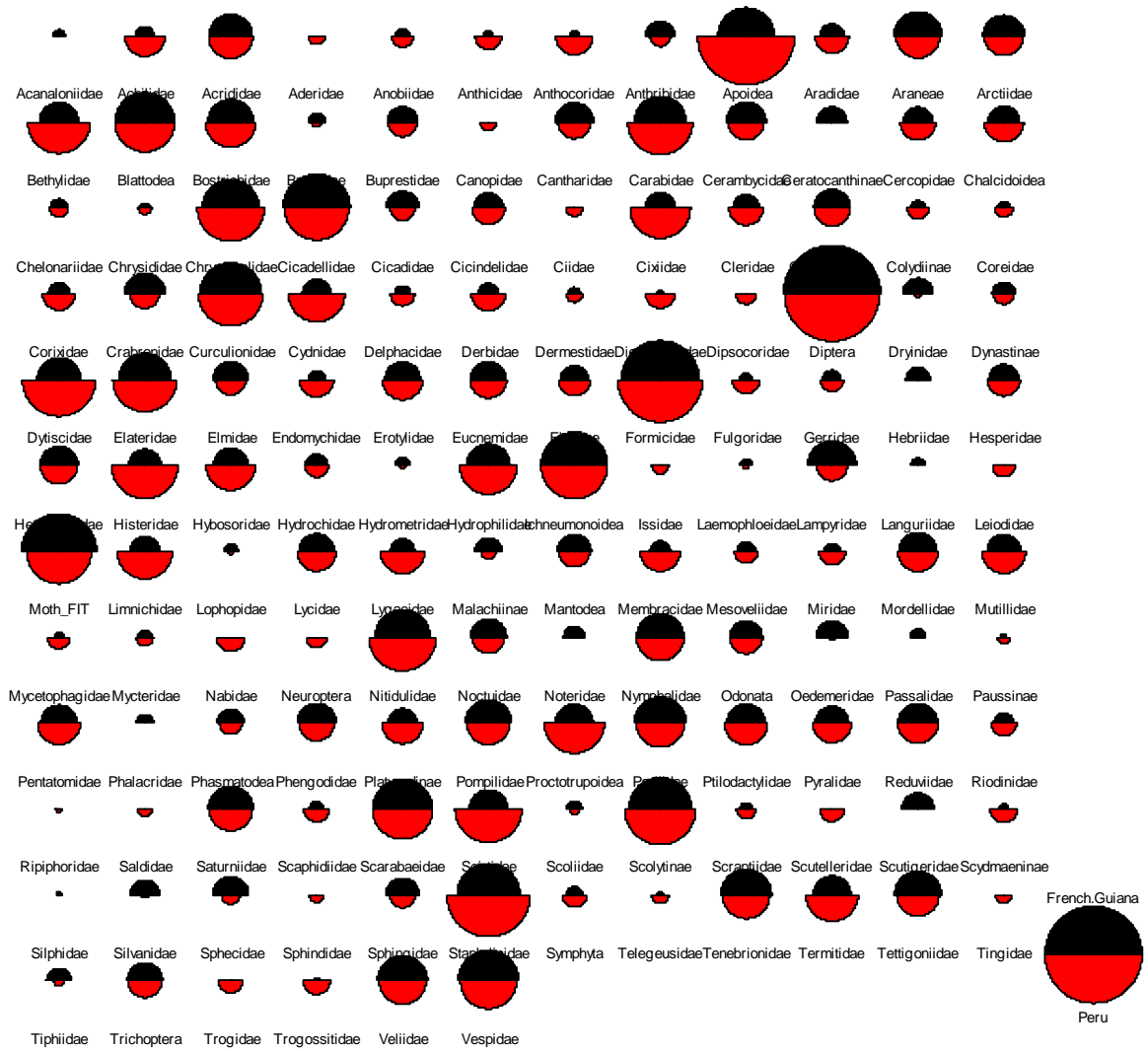
742

743

744

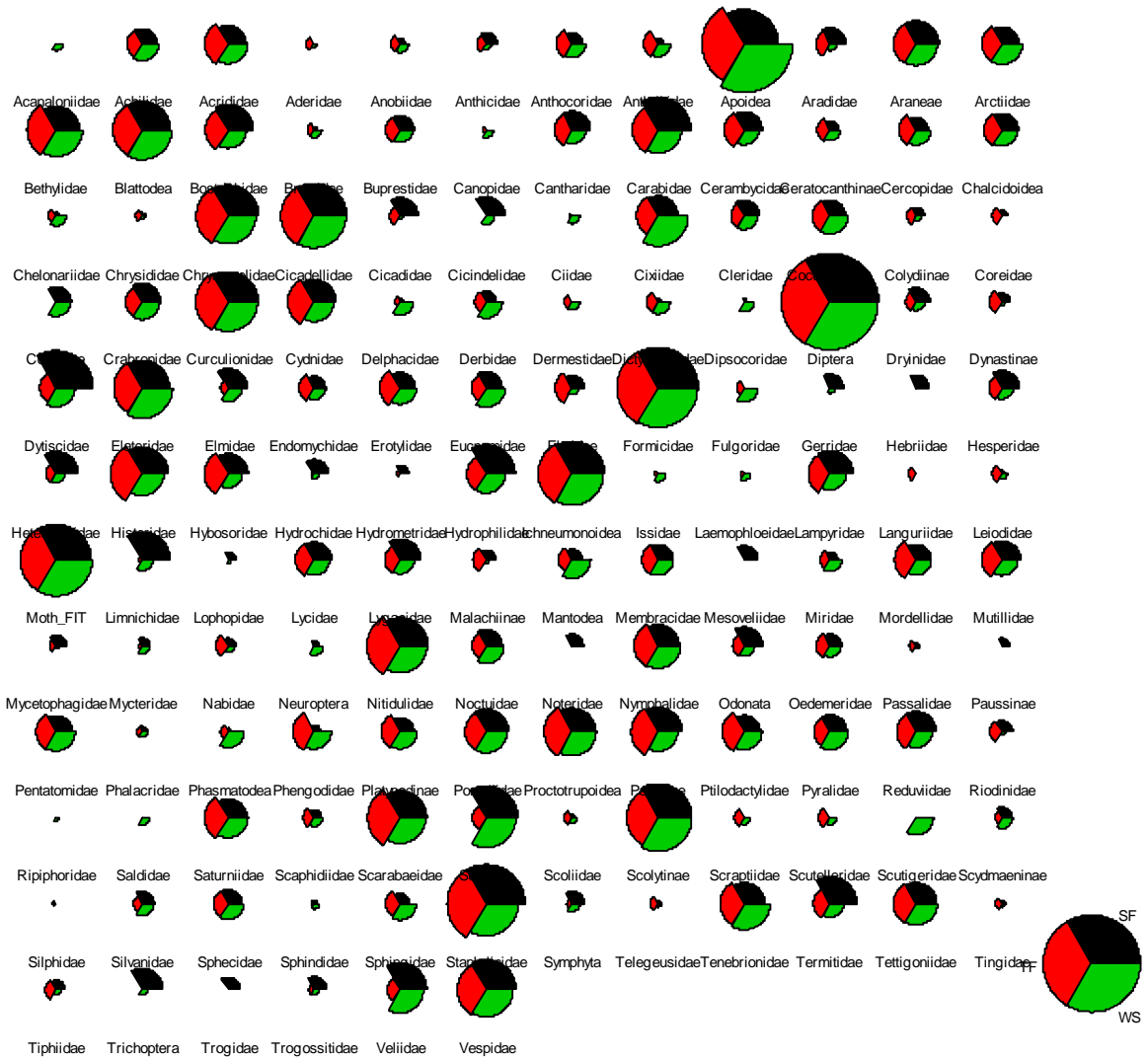
745

746 **Appendix S2:** Plot and segment diagram of arthropods communities in Peru vs. French Guiana,
 747 and among three lowland habitat types. One star plot represents the relative abundance of each
 748 group between the two countries, or among the three habitats (white sand forest in green,
 749 seasonally-flooded forest in black and terra firme clay forest in red).



750

751



752

753

754

755

756

757

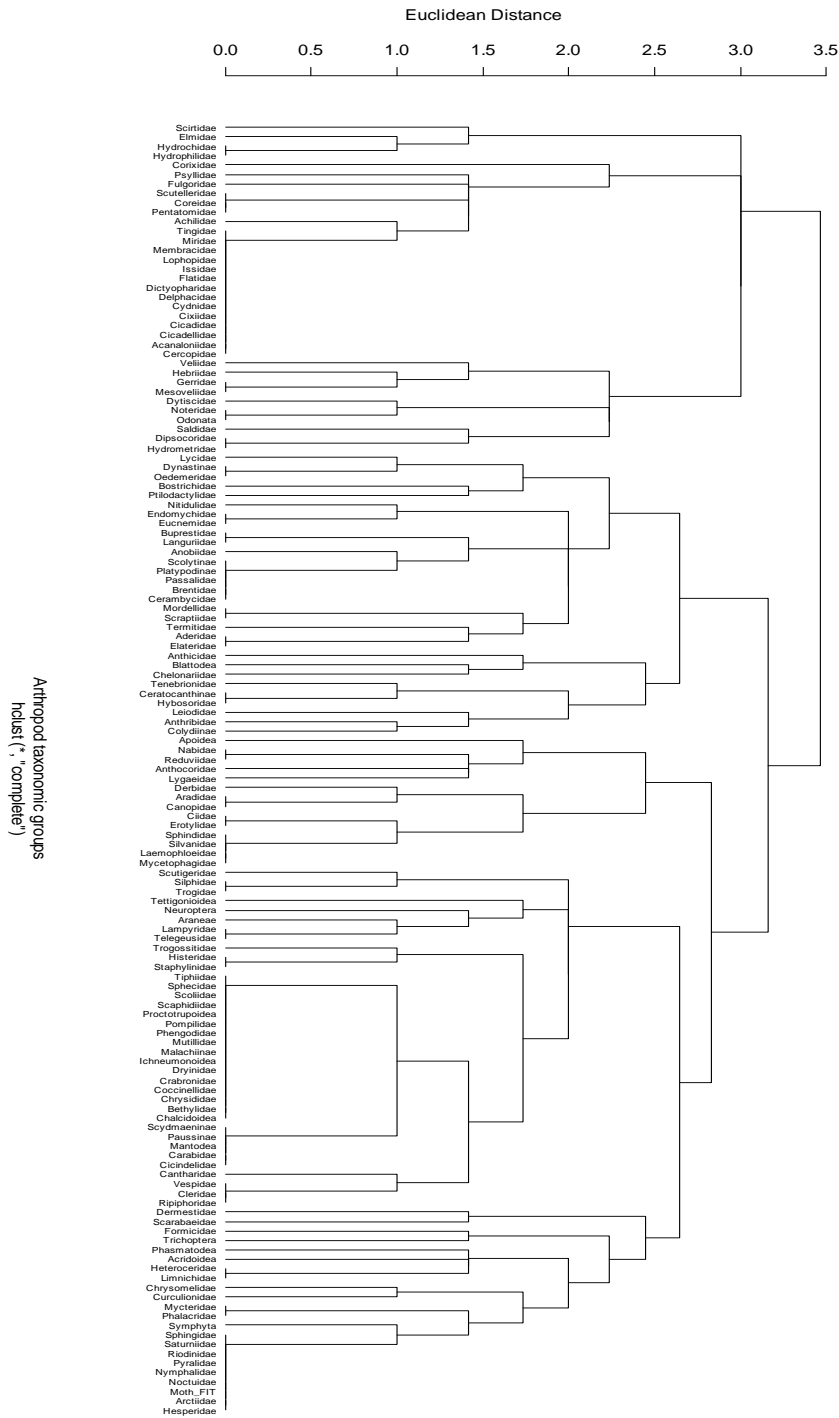
758

759

760

761

762 **Appendix S3:** Cluster functional dendrogram depicting the relationships of the 140 taxonomic
 763 groups based on their functional trait values. Distances dissimilarity among arthropods group are
 764 based on Euclidean distances.
 765



VII - Synthèse Générale

Comprendre les mécanismes et les facteurs qui sont à l'origine du maintien de la diversité biologique des forêts tropicales reste un challenge pour les scientifiques face à l'augmentation croissante des perturbations engendrées par l'homme. Cette thèse apporte des éléments de réponse inédits en écologie des communautés des forêts tropicales humides du bassin amazonien et souligne notamment, 1) le rôle des communautés d'insectes des forêts tropicales dans la spécialisation des arbres à leur habitat qui conforte les hypothèses de leur implication dans le maintien de la diversité *beta* des arbres (Fig. 4, flèche 1), 2) les stratégies de défenses des arbres exhibées dans le but de réduire les impacts de leurs ennemis naturels, permettant ainsi d'envisager des perspectives innovantes quant à un conservatisme des défenses de plantes au sein des lignées monophylétiques des forêts tropicales (Fig. 4, flèche 2), et 3) la diversité *beta* des arthropodes tropicaux le long de gradients environnementaux et géographiques confirmant le rôle concomitant du filtrage environnemental et des limites de dispersion (i.e. barrière géographique) dans la structuration des communautés d'insectes tropicaux (Fig. 4, flèche 3).

Ces résultats démontrent l'importance d'étudier à l'échelle des communautés les deux maillons les plus élémentaires de la chaîne alimentaire, les plantes et les insectes phytophages. Dans cette synthèse générale, nous reviendrons sur les résultats clés de chaque expérience et nous proposons des perspectives de recherches possibles. Dans l'optique de présenter aux lecteurs une approche globale et pertinente de cette thèse, nous développerons des résultats nouveaux et notamment certains facteurs impliqués dans la dynamique des forêts tropicales humides. En complément des trois chapitres de cette thèse, nous discuterons et validerons la pertinence de certains résultats à l'aide d'études complémentaires présentées dans les articles en annexes.

1) Spécialisation des arbres à l'habitat et stratégies de croissance et de défense anti-herbivore

Parce que les plantes et les insectes herbivores constituent plus de la moitié de la diversité terrestre, leurs interactions jouent un rôle fondamental dans la biodiversité et dans le fonctionnement des écosystèmes. Par exemple, les effets de densité-dépendance au voisinage de l'arbre parent via les pressions des espèces d'insectes spécialistes (Terborgh 2012) ou des pathogènes (Mangan *et al.* 2010) peuvent promouvoir la diversité locale des plantes. Les trajectoires des plantes et des insectes, dans cette « course évolutive à l'armement », sont régies par une sélection continue pour optimiser un investissement dans les défenses chez les plantes et des adaptations visant à les éviter ou à les contourner chez les insectes (Ehrlich and Raven 1964, Thompson 1988). L'environnement et son hétérogénéité entraînent certaines espèces à se limiter à une condition environnementale spécifique. L'explication la plus répandue est que les arbres spécialistes à un habitat donné sont physiologiquement adaptés à persister sous certaines conditions abiotiques. Les lois de l'assemblage des communautés seraient dictées par des processus de filtrage local de l'environnement (Diamond 1975, Cavender-bares *et al.* 2009).

Des résultats récents expliquant la coexistence de nombreuses espèces d'arbres apparentées à l'échelle locale suggèrent que les interactions entre les plantes et leurs ennemis naturels contribuent à la spécialisation des arbres à l'habitat en forêt tropicale humide (Fine *et al.* 2004, 2006). Nous avons émis l'hypothèse que la diversité locale des plantes serait, en partie, influencée par la pression des insectes herbivores, contraignant les plantes à allouer leurs ressources pour la croissance ou la défense le long d'un gradient environnemental (*the growth-defense tradeoff*, Coley *et al.* 1985, Fine *et al.* 2006). En accord avec cette hypothèse, nous avons prédit que l'investissement dans la croissance serait plus important pour les espèces spécialistes des habitats à forte ressource disponible (i.e. forêt de *terra firme*) et que les espèces de sable-blanc (i.e. habitat à faible ressource) investiraient quant à elles davantage dans les stratégies de défense (voir Fig. 2). A travers les trois habitats dominants de la forêt amazonienne, notre étude a porté sur un suivi de long terme de cinq lignées phylogénétiques représentant un total de 68 espèces d'arbres tropicaux au Pérou et en Guyane. Entre les trois habitats étudiés, nos résultats ne montrent pas de corrélation entre notre indice d'herbivorie (HR) et notre indice de production foliaire (LPR), nos deux indicateurs de l'investissement dans la défense anti-herbivore et dans la croissance des espèces tropicales (Chapitre 1).

Une récente méta-analyse regroupant les résultats de 50 études sur les compromis entre la défense et la croissance conclut que les compromis entre la défense et la croissance sur différents types de sol entraînent des *patterns* divergents (Endara and Coley 2010). Ces auteurs insistent sur le fait que l'investissement dans la défense anti-herbivore est effectivement coûteux et se fait au détriment de l'investissement dans la croissance. Nos résultats sur ces compromis sont en accord avec les résultats de ces 50 études. Endara and Coley (2010) attribuent l'absence de *tradeoff* à des limites méthodologiques et notamment à la difficulté à mesurer l'herbivorie. Notre étude a permis le développement d'indices de production foliaire et d'herbivorie qui représente d'une part la quantité de biomasse végétale allouée dans la production, et d'autre part celle perdue suite aux dommages des insectes. De manière générale, nous pensons que l'intégration du ratio entre la biomasse allouée et la biomasse transférée dans le niveau trophique supérieur (i.e. les herbivores) donne une estimation correcte pour l'étude de ces compromis.

Bien que l'étude d'Endara and Coley (2010) corrobore nos résultats, nous pensons approfondir cette hypothèse à l'aide des résultats d'une étude réalisée sur les mêmes sites au Pérou (Annexe 3). A l'aide de jardins à transplantations réciproques (voir méthodes), ce projet a permis de montrer des différences d'investissement dans la croissance à l'échelle des populations (niveau intraspécifique). Fine *et al.* (2005) a mis en évidence chez l'espèce *Protium subserratum* des écotypes différents entre les populations spécialistes des forêts de sables blancs et de *terra firme*. L'expérience montre que les populations spécialistes des sols argileux (i.e. *terra firme*) ont développé un plus fort investissement dans la croissance que les populations spécialistes de sols sableux, avec des valeurs de croissance en hauteur, en surface de feuilles et des teneurs en chlorophylle significativement plus fortes (Fig. 5, Annexe 3). En accord avec la théorie de défense des plantes, les arbres spécialistes des sables blancs investissent quant à eux majoritairement dans les investissements anti-herbivores (Coley *et al.* 1985, Fine *et al.* 2004, 2006).

Cette étude permet de valider de manière significative l'hypothèse du « *growth-defense tradeoff* » à l'échelle des populations de *Protium subserratum* et suggère des différences phénotypiques entre les forêts de *terra firme* et de sable blanc. Ainsi, le filtrage de l'environnement et le rôle de pression sélective des herbivores pourraient favoriser une spéciation chez ces arbres, en accord avec l'hypothèse que les ennemis naturels interagissent avec un gradient environnemental pour favoriser la spécialisation des arbres à leur habitat (Fig. 4, flèche 1).

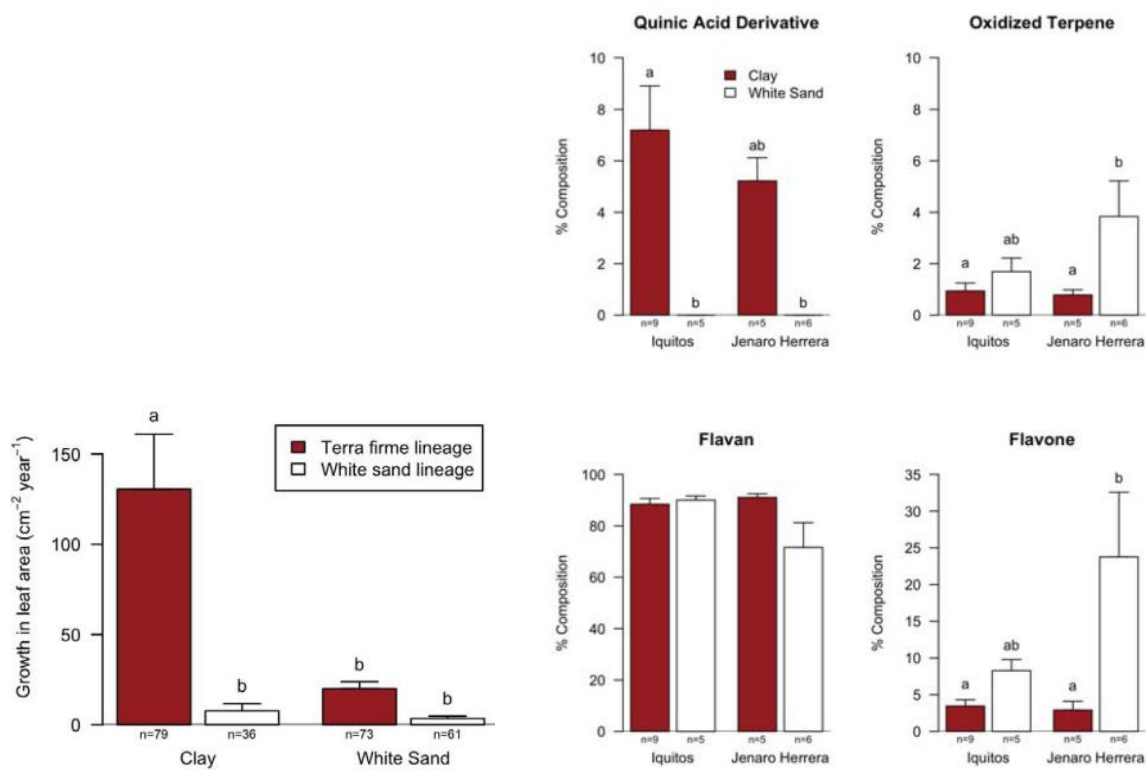


Figure 5 : Allocation dans les stratégies de défense et de croissance de deux écotypes de *Protium subserratum* des forêts argileuses (*terra firme*) et de sable blanc du Pérou.

A droite, l'histogramme représente les proportions de quatre composantes majeures de défenses chimiques (i.e. métabolisme secondaire). L'histogramme de droite présente les variations d'allocation dans la croissance entre les populations de *terra firme* et de sable blanc plantées dans les jardins de transplantations réciproques pour chaque type de sol. Le nombre de plantes pour chaque traitement est indiqué en dessous des barres. Ces données sont présentées en Annexe 3 de cette thèse.

D'autres résultats de cette thèse montrent également des taux d'herbivorie respectivement de 2.3 et 1.2 fois plus importants sur des espèces des genres *Licania* et *Inga* spécialistes des forêts de *terra firme*. Notons que ces deux genres d'arbres sont largement distribués dans les forêts d'Amazonie (chapitre 2). L'ensemble de ces résultats tend donc à valider l'hypothèse selon laquelle les insectes herbivores favorisent la spécialisation des arbres à un type d'habitat en forêt tropicale humide, moteur de la coexistence des espèces à l'échelle locale (Fig.7, Lamarre *et al.* 2012).

Cependant, nous avons prédit que l'herbivorie influencerait de manière significative l'abondance relative des espèces d'arbres le long d'un gradient de ressource disponible, ce qui n'est pas directement le cas (sauf pour les forêts de *terra firme*, Fig.7, Lamarre *et al.* 2012). Nous proposons deux hypothèses qui peuvent expliquer cette absence de corrélation entre nos indices HR et LPR (Chapitre 1). D'une part, les stratégies d'évitement des insectes par des phénomènes de synchronisme foliaire (chapitre 2), et d'autre part, l'influence du niveau trophique supérieur qui pourraient induire de fortes variations dans l'allocation des plantes dans la défense et la croissance.

2) Se défendre ou fuir ? Stratégie d'évitement des insectes herbivores

Les dommages des insectes peuvent être environ 100 fois plus élevés sur les jeunes feuilles en expansion que sur les feuilles au stade mature. Ainsi, les mécanismes de défense sont diverses et variés chez les arbres des forêts tropicales (Coley and Barone 1996, Dyer and Coley 2001, Kursar and Coley 2003). Récemment, les écologistes sont arrivés à un consensus quant à la vulnérabilité des jeunes feuilles vis-à-vis des insectes, notamment durant la période d'expansion. Chez le genre *Inga*, environ 25 % et 37% des jeunes feuilles mesurées ont été consommées en moins d'un mois dans les forêts de Panama et du Pérou (Kursar and Coley 2003). Ces informations soulignent que le stade ontogénique des jeunes feuilles est le plus vulnérable face aux attaques des herbivores. Du fait d'une forte teneur en protéine, d'une forte quantité d'eau et d'une faible épaisseur, l'émergence des jeunes feuilles est donc très attractive pour les insectes herbivores. De la perspective d'un insecte herbivore spécialiste de cette plante, l'importance de cette ressource pour la reproduction est vitale. Ainsi, ce stade dans la vie d'une plante est une des principales clés pour la compréhension de l'évolution des interactions plantes-insectes.

Les résultats du chapitre 1 montrent que certaines espèces de plantes seraient capables de produire une importante quantité de feuilles au détriment d'un investissement dans la défense contre les insectes herbivores (Lamarre *et al.* 2012). Nous avons prédit que ces espèces d'arbres seraient capables de « fuir » les attaques des ennemis naturels (i.e. *escape species*). L'origine de cet évitement des herbivores dans le temps peut être engendrée par un mécanisme de synchronisation de la production foliaire. Ce type de défense « phénologique » se définit par une production synchrone d'une grande quantité de jeunes feuilles durant un court laps de temps, ce qui pourrait entraîner un phénomène de satiation des insectes spécialistes (Coley and Barone 1996). Le taux d'herbivorie diminuerait suite à ce pic de production de feuilles. En d'autres termes, les ressources disponibles pour les insectes spécialistes seraient supérieures aux ressources que les insectes sont capables de consommer (i.e. satiété, Aide, 1988, 1993). Cette hypothèse a été très peu étudiée dans la littérature, notamment à cause de la complexité du suivi simultanément de la phénologie des insectes et des plantes sur un grand nombre d'individus.

Notre étude a pu montrer l'existence de ce mécanisme d'évitement dans le temps chez certaines espèces de la forêt tropicale de Guyane française (Chapitre 2). Les résultats montrent, chez le genre *Protium*, un fort degré de synchronisme foliaire en accord avec les prédictions que nous avons émises lors de notre première étude sur le même genre (Chapitre 1). Cette étude suggère donc que les espèces de *Protium* peuvent échapper à leurs herbivores via un synchronisme de la production foliaire. Une étude réalisée sur le même genre d'arbres montre que des cortèges d'insectes herbivores spécialistes sont associés de manière significativement différente aux populations de *terra firme* et de sable blanc (Annexe 3). Si des individus de la même espèce d'arbre partagent des herbivores spécialistes, ce que suggère notre étude, il y a de forte chance pour que la sélection naturelle favorise les mécanismes d'évitement au sein des espèces d'arbres apparentés.

Des études complémentaires sont toutefois nécessaires au sein de cette lignée sachant que les deux écotypes de *Protium* étudiés ne sont pas phylogénétiquement apparentés (Fine *et al.* 2005). En contradiction avec nos prédictions, certains arbres spécialistes des forêts de sable blanc exhibent également ce mécanisme d'évitement des insectes herbivores.

La stratégie d'évitement dans le temps ou '*escape hypothesis*' est inédite sur les habitats à faible ressources (i.e. sable blanc) mais nécessite toutefois d'être validée par des études supplémentaires. Des interactions entre la phénologie foliaire et les variations temporelles des populations d'insectes herbivores ont été mises en évidence dans cette étude. Nous avons vu précédemment que la fenêtre de temps durant laquelle une jeune feuille est attractive pour les ennemis peut être assez courte, de l'ordre de quelques semaines. Au terme de cette expansion, la feuille se durcit et se défend grâce à de nombreuses stratégies rendant son ingestion très limitée pour les insectes (ex. tanins, résines ; Aide 1980). Notre étude portant sur le synchronisme foliaire permet d'étendre le principe fondamental qui stipule que les interactions entre les plantes et les insectes herbivores sont liées dans l'espace (chapitre 1) mais aussi dans le temps (chapitre 2).

Un syndrome de défense des plantes?

Durant notre expérience, nous avons observé que les espèces avec une production continue de feuilles, les *Inga* et les *Licania*, possèdent d'autres mécanismes de défense pouvant également réduire l'impact des herbivores (Chapitre 2). Une mesure qui nous paraît essentielle à approfondir est la vitesse d'expansion des feuilles. Nous avons intégré ce paramètre dans nos indices de productions foliaires. Nous souhaitons ici développer ce point qui permet de comparer notre étude aux résultats obtenus dans d'autres régions tropicales (Kursar and Coley 2003, Kursar *et al.* 2009). Ces deux lignées ne montrent aucun signal de synchronisme foliaire et il n'y a pas d'effet significatif de l'habitat sur le *timing* de la production des feuilles. Si ces espèces n'exhibent pas de stratégie d'évitement, dans quelle mesure peuvent-elles efficacement se défendre, dans leurs habitats respectifs, contre les insectes herbivores?

Une étude conduite au Panama et au Pérou montre une rapide période d'expansion des feuilles chez *Inga*, allant d'une à trois semaines (Kursar and Coley 2003). De plus, ces auteurs ont pu observer que l'herbivorie chez les espèces d'*Inga* était corrélée au taux d'expansion des feuilles. En d'autres termes, plus la vitesse d'expansion des feuilles est rapide, plus le stade de feuille mature, dure et indigeste pour les insectes, sera atteint rapidement. Ce mécanisme réduira par conséquent les dommages sur ces arbres. Nous avons émis l'hypothèse que d'autres types de défenses pouvaient alors permettre une réduction des dommages des herbivores.

Le genre *Inga* dans les forêts tropicales humides est reconnu pour investir dans des défenses, particulièrement dans le développement de nectar extrafloral. Ce type de défense est indirect dans le sens où le nectar extrafloral va attirer des insectes prédateurs (i.e. fourmis) protégeant en retour la plante des attaques des insectes phytophages présents sur les feuilles d'*Inga* (Bixenmann *et al.* 2012). Les feuilles d'*Inga*, au même titre que les feuilles de *Licania*, ont également montré un phénomène de défense pour le moins atypique ; il s'agit du retardement de la production de chlorophylle, plus connu sous le nom de '*delayed greening*' (Kursar and Coley 1992). Ce mécanisme a pour principe de retarder la coloration verte des feuilles pour littéralement tromper les insectes qui, par conséquent, ne seront pas attirés par des feuilles de couleur blanche, rouge ou vert clair (Richards 1952, Kursar and Coley 1992, 2003). Quel peut être l'avantage pour une plante de retarder sa production de chlorophylle si les jeunes feuilles ne sont plus capables d'assurer la photosynthèse ? Il semblerait que le retardement dans le développement des chloroplastes soit associé à des espèces qui exhibent une vitesse rapide d'expansion des feuilles. Nous émettons l'hypothèse que les espèces de ces deux lignées exhibent des mécanismes liés au '*delayed greening*' ou à la production de nectar extrafloral pour réduire les attaques des herbivores. Il s'agira, en l'occurrence, de mécanismes liés à la défense *per se* et non à des mécanismes liés à l'évitement ou au retardement (Kursar and Coley 2003).

De récentes études ont démontré que les arbres utilisaient seulement un sous-ensemble de la gamme de défenses possibles. Un compromis ou *tradeoff* dans les défenses anti-herbivores pourrait également expliquer les fortes variations d'herbivorie mesurées chez les espèces tropicales étudiées (Lamarre *et al.* 2012). En ce sens, l'hypothèse d'un syndrome dans les défenses des plantes est envisageable. Kursar and Coley (2003) présente deux types de syndromes chez les plantes tropicales, un premier reflétant les stratégies d'évitement (i.e. *escape syndrome*) comme le synchronisme et le retardement de la production de chlorophylle et un second, de défense (i.e. *defense syndrome*), avec des espèces investissant principalement dans les défenses chimiques. Nous proposons l'hypothèse que les espèces à croissance lente ou poussant sur des sols avec de faibles ressources disponibles (i.e. sable blanc) exhibent un syndrome lié à la défense, tandis que les espèces à croissance rapide (i.e. *terra firme*) seraient plus avantagées si elles exhibaient un syndrome d'évitement, comme le montrent nos résultats (chapitre 2). Pour conclure cette partie, il paraît essentiel de rappeler que la vulnérabilité des jeunes feuilles face à l'herbivorie a conduit les plantes à développer divers traits de défenses.

Nous avons vu que les stratégies de défense variaient fortement entre plus de 68 espèces d'arbres tropicaux (chapitre 1) et que seules certaines étaient capables d'éviter les herbivores dans le temps (chapitre 2). Cependant, nous n'avons pas pu généraliser ces patrons de défense au sein des lignées phylogénétiques. Les recherches conduites sur l'évolution des interactions plantes-insectes ont mis en évidence de fortes convergences phylogénétiques en termes de défenses anti-herbivores (Becerra 1997, Kursar *et al.* 2009, Agrawal *et al.* 2009) pouvant également compléter ce champ de recherche (voir Johnson and Stinchcombe 2007). Nous recommandons la mise en place d'études empiriques dans le but de quantifier les types et les quantités de défenses exhibés par différentes lignées monophylétiques d'arbres tropicaux sur les trois principaux habitats d'Amazonie.

3) Le rôle du niveau trophique supérieur dans le growth-defense *tradeoff*

Des études menées dans les forêts tropicales du Pérou ont montré de forts contrastes quant à l'impact de l'herbivorie entre les espèces de forêt de *terra firme* et de sable blanc (Fine *et al.* 2004, 2006). Nous avons pu confirmer que les espèces associées aux sols avec de faibles ressources disponibles (i.e. forêts de sable blanc) produisaient moins de feuilles et recevaient moins de dommages des insectes herbivores (Chapitre 1 et 2, Annexe 3). Ces espèces investissent donc plus de ressources dans les stratégies de défense que dans la croissance (faible production foliaire), confirmant ainsi le compromis entre défense et croissance pour cet habitat (Fine *et al.* 2004, 2006). Cependant, ce *pattern* n'est pas aussi clair sur les espèces spécialistes des forêts de *terra firme* et de bas-fond. En effet, notre étude a montré que les espèces de ces deux habitats à fortes ressources disponibles investissent significativement plus dans la croissance que les espèces de sable blanc, mais que cette allocation dans la croissance n'est pas accompagnée par de forts taux d'herbivorie (Lamarre *et al.* 2012). Une explication alternative est que le niveau trophique supérieur (insectes prédateurs et parasitoïdes) exerce une influence majeure sur les populations d'insectes herbivores (i.e. niveau trophique inférieur). Il s'agit de forces dites *top-down* ou l'hypothèse de la prédation (Mooney *et al.* 2010). Au vu des résultats de notre étude, nous émettons l'hypothèse que la variation des taux d'herbivorie sur les habitats à fortes ressources (*terra firme* et bas-fond) serait due, en partie, à la « cascade » trophique qui induirait une régulation des populations d'herbivores par les insectes prédateurs et parasitoïdes (Holt and Lawton 1993, Dyer and Letourneau 2003, Van Bael *et al.* 2003, Mooney *et al.* 2010).

Certains auteurs ont pu mettre en évidence que l'abondance du niveau trophique supérieur pouvait permettre aux espèces des habitats à fortes ressources de persister avec un faible investissement en défense (Mooney *et al.* 2010). Ainsi, les différences d'herbivorie entre habitats seraient également influencées par les variations du niveau trophique supérieur dans l'espace (i.e. diversité *beta*) ou dans le temps (i.e. fluctuation, disponibilité des proies...).

L'intégration d'un niveau trophique supérieur dans l'hypothèse de *growth-defense tradeoff* nous paraît donc intéressante pour expliquer les différences d'allocation que les plantes peuvent exhiber en interaction avec leur environnement. Après avoir analysé la structure et la composition des communautés d'arthropodes de nos parcelles (chapitre 3), nous avons étudié les variations de trois familles dominantes dans le groupe des coléoptères, les Staphylinidae, les Histeridae et les Carabidae. Ces trois familles d'insectes prédateurs sont dominantes dans les forêts tropicales et occupent des habitats très diverses (Fig. 6). L'analyse de variance indique que l'abondance de ces trois familles de prédateurs est significativement plus forte sur les habitats à fortes ressources disponibles (i.e. les sols plus fertiles des forêts de *terra firme* et de bas-fond) que les habitats à faible ressources (i.e. sable blanc). Une augmentation des ressources disponibles est donc accompagnée d'une augmentation d'abondance du niveau trophique supérieur.

Etant donné la forte spécificité des prédateurs à leurs proies-hôtes (i.e. larves d'insectes, Hawkins and Lawton 1987), il est fort probable que ce troisième niveau trophique exerce des pressions non-négligeables sur les populations d'insectes phytophages spécialistes modifiant par conséquent les taux d'herbivories (Mooney *et al.* 2010). De plus, nous avons mis en évidence que la dissimilarité des communautés d'insectes prédateurs (i.e. Histeridae et Carabidae) était significativement corrélée à celle des communautés d'insectes herbivores (i.e. Chrysomelidae et Curculionidae), en accord avec notre prédiction. Il semblerait donc que la composition des insectes du niveau trophique supérieur soit en accord avec l'hypothèse de la cascade trophique, qui prédit que les plantes des habitats à fortes ressources investissent moins dans les mécanismes de défense du fait de l'importance du troisième niveau trophique (Raw 1988). Cette prédation pourrait permettre à certaines espèces d'arbres de persister, sans investir dans les défenses, avec un plus faible impact de l'herbivorie (Hairston *et al.* 1960).

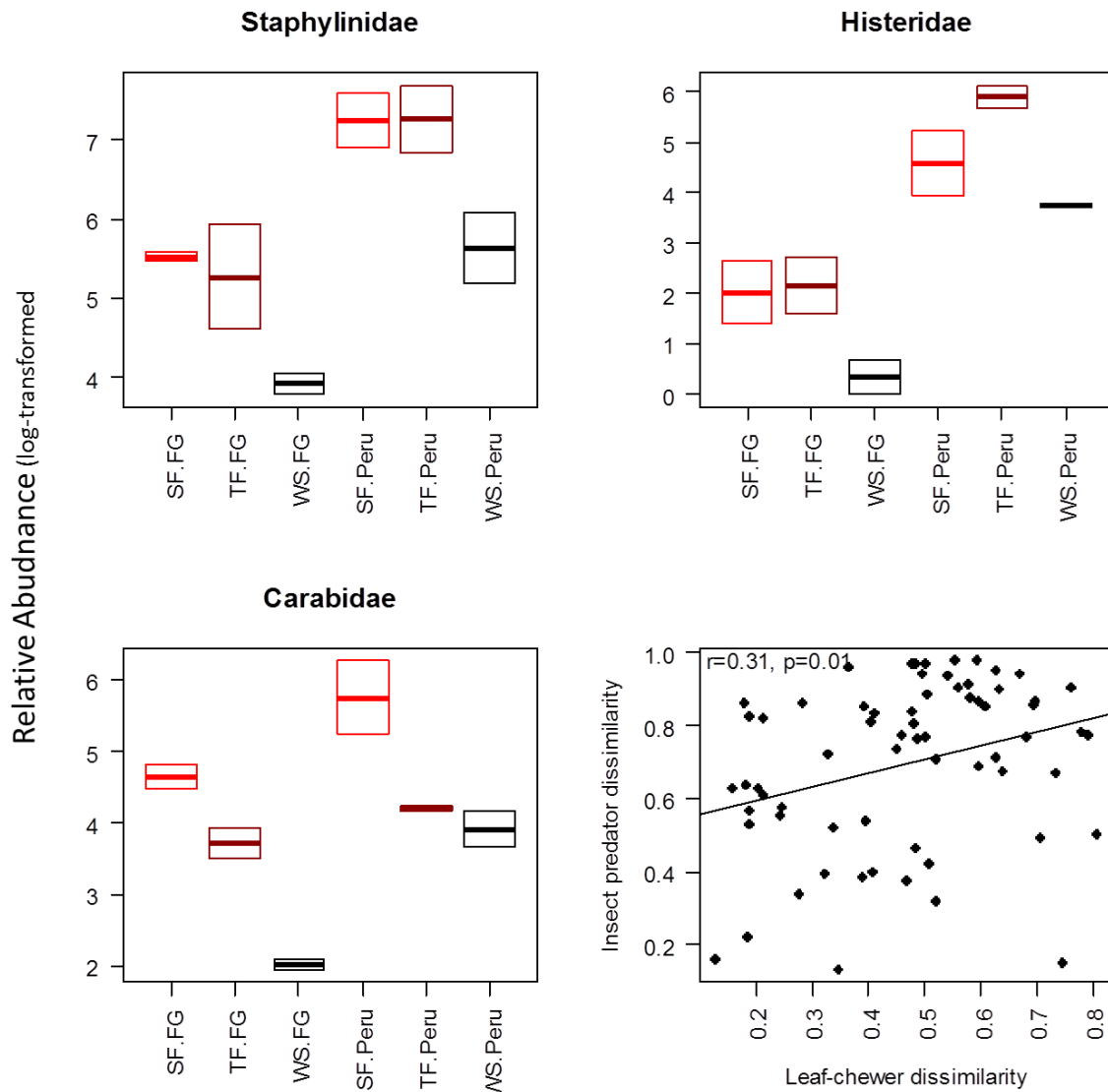


Figure 6: Box plot représentant la distribution de trois familles de Coléoptères prédateurs entre habitats et pays. Nuage de points de la dissimilarité des communautés des insectes prédateurs et des phytophages.

En rouge, les forêts saisonnièrement inondées ou bas-fond (SF), en bordeaux, les forêts de *terra firme* (TF) et en noir les forêts de sable-blancs (WS). Une matrice de dissimilarité des abondances relative a été construite pour les familles suivantes, Histeridae et Carabidae (insectes prédateurs) et Chrysomelidae et Curculionidae (insectes herbivores). Une analyse de Mantel a permis de tester la corrélation entre les compositions d'insectes prédateurs et herbivores pour chaque paire de parcelles.

Notre étude suggère également que les forces ascendantes seraient plus probablement rencontrées sur les forêts de sable blanc où les défenses des plantes contrôlèrent l'abondance des consommateurs hétérotrophes (i.e. *bottom-up*), tandis que les forces descendantes ou *top-down* contrôlèrent les populations d'insectes herbivores en forêt à forte ressource, comme le suggère l'analyse sur les coléoptères (Fig. 6, voir également Annexe 2). Nous recommandons des études complémentaires sur le rôle des prédateurs ou l'effet *top-down* sur les populations d'insectes herbivores entre des habitats contrastés et pour valider leur contribution au *Growth-defense tradeoff* et à la spécialisation des arbres à leur habitat.

4) Influence de la variation des communautés d'arthropodes dans les forêts tropicales

En forêt tropicale humide, les ennemis naturels peuvent promouvoir la diversité *beta* des arbres en entraînant des compromis d'allocation entre la défense et la croissance chez les plantes à une échelle locale, ce qui en conséquence favorisera la spécialisation des arbres le long d'un gradient environnemental (Fine *et al.* 2004, 2006, Chapitre 1). De nombreux facteurs abiotiques (changement climatiques, facteurs de stress, environnement) et biotiques (nouvelles défenses, compétition interspécifique et niveau trophique supérieur) peuvent cependant interagir entre eux de façon simultanée, ce qui complique la généralisation de ce *pattern* (voir aussi Lamarre *et al.* in review). En accord avec les études ayant montré l'importance des ennemis naturels à l'échelle locale (voir aussi les pathogènes, Mangan *et al.* 2012) ou au voisinage des arbres parents (Comita *et al.* 2010, Paine *et al.* 2012), nous validons l'hypothèse que les ennemis naturels favorisent une spécialisation des arbres à leur habitat (i.e. *Growth-defense tradeoff*) et permettent ainsi le maintien de la diversité des arbres à l'échelle des communautés (Chapitre 1 et 2, Annexe 3). Dans la seconde partie de cette discussion, nous tenterons de dégager des hypothèses et des perspectives cohérentes sur les facteurs qui peuvent expliquer le maintien de la diversité des communautés d'insectes tropicaux et discuterons de leur influence sur les compromis d'allocation des plantes à une échelle locale.

Les ennemis naturels peuvent également influencer la structure des communautés d'arbres à une plus large échelle spatiale. Ainsi, je propose une extension du *Growth-defense tradeoff* en testant l'hypothèse selon laquelle le *turnover* des communautés d'insectes des forêts tropicales serait corrélé à un gradient environnemental, représenté dans cette thèse par les différences entre les habitats. Le filtrage environnemental agirait sur les communautés d'insectes influençant les allocations des plantes dans la croissance et la défense. Nous présentons des perspectives du chapitre 3 de cette thèse et définissons une base de travail théorique quant à son intégration dans le *Growth-defense tradeoff*. De quelle manière les variations spatiales des communautés d'insectes peuvent-elles renforcer les compromis d'allocation des plantes le long d'un gradient environnemental ? A notre connaissance, cette question n'a jamais été posée.

De nombreuses études sur la diversité *beta* des insectes ont enrichi nos connaissances sur deux aspects fondamentaux : les facteurs qui expliquent la variation spatiale de la diversité des insectes à l'échelle régionale et le degré de spécialisation des insectes à leurs plantes-hôtes (Odegaard 2000, Novotny *et al.* 2002, 2005, 2007, Dyer *et al.* 2007, Rodriguez-Castaneda *et al.* 2010). Nous discuterons de ces deux principaux facteurs dans les sections suivantes et nous tenterons de mieux cerner leurs implications dans le maintien de la diversité *beta* des plantes tropicales.

5) La diversité des communautés d'arthropodes expliquée par la diversité des arbres en forêts tropicales ?

L'hypothèse que la diversité des insectes est liée à celle des arbres n'est pas nouvelle. En effet, il peut paraître logique que la composition des insectes herbivores, dans l'espace, soit dépendante de la diversité de leur ressource, les plantes. Cependant, la difficulté d'avoir accès aux données sur ces deux maillons de l'écosystème est restée un challenge pendant de nombreuses années, notamment à l'échelle des communautés des forêts du bassin amazonien. L'hypothèse que les communautés de plantes et leurs ennemis naturels sont associés à différentes échelles environnementales et géographiques est formulée dans cette partie en s'appuyant sur deux résultats qui peuvent valider cette hypothèse.

Les résultats ci-dessous s'appuient sur des expériences réalisées dans le cadre d'une étude complémentaire actuellement en cours. A l'aide de notre base de donnée (chapitre 3), nous avons montré une corrélation significativement positive entre la diversité de la famille des Nymphalidae (Lepidoptera) et une première estimation de la diversité des arbres de nos parcelles ($r^2=0.26$, $p=0.09$; Fig. 7), suggérant un rôle important de la composition floristique et du type d'habitat sur la diversité de cette famille d'insectes. Dans les forêts tropicales humides, plus de la moitié des espèces adultes de Nymphalidae sont reconnues dans la guildes dite des '*fruit-feeding*', c'est-à-dire que la ressource fondamentale de ces insectes provient des fruits des arbres (DeVries 1997). Au stade larvaire, les chenilles consomment les jeunes feuilles de leur plante hôte. Nos résultats indiquent que les forêts de *terra firme* supportent la plus forte diversité en Nymphalidae. En accord avec nos prédictions, la composition des communautés de lépidoptère, fortement dépendante des ressources disponibles (i.e. feuilles et fruits), est corrélée à la diversité des arbres. Plus la richesse spécifique des arbres est grande, plus la diversité de cet insecte phytophage spécialisé sera importante (voir aussi Annexe 2).

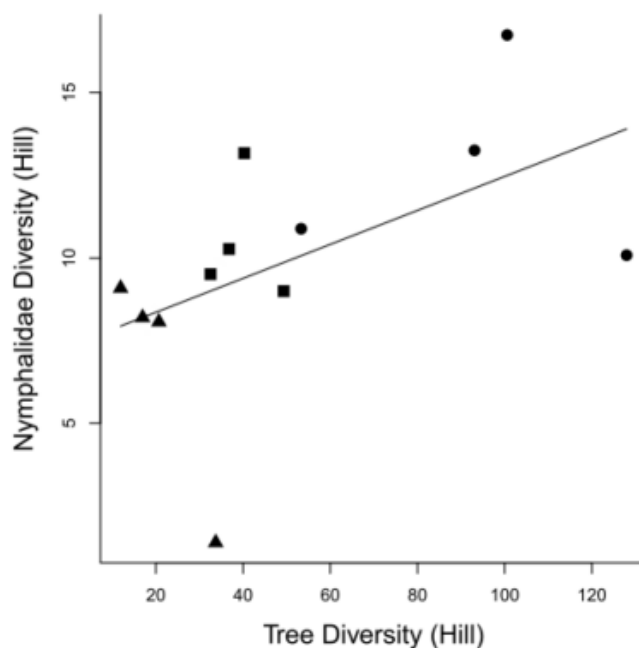


Figure 7: Corrélation de la diversité locale des communautés de Nymphalidae et des arbres de la forêt amazonienne.

Les parcelles de forêt de *terra firme* sont représentées par des ronds, les forêts saisonnièrement inondées par des carrés et les forêts de sable blanc par des triangles. Les 12 symboles représentent les mêmes parcelles permanentes où les expériences de cette thèse ont été conduites.

La disponibilité des ressources disponibles des habitats *terra firme* et des forêts saisonnièrement inondées est associée à une forte diversité floristique, elle-même déterminante dans la diversité des communautés d'insectes phytophages (Fig. 7, Annexe 2). Ainsi, ce nouveau résultat semble montrer que la diversité *beta* des insectes herbivores est fortement associée à la diversité *beta* de leurs plantes-hôtes, validant par extension l'hypothèse des ressources disponibles (Coley *et al.* 1985). En accord avec une récente méta-analyse regroupant 31 études, la diversité des insectes peut être expliquée, en partie, par une plus grande diversité de plantes *per se* comme illustrée par la composante A de la figure 2 (Lewinsohn and Roslin 2008). Ce résultat nous permet donc de valider l'hypothèse selon laquelle la diversité des communautés d'insectes est directement liée à celle des communautés d'arbres des forêts tropicales le long d'un gradient environnemental. Introduire ce nouveau résultat dans le contexte de notre étude sur la spécialisation des arbres à l'habitat est donc nécessaire.

En effet, si les habitats à fortes ressources disponibles supportent des communautés d'insectes plus diverse et abondante que les habitats à faible ressources (chapitre 3), nos conclusions sont compatibles avec les prédictions que les insectes herbivores influencent la diversité *beta* des arbres à une large échelle spatiale en renforçant les *patterns* des compromis dans la croissance et la défense.

Une nouvelle hypothèse de spécialisation des communautés d'arthropodes à l'habitat peut donc être introduite. Pour ce faire, la mesure de la spécialisation des insectes à leurs plantes-hôtes est nécessaire pour valider l'hypothèse que les communautés de plantes mais aussi d'insectes seraient associées à un type d'habitat forestier le long de gradients environnementaux. Sur 900 espèces d'insectes herbivores consommant 51 espèces de plantes en Papouasie Nouvelle Guinée, Novotny *et al.* (2002) ont démontré de manière significative que la plupart des herbivores consomment des plantes phylogénétiquement apparentées (i.e. *closely related plant species*). L'importance des relations phylogénétiques des plantes-hôtes permettra de tester la congruence des phylogénies des plantes et de leurs herbivores spécialistes (Lopez-Vaamonde *et al.* 2003) mais aussi l'effet de cette 'spécialisation phylogénétique' des traits de défense (i.e. métabolismes secondaires, latex) sur l'apparition des herbivores sur les plantes (voir Farrell *et al.* 1991, Bacteria 1997, Berenbaum 2001, Lewinsohn *et al.* 2005).

6) Le degré de spécialisation des insectes à leurs plantes-hôtes influence les communautés d'arbres

La spécialisation d'un insecte à sa plante-hôte peut être définie comme l'ensemble taxonomique des espèces végétales utilisées (Janzen 1973). Le degré de spécialisation des insectes à leurs plantes-hôtes est un autre facteur qui permet d'expliquer le partitionnement de l'extraordinaire la diversité des insectes (voir Novotny *et al.* 2002, 2007, Lewinsohn and Roslin 2008). De nombreuses études sur le sujet ont montré qu'environ 5 à 10% des espèces d'insectes sont spécialistes à leur plante-hôte (Basset *et al.* 1996, Odegaard *et al.* 2000, Novotny *et al.* 2002). Les forêts tropicales semblent donc être dominées par des communautés d'insectes généralistes. Le niveau qui semble le plus répandu pour les insectes spécialistes à une plante est le niveau du genre ou de la famille (Novotny *et al.* 2002).

Nous avons précédemment vu que les cortèges de plantes exhibaient différentes stratégies d'allocation dans la défense ou dans la croissance entre les trois habitats contrastés. De plus, les habitats présentent une composition et une structure floristique unique sur lesquelles de nombreuses espèces au sein de certains genres sont spécialistes à l'habitat (Fine *et al.* 2010). Il est donc fort probable que le niveau de spécialisation des insectes diffère le long des gradients environnementaux. Ce *pattern* pourrait influencer la distribution des communautés d'insectes herbivores mais également les compromis de défense et de croissance exhibés par les plantes. Ma prédiction est que le degré auquel les insectes sont spécialisés à leur plante-hôte diffère entre habitats ayant des niveaux de ressources contrastés. Des perspectives quant à l'intégration des mesures de spécialisation des insectes sont possibles dans le but de comprendre les implications d'une spécialisation variable sur les compromis d'allocations des arbres de la forêt tropicale.

Durant cette thèse, la spécialisation des insectes n'a pas été directement mesurée du fait de la difficulté et des moyens nécessaires quant à sa réalisation. Cependant, nous avons suivi tous les spécimens de phytophages consommant du tissu végétal sur les populations de *Protium subserratum* pendant une année, soit à l'échelle infraspécifique (Fine *et al.* in review, Annexe 3). Les résultats montrent que les *Protium* spécialistes des forêts de *terra firme* supportent une abondance de phytophages 44% supérieure à celle des individus de forêts de sable blanc, en accord avec les résultats présentés précédemment.

De plus, chacune des quatre populations de *P. subserratum* exhibe un groupe unique de 8 à 13 morpho-espèces de phytophage représentant environ 10% du pool total d'espèces. Certaines espèces présentent un fort niveau d'association avec ces populations d'arbres, notamment *Parasyphraea* sp. 2 et *Colaspis* sp. 5 (Fig. 8). Cependant, nous pouvons clairement apercevoir qu'il n'y a pas de différence majeure de spécialisation entre les deux habitats. Nous réfutons donc l'hypothèse selon laquelle les insectes présenteraient des différences de spécialisations à leurs plantes-hôtes entre habitats exhibant différents niveaux de ressources disponibles.

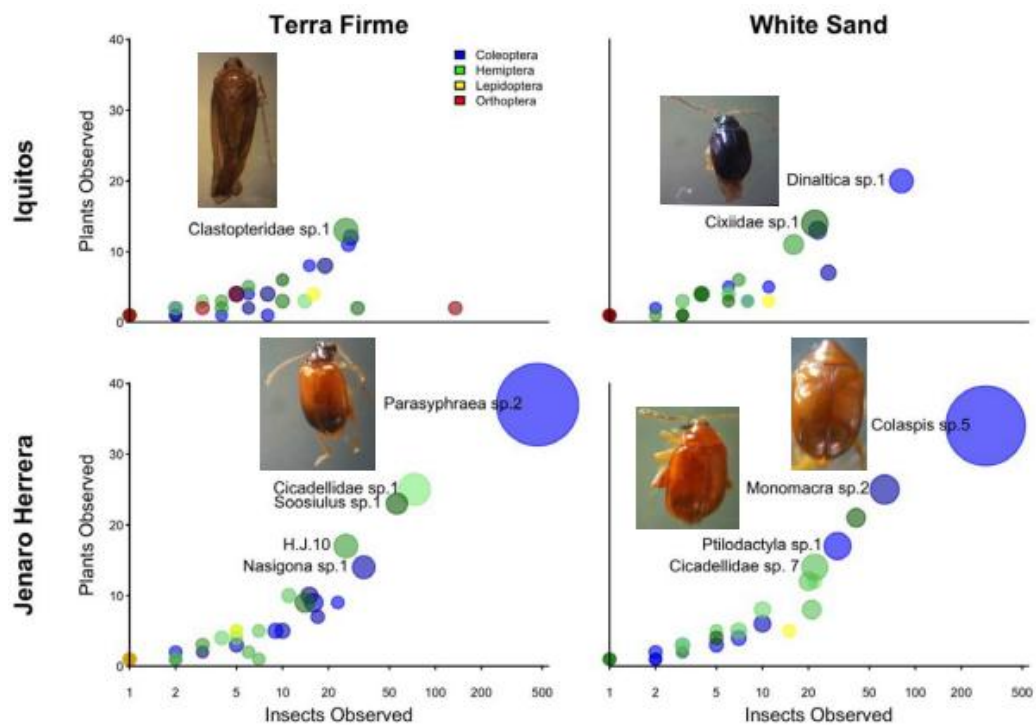


Figure 8. Abondance, distribution et niveau d'association des insectes herbivores à leur plante-hôte collectés sur quatre populations de *Protium subserratum*.

L'ordination des espèces représente le total des individus observés (axe-x) et le nombre de plantes uniques sur lequel les insectes ont été collectés (axe-y). La taille des cercles de couleur est basée sur le niveau d'association de l'espèce à sa plante-hôte (selon Dufresne and Legendre 1997, *Indicator species value*). Chaque couleur représente un ordre d'insecte et les photographies représentent les insectes les plus communs pour chaque population.

Cette étude, au niveau intraspécifique, démontre également que les cortèges d'insectes herbivores associés à leur plante-hôte varient entre les deux populations d'arbres tropicaux spécialistes de deux habitats contrastés. Ces différences significatives dans la composition des insectes associés entre les populations de sable blanc et de *terra firme* (Fig. 8) sont accompagnées de différences d'allocations dans la croissance et dans la défense entre populations (Fig. 5). Ainsi, Fine *et al.* (in review) suggère que les différences phénotypiques accréditent l'hypothèse la pression des herbivores, en interaction avec un gradient environnemental, favoriserait l'évolution de la spécialisation à l'habitat chez les plantes au niveau des populations (Annexe 3).

VIII – Perspectives

Dans la continuité des recherches de cette thèse, quatre principales perspectives sont proposées pour de futures expériences. Finalement, nous concluons par une extension de nos résultats dans la discipline de la biologie de la conservation en forêt tropicale humide.

1) Intégration des mesures de spécialisation des insectes à leurs plantes-hôtes

De récentes études ont montré que les forêts tropicales supportent donc un faible nombre d'insectes spécialisés (Basset 1996, Novotny *et al.* 2002, Weiblen *et al.* 2006 Whitfeld *et al.* 2012) ce qui engendre un faible *turnover* des insectes à travers les habitats forestiers tropicaux. De plus, il a été montré que la diversité des insectes herbivores et l'envergure de leur régime alimentaire (i.e. *diet breadth*) peut co-varier avec des gradients altitudinaux dans les montagnes tropicales des Andes, supportant quatre zones d'élévation où la diversité de l'interaction plante-insecte est distincte (Rodriguez-Castaneda *et al.* 2010). Au vues des récentes études et des résultats fournis dans cette thèse, nous pouvons émettre l'hypothèse que la spécialisation des insectes herbivores à leur plante-hôte sera significativement liée aux patrons de la diversité *beta* des plantes le long de gradient environnemental. Cette prédiction permettrait d'expliquer le fort *turnover* spatial des communautés d'arthropodes le long de gradients environnementaux et géographiques (chapitre 3).

Par exemple, les espèces d'arbres des forêts de sable blanc possèdent un fort taux d'endémisme, une forte spécialisation à leur milieu et présentent des traits de défenses physiques très prononcés (i.e. épaisseur, dureté des feuilles, Fortunel *et al.* 2012). De plus, seuls certains insectes seraient capables de consommer des feuilles dures et épaisses (Pollard 1968, Bernays and Janzen 1988). Nous prédisons donc que les plantes spécialistes de cet habitat supporteront davantage des communautés d'insectes spécialistes que les forêts à forte ressource disponible (i.e. *terra firme*). Dans les forêts de *terra firme*, on observe un rapide *turnover* des feuilles qui, par conséquent, entraîne un rapide *turnover* des ressources disponibles pour les insectes associés aux feuilles. Définies par une plus forte probabilité de chute d'arbres (Ferry *et al.* 2010), les forêts de bas-fond pourraient favoriser une forte diversité des insectes associés au bois-mort, comme les saproxylophages, xylophages ou même les fungivores. Ces deux types de forêts définissant un fort investissement dans la croissance (forte production de feuilles) supporteront un plus grand nombre d'insectes généralistes.

Le degré de spécialisation des insectes est donc une mesure fondamentale dans la généralisation des patrons de diversité mise en évidence durant cette thèse. Dans le but de cerner son implication dans les compromis d'allocation exhibés par les plantes (chapitre 1 & 2) et dans son rôle dans le maintien de la diversité *beta* des arthropodes (chapitre 3), nous recommandons la mesure du degré de spécialisation effective des insectes. Avec de forts contrastes en termes de composition floristique (Fine *et al.* 2010, Baraloto *et al.* in prep) et des différences notables dans l'assemblage des arthropodes (Chapitre 3), l'étude des communautés à l'échelle de l'habitat offre un cadre idéal pour les mesures de spécialisation des insectes. Il s'agira d'une expérience *in situ* complétée par des élevages au laboratoire sur les espèces d'arbres de plusieurs lignées monophylétiques ayant des espèces spécialistes de différents habitats forestiers. Cette extension de la thèse permettra également une comparaison pertinente de nos résultats avec les études récentes sur le sujet conduites dans d'autres régions tropicales (Odegaard 2006, Dyer *et al.* 2007, Novotny *et al.* 2002, 2006, 2007; Rodriguez-Castaneda *et al.* 2010).



Figure 9: Forêt de sable blanc sur le site de Laussat en Guyane française

2) Vers une comparaison entre les régions tropicales et tempérées

Le long de gradient environnemental, une loi connue sous le nom de *Rappoport's rule* prédit que la biodiversité augmentera avec une diminution de la latitude (voir Gaston *et al.* 1998). L'explication la plus courante argue d'une relation directe entre la diversité des espèces et la spécialisation écologique dans une communauté (Hutchinson 1959). Les différences de diversité entre les régions tropicales et tempérées ont été expliquées par le fait qu'une proportion significative de la diversité des insectes tropicaux peut être le résultat d'une forte richesse spécifique des plantes supérieures (Novotny *et al.* 2006). Des comparaisons entre des forêts tropicales et tempérées indiquent également que les plantes tropicales seraient chimiquement plus développées que celles des régions tempérées (le terme dégoutant ou '*nastier*' a été utilisé, Coley and Barone 1996) et que la pression sélective des herbivores sera, par conséquent, plus forte sous de faibles latitudes (Dyer and Coley 2002, Novotny *et al.* 2006). Une étude sur la spécialisation des insectes à leur plante-hôte entre les régions tempérées et tropicales a conclu qu'une plus grande spécialisation écologique contribuera à une plus forte diversité *alpha* et *beta* des insectes herbivores sous les tropiques (Dyer *et al.* 2007). Le long d'un gradient latitudinal, il semblerait donc que les communautés d'herbivores diffèrent dans leur association à leur plante-hôte influencées par les différences de défenses chimiques entre les plantes tropicales.

Une perspective de recherche envisageable à grande échelle est l'extension du *design* de cette thèse, à l'échelle des communautés forestières des forêts tempérées. Les forts contrastes environnementaux rencontrés entre les différents types de forêts en Europe peuvent permettre d'étendre les hypothèses proposées durant cette thèse. Est-ce que les insectes herbivores peuvent favoriser la diversité des arbres des forêts tempérées par un investissement dans la croissance ou les défenses anti-herbivores le long d'un gradient de ressources disponibles ? Certains habitats forestiers présents en Europe, par exemple, peuvent être comparés à certains types d'habitats présents sous les tropiques, notamment à ceux que nous avons étudiés. Une comparaison des communautés forestières (plantes et insectes associés) entre des habitats à faible ressources (ex. podzol, lithosols, salés) et des habitats à forte ressources disponibles (ex. brunisols) est possible. Malgré tout, il semble plus pertinent de définir des gradients de fertilité à l'aide de certaines variables représentatives, comme la quantité de phosphore ou d'azote du sol, dans la caractérisation des habitats (voir Quesada *et al.* 2009).

La diversité et la complexité des profils pédologiques rencontrées dans la forêt tempérée nécessitent donc une meilleure caractérisation de l'environnement édaphique. Cette extension de notre étude aura pour objectifs, 1) de comparer les stratégies d'allocation des plantes dans la croissance et les défenses anti-herbivores à différentes latitudes, 2) de comprendre les différences des facteurs impliqués dans le maintien de la diversité d'insectes herbivores entre les régions tropicales et tempérées, incluant la mesure du degré de spécialisation des insectes et le turnover de leurs plantes-hôtes. Il s'agira donc de réaliser le premier test explicite de l'hypothèse du rôle des insectes herbivores dans le maintien de la diversité végétale entre régions biogéographiques (*growth-defense tradeoff*).

3) Importance des processus évolutifs dans les interactions plantes-insectes

Les biologistes ont depuis longtemps reconnu un lien entre la diversification des plantes et des insectes herbivores. Récemment, on dénombre une augmentation des études apportant des éléments de biologie évolutive et de phylogénie dans les concepts fondamentaux d'assemblages et de diversité des communautés (Webb *et al.* 2002, Johnson and Stinchcombe 2007, Cavender-Bares *et al.* 2009).

L'évolution des interactions entre les plantes-hôtes et leurs herbivores peut se résumer par des adaptations morphologiques et physiologiques développées par les insectes dans le but de contourner et ou de détoxifier la myriade de défenses structurales et chimiques mise en place par les plantes-hôtes pour se défendre (Ehrlich and Raven, 1964). Il s'agit donc d'une « course coévolutive à l'armement » (Thompson 1988, Schemske *et al.* 2009). L'étude pionnière de Berenbaum (2001) a démontré que les clades d'insectes herbivores sont généralement associées aux clades de leurs plantes-hôtes. C'est l'émergence des théories de co-diversification des plantes et de leurs ennemis naturels.

Dans notre étude (Chapitre 1), nous avons trouvé des *patterns* de convergence des taux d'herbivorie, de production de feuilles et de notre indice d'impact de l'herbivorie à travers 68 espèces d'arbres étudiés. De plus, certaines espèces au sein des lignées monophylétiques exhibaient une forte variation dans leur investissement dans la défense et dans la croissance (voir Chapitre 1 et 2). Ces résultats sont en accord avec l'idée qu'il existe un syndrome de défense des plantes qui est parfois évolutivement conservé au sein des lignées (Kursar and Coley 2003, Agrawal and Fishbein 2006). Néanmoins, les recherches de Becerra (1997, 2003) démontrent que les espèces de *Bursera* (Burseraceae) exhibent un fort conservatisme phylogénétique dans la production de monoterpènes, un type de défense chimique très efficace contre les herbivores spécialistes (i.e. Chrysomelidae: *Blepharida*). Notre étude sur l'assemblage des communautés ne présente pas un signal suffisant pour tirer des conclusions quant à un conservatisme phylogénétique, notamment à cause d'un faible nombre d'espèces par lignée. Nous avons toutefois trouvé certaines évidences d'un *pattern* de conservatisme dans le synchronisme foliaire au sein de lignée *Protium* (chapitre 2). D'autres études seront nécessaires pour confirmer ce signal.

Il a été reconnu que les insectes herbivores tendent à se nourrir sur des plantes plus ou moins apparentées phylogénétiquement (Strong *et al.* 1984). Les scientifiques expliquent ce patron par un conservatisme évolutif dans le choix des plantes-hôtes par les insectes. Ce conservatisme évolutif sera dépendant : 1) des contraintes de défense chimique des plantes, 2) de l'isolement taxonomique des plantes-hôtes (voir Connor *et al.* 1980), et 3) des ressources disponibles pour les plantes (Southwood 1961, Lawton and Schröder 1977, Bernays and Chapman 1994, Odegaard *et al.* 2005).

Une récente étude sur les relations phylogénétiques des plantes-hôtes de trois superfamilles de coléoptères phytophages a permis de tester les similarités des assemblages des phytophages entre leurs plantes-hôtes et leur degré de spécialisation à ces dernières (Odegaard *et al.* 2005). Ces auteurs ont combiné des données moléculaires pour obtenir les distances phylogénétiques entre les plantes-hôtes utilisées par les communautés d'insectes. Leurs résultats confirment que la plupart des coléoptères sont spécialisés à leur plante-hôte au niveau de la famille ou du genre (Strong *et al.* 1984, Novotny *et al.* 2006). Cette information cruciale tend à confirmer l'hypothèse selon laquelle les lignées des coléoptères herbivores montrent des séries de radiations adaptatives en fonction des angiospermes, entraînant ainsi un conservatisme dans l'association coléoptères-plantes-hôtes (Farrel 1998). Des *patterns* similaires ont été trouvés chez les lépidoptères en Papouasie Nouvelle Guinée (Novotny *et al.* 2002) et aussi chez certains pathogènes (Gilbert and Webb 2007, Liu *et al.* 2012). Ces études suggèrent donc un conservatisme évolutif entre les ennemis naturels et leurs communautés de plantes-hôtes.

Nous recommandons par conséquent la prise en compte des données phylogénétiques dans les études des interactions plantes-insectes en forêt tropicale. Une perspective envisageable serait de mesurer la spécialisation effective des insectes (comme présentée précédemment) sur un cortège de plantes-hôtes avec des représentants d'arbres spécialistes de chaque habitat forestier pour lesquels les distances phylogénétiques sont disponibles. A ce jour, il serait possible d'effectuer cette expérience sur le genre *Protium* où une complète phylogénie est disponible (Fine *et al.* 2011, 2012).

4) Vers une standardisation des collectes d'insectes en forêt tropicale

Dans cette thèse, le choix d'un échantillonnage multi-protocoles découle du simple constat que chaque insecte sera collecté de manière différente selon son groupe taxonomique, son comportement et son histoire de vie. Nous avons donc opté pour une standardisation de quatre types de pièges, dont l'utilisation, répandue chez les entomologistes, permet de futures comparaisons (Annexe 1). Notre étude du chapitre 3, bien qu'elle regroupe un échantillonnage représentatif d'une communauté forestière (e.g. 140 groupes taxonomiques), se définit uniquement par un échantillonnage des sous-bois des forêts tropicales (i.e. *understorey*).

En effet, les scientifiques ont depuis longtemps considéré les strates végétales de la canopée comme étant plus diverses et plus abondantes en arthropodes (Erwin 1982) malgré de récentes études qui montrent des résultats contradictoires (voir Stork and Grimbacher 2006).

Pour pouvoir étendre notre échantillonnage dans les canopées des parcelles forestières étudiées, une perspective serait l'utilisation de la technique dite du « *fogging* » (Leather 2005). Cette technique consiste à créer un épais nuage de fumée contenant un pourcentage calibré de pyrèthre, un insecticide chimique ou naturel. Dans une colonne d'air donnée, la fumée propulsée par une machine permet d'échantillonner tous les spécimens d'insectes présents dans un arbre du sol à la canopée (Fig. 10). Après quelques heures, les insectes présents dans l'arbre tombent au sol et sont récupérés à l'aide de collecteurs spécifiques (Ozanne 1991, Stork and Hammond 1997). Notons que cette technique peut également être utilisée en sous-bois. Cependant, empêcher le nuage de fumée de monter dans les couches d'air supérieures reste compliqué. Cette technique a été notamment utilisée dans la mesure de degré de spécialisation des insectes à une espèce d'arbre (Erwin 1982) mais la probabilité de collecter des insectes volants, non-associés à l'arbre échantillonné (i.e. touristes, Odegaard 2004), reste assez élevée. Nous pensons que cette technique s'apparente, en partie, à notre échantillonnage de type multi-protocoles étant donné qu'elle échantillonnera une portion représentative d'une zone donnée sans pour autant collecter des insectes spécialisés à une espèce d'arbre données. Nous recommandons donc l'utilisation de la technique de *fogging* à l'échelle des communautés d'arbres pour étendre nos inventaires de communautés d'insectes des sous-bois à la canopée.

Suite aux résultats des expériences de terrain, nous avons pu montrer les performances de l'approche multi-protocoles à l'échelle des communautés des forêts tropicales de Guyane et du Pérou (Chapitre 3, Annexe 1). L'intégration de l'approche « plante-hôte » utilisée dans la mesure effective de la spécialisation des insectes en complément de notre approche définit une approche pertinente et complémentaire dans l'étude des interactions plantes-insectes des forêts tropicales humides.



Figure 10: Photographie de la technique du « *fogging* » en forêt tropicale
(Dr. Juergen Schmidl- IBSICA- Panamá)

5) Conservation de la forêt tropicale d'Amazonie

La surface de forêt amazonienne détruite peut atteindre 25.000 Km² chaque année (Achard *et al.* 2002). Le Brésil, à lui seul, est responsable de 80% de cette déforestation avec le tristement célèbre 'arc de déforestation' dans le sud (i.e. *Mato grosso do norte*) et au Piémont des Andes (Malhi *et al.* 2008). Les changements d'usages des sols pour l'agriculture conduisent inévitablement à une déforestation massive (Asner *et al.* 2010). De plus, dans les prochaines décennies, l'empreinte globale de l'homme en Amazonie (abattage, chasse, brûlis...) sera intensifiée par des changements climatiques majeurs, et notamment une augmentation de la température et une possible intensification des saisons sèches (Lewis 2010, Malhi *et al.* 2008 et Asner *et al.* 2010). L'équipe de Y. Malhi (2008) conclut explicitement que les prochaines années représenteront une unique, voire la dernière, opportunité de maintenir la biodiversité face aux changements à venir. L'empreinte de l'homme sur l'Amazonie, et ses conséquences, ont entraîné un besoin fondamental pour les écologistes de décrire et de comprendre la structuration de la biodiversité, notamment celle des insectes reconnue en biologie de la conservation comme indicateur de diversité des forêts tropicales (Miller *et al.* 2011).

Face à l'augmentation des perturbations en forêts tropicales humides, de nombreux indicateurs de biodiversité basés sur la structure et la composition des papillons diurnes sont utilisés dans différentes régions tropicales (voir New *et al.* 1995, Hill and Hamer 1995, Miller *et al.* 2011). Les connaissances sur la biologie des arthropodes terrestres restent d'une manière générale assez faibles dans les forêts tropicales humides d'Amazonie. Les inventaires entomologiques peuvent fournir de riches bases de données pour la conservation de la biodiversité, notamment dans la mise en place de réserves naturelles ou de zones protégées (Kremen *et al.* 1993).

Cette thèse a permis de souligner l'importance des interactions entre les communautés des plantes et des insectes dans ces forêts. L'étude de la composition fonctionnelle d'un grand nombre de familles d'insectes (Fig. 11) nous a permis d'envisager une nouvelle approche en biologie de la conservation en utilisant les méthodes issues de l'écologie des communautés (chapitre 3). Trois principaux points nous ont conduits à cette appréciation : *i*) les assemblages d'insectes varient spatialement entre les différents habitats forestiers et à différentes distances géographiques, *ii*) certains groupes d'insectes écologiquement similaires ont montré une forte spécialisation à un type d'habitat forestier donné (Chapitre 3) et *iii*) les connaissances en coévolution ont souligné depuis de nombreuses années que la diversification des angiospermes a coïncidé avec celle de leurs ennemis associés. Dans le cas des arthropodes terrestres, nous considérons donc que le degré avec lequel un groupe fonctionnel est associé à un type de ressource donné sera fonction du type d'habitat forestier (Annexe 2).

Nous proposons et recommandons une approche 'habitat' dans le domaine de la conservation locale et régionale des forêts tropicales et spécifiquement dans la manière dont les périmètres de délimitation sont choisis. Lors de nos travaux de terrain, nous avons remarqué que certains habitats forestiers de Guyane présentaient des structures et des compositions floristiques et faunistiques uniques ; il s'agit des forêts de quartz près de Régina (voir aussi les forêts de 'chamisal' au Pérou, Daly and Fine 2011).



Figure 11: Planche illustrant plusieurs familles d’arthropodes de différents groupes fonctionnels.

Les 16 photographies de différentes familles d’arthropodes des forêts tropicales comptabilisent au moins 10 types différents de guildes alimentaires pouvant être regroupés par groupes fonctionnels.

Ce milieu atypique est qualifié de milieu forestier à faibles ressources disponibles, avec un fort degré de stress hydrique, une faible profondeur de sol et un effet marqué du vent. En somme, un habitat où les contraintes abiotiques sont plus marquées que dans les forêts basses de *terra firme*. De plus, de nombreuses espèces d’insectes collectées dans ces forêts n’avaient jamais été découvertes en Guyane et certaines seront décrites comme nouvelles pour la science (SEAG, *données non-publiées*). Les caractéristiques biologiques, topographiques et structurales confèrent à ce type d’habitat forestier une forte valeur patrimoniale. Connaître la composition des communautés d’insectes associées à un cortège de plantes-hôtes spécifiques d’un habitat donné peut permettre d’apporter une information supplémentaire en biologie de la conservation. Cette approche pertinente peut être envisagée dans les stratégies de conservation des forêts tropicales.

IX - Conclusion

Cette thèse permet de souligner toute l'importance du rôle et de l'influence des insectes phytophages dans le maintien de la diversité locale des arbres des forêts tropicales le long de gradients environnementaux (Lamarre *et al.* 2012). Nous avons également pu mettre en évidence des stratégies phénologiques de défense qui permettent aux plantes de fuir les attaques des insectes phytophages dans le temps (Lamarre *et al.* in review). Et finalement, l'analyse de la structure et de la composition des communautés d'arthropodes à l'échelle du bassin amazonien confirme le rôle des filtres environnementaux et des distances géographiques dans la forte diversité des communautés d'arthropodes des forêts tropicales (Lamarre *et al.* 2011, Lamarre *et al.* in prep). Cette recherche des mécanismes à l'origine du maintien de la diversité des arbres souligne d'une manière significative le rôle des interactions biotiques et de l'hétérogénéité de l'environnement dans la diversité des arbres tropicaux ainsi que la façon dont ces facteurs influencent la distribution des communautés d'arbres et d'insectes phytophages. Ce projet présente donc le premier test explicite des effets de l'habitat sur les patrons de diversité au niveau des communautés d'arbres et de leurs ennemis naturels, les insectes. Ainsi, cette thèse représente une contribution substantielle dans la compréhension des mécanismes impliqués dans le maintien de la diversité biologique des forêts tropicales d'Amazonie. Nos résultats ont des implications fondamentales sur les mécanismes qui expliquent la structuration et la composition des communautés d'insectes phytophages et des arbres de la forêt tropicale humide d'Amazonie.

X - Annexe

Annexe 1

Composition et structure des communautés d'insectes tropicaux

Avancées méthodologiques dans les méthodes d'inventaires des arthropodes tropicaux



Planche représentant les majeurs pièges à insectes utilisés pendant cette thèse a) piège à fruit aérien, b) piège à verre, c) piège malaise et d) piège lumineux. Notons qu'un autre type de piège à fruit et un autre piège lumineux ont également été testés (Lamarre G[©]).

Depuis le temps des premières découvertes entomologiques (Kirby and Spence 1822, Fabre 1882), les insectes n'ont cessé d'éveiller la curiosité des scientifiques. Dans un contexte alarmant de changement climatique (Malhi *et al.* 2008), de déforestation et de changement d'usage des sols (Asner *et al.* 2010), il est devenu crucial de pouvoir déterminer et décrire les communautés d'insectes tropicaux (May 2010). Les forêts tropicales supportent la plus grande diversité d'insectes de la planète. Cependant, malgré les considérables avancées scientifiques réalisées cette dernière décennie (Basset *et al.* 2007), très peu d'études ont tenté d'échantillonner une large portion des communautés d'arthropodes tropicaux, ce qui expliquerait que l'on estime à moins de 30% les espèces d'insectes actuellement décrites taxonomiquement (Godfray *et al.* 1999).

Un des problèmes en entomologie tropicale est donc le manque de consensus quant au type de stratégie méthodologique à adopter pour la comparaison des communautés entre régions échantillonnées. L'objectif principal de ces deux études est la mise en place de méthodes simples et performantes pour la capture des arthropodes à l'échelle des communautés de la forêt tropicale. L'étude a permis de comparer, à travers différents habitats forestiers de Guyane française, la performance de deux pièges d'interception, le piège Malaise et un nouveau type de piège d'interception que nous avons mis au point pour ce travail de thèse. Le nouveau piège à vitre (voir détails Lamarre *et al.* 2012) a collecté significativement plus de Coléoptères et de Blattoptères que le piège malaise, qui s'est avéré plus performant pour la collecte des Diptères, des Hyménoptères et des Hémiptères. Les Orthoptères et les Lépidoptères n'ont pas été efficacement inventoriés en utilisant ces deux types de pièges, suggérant la nécessité d'autres méthodes telles que les pièges à appât et/ou les pièges lumineux. Nos résultats montrent des performances contrastées entre les ordres d'insectes. Ils soulignent la nécessité de stratégies d'échantillonnage complémentaires et de piégeage dans les études des insectes tropicaux à l'échelle des communautés.

Ce projet conduit, en collaboration avec la Société Entomologique Antilles-Guyane, a permis de développer un nouveau piège d'interception, le piège à vitre. Avec des résultats prometteurs, nous recommandons l'utilisation du piège à vitre pour le suivi des communautés d'insectes de sous-bois des forêts tropicales et notamment pour le groupe d'insectes le plus diverse : les Coléoptères. Nous émettons également l'hypothèse que les performances de ce piège seront également importantes pour la collecte d'insectes en canopée.

En collaboration avec Dr. Vedel, chercheur postdoctoral de l'UMR Ecofog, nous avons mis en évidence que les pièges utilisés pour l'échantillonnage des communautés d'insectes étaient également efficaces sur les communautés d'Arachnides de forêt tropicale (Vedel *et al.* 2011). En effet, cette étude montre que certaines guildes d'Arachnides peuvent être efficacement collectées dans les deux pièges d'interception mis en place, et notamment les « *wandering spider* ». Cette étude innovante a permis de proposer une nouvelle stratégie pour l'étude et le suivi des communautés d'araignées des forêts tropicales de Guyane et de consolider des résultats prometteurs sur la performance du nouveau type de piège à vitre (Lamarre *et al.* 2012). Au même titre que la première étude, nous recommandons l'utilisation de ces pièges à insectes pour la collecte de spécimens de canopée, habitat supposé abriter une forte diversité d'araignées opportunistes.

Les articles méthodologiques présentés ci-après ont été soumis et acceptés pour publication dans les journaux *ZooKeys*, le 6/08/12, et dans la *Newsletter of the British Arachnology Society*, le 11/10/11.

A comparison of two common flight interception traps to survey tropical arthropods

Greg P.A. Lamarre^{1,3}, Quentin Molto^{1,2}, Paul V.A. Fine⁴, Christopher Baraloto^{3,5}

1 *Université Antilles-Guyane, UMR Ecologie des Forêts de Guyane, Campus agronomique de Kourou. Avenue de France. 97310, Kourou, French Guiana* **2** *CIRAD, UMR Ecologie des Forêts de Guyane. Campus agronomique de Kourou. Avenue de France. 97310, Kourou, French Guiana* **3** *INRA, UMR Ecologie des Forêts de Guyane, Campus agronomique de Kourou. Avenue de France. 97310, Kourou, French Guiana* **4** *Department of Integrative Biology, 1005 Valley Life Sciences Bldg. #3140, University of California, Berkeley CA 94720* **5** *Department of Biology, University of Florida, Gainesville, FL 32611*

Corresponding author: Greg P.A. Lamarre (Greg.Lamarre@ecofog.gf)

Academic editor: Terry Erwin | Received 5 May 2012 | Accepted 6 August 2012 | Published 21 August 2012

Citation: Lamarre GPA, Molto Q, Fine PVA, Baraloto C (2012) A comparison of two common flight interception traps to survey tropical arthropods. ZooKeys 216: 43–55. doi: 10.3897/zookeys.216.3332

Abstract

Tropical forests are predicted to harbor most of the insect diversity on earth, but few studies have been conducted to characterize insect communities in tropical forests. One major limitation is the lack of consensus on methods for insect collection. Deciding which insect trap to use is an important consideration for ecologists and entomologists, yet to date few study has presented a quantitative comparison of the results generated by standardized methods in tropical insect communities. Here, we investigate the relative performance of two flight interception traps, the windowpane trap, and the more widely used malaise trap, across a broad gradient of lowland forest types in French Guiana. The windowpane trap consistently collected significantly more Coleoptera and Blattaria than the malaise trap, which proved most effective for Diptera, Hymenoptera, and Hemiptera. Orthoptera and Lepidoptera were not well represented using either trap, suggesting the need for additional methods such as bait traps and light traps. Our results of contrasting trap performance among insect orders underscore the need for complementary trapping strategies using multiple methods for community surveys in tropical forests.

Keywords

flight interception trap, malaise trap, performance, sampling strategies, tropical forest, windowpane trap, French Guiana

Introduction

Recent estimates suggest there are between 3 to 6 million arthropods species on Earth (Thomas 1990, Ødegaard 2000, Novotny et al. 2002, Hamilton et al. 2010), but these estimates remain a subject of debate because no more than 30% of tropical insects are currently described (Godfray et al. 1999). Tropical forests likely support most of the insect diversity on earth, but only a few studies have attempted to broadly sample insect communities in tropical forests. One reason that there remains little consensus regarding the total number of insect species is because there has been so little sampling in the Neotropics (Basset et al. 2005). Large scale and multi-protocol projects including IBISCA (Basset et al. 2007) and the ALAS project (Longino and Colwell 1997) have produced different sampling methodologies in different regions, including Central America (Basset et al. 2007), Australia (Stork et al. 1997; Kitching et al. 2001), and Africa (Missa et al. 2009). However, it is difficult to integrate data from the few existing studies because of a lack of standardized methods for insect sampling across locations and/or regions.

A massive sampling strategy of arthropods via an insecticidal fogging method is the technique most widely used in the tropics to study host specialization or the vertical stratification of arthropods on focal tree species (Erwin 1982, Basset 2001, Wilkie et al. 2010). However, this method is generally used for canopy surveys and very few studies have investigated understory insect communities, especially in the Amazon basin. Key among the understory trap methods are interception traps, including the Malaise trap (MT), which is considered one of the most popular sampling strategies by entomologists (Malaise 1937, Townes 1972, Southwood and Henderson 2000, Leather 2005, Fraser et al. 2008).

In this study, we introduce a modified version of the windowpane trap, which recently has become popular in French Guiana, and we investigate the relative performance of this alternative trap in comparison with the more conventional malaise trap. We present results of a standardized arthropod survey across different habitats representative of lowland forests in French Guiana in both wet and dry seasons to evaluate the relative performance of interception traps for different insect orders. We then discuss the implications for arthropod surveys in tropical rain forests.

Methods

Study sites

The study was conducted in two different regions of French Guiana: Laussat Conservation Area of French Guiana (05°28'N, 053°35'W, ~ 2600 mm annual precipitation) located in the west, and Petite Montagne Tortue (04°19'N, 052°14'W, ~ 3900 mm annual precipitation) located in the east. Climate in the region is driven by a seasonal alternation between a wet season (December to August) and a dry season (September

to November). For each site, we conducted a long-term insect sampling campaign within permanent vegetation plots representing the three dominant tropical forest habitats in each region. We will compare trap performance among insect orders in French Guiana region that include common habitat types throughout the Amazon basin (Wittman et al. 2006, Baraloto et al. 2011): terra firme forests, flooded forests and white-sand forests.

Each plot is designed using modified Gentry methods of ten aggregate transects of 50 m subplot across a 2 ha area, with measures of soil and botanical descriptors (for plot details see Baraloto et al. 2011).

Insect Sampling

Malaise traps (MT) are designed to intercept insects flying through the understory, and they function by passively collecting the many insects that exhibit geotaxis and/or heliotaxis. Insects flying through the forest understory enter the central sheet of the MT, and fly upward until they fall into the collecting jar (Fig. 1). We used black malaise traps equipped with a transparent 500mL container filled with 96% alcohol. Our traps are a standard design constructed of lightweight black nylon mesh (EFE and GB Nets®, Bodmin, UK). More recently, the malaise trap has been modified to act as a flight interception trap using a mosquito net (as collecting surface) has become popular in tropical insect surveys (Barberena-Arias and Aide 2002, Chatzimanolis et al. 2004, Stork and Grimbacher 2006).

We introduce here a modified version of the windowpane trap (WT), which was originally based on suspended window frames (Southwood 1978, Chapman and Kinghorn 1995, Southwood and Henderson 2000). A large number of windowpane trap types have been developed based on this model (Springate and Basset 1996, Hill and Cermak 1997, Carrel 2002, Fielding 2003, Fayt et al. 2006, Bouget et al. 2008, Missa et al. 2009, Grimbacher and Stork 2009), but to date no standardized method has been widely accepted.

Here, we designed our WT to have a large transparent Plexiglas® pane that function as the interception surface (200 cm length; 130 cm width, 1 mm thick), in addition to a plastic rain gutter placed below the pane which functions as a collecting container (Fig. 2). In each lateral side of the gutter, two holes are drilled and filled with wire screening to evacuate rainwater. We inserted a collecting device beneath the gutter to empty insect collections from the trap. A mixture of 5L of water, 150 mL of detergent and 500 g of salt are used as killing and conservative agents, respectively. Fixed with two vertical ropes, a piece of wood is screwed into the Plexiglas pane to support the weight of the device. Using a metal screw (10 cm length), three holes are drilled in the bottom of the pane and attached to the gutter. The windowpane must be in the center of the gutter allowing for bi-directional capture of insects. We used a 5-liter water bottle top as a stopper. For each census, we opened the water bottle tap to empty the entire liquid/insect collection. A hole into the gutter has to be drilled with the exact same di-



Figure 1. Picture of a malaise trap installed in a flooded forest of French Guiana (Lamarre G).

ameter of the stopper. We recommend the use of a powerful and hermetic glue to affix the stopper inside the gutter hole. Because it is made from lightweight plexiglass, our WT model is also easy to transport and to install. This type of insect trap can be built with low-cost materials. For example, in French Guiana (the most expensive country in the region), we estimate the cost per trap as 90 euros, whereas in Peru the materials to make the trap cost only 40 euros (prices verified in 2011 by the first author).

To compare the traps, we set up two pairs of each trap in each of six permanent plots of tropical forest, representing a total of 24 interception traps. Within each plot, pairs of MT-WT were installed in the same location in staggered rows at equal distance from each other (each traps are separated by at least 25 meters) on two representative sites with similar topography and canopy structure. Both WTs and MTs were attached and fixed to trees using cords and installed approximately two meters above the ground. A collection of each trap was made weekly for two census periods, each lasting three months; April to June and September to November 2010, respectively, corresponding to one dry and one wet season in French Guiana. We estimated trap performance as the sum of collected insect abundance across all orders using a standardized sampling protocol. We focused our study on seven well-studied arthropod orders: Blattaria, Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Orthoptera, and Diptera. Each collection was sorted to order and then to family level by the first author. Identification at species level is still pending in collaboration with taxonomic specialists.



Figure 2. Picture of the modified windowpane trap described in this study (Lamarre G).

Statistical analyses

For each insect order, we modeled the number of captured insects with a quasi-Poisson Generalized Linear Model, which is appropriate for abundance and count data (Bolker et al. 2009). The explanatory variables included trap type (two levels), season (two levels), and plot (six levels). The first-order interactions were also included. An analysis of variance (ANOVA) was performed on each model. When the trap type variable had a significant effect (with a 5% critical probability), the trap type resulting in higher abundance was determined to be significantly more efficient than the other to capture the insects of the considered order. The statistical analysis was performed with R software 2.13.1 (R Core Team 2011).

Results

Overall, 71,822 individuals representing the seven focal insect orders were collected during the 6 month survey using the two types of entomological traps. We found consistent patterns in overall insect abundance between the two interception traps. Overall, MT caught more individual insects (41,292) than the new windowpane trap (30,530) (Fig. 3). We found that Diptera and Hymenoptera are caught more often by

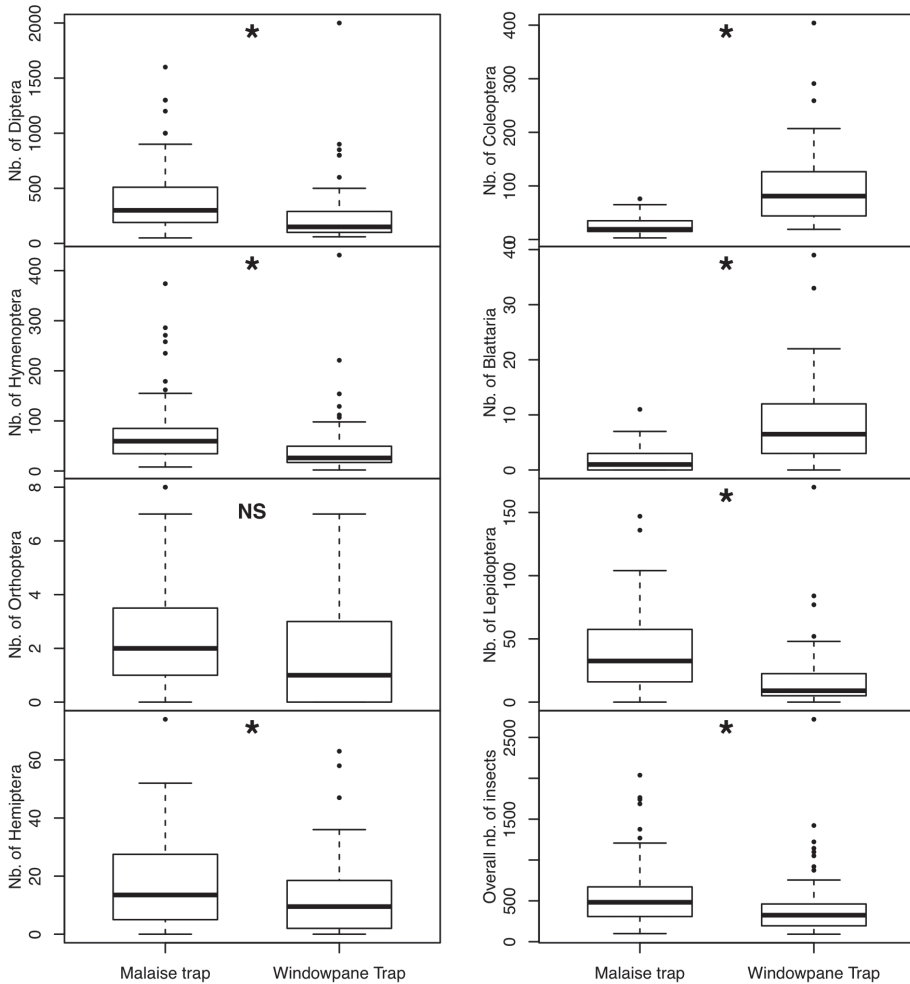


Figure 3. Box plot representing the relative abundance of the seven focal insect orders collected in each of the two traps. An asterisk above the bars represents significant differences between traps based on analysis of variance.

MT with nearly twice as many specimens as WT ($F_{(1,125)} = 24.9$, $P < 0.001$ for Diptera and, $F_{(1,125)} = 2.95$, $P < 0.001$ for Hymenoptera). Our results show that the more efficient interception trap to sample Hemiptera is the malaise trap ($F_{(1,125)} = 11.13$, $P = 0.001$). Beetles were more efficiently captured by WT than MT with nearly four times more beetle specimens captured using WT ($F_{(1,125)} = 189.02$, $P < 0.001$). Blattaria yielded more specimens in our windowpane traps ($F_{(1,125)} = 103.24$, $P < 0.001$) than our MTs. Lepidopterans were more effectively trapped by the MT ($F_{(1,125)} = 62.60$, $P < 0.001$) than WT. We found no significant differences of Orthoptera abundance between the two interception traps ($F_{(1,125)} = 3.1$, $P = 0.08$).

In summary, our results show that the most efficient trap to collect Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Hemiptera and Orthoptera is the MT with significantly greater abundance than the WT. On the other hand, significantly more Coleoptera and Blattaria individuals were collected using the WT.

Discussion

Contrasting responses among insect orders

We report strong divergence in performance between interception traps among insect orders. Compared to WT, we found that MT captured significantly more small and lightweight insects which exhibit strong heliotropism and/or high mobility within the understory vegetation (i.e. Hemiptera, Diptera and Hymenoptera). In addition, we found that some insect orders, including Blattaria and Coleoptera, are likely to be collected most efficiently using WT because of differences in flight strength among orders. Our findings strongly suggest that beetles are best captured using WT, probably because WT can collect strong fliers like beetles more effectively than the MT.

Diptera and Hymenoptera

Some authors argue that small-sized insects are likely to be blown by air currents into devices near the ground, which would explain the high density of flies when using the MT near ground level as we did (Kitching et al. 2004). This suggests that these groups of insect are more sensitive to the MT collecting surface representing an effective obstacle. Previous studies have found that malaise traps are highly effective for capturing Diptera and Hymenoptera (Ozanne 2005, Sääksjärvi et al. 2006, and Fraser et al. 2008) especially in the forest understorey (Ozanne 2005). We speculate that the low effectiveness of WT in capturing both Diptera and Hymenoptera is likely to be related to the poor point-to-point flight capabilities of these groups. High mobility in flight is probably related to the search of prey (or host plants), increasing the chance to be intercepted along a flight path by MT for Dipterans and Hymenopterans within the understory vegetation.

Hemiptera

Most hemipterans are included within the sap sucker feeding guild (Moran and Southwood 1982); and hemipterans movement patterns in the forest understory are thought to be associated with the search for host plant (i.e. the availability of new leaves). Although hemipterans were more abundant in our MT than WT samples (Fig. 3),

we note that overall both interception traps sampled a relatively low abundance of hemipterans. We therefore suggest that effective sampling of this order may require an additional complementary method such as light trapping (see Broadbent 1947; Hodgkinson and Casson 1991).

Coleoptera

Although similar types of WT have been employed before by entomologists, we adapted the design and made it larger than others have used in the past, expanding the width (i.e. interception surface) to at least twice the size of previous models (Hill and Cermak 1997, Bouget et al. 2008). We believe this may have made it even more effective at intercepting the flight path of Coleopterans. Furthermore, one difference between our WT model and other interception traps in general is that with our WT, beetles could be stunned by the window itself (in comparison to the soft cloth or plastic as interception material, see Springate and Basset 1996, Stork and Grimbacher 2006, Basset et al. 2007), leading to greater captures by WT compared to MT. Heavy beetles (i.e. Scarabaeidae, Cerambycidae, Passalidae etc.) are probably more likely to be stunned by the Plexiglas pane than lighter beetles. While others have noted that the use of heavy and bulky glass could damage some insect wings (Peck and Davis 1980), our model uses flexible and very thin Plexiglas that is less likely to damage insects. Our results strongly suggest that this alternative model of FIT could be an efficient alternative to capture beetles in tropical rainforest.

Blattaria

Because they are not completely sclerotized, Blattaria are unlikely to be fatally stunned by the windowpane. We speculate that flying cockroaches are attracted to the device by the olfactory stimulus of other dead insects and/or the killing agent. Because they inhabit the litter at ground level, dead plant materials are thought to be the most important component of Blattarian diet (i.e. detritivory, see Bell et al. 2007). This order includes several other guilds as well, including wood feeders, scavengers, pollen and nectar feeders, although most of them generally feed on dead plant and animal material (Bell et al. 2007). Cockroaches are mostly associated with microhabitats within the understory. For this reason, if the goal is to sample Blattaria, we recommend the use of the windowpane trap installed close to the ground where the chance of capture is higher. However, specific insect traps installed within the litter could also be effective to capture cockroaches; we therefore also recommend the use of other types of traps, for example the pitfall trap (Sabu and Shiju 2008).

Lepidoptera

Surprisingly, we caught a large number of adult moths and butterflies with both interception traps, which suggests that these insects fly through the forest understory with enough frequency to be effectively sampled by both MT and WT. Lepidopterans were more effectively trapped by the MT, which may be explained because they are more likely to be trapped within the malaise “tent”, flying upward towards either the sun (for butterflies) or the moon (for moths). However, we emphasize that the use of MT will only capture a small proportion of the Lepidopteran community, as many Lepidoptera species are not associated with understory vegetation. In our collection, the most abundant and diverse families were the Noctuidae for the moths and the Satyrinae for the butterflies. The latter are well known to fly close to the ground within the understorey (Braby and New 1988). We therefore recommend the use of bait trap and light trapping techniques as a complement to interception traps for butterfly and moth communities, respectively.

Orthoptera

Very few data are available on tropical forest orthopterans, although there are a few studies on the grasshopper super-family Acridoidea in the canopy. In this group, population densities have been studied along a vertical gradient in French Guiana (Amédégnato 1997, 2003), with canopy grasshopper communities appearing to be richer than those in the understory. This trend could be explained by the very low abundance of orthopterans collected in both interception traps installed near the ground. As with Lepidoptera, we recommend the use of other type of traps for Orthoptera surveys such as light trapping techniques that exhibit very high efficiency in tropical forest surveys in Peru and French Guiana (G. Lamarre, unpubl. data).

Perspectives for arthropod surveys in tropical forests

Our finding that so many coleopterans were captured by WT highlights the high level of flight activity of beetles, the most ecologically diverse group in the tropics, and strongly suggests that our model of WT should be used as an alternative method for future empirical studies contributing towards global as well as in areas that include gradients of anthropogenic disturbance. Furthermore, we recommend the use of our WT model to study ground beetles in forest microhabitats such as gaps, dead wood as well as anthropogenic gradient of perturbation. In French Guiana, some preliminary insect collections are showing very promising results with the placement of the WT up to 25 m above the ground within the forest canopy (S. Brûlé, pers. comm.). We therefore recommend the use of this interception trap for tropical arthropod surveys where coleopterans are the main targets, and we propose that it can nicely complement fogging methods for more comprehensive collections in the forest canopy.

To develop effective policies and management strategies in the context of escalating threats due to land use changes (Asner et al. 2010) and climate change in the Amazon basin (Malhi et al. 2008), we are in critical need of more complete descriptions of arthropod communities (May 2010). Indeed, arthropods represent an important indicator group to study future environmental changes in the tropics (Stork et al. 2003).

This study represents a first step towards a better understanding of how we should orient these sampling strategies. Our study clearly shows significant performance differences between two interception trap methods for the most common studied arthropods in tropical forests (Fig. 3). Among the seven groups on which we focused our study, at most three would be effectively sampled using a single trap method (MT for Dipterans, Hymenopterans and to a lesser extent Hemipterans), and only five would be well sampled using both methods (above in addition to WT for Coleopterans and to a lesser extent Blattaria), with two groups (Lepidoptera sensus largo and Orthoptera) requiring methods complementary to interception traps, such as light trapping and fruit traps. We therefore recommend that tropical entomological surveys should include a multiple-trapping-method approach rather than relying on a single trap type (Russo et al. 2011). We also advise the use of appropriate sampling techniques targeting focal insect groups (Basset et al. 2007). Our results clearly illustrate that there is no silver bullet for tropical arthropod sampling strategies.

Acknowledgements

We thank the many colleagues who participated in field work, especially Jean-Yves Goret, Xavier Leroy, Benjamin Leudet, Anthony Percevaux, Marcos Rios, and Elvis Valderrama. We are pleased to acknowledge the SEAG network (Société Entomologique Antilles-Guyane) for help with this project, especially Stéphane Brûlé. The manuscripts have been improved by the comments of C.E.T Paine and M. Mc Clure. This work has benefited from an "Investissement d'Avenir" grant managed by Agence Nationale de la Recherche (CEBA, ANR-10-LABX-0025)." Research was supported by a collaborative NSF grant (DEB-0743103/0743800) to C. Baraloto and P. V. A. Fine, the Fond Social Européen (FSE) to G. P. A. Lamarre, and an INRA Package grant to C. Baraloto.

References

- Amédégnato C (1997) Diversity in an Amazonian canopy grasshopper community in relation to resource partition and phylogeny. In: Stork NE, Adis J, Didham RK (Eds) *Canopy Arthropods*. Chapman and Hall, London, 281–319.
- Amédégnato C (2003) Microhabitat distribution of forest grasshoppers in the Amazon. In: Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL (Eds) *Arthropods of Tropical Forests Spatio-temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*. Cambridge University Press, Cambridge, 237–255.

- Asner GP, Loarie SR, Heyder U (2010) Combined effects of climate and land-use change on the future of humid tropical forests. *Conservation Letters* 00: 1–9.
- Baraloto C, Rabaud S, Molto Q, Blanc L, Fortunel C, Hérault B, Davila N, Mesones I, Rios M, Valderama E, Fine PVA (2011) Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Global Change Biology* 17: 2677–2688. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02432.x
- Barberena-Arias MF, Aide TM (2002) Variation in species and tropic composition of insect communities in Puerto Rico. *Biotropica* 34: 357–367.
- Basset Y (2001) Invertebrates in the canopy of tropical rainforests - How much do we really know? *Plant Ecology* 153: 87–107. doi: 10.1023/A:1017581406101
- Basset Y, Corbara B, Barrios H, Cuénoud P, Leponce M, Aberlenc HP, Bail J, Bito D, Bridle JR, Castano-Meneses G, Cizek L, Cornejo A, Curletti G, Delabie JHC, Dejean A, Didham RK, Dufrière M, Fagan LL, Floren A, Frame DM, Hallé F, Hardy OJ, Hernandez A, Kitching RL, Lewinsohn TM, Lewis OT, Manubor M, Medianero E, Missa O, Mitchell AW, Mogia M, Novotny V, Ødegaard F, de Oliveira EG, Orivel J, Ozanne CMP, Pascal O, Pinzon S, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Roslin T, Roubik DW, Samaniego M, Schmidl J, Sorensen LL, Tishechkin A, Van Osselaer C, Winchester NN (2007) IBISCA-Panama, a large-scale study of arthropod beta-diversity and vertical stratification in a lowland rainforest: rationale, study sites and field protocols. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 77: 36–69.
- Basset Y, Springate ND, Charles E (2005) Folivorous insects in the rainforests of the Guianas. In: Hammond DS (Ed) *Tropical Forest of the Guianas Shield*. CAB International, Wallingford, 295–320. doi: 10.1079/9780851995366.0295
- Bell WJ, Roth LM, Nalepa CA (2007) *Cockroaches Ecology, Behavior and Natural History*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 225 pp.
- Bolker B, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 127–135. doi: 10.1016/j.tree.2008.10.008
- Bouget C, Brustel H, Noblecourt T (2008) Sampling saproxylic beetles with window flight traps: methodological insights. *Revue d'Ecologie (Terre)* 10: 21–32.
- Braby MF, New TR (1988) Population Biology of Adult *Geitoneura-Klugii* and *Geitoneura-Acantha* (Lepidoptera, Satyrinae) Near Melbourne, Australia. *Australian Journal of Zoology* 36: 141–158. doi: 10.1071/ZO9880141
- Broadbent L (1947) An analysis of captures of Aphidae (Hemiptera) in a light trap. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 98: 475–490.
- Carrel JE (2002) A novel aerial-interception trap for arthropod sampling. *The Florida Entomologist* 85: 656–657. doi: 10.1653/0015-4040(2002)085[0656:ANAITF]2.0.CO;2
- Chapman JA, Kinghorn JM (1995) Window-trap for flying insects. *Canadian Entomologist* 87: 46–47. doi: 10.4039/Ent8746-1
- Chatzimanolis SJ, Ashe S, Hanley RS (2004) Diurnal/Nocturnal activity of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) on Barro Colorado Island, Panama asayed by flight intercept trap. *The Coleopterist's Bulletin* 58: 569–577. doi: 10.1649/689.1
- Erwin T (1982) Tropical Forests: Their Richness in Coleoptera and Other Arthropod Species. *The Coleopterist's Bulletin* 36: 74–75.

- Fayt P, Dufrêne M, Branquart E, Hastir P, Pontégnie C, Henin JM, Versteirt V (2006) Contrasting Responses of Saproxyllic Insects to Focal Habitat Resources: The Example of Longhorn Beetles and Hoverflies in Belgian Deciduous Forests. *Journal of Insect Conservation* 10: 129–150. doi: 10.1007/s10841-006-6289-0
- Fielding DJ (2003) Windowpane Traps as a Method of Monitoring Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) Populations in Crops. *Journal of the Kansas Entomological Society* 76: 60–70.
- Fraser SEM, Dytham C, Mayhew PJ (2008) The effectiveness and optimal use of Malaise traps for monitoring parasitoid wasps. *Insect Conservation and Diversity* 1: 22–31. doi: 10.1111/j.1752-4598.2007.00003.x
- Godfray HCJ, Lewis OT, Memmott J (1999) Studying insect diversity in the tropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series A* 354: 1811–1824. doi: 10.1098/rstb.1999.0523
- Grimbacher PS, Stork NE (2009) Seasonality of a Diverse Beetle Assemblage Inhabiting Lowland Tropical Rain Forest in Australia. *Biotropica* 41: 328–337. doi: 10.1111/j.1744-7429.2008.00477.x
- Hamilton AJ, Basset Y, Benke KK, Grimbacher PS, Miller SE, Novotný V, Samuelson GA, Stork NE, Weiblen GD, Yen JDL (2010) Quantifying Uncertainty in Estimation of Tropical Arthropod Species Richness. *The American Naturalist* 176: 90–95. doi: 10.1086/652998
- Hill CJ, Cermak M (1997) A new design and some preliminary Results for a Flight Intercept trap to sample Forest Canopy Arthropods. *Australian Journal of Entomology* 36: 51–55. doi: 10.1111/j.1440-6055.1997.tb01431.x
- Hodkinson ID, Casson D (1991) A lesser predilection for bugs: Hemiptera (Insecta) diversity in tropical rain forests. *Biological Journal of the Linnean Society* 43: 101–109. doi: 10.1111/j.1095-8312.1991.tb00587.x
- Kitching RL, Li D, Stork NE (2001) Assessing biodiversity ‘sampling packages’: how similar are arthropod assemblages in different tropical rainforests? *Biodiversity and Conservation* 10: 793–813. doi: 10.1023/A:1016627220773
- Kitching RL, Bickel D, Creagh AC, Hurley K, Symonds C (2004) The biodiversity of Diptera in Old World rain forest surveys: a comparative faunistic analysis. *Journal of Biogeography* 31: 1185–1200. doi: 10.1111/j.1365-2699.2004.01096.x
- Leather SR (2005) *Insect Sampling in Forest Ecosystems*. Blackwell, Oxford, 303 pp. doi: 10.1002/9780470750513
- Longino JT, Colwell RK (1997) Biodiversity assessment using structured inventory: Capturing the Ant fauna of a tropical rain forest. *Ecological applications* 7(4): 1263–1277.
- Malaise R (1937) A new insect trap. *Entomologisk Tidskrift* 58: 148–160.
- Malhi Y, Roberts JT, Betts RA, Killeen TJ, Li W, Nobre CA (2008) Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science* 319: 169–172. doi: 10.1126/science.1146961
- May RM (2010) Tropical Arthropod Species, More or Less? *Science* 329: 41–42. doi: 10.1126/science.1191058
- Missa O, Basset Y, Alonso A, Miller SE, Curletti G, de Meyer M, Eardley C, Mansell MW, Wagner T (2009) Monitoring arthropods in a tropical landscape: relative effects of sampling methods and habitat types on trap catches. *Journal of Insect conservation* 12: 130–118.

- Moran VC, Southwood TRE (1982) The Guild Composition of Arthropod Communities in Trees. *Journal of Animal Ecology* 51: 289–306. doi: 10.2307/4325
- Novotny V, Basset Y, Miller SE, Weiblen GD, Bremer B, Cizek L, Drozd P (2002) Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416: 841–844. doi: 10.1038/416841a
- Ødegaard F (2000) How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society* 71: 583–597. doi: 10.1111/j.1095-8312.2000.tb01279.x
- Ozanne CMP (2005) Techniques and methods for sampling canopy insects. In: Leather SR, Lawton JH, Likens GE *Insect Sampling in forest Ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford, 58–77. doi: 10.1002/9780470750513.ch4
- Peck SB, Davis AE (1980) Collecting small beetles with large-area “window traps”. *The Coleopterist's Bulletin* 34: 237–239.
- R, Development Core Team (2010) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at <http://www.R-project.org>
- Russo L, Stehouwer R, Herberling JM, Shea K (2011) The Composite Insect Trap: An Innovative Combination Trap for Biologically Diverse Sampling. *PloS ONE* 6: 1–7. doi: 10.1371/journal.pone.0021079
- Sääksjärvi IE, Ruokolainen K, Tuomisto H, Haataja S, Fine PVA, Cardenas G, Mesones I, Vargas V (2006) Comparing composition and diversity of parasitoid wasps and plants in an Amazonian rainforest mosaic. *Journal of Tropical Ecology* 22: 167–176.
- Sabu TK, Shiju RT (2008) Efficacy of pitfall trapping, Winkler and Berlese extraction methods for measuring ground-dwelling arthropods in moist deciduous forests in the Western Ghats. *Journal of Insect Science* 10: 1–17. doi: 10.1673/031.010.9801
- Southwood TRE (1978) *Ecological Methods with Particular Reference to the Study of Insect Populations*. Chapman and Hall, Methuen, London.
- Southwood TRE, Henderson PA (2000) *Ecological Methods*. Blackwell Science, Oxford, 575 pp.
- Springate ND, Basset Y (1996) Diel activity of arboreal arthropods associated with Papua New Guinean trees. *Journal of Natural History* 30: 101–112. doi: 10.1080/00222939600770061
- Stork NE (1988) Insect diversity: fact, fiction and speculation. *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 321–337. doi: 10.1111/j.1095-8312.1988.tb00474.x
- Stork NE, Srivastava DS, Watt AD, Larsen TB (2003) Butterfly diversity and silvicultural practice in lowland rainforests of Cameroon. *Biodiversity Conservation* 12: 387–410. doi: 10.1023/A:1022470308591
- Stork NE, Grimbacher PS (2006) Beetle assemblages from an Australian tropical rainforest show that the canopy and the ground strata contribute equally to biodiversity. *Proceeding of the Royal Society Biological Science* 273: 1969–1975.
- Thomas CD (1990) Fewer species. *Nature* 347: 237. doi: 10.1038/347237a0
- Townes H (1972) A light-weight Malaise trap. *Entomological News* 83:239–247
- Wilkie RKT, Amy LM, Traniello JFA (2010) Species Diversity and Distribution Patterns of the Ants of Amazonian Ecuador. *PloS ONE* 5: 13146. doi: 10.1371/journal.pone.0013146

Acknowledgements

I would like to thank Kadir Bogac Kunt and Ersen Yagmur (Turkish Arachnological Society), for their hospitality and help while in Turkey, Peter Jaeger (Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung) for identifying the host species, Dr. Ulrike Aspöck (Naturhistorisches Museum Wien) for identifying the *Mantispa*, Richard Gallon for his assistance, Zoe Simmonds for her assistance with rearing, and Darren Man for help and for providing a repository for the Turkish specimens.

References

Aspöck, H., Aspöck, U. & Hölzel, H. (unter Mitarbeit von H. Rausch) (1980) *Die Neuropteren Europas. Eine zusammenfassende Darstellung der Systematik, Ökologie und Chorologie der Neuropteroidea (Megaloptera, Raphidioptera, Planipennia) Europas.* Mit 96 Bestimmungsschlüsseln, 12 Tabellen, 913 Strichzeichnungen, 259 Fotografien, 26 Aquarellen und 222 Verbreitungskarten. 2 Bde: 495 pp.; 355 pp. – Goecke und Evers, Krefeld.

Aspöck, U. & Aspöck, H. (1994) Zur Nomenklatur der Mantispiden Europas (Insecta: Neuroptera: Mantispidae). *Annalen des Natur-historischen Museums Wien*, **96B**: 99–114.

Aspöck, U. (1996) Die Mantispiden Europas (Neuropteroidea: Neuroptera: Mantispidae). – Verhandlungen des 14. Internationalen Symposiums über Entomofaunistik in Mitteleuropa (SIEEC), München, 4.-9. Sept. 1994: 224–230.

Aspöck, H., Hölzel, H. & Aspöck, U. (2001) Kommentierter Katalog der Neuropterida (Insecta: Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera) der Westpaläarktis. – *Denisia* 02, 606 pp + 6 Abb.

Penny, D. & Gabriel, R. (2009) Feeding behaviour of trunk-living jumping spiders (Salticidae) in a coastal primary forest in the Gambia. *J. Arachnology* **37**:113–115.

Hope Entomological Collections, Oxford University Museum of Natural History, Parks Road, OXFORD, OX1 3PW.

Malaise and Glass Traps: Useful Means of Catching Canopy-dwelling Spiders?

by Vincent Vedel*, Daniel Camus^o & Greg Lamarre*

Introduction

Tropical rainforest is the richest terrestrial habitat in terms of biodiversity (Mittermeir *et al.* 1998). It is generally difficult to access and therefore its great bio-diversity is poorly known. Arthropods from French Guianese rainforests, and especially spiders, are typical with their last large taxonomical study published almost 60 years ago (Caporiacco 1954).

Therefore, investigating spiders from French Guiana can be interesting both for discovering many spider species new to science and also for understanding distribution and ecology of the spider communities of the Guianese shield.

Spiders inhabit every micro-habitat of forest and inclusive surveys must take this large distribution into account. In order to discover new means of catching spiders, we tested two types of sampling traps for catching



Figure 1. A- General set up of a Malaise trap, installed in the Guianese rain forest. © G. Lamarre. B- General set up of a glass trap installed by the SEAG in the Guianese rain forest © J-M. Duverney.

spiders, which have both the advantages of being easily set up, and used at different strata levels: the Malaise trap and the glass trap.

The Malaise trap (Malaise 1937) was primarily designed to catch flying insects such as Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Heteroptera and Coleoptera (Townes 1972). Only once has a modified version been used for collecting spiders (Jennings & Hilburn 1988). This

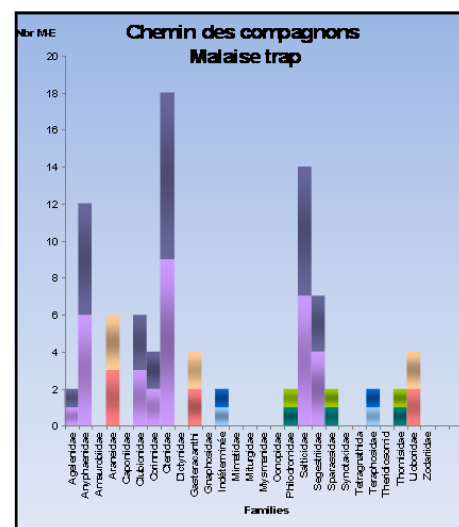


Figure 2. Malaise trap of PK 70-71 "chemin des compagnons". Bare plots representing the diversity (number of morpho-species) per family sampled in the Malaise traps.

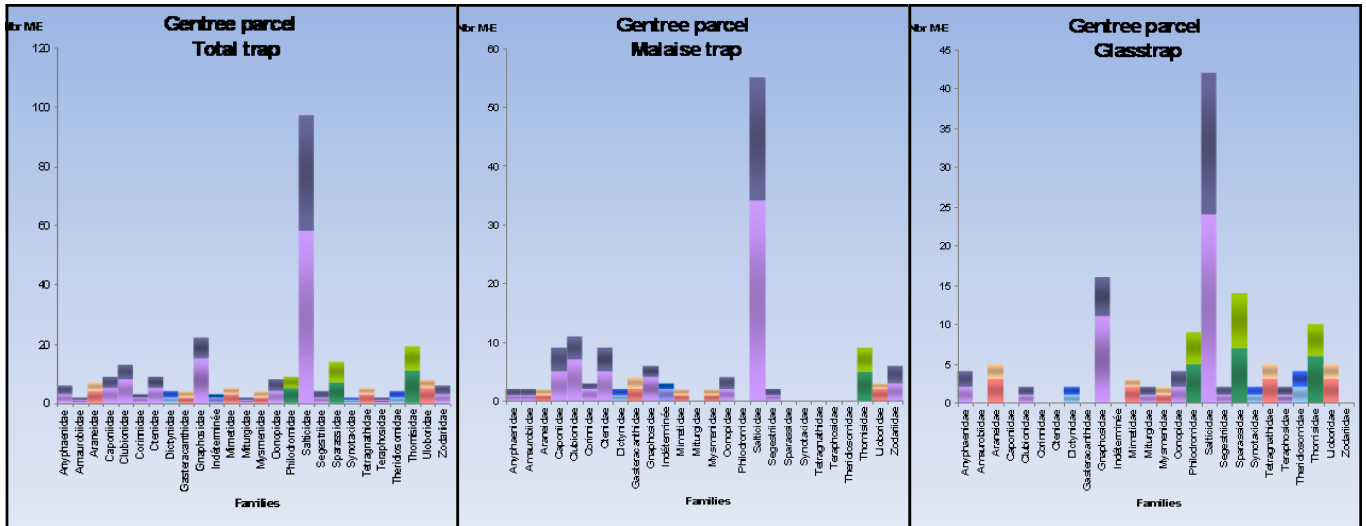


Figure 3. Bare plots representing the number of individuals (bottom lighter colour) and the species richness (darker and top colour), classified by families in total (a) for only the Malaise traps separated (b) and for only the glass traps (c) at the two Gentree sites. Blue colours represent families weaving silk traps other than orb webs, pink colours represent spiders spinning orb webs, purple colours stand for the wandering spiders and green colours for the spiders which hunt by ambushing.

trap consists of a sheet folded as an asymmetric tent and placed between vegetation with a bottle situated at the top end which contains a killing and preservation liquid agent (Fig. 1a). It assumes that a flying insect, when facing an obstacle, will instinctively head upwards and finally end up in the container. For this study we used the simplest version, not modified, contrary to the Jennings & Hilburn study (1988).

The second type of trap investigated (Fig. 1b) is also a trap typically used to collect flying insects at low vegetation level, from 20 centimetres to 2 metres. The glass trap is made from a 2 x 2 metre Plexiglas sheet. A gutter is situated at the bottom. The principle is as follows: the glass trap is placed between trees, at a location playing the role of a “corridor”, and where insects might flight through. They hit the transparent Plexiglas and fall into the gutter, where a killing liquid preserves the specimens (Fig. 1b).

In this study, we show that these two types of trap do catch a high diversity of spiders at ground level, mainly belonging to the wandering spider guild. We therefore hypothesise that the use of these traps can also be extended to higher vegetation strata, to catch different spider communities, mostly unknown at this vegetation level.

Materials & Methods

Collection and conservation

For the first set of traps, two Malaise traps were set up in the forest next to Sinnamary, in French Guiana, by the second author. The site is called PK 70-71 “Chemin des compagnons”. It is along the National Road 1 and is a small path used for mountain biking. They were placed 20 metres away from each other. The first one was placed between two trees (20 cm in diameter) in a low vegetation area with many small trees (3 metres high and located roughly every 30 cm). The second one was situated next to a Chablis (clearing in a forest caused by the fall of a massive tree). Material from Malaise traps was collected every week from July 2009 to September 2009.

For the second set of traps, 12 Malaise and 12 Glass traps were placed by the third author in two forestry

locations (called Gentree plots), one on the East of French Guiana (site called “Petite Montagne Tortue” 04° 19'14.1N, 52°14'27.5W) and the other situated on the west of the region (site called “Laussat” 05°28'31.6N, 53° 35'07.3). The sampling period extended from the 30th April 2010 until the 24th November 2010 (about seven months). For practicality, spiders and other arachnids collected from the two sites were added together, the aim of the paper being to show that these traps are collecting spiders and not to determine community differences between two sites.

Identification and analyses

Spiders were identified to the morpho-species level and classified into Families (Platnick, 2009) by the first author. Specimens were preserved in 70% alcohol. They were observed in alcohol under a binocular microscope (Leica 2L M3P). After this primarily identification, material was sent to respective family specialists to identify spiders at the species level. Holotypes will be sent to the MNHN (Muséum National d'Histoires Naturelles) in Paris and the remaining material will be kept at the specialist's institute collection.

Specimens were also classified into feeding guilds, according to their feeding habits and abundance: ambusher spiders, orb weaver spiders, other types of web weaver spiders and wandering or hunting spiders.

Results

Many spiders were found as “by-catch” mixed with the targeted insects into the killing/preservative liquid of Malaise and glass traps.

Malaise traps from PK 70-71

A total of 43 individuals, representing 42 morpho-species (MS) from 15 families were caught by the two Malaise traps during the 3 months period.

The most represented families were the Ctenidae with 9 MS, the Salticidae with 7 MS and the Anyphaenidae with 6 MS (Fig. 2). These are all wandering spiders, which

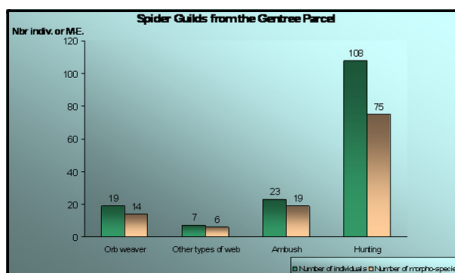


Figure 4. Bare plots representing the number of individuals (green) and the species richness (beige), classified by feeding guilds for the Malaise and glass traps pooled at the two Gentree sites.

actively hunt arthropod prey. No Lycosidae (litter hunting spiders) were caught, although representatives of this family are normally numerous on the leaf litter of this tropical forest habitat (pers. obs.). In total, 32 spiders caught belong to the wandering spider guild (75% of collected individuals). Interestingly an Agelenidae was found here, a family hitherto unrecorded from the region. The orb weaver spider guild, which holds a great diversity in tropical areas, had only seven representatives caught by the malaise trap. They belong to three families: Araneidae, Gasteracanthidae and Uloboridae. Among spiders which hunt by ambushing, only one Philodromidae, one Thomisidae and one Sparassidae were collected. Finally, from other types of web weaver, only two specimens were represented, one Theraphosidae and one undetermined. We can add as well, although not taken into account in this study, that two scorpions Buthidae and 12 Opiliones were caught in these traps.

Malaise and glass traps from the Gentree plots

In total, 161 specimens representing 114 morpho-species and belonging to 27 families were collected. The most represented family by far was the Salticidae with 58 specimens and 39 morpho-species; then the Gnaphosidae (15 individuals and 8 MS), Thomisidae (11 individuals and 8 MS), Ctenidae (9 individuals and 4 MS) and the Sparassidae (7 individuals and 7 MS) were the most numerous (Fig 3a).

Three of these families belong to the wandering spider guild and two to the ambushing spider guild. Again, the guild distribution shows that the wandering (or hunting) spiders are the most numerous and the most diverse with 112 individuals and 75 MS, representing respectively 70% and 66% of the collected specimens (Fig.4). It is also interesting to note that these traps caught 12 Scutigermorpha, all belonging to a single species, which only inhabits the trunks of trees.

Now looking at the two types of trap separately, several specificities can be noticed.

In Malaise traps, 84 individuals, representing 56 MS belonging to 19 families were collected (Fig. 3b). Salticidae were the dominant family with 34 individuals representing 21 MS. Then, the Ctenidae (9 individuals and 4 MS), the Clubionidae (7 individuals and 4 MS), the Caponiidae (5 individuals and 4 MS) and the Thomisidae (5 individuals 4 MS). Other families were represented only by one to four individuals. Thus, four out of five of the commonest families found by the Malaise traps belong to the wandering spider guild, and only the Thomisidae represent the ambushing spider guild.

In glass traps, 77 individuals from 58 MS belonging to 19 families were sampled (Fig. 3c). Again, the Salticidae were the most numerous and diverse (24 individuals and 18 MS). Then, the Gnaphosidae (11 individuals and 5 MS), the Sparassidae (7 individuals and 7 MS), the Thomisidae (6 individuals and 4 MS) and the Philodromidae (5 individuals and 4 MS). Other families were also represented by only one to four specimens. Here, the two most common families were wandering spiders (Salticidae and Gnaphosidae), followed by three families of ambushing spiders.

Identification at the species level will give central ecological and biogeographical information about the species caught in the traps.

Discussion

This study shows that Malaise and glass traps suspended above ground-level are a means of catching many spider morpho-species, especially from the wandering spider guild.

The species richness is high in comparison to the number of individuals caught. The number of singletons is also extremely high. This result suggests both that the local diversity is very high and the site is under-sampled. Therefore, these traps have to be set up in higher number or over a longer period to catch enough specimens to be representative for an inventory.

The number of individuals caught and the species richness found between glass and Malaise traps are equivalent. Salticidae and Ctenidae are the most represented families and the wandering spider guild is also, by far, the most represented in both cases. This trend can be easily explained by the fact that spiders have to actively go into the traps, which favours spiders hunting actively, especially the very mobile Salticidae. According to their preference for sunny habitats, one can suppose that many Salticidae live in the canopy and in higher vegetation nearby, poorly sampled so far.

The reason why arachnids, and in particular spiders, are found in the Malaise trap's containers or glass trap's gutters is still unclear. The first hypothesis is that they are wandering to find prey and fall randomly into the container as in pitfall traps. After that, they are killed and preserved by the preservative liquid in the container. The second hypothesis is that spiders see or "smell" prey (other trapped insects) and go into the container to catch them actively. Inside the container, they are trapped and killed by the preservation liquid. In both cases, the dominance of spiders belonging to the wandering spider guild can be explained. Orb weaver spiders were already observed building a web precisely at the container entrance, which indicates that they can perceive the location and direction of the prey.

The only way to go into the traps for a spider is to climb up to them. Therefore, Malaise and glass traps should be as efficient at the canopy level as they are at the height tested in this study. The canopy is known to hold an important arthropod biodiversity (Erwin, 1988) and is poorly studied due to its difficult access. Environmental conditions are dramatically different (more light, hotter and drier) from those at ground level under foliage and, therefore, speciation might have occurred and spider communities might be quite different from those inhabiting the undergrowth. Thus, catching spiders from the canopy would be of great interest and becomes possible by using these two traps.

Finally, as any trap, Malaise and glass traps can be used for long survey studies, which has the advantages of

giving temporal information (seasonal or diurnal activity of species) and of collecting cryptic species, which are difficult to catch actively. These benefits can be used, thanks to these types of trap, at the canopy level. They can also complete standardised protocols (Vedel in prep.) to study spider communities from the ground level to the canopy, by using different means: pitfall traps, sieve, sweep net, beating tray, headlamps at night for the “human accessible level” and Malaise and glass traps for the canopy level.

Conclusion

This study shows that two types of traps, normally used for sampling flying insects, also collect spiders, especially the very diverse wandering spider guild (including Salticidae, Anyphaenidae, Gnaphosidae and Ctenidae). The Malaise and glass traps were placed here above the ground level, but should show the same ability to catch spiders at the canopy level, which was until now, very difficult and dangerous to sample regularly. These traps can therefore be used to catch wandering spiders at different strata and to sample regularly the rich and poorly-known canopy spider community. They can also be used to complete an inclusive protocol inventory, aiming to sample each strata of a tropical forest habitat.

Acknowledgements

Carole Legrand from the ECOFOG documentation centre is greatly acknowledged for her help in publication research. Eliane Louisiana made available, to the first author, the binocular microscope. We acknowledge Jean-Michel Duverney (SEAG) for the glass trap picture. Thanks also to the specialists who are currently identifying, to species level, the specimens collected during this study.

References

- Caporiaco, L., Di. (1954) Araignées de la Guyane Française du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. *Commentationes Pontificiae Academiae Scientiarum* **16**: 45–193.
- Erwin, T. L. (1988) The tropical forest canopy – the heart of biotic diversity Pp. 123–129. In: Wilson E.O. (ed.), *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, DC.
- Jennings, D. T. & Hilburn, D. J. (1988) Spiders (Araneae) captured in Malaise traps in spruce-fir forests of west-central Maine. *J. Arachnology* **16**: 85–94.
- Mittermeier, R. A., Myers, N., Thomsen, J. B., da Fonseca G. A. B. & Olivieri, S. (1998) Biodiversity Hotspots and Major Tropical Wilderness Areas: Approaches to Setting Conservation Priorities. *Conservation Biology* **12**, **3**: 516–520.
- Malaise, R. (1937) A new insect trap. *Ent. Tidskr.* **38**: 148–160.
- Platnick, N. (2009) The world spider catalog, Version 10.0 (online Catalog). New York: The American Museum of Natural History.
- Townes, H. (1972) A light-weight Malaise trap. *Entomologic News* **83**: 239–247.
- Vedel (in prep.): Quantitative protocol for spider community sampling in the tropical rainforest of the Natural Reserve La Trinité, French Guiana.

*UMR ECOFOG, INRA, Campus Agronomique de Kourou, BP 709, 97387 KOUROU, French Guiana. Present address: SEAG “Société Entomologique des Antilles-Guyane” CV 12-1-2-D, Cité Simarouba 97310 KOUROU, French Guiana. E-mail: vinsvedel@gmail.com

° Cegelec Space section EPCU ETI fluids.

Field Observations on *Pterinochilus murinus* Pocock, 1897 and *Ceratogyrus meridionalis* (Hirst, 1907) in Malawi

by Richard C. Gallon

It is not always easy to combine a holiday with arachnological field research, particularly when travelling to a set itinerary with a group of tourists, whose priorities don't necessarily include finding large venomous arachnids! However, between 4th–16th October 2011 my father and I embarked on such a holiday to Malawi, with an excursion to Zambia.

The theraphosid spider fauna of Malawi is represented by three species: *Ceratogyrus meridionalis* (Hirst, 1907), *Ceratogyrus hillyardi* (Smith, 1990) and *Pterinochilus murinus* Pocock, 1897. *Pterinochilus murinus* was only officially added to the Malawian list comparatively recently (Gallon, 2005), when I located some previously unidentified exuviae of this species at Oxford Hope Museum.

Field observations on African theraphosids are comparatively rare. With this in mind I hoped I'd be fortunate and encounter some Theraphosidae during my holiday and photograph them in habitat.

Our tour was essentially a camping safari, stopping at various National Parks and eco-campsites along the route. The first National Park we visited was Liwonde, situated on the Shire River to the south of Lake Malawi. The Park guides were extremely knowledgeable and knew that baboon spiders existed in the park, but said they were rarely encountered. I searched for burrows during the day and scoured the campsite at night with a torch, but only found Dipluridae retreats on the trees, two large male black trapdoor spiders and an unidentified burrowing mygalomorph – no signs of theraphosids.

However, there was plenty of other spectacular wildlife on display to pass the time. A particularly memorable boat trip down the Shire River yielded close views of elephants, crocodiles, hippos, baboons, various antelope species and a variety of interesting bird species. I was not too disheartened, since the next destination was Cape Maclear on Lake Malawi; this being near Monkey Bay a known locality for *Pterinochilus murinus*.

No visit to Lake Malawi would be complete without a snorkelling trip to see the famous Mbuna or Lake Malawi Cichlid fish. The colour and species diversity of these fish has to be seen to be believed. A magical few hours were



Figure 1. An African elephant standing its ground on the banks of the Shire River, Malawi. © R. Gallon.

Annexe 2

Abondance relative des Coléoptères dans trois types d'habitats forestiers de la forêt tropicale de Guyane



Coleoptera: Buprestidae: *Halecia octopunctata*
(Brûlé S[©])

Abondance relative des Coléoptères dans trois types d'habitats forestiers de la forêt tropicale de Guyane française : relations avec la structure et la diversité de la communauté de plantes ligneuses

Greg P.A. LAMARRE^{1,2,3}, Paul V.A. FINE⁵ & Christopher BARALOTO^{3,4}

¹ Université Antilles Guyane, UMR Ecologie des Forêts de Guyane, Kourou, Guyane française

³ INRA, UMR Ecologie des Forêts de Guyane, Kourou, Guyane française

² Société entomologique Antilles-Guyane. 18 Lotissement Amaryllis, Rémire-Montjoly, Guyane française

⁴ Department of Biology, University of Florida, Gainesville, FL 32611, USA

⁵ Department of Integrative Biology, 3060 Valley Life Sciences, University of California, Berkeley, USA

*Auteur de correspondance : Greg.Lamarre@ecofog.gf

Résumé. Dans le cadre de nos recherches en écologie des communautés, nous avons intégré une échelle d'habitat forestier dans le but de tester si la composition et la structure des communautés végétales peuvent avoir une influence sur la densité de coléoptères de trois grands types d'habitats de la forêt tropicale de Guyane française : les forêts de *terra firme*, les forêts de sable blanc et les forêts de bas-fond. Cette étude, menée dans deux sites pendant deux saisons, s'appuie sur une approche multi-protocole avec trois types de pièges : les pièges malaises, les pièges à vitre et les pièges lumineux. Au total, 9350 individus ont été dénombrés. Les résultats indiquent que la densité des coléoptères en sous-bois est fortement corrélée à la diversité spécifique des arbres dans ces forêts de Guyane française. Les parcelles de forêt de *terra firme* accueillent ainsi les plus fortes densités de coléoptères. La biomasse aérienne des arbres ne présente pas d'influence significative sur la densité de coléoptères capturés durant cette étude. Nos conclusions confirment l'intuition selon laquelle « plus il y a d'espèces végétales, plus il y a d'insectes » et permettent de mettre en évidence l'importance de la diversité des arbres pour les peuplements de coléoptères. La variable « habitat forestier » est donc un paramètre important à prendre en compte dans les études entomologiques.

Mots clés. Abondance relative, habitat forestier, diversité spécifique, biomasse aérienne, cortège plante hôte, écologie des communautés, facteurs abiotiques.

Abstract. Within our research in community ecology, we examine how plant community structure and/or composition influence beetle densities in three contrasting habitats representative of lowland Amazonian forests: *terra firme* clay forests, white sand forest and flooded forest. This study conducted in two sites during two seasons, is using a multi-protocol approach with three types of traps: malaise traps, windowpane traps and light traps. Overall, 9350 beetles have been sampled. Results indicate that the abundance of beetles in the understorey is strongly positively correlated with tree diversity in these French Guiana forests. *Terra firme* forest plots supported the most abundant communities of beetles. In contrast, beetle abundance was not significantly correlated with aboveground biomass. This study supports our intuition as “more diverse are the plant species, more abundant are the insects”, and demonstrates how important the plant diversity for beetle populations is. Thus, our findings highlight the potential importance of forest habitat scale for entomological studies.

Key-words. Relative abundance, forest habitat, alpha diversity, above ground biomass, host plant range, community ecology, abiotic factors.

L'écologie des communautés est définie par l'étude des niveaux d'organisation supérieurs à l'espèce, c'est-à-dire l'étude de la structure et de la dynamique des écosystèmes, et, particulièrement dans le cas de notre étude, des habitats forestiers. Dans un contexte alarmant de réchauffement climatique et de destruction de la forêt tropicale en Amazonie, les recherches scientifiques sur la biodiversité des arthropodes tropicaux sont à présent une thématique centrale en biologie de la conservation (Lewinsohn *et al.*, 2005). Les liens entre les communautés d'insectes et les communautés végétales ne sont que très rarement étudiés par les entomologistes tropicalistes,

en raison notamment de la difficulté de caractériser les habitats naturels qui composent la forêt tropicale. Néanmoins, il paraît crucial de prendre en compte le cortège de plantes-hôtes associées, notamment pour les études et les recherches sur les stratégies alimentaires (Novotny *et al.*, 2010) et les interactions plantes-insectes (Morais *et al.*, 2011 ; Ødegaard, 2006 ; Fine *et al.*, 2006 ; Basset *et al.*, 2005 ; Novotny *et al.*, 2002 ; Lamarre *et al.*, in revision). Les interactions entre les insectes herbivores et leurs plantes-hôtes représentent la composante la plus diverse de toutes les interactions trophiques terrestres (Godfray *et al.*, 1999 ; Price, 2002). Ainsi, des informations

floristiques sont primordiales dans la reconnaissance des plantes-hôtes associées à certains groupes d'insectes et pour la compréhension des assemblages d'insectes.

Le bassin amazonien est composé par trois principaux grands types d'habitats forestiers (Baraloto *et al.*, 2011) : les forêts de *terra firme*, les forêts saisonnièrement inondées (forêts de bas-fond) et les forêts de sable blanc. Ils présentent des conditions environnementales très contrastées en termes de ressources en nutriments, de contraintes édaphiques et climatiques, induisant différentes structures et compositions végétales. La forêt de Guyane française présente ces trois types d'habitats forestiers (Hoff, 1997 ; Granville, 2002).

À ce jour, les données entomologiques sur les forêts de bas-fond et de sable blanc sont rares voire inexistantes, et les différences de cortèges entre habitats n'ont jamais été étudiées. L'existence d'un cortège spécifique de plantes nourricières (*i.e.* la composition spécifique de la strate arborée) dans un habitat donné permet d'émettre l'hypothèse que des communautés d'insectes seront également spécifiquement associées à ce type de végétation. L'étude comparative des différentes densités de coléoptères entre les habitats forestiers, où la composition végétale varie, indiqueront si les habitats riches en espèces d'arbres (*terra firme*) hébergent une plus forte densité de coléoptères que les habitats à plus faible richesse végétale (bas-fonds et sable blanc). Nous prédisons donc que la densité des coléoptères sera plus importante en forêt de *terra firme* où la diversité en espèces ligneuses est plus importante.

Nous nous intéressons également à la structure des communautés végétales, comme par exemple le paramètre biomasse aérienne (AGB : Above Ground Biomass). La mesure de biomasse dans une forêt représente une mesure de la ressource alimentaire disponible pour un grand nombre de coléoptères. Les coléoptères comportant un très grand nombre de xylophages, de phytophages, et autres guildes alimentaires associées (*e.g.* consommant bois, tronc, écorce, tige et feuillage), notre hypothèse est donc que plus la biomasse ligneuse d'un habitat forestier est importante, plus la densité des coléoptères sera élevée. Avec une approche innovante, la variable de biomasse est utilisée comme une mesure de la ressource alimentaire disponible et également comme une mesure synthétique de l'assemblage de niches écologiques disponible. Ainsi, nous émettons l'hypothèse que la diversité des arbres et leur biomasse en forêt tropicale peuvent fortement conditionner les résultats des inventaires entomologiques.

Au sein du Laboratoire d'Ecologie des Communautés de Kourou (UMR EcoFoG), nous avons analysé les différences d'abondance chez les coléoptères associés aux trois différents types

d'habitats forestiers afin de répondre aux questions suivantes :

- l'abondance des coléoptères diffère-t-elle selon le type d'habitat ?
- l'abondance des coléoptères est-elle corrélée positivement à la diversité spécifique des arbres ?
- l'abondance des coléoptères est-elle corrélée positivement à la biomasse aérienne disponible ?

Matériel et méthode

Sites d'étude, habitats et dispositif expérimental

Le plan expérimental de cette étude se déroule sur deux sites géographiquement opposés, à l'est, Petite Montagne Tortue près de la ville de Régina (04°19' N, 052°14' W, ~3900 mm de précipitations annuelles) et Laussat, à l'ouest, proche de la ville de Mana (05°28' N, 053°35' W, ~2600 mm de précipitations annuelles). Sur chaque site, trois parcelles permanentes avec inventaire des plantes ligneuses d'un diamètre supérieur à 2,5 cm (dbh = diamètre à hauteur de poitrine) ont été choisies pour représenter un fort gradient en structure et composition floristique. Chaque parcelle couvre une zone de 2 ha ; la diversité des plantes ligneuses (arbres, palmiers et lianes) est estimée sur une surface de 0,1 ha, et la biomasse des arbres supérieurs à 10 cm dbh est estimée sur une surface de 0,5 ha (Baraloto *et al.*, 2011). Les habitats étudiés sur chaque site sont :

- **Les forêts de *terra firme***, correspondant aux forêts denses et hautes de terre ferme (Hoff, 1997), sont caractérisées par des sols argileux, une structure forestière dense et une forte productivité des sols impliquant une forte richesse spécifique et une forte biomasse aérienne des arbres. Ces forêts sont également caractérisées par de très fortes hauteurs de canopée, avec des hauteurs pouvant atteindre une quarantaine de mètres. C'est le milieu le plus répandu en Guyane française et sans conteste le plus étudié par les entomologistes de Guyane (obs. pers. Lamarre). Il s'agit certainement du type de forêt tropicale le plus étudié par les scientifiques, en Amérique du Sud, en Afrique ou en Asie du Sud, plus connue par les anglosaxons sous le nom de '*Lowlands Tropical Rainforests*'.
- **Les forêts de bas-fond** sont également appelées forêts saisonnièrement inondées (*varzea* au Brésil). Il s'agit de forêts situées dans des topographies basses (*e.g.* talweg), où le lessivage des nutriments conditionne un sol fortement argileux propice à une imperméabilisation des sols. Ce milieu naturel est entièrement inondé en saison des pluies. Ainsi, les plantes qui y poussent sont adaptées à des conditions d'anoxie et d'inondation et la richesse végétale de cet habitat n'est pas très élevée. La forte densité de monocotylédones (*e.g.* Arecacées) implique une faible biomasse aérienne, cependant, certaines essences forestières (ex. *Symphonia globulifera*, Clusiacée) peuvent fortement augmenter la biomasse localement, et permettre à l'habitat d'avoir une biomasse aussi élevée qu'une forêt de *terra firme*.
- **Les forêts de sable blanc** représentent un habitat peu présent dans le bassin amazonien, avec une surface d'environ 3% du bassin amazonien (Hoorn *et al.*, 2010). Souvent adjacent à des habitats plus fertiles,

ce milieu se définit par une faible disponibilité en nutriments, ce qui confère à la végétation un fort caractère d'adaptation aux conditions édaphiques. La structure de la végétation est caractéristique avec de faibles diamètres et une très forte densité de tiges, inégale en Amazonie. La quantité de lumière arrivant au sol est généralement supérieure à ce que l'on observe dans les forêts de *terra firme* du fait de la faible hauteur de canopée.

La biomasse et la diversité des arbres pour chaque habitat dans les deux sites sont indiquées dans le tableau 1.

Méthodes de piégeage

Les coléoptères ont été capturés à l'aide de pièges « Malaise », de pièges d'interception à vitre et de pièges lumineux installés dans le sous-bois durant l'année 2010. Deux pièges à interception et deux pièges Malaise ont été installés près du sol sur chaque parcelle, représentant un total de 12 malaises et 12 vitres. Chaque piège à vitre et piège malaise sur chaque parcelle étudiée ont été relevés trois fois pendant 1 mois avec un intervalle de 6 jours.

Un piégeage lumineux pour chaque parcelle a été effectué en sous-bois au centre de chaque parcelle lors de la nouvelle lune des mois de juin et septembre 2010, soit un total de 12 piégeages lumineux. Tous les coléoptères ont été comptabilisés pour l'ensemble des pièges, les identifications au niveau genre/espèce sont en cours par le réseau SEAG (Société entomologique Antilles-Guyane).

Analyses statistiques

Nous avons donc choisi deux variables simples et globales pour décrire les communautés végétales de chaque type d'habitat, une estimation de la diversité locale (*alpha*) des plantes ligneuses de chaque parcelle (0,1 ha), mesurée à l'aide de trois indices classiques et la biomasse aérienne de carbone pour la structure des habitats forestiers. Les effets de la structure et de la composition végétale de chaque habitat sur la densité des coléoptères ont tout deux été analysés séparément à l'aide d'un test de corrélation de rang de Spearman qui permet de détecter des relations monotones entre les variables, sans préjuger de la forme de la relation. Nous avons ensuite représenté la droite de régression quand les données s'y prêtaient (Logiciels R[®] et PAST).

Résultats

Sur l'ensemble de l'étude des deux sites, un total de 9350 individus appartenant à l'ordre des coléoptères a été capturé. L'habitat forestier qui héberge la plus forte densité de coléoptères est la forêt de *terra firme* (3764 individus) soutenant donc notre prédiction (Fig. 1). Les forêts de bas-fonds et de sable blanc comptent respectivement 3255 et 2448 individus de cet ordre (tableau. 1). Nous représentons ci-après (Fig. 1) la répartition des abondances des coléoptères pour l'ensemble des pièges pour chaque parcelle d'étude et par région.

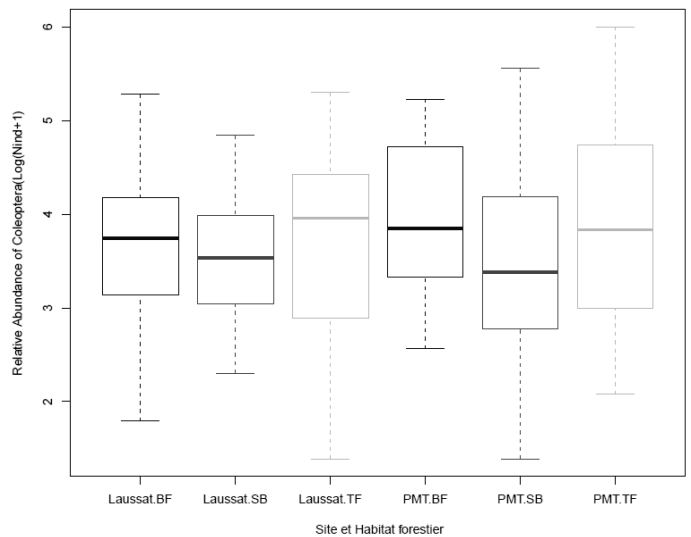


Figure 1. Boxplots représentant la répartition des abondances de coléoptères en fonction de l'habitat forestier et du site de capture. BF : Bas-fond, SB : Sable blanc et TF : *terra firme*. PMT représente le site de Petite Montagne Tortue. Chaque « boxplot » représente les trois premiers quartiles et la médiane, ainsi que les valeurs extrêmes des résultats obtenus chaque semaine de piégeage.

On peut observer que les forêts de *terra firme* et les forêts de bas-fonds abritent une plus forte abondance de coléoptères que les forêts de sable blanc sur les deux sites d'études. Cependant, l'abondance des coléoptères entre les forêts de *terra firme* et les deux autres habitats n'est pas significativement différente. Sur le site de Petite Montagne Tortue, il est intéressant de noter que l'abondance des coléoptères est similaire entre la parcelle de *terra firme* et la forêt de bas-fond. Ce résultat est concordant avec d'autres groupes d'arthropodes collectés (Lamarre G. non publié) où des abondances similaires ont été retrouvées en forêt de *terra firme* et de bas-fond.

Le détail de chaque parcelle est présenté dans le tableau 1 avec les résultats des variables testées en termes de composition de la végétation (*i.e.* diversité spécifique des arbres) et de structure forestière (*i.e.* biomasse aérienne) sur chaque parcelle. On peut observer de grandes différences de diversité spécifique et de biomasse entre et au sein de chaque habitat, indiquant une forte variabilité dans les habitats forestiers de Guyane française. Les parcelles les plus riches en espèces ligneuses sont les parcelles de *terra firme* avec respectivement 121 et 79 espèces d'arbres à l'est et à l'ouest de la Guyane. Elles abritent également les plus fortes densités de coléoptères.

À l'aide d'une analyse non-paramétrique, nous avons donc testé si l'abondance des coléoptères est corrélée à la diversité des arbres et/ou avec la biomasse (tableau 2).

Habitat	Région	Abondance des coléoptères (collectés pour l'ensemble des pièges)	Diversité des arbres (par parcelle de 0,1 ha)			Biomasse ligneuse aérienne (AGB) (tonnes/ha)
			Nombre d'espèces	Indice de Shannon	Indice Fisher Alpha	
Terra firme	Ouest	1516	79	4,0	54	352
Terra firme	Est	2189	121	4,5	113	496
Bas-fond	Ouest	1489	66	3,7	33	493
Bas-fond	Est	1739	55	3,5	34	330
Sable blanc	Ouest	1121	56	3,0	20	310
Sable blanc	Est	1296	40	2,5	10	175
Total		9350	-	-	-	-

Tableau 1. Résultats des indices de diversité spécifique et de biomasse des arbres et des abondances des coléoptères sur chaque parcelle d'étude

L'analyse statistique nous indique que la diversité en espèces ligneuses a un effet positif, significatif quand on considère l'indice α de Fisher, sur l'abondance de coléoptères collectés (tableau 2)

	Diversité des arbres			Biomasse ligneuse
	Richesse	Indice Shannon	α de Fisher	
Abondance Coléoptères	rs=0.54 ; p=0.24	rs=0.77 ; p=0.10	rs=0.89 ; p=0.017	rs=0.71 ; p=0.14
Richesse		rs=0.94 ; p=0.003	rs=0.82 ; p=0.04	rs=0.88 ; p=0.02
Indice de Shannon			rs=0.94 ; p=0.003	rs=0.94 ; p=0.003
α de Fisher				rs=0.83 ; p=0.04

Tableau 2. Corrélations entre les variables explicatives relatives à l'habitat et l'abondance des coléoptères à l'aide du coefficient de Spearman. Valeur du coefficient (rs) et probabilité (p). Plus le coefficient (rs) est proche de 1, plus les deux variables évoluent de la même manière. Les corrélations significatives sont indiquées en gras.

La figure 2 montre que l'abondance des coléoptères augmente avec la diversité spécifique des arbres, confirmant ainsi notre prédiction. La forêt de *terra firme* de l'Est guyanais abrite une très forte abondance de cet ordre d'insectes, suivie par la forêt de bas-fond également à l'est de la Guyane, ce qui laisse entrevoir l'existence d'un effet géographique.

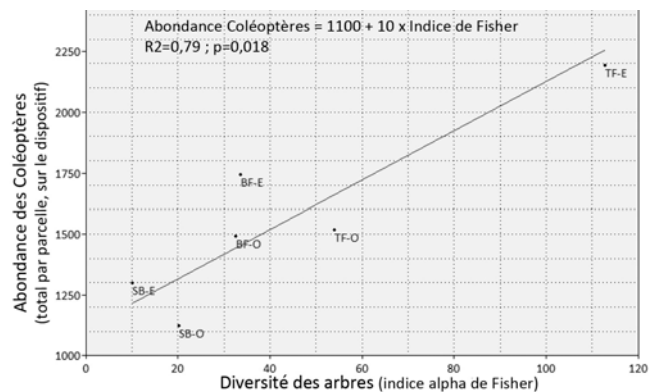


Figure 2. Régression linéaire de l'abondance des coléoptères par rapport à l'indice de diversité des arbres. Chaque point représente une parcelle d'étude avec les initiales de chaque type d'habitat, à l'ouest (O) et à l'est (E) de la Guyane. La relation obtenue est significative.

Ainsi, malgré un faible nombre de répétitions, on peut déjà observer une influence de la composition de la végétation sur la densité de coléoptères collectés.

Dans notre dispositif expérimental, la biomasse s'avère corrélée avec la diversité ligneuse (tableau 2) des placettes. La biomasse montre également une influence positive sur l'abondance des coléoptères (Fig. 3), mais l'analyse statistique ne détecte pas d'effet significatif (Coef. Spearman, p value > 0,05). Dans le cadre de cette étude, la biomasse aérienne de carbone ne présente pas d'influence sur l'abondance des coléoptères capturés.

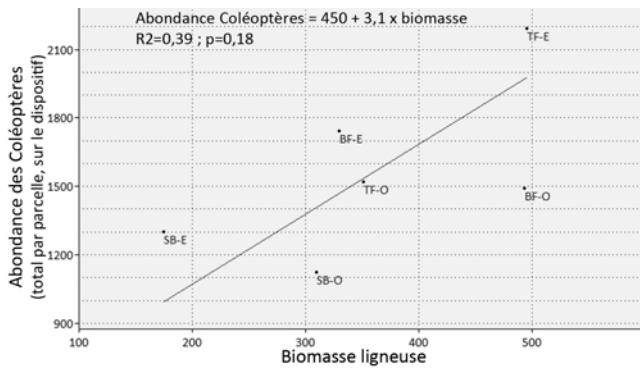


Figure 3. Régression linéaire de l'abondance des coléoptères par rapport à la biomasse ligneuse. Chaque point représente une parcelle d'étude avec les initiales de chaque type d'habitat, à l'ouest (O) et à l'est (E) de la Guyane. La tendance observée n'est pas significative.

Discussion

Un effet global du type d'habitat

Les habitats forestiers de *terra firme*, à la flore ligneuse la plus diversifiée, abritent plus de coléoptères que les habitats de sable blanc et de bas-fond (Figs. 1 et 2). Ainsi, les caractéristiques propres à chaque habitat forestier, en termes de composition de la végétation, peuvent induire des différences, quantitatives et probablement qualitatives, dans l'entomofaune présente. Nous avons présenté précédemment les grands facteurs environnementaux qui définissent les types d'habitats forestiers étudiés. Les conditions structurales (la densité de la canopée, la quantité de lumière arrivant au sol) et édaphiques (porosité, texture et structure, imperméabilité) conditionnent la structure (biomasse aérienne) et la composition (diversité spécifique) de la végétation de chaque type d'habitat. Les facteurs abiotiques induisent donc des conditions locales contrastées entre chaque habitat (*i.e.* sécheresse en sable blanc, anoxie et inondation en bas-fond). Ces conditions abiotiques fortement contrastées entre les habitats étudiés sont donc déterminantes pour la dynamique de chaque habitat forestier, et peuvent conditionner la collecte des insectes de sous-bois, qui dépend également de l'emplacement précis des pièges (*e.g.* présence de trouée, éclaircissement, la quantité de bois mort, etc.). Ces conditions environnementales influencent indirectement la distribution locale des insectes associés aux cortèges de plantes-hôtes.

Un effet probable de l'habitat sur sa diversité entomologique.

Le groupe des coléoptères est l'ordre des arthropodes le plus diversifié sur la planète (Stork, 1993 ; Hammond, 1990 ; Erwin, 1982). Longtemps utilisés comme modèle dans l'estimation globale des arthropodes, les coléoptères tropicaux permettent d'entrevoir et d'imaginer à quel point la diversité de la faune terrestre est majoritairement composée d'arthropodes (May, 2010 ; Hamilton *et al.*, 2010). Pour les communautés d'insectes, la mesure

d'abondance est une mesure de biodiversité quasi-équivalente à la richesse spécifique tant que l'inventaire des espèces n'est pas complet (Speight *et al.*, 2008). Ainsi, nous pouvons logiquement envisager, au même titre que la mesure d'abondance, que la diversité spécifique des coléoptères augmente dans les habitats forestiers à forte diversité d'arbres. Cependant, il est important de rappeler qu'une forte abondance dans un milieu donné peut parfois résulter d'un seul groupe d'espèces spécialistes associés à des plantes-hôtes (*i.e.* monophages ou oligophages) ou des conditions stationnelles typiques de l'habitat. Dans certains de ces cas de fort niveau de spécialisation des insectes à leurs plantes-hôtes (Menken *et al.*, 2009 ; Hulcr *et al.*, 2007 ; Novotny *et al.*, 2002) la forte abondance peut ne pas être synonyme de forte diversité alpha (diversité locale).

Un effet de la biomasse ligneuse à préciser

La mesure de biomasse aérienne ne démontre pas d'effet significatif sur la densité des coléoptères collectés, bien qu'un lien semble présent (Fig. 3). Cet indice de biomasse présente une étroite relation avec la diversité en essences ligneuses dans le cas particulier des six parcelles étudiées (Tableau 2). Dans notre étude, cette absence d'effet serait principalement la conséquence d'un nombre trop faible de répétition (test très peu puissant) et d'un effet en partie confondu avec celui de la diversité ligneuse. On peut aussi signaler que la nature des espèces d'arbres les plus abondants (et leur biomasse) dans chaque habitat est un autre facteur qui pourrait expliquer les variations d'abondance par parcelle. En effet, certaines familles d'arbres abritent beaucoup plus d'espèces phytophages que d'autres (exemple des Cerambycidae et autres xylophages avec les Fabales, Tavakilian *et al.*, 1997).

Il est probable que la diversité des plantes-hôtes, la biomasse et le jeu des interactions biotiques se combinent pour définir le niveau d'abondance dans les différents milieux. Parmi les interactions biotiques importantes, on peut citer la compétition et la prédation (Speight *et al.*, 2008) par le niveau trophique supérieur, connue par les anglo-saxons sous le nom de « *Third trophic level* » (Raw, 1998).

Limites et perspectives

Notre étude représente une large gamme d'habitats forestiers contrastés en termes de biomasse et de diversité de communautés de plantes ligneuses, mais se limite à six placettes. Cette étude présente très peu de répétitions (2 par habitat) et ne permet donc que de dégager quelques grandes tendances ; un plus grand nombre de réplicats (parcelles) permettrait de consolider ces résultats. Par conséquent, il n'est actuellement pas possible de faire la part entre un effet « habitat » global d'un effet diversité ligneuse ou biomasse. Les hypothèses émises nécessitent des

études comparatives avec un nombre suffisant de réplicats, notamment pour mesurer l'amplitude de la différence de densité entre les habitats. De plus, cette étude se focalise sur la faune circulant en sous-bois alors qu'il est probable que les effets étudiés soient plus marqués en canopée où se concentre une part importante de la biomasse végétale directement utilisable par les insectes (*i.e.* feuillage). L'intégration de pièges en canopée est une perspective que nous envisageons pour valider ces premiers résultats.

Il sera utile également d'analyser les tendances par famille de coléoptères selon leur régime alimentaire (prédateurs, phytophages, coprophages, etc.) et de vérifier si la tendance observée avec les coléoptères est similaire pour d'autres ordres d'insectes.

Cette étude se positionne comme une étape préliminaire dans une approche originale et innovante qui, à notre connaissance, n'a jamais été publiée. Ceci est donc une ébauche du travail que notre laboratoire s'appliquera à réaliser dans les années à venir. À l'aide d'une approche taxonomique plus fine, tant au niveau insectes que plantes, la collaboration entre la SEAG et les membres de notre laboratoire permettront à l'avenir d'envisager des inventaires entomologiques

spécifiquement ciblés à l'échelle des habitats forestiers de Guyane française.

REMERCIEMENTS. Je tiens à remercier tous les membres du laboratoire d'écologie des communautés (<http://www.ecofog.gf/en/perso/Baraloto>) pour m'avoir soutenu durant cette année de collecte, et tout particulièrement Jean-Yves Goret, Benjamin Leudet, Anthony Percevaux et Xavier Leroy.

Les collègues ayant activement participé aux inventaires botaniques des parcelles de Guyane française sont fortement remerciés pour la réalisation de cette étude : Julien Engel (CIRAD Kourou), Jean-Yves Goret (INRA Kourou), Timothy C.E Paine (University of Zürich), Pascal Petronelli (CIRAD Kourou), Marcos Rios et Elvis Valderama (Universidad de la Amazonía Peruana). De nombreux ami(e)s ont également participé aux sessions de piégeages lumineux, m'aidant à porter le matériel en forêt sur plusieurs kilomètres : Clément Stahl, Claire Fortunel, Jocelyn Cazal, Luc Allard, Fanny Heredia, Nolwenn Aubert, Gwenaël Quenette et Isabelle Fabre. Je remercie Marc Gibernau et Frédéric Bénénez pour la relecture du manuscrit.

Un remerciement spécial à toute l'équipe de la SEAG qui m'a accordé autant de confiance que d'amitié, notamment Julien Touroult pour m'avoir donné cette opportunité de publication.

Références bibliographiques

- AIDE T.M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology*, 74 : 455-466.
- BARALOTO C., RABAUD S., MOLTO Q., BLANC L., FORTUNEL C., HÉRAULT B., DÁVILA N., MESONES I., RÍOS M., VALDERRAMA E. & FINE P.V.A. 2011. Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Global Change Biology*, 17 : 2677-2688.
- BASSET Y., SPRINGATE N.D. & CHARLES E., 2005. Folivorous insects in the rainforests of the Guianas. In: HAMMOND D.S., 2005 *Tropical Forest of the Guianas shield*. CAB Publisher: pp. 295-320.
- COLEY P.D. & KURSAR T.A. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: Physiological constraints and ecological tradeoffs. Pages 305-336. In : MULKEY S.S., CHAZDON R. & SMITH. A.P. (Eds). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*, Chapman and Hall, NY.
- DYER L.A. & LETOURNEAU D. 2003. Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs. *Ecology Letters*, 6 : 60-68.
- ERWIN T.L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other Arthropod species. *Coleopterists Bulletin*, 36 : 74-75.
- FINE P.V.A., MILLER Z.J., MESONES I., IRAZUZTA S., APPEL, H.M., STEVENS I., SÄÄKSJÄRVI I., SCHULTZ J. C. & COLEY P.D. 2006. The growth-defense tradeoff and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology*, 87 : 1150-1162.
- GODFRAY H.C., LEWIS T. & MEMMOTT J. 1999. Studying insect diversity in the tropics. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*, 354 : 1811-1824.
- GRANVILLE J.-J. de, 2002. Milieux et formations végétales de Guyane. *Acta Botanica Gallica*, 149 (3) : 319-337.
- HAMILTON A. J., BASSET Y., BENKE K.K., GRIMBACHER P.S., MILLER S. E., NOVOTNY V., SAMUELSON G.A., STORK N.E., WEIBLEN G.D. & YEN J.D.L. 2010. Quantifying Uncertainty in Estimation of Tropical Arthropod Species Richness. *The American Naturalist*, 176 : 90-95.
- HAMMOND, P. M., 1990. Insect abundance and diversity in the Dumoga Bone National Park, North Sulawesi, with special reference to the beetle fauna of lowland rainforest in the Toraut region. In : KNIGHT W.J. & HOLLOWAY J.D. (Eds.), *Insects and the Rain Forests of South East Asia (Wallacea)*. The Royal Entomological Society, London, pp. 197-254.
- HOFF M. 1997. Typologie provisoire des milieux naturels des Départements d'Outre-mer français, basée sur Corine Biotope et la « classification of palaeartic habitats » du Conseil de l'Europe. Rapport MNHN, IEGB, 38 p. Extrait pour la Guyane disponible en ligne : herbier.u-strasbg.fr
- HOORN C. *et al.* 2010. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*, 330 : 927-931.
- HULCR J., MOGIA M., ISUA B. & NOVOTNY V., 2007. Host specificity of ambrosia and bark beetles (Col., Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) in a New Guinea rainforest. *Ecological entomology*, 32 : 762-772.

- LAMARRE G.P.A., BARALOTO C., FORTUNEL C., DÁVILA N., MESONES I., RÍOS J.G., RÍOS M., VALDERRAMA E. & FINE P.V.A (in revision). Herbivory, growth strategies and habitat specialization in tropical tree lineages: implications for Amazonian beta-diversity. *Ecology*, special issue Phylogenetic Ecology.
- LEWINSOHN T.M., FREITAS A.V.L. & PRADO I.P. 2004. Conservation of Terrestrial Invertebrates and Their Habitats in Brazil. *Conservation Biology*, 19 : 640-645.
- MAY R.M. 2010. Tropical Arthropod Species, More or Less? *Science*, 329 : 49.
- MENKEN S.B.J., BOOMSMA J. J. & van NIEUKERKEN E.J. 2009. Large-scale evolutionary patterns of host plant associations in the Lepidoptera. *Evolution*, 64(4) : 1098-1119.
- MOONEY K.A., HALITSCHKE R., KESSLER A. & AGRAWAL A.A. 2010. Evolutionary Trade-Offs in Plants Mediate the Strength of Trophic Cascades. *Science*, 327 : 1642-1644.
- MORAIS H.C. *et al.* 2011. Host Plant Specialization and Species Turnover of Caterpillars among Hosts in the Brazilian Cerrado. *Biotropica*, 1-6 (10.1111/j.1744-7429.2010.00736.x)
- NOVOTNY V., BASSET Y., MILLER S.C., DROZD P. & CIZEK L., 2002 Host specialization of leaf-chewing insects in a New Guinea rainforest. *Journal of Animal Ecology*, 71 : 400-412.
- NOVOTNY V., BASSET Y., MILLER S.E., WEIBLEN G.D., BREMER B., CIZEK L. & DROZD P. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature*, 416 : 841-844.
- NOVOTNY V., *et al.* 2010. Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from a tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 79 : 1193-1203.
- ØDEGAARD F. 2006. Host specificity, alpha- and beta-diversity of phytophagous beetles in two tropical forests in Panama. *Biodiversity and Conservation*, 15 : 83-105.
- PHILLIPS O.L., VASQUEZ MARTINEZ R., NUNEZ VARGAS P., LORENZO MONTEAGUDO A., CHUSPE ZANS M.E., GALIANO SANCHEZ W., PENNA CRUZ A., TIMANA M., YLI-HALLA M. & ROSE S., 2003. Efficient plot-based floristic assessment of tropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, 19 : 629-645.
- PRICE P., 2002. Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecol. Res.*, 17 : 241-247.
- RAW A. 1998. The third trophic level of plant defence: neotropical social wasp's use of odours of freshly damaged leaves when hunting. *Revista brasileira de Zoologia*, 15 (4) : 1075-1092.
- SPEIGHT M.R., HUNTER M.D. & WATT A.D. 2008. *Ecology of Insect: Concepts and applications*. Wiley-Blackwell Publication, 602 p.
- STORK N.E., 1993. How many species are there? *Biodiversity and Conservation*, 2 : 215-232.
- TAVAKILIAN G.L., BERKOV A., MEURER-GRIMES B. & MORI S. 1997. Neotropical tree species and their faunas of xylophagous longicorns in French Guiana. *The Botanical Review*, 63 (4) : 303-355.



Callipogon (Orthomegas) pehlkei Lameere, 1904 (Cerambycidae, Prioninae).
Mâle, 95 mm. Piton Rocheux – Armontabo, 22 mars 2009, piège lumineux (SEAG – P.-H. Dalens leg.).
D'après une photo de Stéphane Brûlé.

Annexe 3

Insectes herbivores, innovation des defenses chimiques et évolution de la spécialisation à l'habitat des arbres d'Amazonie



Hemiptera: Membracidae: *Heteronotus* sp.
(Brûlé S[©])

1 **Running Head:** Plant defenses diverge across ecotones

2

3 **Insect herbivores, chemical innovation and the evolution of habitat specialization in**

4 **Amazonian trees**

5

6 Paul V.A. Fine^{1*}, Margaret R. Metz², John Lokvam³, Italo Mesones¹, J. Milagros Ayarza

7 Zuñiga⁴, Greg P.A. Lamarre^{5,6}, Magno Vásquez Pilco⁷ and Christopher Baraloto^{6,8}

8

9

10 ¹Department of Integrative Biology, 1005 Valley Life Sciences Building #3140, University of
11 California, Berkeley, CA 94720-3140; ²Department of Plant Pathology, University of California,
12 Davis, CA, 95616; mrmetz@ucdavis.edu ³Department of Biology, University of Utah, Salt Lake
13 City, UT, 84112; jlokvam@gmail.com, ⁴Departamento de Biología, Universidad Nacional de la
14 Amazonía Peruana, Iquitos, Peru, ⁵ Université Antilles Guyane, UMR Ecologie des Forêts de
15 Guyane, 97310, Kourou, French Guiana, ⁶INRA, UMR Ecologie des Forêts de Guyane, 97310,
16 Kourou, French Guiana, ⁷Departamento Forestal, Universidad Nacional de la Amazonía Peruana,
17 Iquitos, Peru, ⁸Department of Biology, University of Florida, Gainesville, FL 32611.

18

19

20 **Corresponding Author:** Paul V.A. Fine, Department of Integrative Biology, 1005 Valley Life
21 Sciences Bldg. #3140, University of California, Berkeley, CA 94720-3140, USA. Phone +1
22 (510) 642-7690; Fax: (510) 643-6264 email; paulfine@berkeley.edu

23

24 **Abstract**

25 Herbivores are often implicated in the generation of the extraordinarily diverse tropical flora.

26 One hypothesis linking enemies to plant diversification posits that the evolution of novel

27 defenses allows plants to escape their enemies and expand their ranges. When range expansion

28 involves entering a new habitat type, this could accelerate defense evolution if habitats contain

29 different assemblages of herbivores and/or divergent resource availabilities that affect plant

30 defense allocation. We evaluated this hypothesis by investigating two sister habitat specialist

31 ecotypes of *Protium subserratum* (Burseraceae) a common Amazonian tree that occurs in white-

32 sand and terra firme forests. We collected insect herbivores feeding on the plants, assessed

33 whether growth differences between habitats were genetically-based using a reciprocal transplant

34 experiment, and sampled multiple populations of both lineages for defense chemistry. *Protium*

35 *subserratum* plants were attacked mainly by Chrysomelid beetles and Cicadellid hemipterans.

36 The beta-diversity of insect herbivores was extremely high both between habitats and sites of the

37 same habitat type 100-km distant. Populations from terra firme habitats grew significantly faster

38 than white-sand populations; they were taller and produced more leaf area, and had more

39 chlorophyll. White-sand populations expressed more dry weight of secondary compounds and

40 accumulated more flavone glycosides and oxidized terpenes, whereas terra firme populations

41 produced a coumaroylquinic acid that was absent from white-sand populations. We interpret

42 these results as strong evidence that herbivores and resource availability select for divergent

43 types and amounts of defense investment in white-sand and terra firme lineages of *Protium*

44 *subserratum*, which may contribute to habitat-mediated speciation in these trees.

45

46 **Keywords:** ecological speciation, ecotypes, herbivory, natural enemies, plant defense tropical

47 rain forests, white-sand forests

48

Introduction

49 Environmental gradients have been hypothesized to be engines of diversification in tropical
50 ecosystems (Endler 1977; Smith 1997; Moritz 2000). Indeed, habitat specialization by plants
51 across environmental gradients leads to high beta-diversity and greatly contributes to species
52 diversity within regions, especially in tropical forests (Gentry 1986; Tuomisto 2003). Herbivores
53 play an important role in habitat specialization because they can magnify the differences in
54 resource availability across habitats (Janzen 1974; Fine et al. 2004). But little is known about the
55 mechanisms underlying the evolution of habitat specialization and the extent to which herbivores
56 contribute to phenotypic divergence during the speciation process, largely because comparative
57 studies of host plants and their associated herbivores have not been attempted in recently-
58 diverged sister species (Futuyma and Agrawal 2009).

59 The evolutionary interaction between herbivores and their host plants is mediated by the
60 suite of physical and chemical defenses employed by the host plant as well as by adaptations by
61 the herbivore to circumvent or detoxify defenses (Ehrlich and Raven 1964). The type and
62 amount of defense a plant allocates should represent an optimal strategy given the available
63 resources and the abundance and identity of attackers (Herms and Matson 1992). Strong
64 environmental gradients (i.e. contrasting habitats) can therefore influence plant-herbivore
65 interactions in at least two ways. First, the species composition and relative abundance of
66 herbivore communities may turn over among habitats because herbivores are affected by habitat
67 quality, structure, and interactions with predators (Novotny et al. 2005; Singer and Stireman
68 2005; Rodriguez-Castañeda et al. 2010). Second, the impact of herbivory on plant fitness may
69 vary across habitats, especially across gradients in resource availability. For example, given
70 tradeoffs in allocation to growth and defense, the optimal defense allocation would be higher in

71 low-resource habitats and lower in high-resource habitats due to the differential costs of tissue
72 replacement (Janzen 1974; Coley et al. 1985; Fine et al. 2006).

73 A long-standing hypothesis has linked escalation in plant defense that allows escape from
74 insect herbivores to range expansion and speciation (Ehrlich and Raven 1964). Such escalation
75 can include increases in the diversity of defense strategy (novel defense types), increases in the
76 total amount of defense investment, or both (Agrawal et al. 2009). Range expansion, or merely
77 an imperfect match between the distribution of plants and their natural enemies, may confront
78 plants with different herbivore assemblages and/or variation in habitat resources across their
79 range (Thompson 2004). This variation, in turn, may accelerate the evolution of differing
80 defense strategies across habitats. Alternatively, natural enemies may not be major selective
81 agents driving habitat specialization. In this case, we would predict that there would be few
82 qualitative and quantitative defense differences between habitats, especially when diverging
83 lineages of host plants are close together in geographic space and also experience some gene
84 flow across the habitat boundary.

85 White-sand forest habitat islands of the Western Amazon represent an excellent study
86 system to investigate the role of natural enemies and plant defenses in the divergence of tree
87 lineages across environmental gradients. White-sand patches occur immediately adjacent to other
88 terra firme clay and brown sand soils, providing a steep environmental gradient in soil fertility
89 (Ruokolainen and Tuomisto 1998; Fine et al. 2005, 2006). Plant surveys of white-sand and
90 neighboring forest types show strong patterns of specialization and species compositional
91 changes, with many different genera containing habitat-specialist species in both white-sand
92 forests and the neighboring terra firme forests (Fine et al. 2010).

93 In order to study the evolutionary processes involved in habitat specialization and the role
94 of insect herbivores, an ideal study system would include recently-derived sister species, or
95 diverging lineages undergoing incipient speciation in different habitats. One common and
96 diverse tropical tree genus, *Protium* (Burseraceae), includes several species associated with
97 white-sand forests, none of which are each other's closest relatives (Fine et al. 2005). Of these
98 species, *Protium subserratum* Engl. (Engl.) comprises morphologically divergent ecotypes that
99 correspond to white-sand and terra firme habitats, often occurring within meters of one another
100 in a parapatric distribution (Daly and Fine 2011; Fine et al. 2012). Phylogenetic and
101 phylogeographic analyses of twelve populations of *P. subserratum* ecotypes showed that the
102 Peruvian terra firme (brown sand and clay) ecotypes mostly share the exact same haplotypes, and
103 that their common ancestor derives from a clade that includes almost all of the Peruvian white-
104 sand populations (Fig. 1). Although there are consistent morphological differences that
105 characterize the clay and white-sand ecotypes, there is also evidence of limited gene flow (or
106 incomplete lineage sorting) between the two ecotypes (Fine et al. 2012). Thus, white-sand and
107 clay ecotypes of *P. subserratum* are either a recently-diverged sister pair or they represent two
108 lineages that are undergoing incipient speciation. In either case, the system offers an excellent
109 opportunity to compare herbivore communities and phenotypic divergence in the types and
110 amounts of plant defense across gradients in resource availability. We collected insect
111 herbivores, conducted a reciprocal transplant experiment, and analyzed plant defense chemistry
112 from multiple populations of white-sand and clay lineages of this Amazonian tree to answer the
113 following questions: (i) Are there differences in the number or diversity of insect herbivores
114 between habitats? (ii) Do white-sand and terra firme ecotypes differ in their amount of growth
115 and defense investment? (iii) Do white-sand and terra firme ecotypes express qualitatively

116 different chemical defenses? (iv) To what extent do differences in chemical defenses among
117 populations correlate with differences in resource availability and herbivore community
118 composition?

119 **Methods**

120 ***Insect Herbivore Sampling***

121 We sampled insect herbivores from four populations of *Protium subserratum*: two populations
122 were sampled from white-sand forest and terra firme forest at the Centro de Investigación Jenaro
123 Herrera (CIJH), and two populations were sampled from white-sand and terra firme forest in the
124 Allpahuayo-Mishana (AM) National Reserve near Iquitos (Fig. 1). Sampling in each location
125 was undertaken for 12 months between March 2011 and March 2012. In each of the four
126 sampling sites, 33-41 individual saplings (0.7-2.1 m in height) of *P. subserratum* were located
127 and tagged within an area of approximately 1 ha, and initial height and leaf and leaflet number
128 were recorded. Each plant was visited once every 4-7 days during the morning hours, and
129 observed for 2-5 minutes, during which time all herbivores observed feeding on the leaves,
130 stems, or meristems were collected by hand or with an aspirator. Multiple individuals from each
131 morphospecies were often observed feeding on the same plants at the same time, and were
132 counted but not collected. Larvae were collected and reared in the laboratory using fresh leaf
133 material from unmarked *P. subserratum* individuals from the same habitat. In the laboratory, all
134 insect specimens were classified to morphospecies by authors JMAZ and MVP (based on
135 external morphology), then assigned to family and sub-family by author GPAL and to genus
136 level by specialists associated with the amateur entomological society *Société Entomologique*
137 *Antilles-Guyane* (SEAG) based in Cayenne, French Guiana (Table A1). Identification to species
138 level is still in process, and, afterwards, all specimens will be deposited in museums in Peru,

139 France and Berkeley. Herbivores were most commonly found feeding on newly expanding
140 leaves, which were much more prevalent in Jenaro Herrera compared to Iquitos (Table A2).

141 We compared the abundance and composition of the herbivores feeding on plants in terra
142 firme or white sand habitats. First, we used generalized linear models and a negative binomial
143 error structure to compare the number of insects and morphospecies observed per plant and the
144 number of host plants on which morphospecies were collected with crossed predictors of habitat
145 type and sampling site. Second, we used a factorial analysis of variance (McArdle and Anderson
146 2001) to assess whether habitat type, sampling site, or the interaction of the two was a significant
147 determinant of herbivore species composition. The herbivore community matrix was restricted to
148 the 101 plants with ≥ 5 herbivore observations and the 31 insect morphospecies with ≥ 10
149 individuals observed across ≥ 5 unique plants. We then used a 2-dimensional non-metric
150 multidimensional scaling (NMDS) ordination to illustrate the differences in the herbivore fauna
151 at each site. Third, we performed an indicator species analysis (Dufrene and Legendre 1997)
152 that examined the relative abundance of a morphospecies and its relative frequency among the
153 four sampling areas. Finally, we summed insect observations across plants within a site
154 (excluding the 51 morphospecies with single observations) to assess beta-diversity using
155 pairwise Bray-Curtis dissimilarities.

156 ***Reciprocal Transplant Experiment***

157 We located six populations of *Protium subserratum*, including three in white-sand
158 habitats and three in clay and brown-sand habitats (all marked sites from the map in Fig. 1 except
159 the grey circle). From each population, 60-100 *Protium subserratum* seedlings were collected
160 from seedling carpets beneath 4-10 mother trees and placed in small plastic bags filled with soil.
161 The bags were transported by boat to Iquitos and placed in a shaded area in the forest until all

162 populations were ready to be planted. In September 2007, one seedling from each population was
163 planted into 60 experimental plots, half of which were located in a white-sand forest in the AM
164 Reserve near Iquitos, and half in a terra firme clay soil forest 10 km south on the Iquitos-Nauta
165 highway in private land bordering the AM Reserve. Clay and white-sand soils differed
166 significantly in nutrient availability and soil texture, with higher nitrogen, potassium, and % clay
167 content in clay soils and higher phosphorous and % sand in white sand soils (Table A3; soil
168 analyses conducted by the DANR lab, University of California, Davis, <http://anlab.ucdavis.edu/>).
169 Experimental exclosures were 2m X 2m X 2m wooden frames covered with 1mm green mesh
170 nylon netting to exclude herbivores. Controls were identical except only had nylon netting
171 covering the roof. Unfortunately, nylon netting was stolen from both white-sand and clay forest
172 sites several times during the experiment, rendering the comparison of herbivore-excluded to
173 control treatments invalid. Herbivore-exclusion treatment is thus not considered further.

174 We measured meristem height, number of leaves and leaflets, and average leaflet size
175 until July 2009. In June 2010, we collected leaves from 62 seedlings to measure leaf toughness,
176 leaf thickness, and chlorophyll content. On three leaves per individual, leaf chlorophyll content
177 was estimated using three values from a Minolta 210 SPAD 502DL meter (Spectrum
178 Technologies, Illinois, USA). Leaf thickness was measured as the mean of three measurements
179 with a digital micrometer (Mitutoyo Instruments, Singapore). Leaf toughness was measured as
180 the average of three punch tests with a Chatillon penetrometer (Ametek, Florida, USA).

181 We assessed growth rates and defense allocation among white-sand and terra firme
182 populations when grown in a common environment using a linear mixed-effects models with
183 experimental soil type and origin soil type as crossed, fixed, independent variables, initial
184 seedling height as a covariate, and maternal identity nested within population origin as random

185 factors. We examined height growth (cm) through July 2009 using a standard starting point
186 marked in September 2008, leaf area growth (cm²) as the average size of the plant's leaflets
187 multiplied by the difference between leaflet number in July 2009 and at transplant in September
188 2007, and chlorophyll content (µg cm⁻²) derived from SPAD measurements using the calibration
189 equation of Coste et al. (2010) derived for Neotropical trees. We examined differences in defense
190 allocation with leaf toughness or leaf thickness as the dependent variables; predictor variables
191 were the same except that we did not include initial height as a covariate in these models.

192 ***Chemical Methods***

193 All chemical analyses reported here derive from field-collected individuals. Leaves were
194 harvested from 5-9 individuals from each of four populations (N=25 individuals) of *P.*
195 *subserratum* growing near Iquitos and Jenaro Herrera, Peru (Fig. 1). Leaves were kept in bags of
196 silica-gel and dried at room temperature in ziplock bags before shipment to the University of
197 California, Berkeley for immediate analysis of volatiles on GCMS (See Appendix A1 in Digital
198 Online Appendices) and subsequently, to the University of Utah for non-volatile chemistry.

199 In Utah, leaves were further dried at high vacuum (10⁻² Torr) for 24h, then pulverized
200 using a Wig-L-Bug grinder (Dentsply Rinn, Elgin, IL). Ground leaves (100mg) were weighed
201 into 2ml centrifuge tubes and submitted to a polarity-gradient extraction protocol (Appendix
202 A1). This gave four extract fractions (lipids, medium polarity, high polarity and hot-water
203 soluble) as well as the remaining leaf solids (marc). Following removal of solvents and high-
204 vacuum drying, each fraction was weighed. The medium and high polarity fractions, which
205 together represented a majority of the extract mass, were combined and analyzed by HPLC using
206 diode array, evaporative light-scattering and mass detection (see Appendix A1 for details). While
207 flavans and flavones were readily identifiable by their chromatographic and UV/mass

208 spectroscopic properties, two other classes of metabolites were not. One of these consisted of
209 three isomeric quinic acid derivatives, the most abundant being *p*-coumaroylquinic acid
210 (Appendix A1). The second group consisted of a series of compounds having very similar HPLC
211 retention times and UV absorption properties. The most abundant of these was a symmetrically
212 substituted poly-acetyl, dicarboxylic acid derivative of squalene (Lokvam and Fine 2012;
213 Appendix A1). We consider each of these four classes of secondary metabolites to function in
214 the deterrence of insect herbivores either directly or indirectly (see Appendix A1 for references).

215 We compared absolute and qualitative differences in leaf defense. First, we compared
216 the dry mass of leaf defense chemicals in a linear model with soil type and study region as
217 independent variables. Second, we tested whether habitat type, sampling site, or the interaction
218 of the two was a significant determinant of the relative allocation among flavan, flavone, quinic
219 acid derivatives, and oxidized terpenes in each plant using a factorial analysis of variance. We
220 used a 2-dimensional NMDS ordination to illustrate the differences in allocation, overlaying
221 vectors describing the relationship between the ordination space and defense chemical
222 abundances or soil characteristics at each site.

223 *Chemical variation as a function of soil, geography, genetic distance and herbivore fauna*

224 Finally, we examined how variation in leaf chemistry turned over across geographic,
225 genetic, herbivore fauna, and soil type differences using multiple regression on distance matrices
226 (MRM) (Legendre et al. 1994; Lichstein 2007). The MRM analysis is analogous to partial
227 Mantel tests that regress a response matrix against two or more distance matrices, and use
228 permutations to determine the significance of the regression model and the predictor coefficients
229 (Lichstein 2007). Leaf chemistry dissimilarities among 25 individual plants were regressed
230 against four other distance matrices that represent potential drivers of plant chemical divergence.

231 We asked whether similarities among plants in relative allocation to the four chemical classes
232 were correlated to similarities in the herbivore fauna and soil resources experienced by the plant
233 while controlling for the genetic and geographic distance among populations. The predictor
234 matrices included 1) Bray-Curtis dissimilarities of summed insect observations across plants at a
235 site and calculated for all site pairs; 2) site-level Bray-Curtis dissimilarities in soil characteristics
236 using both nutrient availability (e.g. N, P, K) and the percent content of clay, sand and silt; 3)
237 geographic and 4) genetic distances among populations reported in Fine et al. (2012); and 5) a
238 block term to account for the non-independence of insect fauna, soil, distance, and genetic
239 dissimilarities among leaf chemical measurements at the same site.

240 All analyses were conducted in the statistical programming language R version 2.14.1
241 using the *lme4*, *languageR*, *multcomp*, *vegan*, *labdsv* and *ecodist* packages (R Development Core
242 Team 2011).

243 Results

244 Insect herbivore assemblages collected from *P. subserratum* saplings varied significantly in both
245 abundance and species composition across the four sampling locations (Table A1). We observed
246 44% more insects on terra firme population plants than on white-sand plants (Table A2). We
247 collected 115 morphospecies, 77 of which occurred at a single site. Of the observed insects,
248 61% were Chrysomelid beetles and 16% were Cicadellid hemipterans (Table A1). Each of the
249 four locations had a unique group of 8-13 morphospecies that were considered indicator species
250 (*sensu* Dufrene and Legendre 1997) (Fig. 2). In addition to differences among the dominant
251 herbivores, the species composition of the entire herbivore fauna exhibited high beta-diversity
252 among sites and habitats (Fig. 3, Table A4). Differences between sites, habitat types, and their

253 interaction explained 14%, 15% and 11%, respectively, of the variation in herbivore species
254 composition among the four sampling locations (Table A5).

255 Growth strategies by terra firme and white-sand populations were significantly different
256 (Fig. 4). All plants had more rapid growth in clay soils than in white-sand soils. However, these
257 differences were not simply due to phenotypic plasticity. Terra firme populations exhibited
258 significantly greater height and leaf growth and allocated more to chlorophyll production than
259 white-sand populations in both soil types, demonstrating that different growth strategies have a
260 genetic basis (Fig. 4, Table A6). We also used the reciprocal transplant experiment to assess
261 putative physical defense traits among populations. We found that leaf thickness and leaf
262 toughness did not show a significant effect of lineage, but instead exhibited significant variation
263 related to soil type, indicating that these traits were plastic at the seedling stage (Table A7). By
264 contrast, leaf pubescence was not plastic, and was observed only on white-sand populations,
265 planted into both soil types.

266 White-sand and terra firme populations exhibited strong differences in their amount and
267 composition of leaf secondary metabolites. Total secondary metabolite production was
268 significantly greater in field collections from white-sand populations (0.29 ± 0.04 g/g dw)
269 compared to terra firme populations (0.19 ± 0.01 g/g dw) (Table A7).

270 Gas chromatography analyses of leaves showed that, unlike most members of the family
271 Burseraceae, *P. subserratum* does not yield measureable amounts of monoterpenes and only
272 trace amounts of sesquiterpenes (Appendix A1). Nevertheless, four classes of constitutive leaf
273 defenses were identified in the populations of *P. subserratum*: flavans, flavones, quinic acid
274 derivatives and oxidized terpenes. The first consisted of flavan-3-ols, specifically (epi)catechin
275 monomers and polymers (hereafter, “flavan”) and represented 80-90% of the mass of

299 Papua New Guinea lowland forest. However, when sampling across an elevational gradient,
300 Novotny et al. (2005) found strong differences in herbivore assemblages in three widespread
301 species of *Ficus*: each tree species had a different dominant lepidopteran herbivore species in the
302 lowlands compared to montane habitats. Similar results of high beta-diversity across elevational
303 habitats have been reported in lepidopteran herbivores specialized on *Piper* (Rodríguez-
304 Castañeda et al. 2010). We also found that insect herbivores showed high beta-diversity patterns
305 across different habitat types (Fig. 3). Moreover, we found significantly more insects feeding on
306 terra firme plants than white-sand plants, correlating with the large differences in resource
307 availability between the habitat types. Taken together, these results suggest that there exists
308 substantial variation in diversity and abundance of insect herbivores across white-sand and terra
309 firme habitats.

310 Unlike Novotny et al. (2007), we found extremely high turnover with geographic distance
311 (Table A4). This may result from the fact that Jenaro Herrera and Iquitos are found on opposite
312 sides of the Amazon River, which is known to be a major biogeographic barrier for birds
313 (Cracraft 1985, Álvarez et al. in press). Large differences in leaf production between Jenaro
314 Herrera and Iquitos (Table A2) could also play a role. Different assemblages of herbivores are
315 known to feed on mature versus expanding leaves (Novotny et al. 2003), which could explain the
316 surprisingly high turnover in insect communities between locations. Increased sampling of plants
317 producing new leaves in additional geographic locations on both sides of the Amazon river will
318 be needed to understand the controls of the beta-diversity of the *P. subserratum* insect herbivore
319 community.

320 ***Divergence in Plant Defense Strategies***

321 Secondary compounds constitute 20-30% of the dry weight of leaf tissue in *P.*
322 *subserratum*, suggesting that anti-herbivore chemical defense is an important energetic
323 investment, especially for white-sand ecotypes. Consistent with the growth-defense tradeoff
324 hypothesis (Coley et al. 1985), we found higher growth rates and lower defense allocation in
325 terra firme populations and lower growth rates and higher defense allocation in white-sand
326 populations. The existence of this tradeoff has been well-supported by many different temperate
327 and tropical studies looking at allocation to growth and defense in plants adapted to different
328 light and nutrient availabilities, both within species (Herms and Mattson 1992, Agrawal et al.
329 2012; but see Woods et al. 2012), in interspecific comparisons (Herms and Mattson 1992; Fine et
330 al. 2006; Endara and Coley 2011), and within clades (Agrawal et al. 2009).

331 *Protium subserratum* ecotypes also exhibited significant differences in the types of
332 secondary metabolites they expressed, with terra firme plants containing quinic acids that were
333 absent in white-sand plants, which in turn, produced significantly more flavones and oxidized
334 terpenes (Fig. 5). All of the four defense compound classes that were present (flavans, flavones,
335 oxidized terpenes and quinic acids) have been associated with deterring insect herbivores and/or
336 parasitoid signaling (see Appendix A1). It is well known that plant defense exhibits substantial
337 variation within populations of a single species (Whitham et al. 2006) as well as among closely-
338 related species (Becerra 1997; Kursar et al. 2009). However, while a few studies have
339 investigated how variation within a species correlates with geographic distance (Macedo and
340 Langenheim 1989; Woods et al. 2012) or with differences in biotic interactions (Janzen 1975),
341 we know of no other study that has compared populations of sister species' chemical defenses
342 across an environmental or habitat gradient.

343 Similarities among individual plants in their allocation to different types of leaf defense
344 chemicals were most strongly and positively correlated with differences in insect herbivores and
345 soil resource availability among the locations those plants inhabited, even while accounting for
346 the genetic and geographic distances among the plant populations (Table 1). This is an
347 interesting result given the strong possibility of current (or recent) gene flow between ecotypes,
348 and is consistent with strong selection by herbivores. Alternatively, we cannot rule out that the
349 qualitative and quantitative differences we report in defense chemistry from field-collected
350 plants in the two habitats reflect phenotypic plasticity in secondary metabolite chemistry in the
351 two ecotypes rather than genetically-based traits under selection by natural enemies. Herbivores
352 could thus be interpreted as reinforcing phenotypic differences between ecotypes rather than
353 driving selection for different defense strategies. For example, Dyer et al. (2004) found that
354 fertilization of experimental *Piper* plants in addition to manipulation of the presence of ant
355 symbionts resulted in significant changes in their N-based defenses. Such plasticity in this group
356 has been hypothesized to interact with environmental gradients, influencing speciation in
357 specialist herbivores (Wilson et al. 2012).

358 Unlike *Piper*, however, *P. subserratum* does not produce N-based defenses, and this fact
359 may limit the amount of phenotypic plasticity in defenses in populations found across the strong
360 nitrogen availability gradient found in white-sand and terra firme forests. Moreover, Fine et al.
361 (2006) measured physical and chemical defenses of seedlings of the white-sand ecotype of
362 *Protium subserratum* transplanted in clay and white sand and found no significant effect of soil
363 type, consistent with the hypothesis that defense traits in this taxon are genetically-based and not
364 plastic responses to resource availability. In fact, none of the eight *Protium* species included in
365 the reciprocal experiment demonstrated significant quantitative differences in phenolic or terpene

366 allocation when transplanted in the contrasting soil type (Fine et al. 2006). Here, while we found
367 some evidence in our reciprocal transplant for plasticity in leaf toughness (Appendix 1A), several
368 other traits (growth rate, chlorophyll and leaf pubescence) were not consistent with phenotypic
369 plasticity. Whether plastic or genetically-based, chemical divergence in these two ecotypes
370 represents important phenotypic differences that can influence specialization by natural enemies.
371 For example, host-specialist insects appear to have undergone small-scale radiations within
372 phenotypically-plastic host plant species that occur in different environments (Wilson et al.
373 2012). Over time, variation in coevolutionary interactions among plants and their specialist
374 enemies across the geographic mosaic should lead to diversification in both host plants and their
375 enemies (Ehrlich and Raven 1964, Thompson 2004).

376 ***Historical Biogeography and Ecological Speciation***

377 *Protium subserratum* occurs in rain forests across northern South America. Phylogenetic and
378 phylogeographic analyses of twelve populations from throughout its range found that western
379 Amazonian terra firme populations contain very little haplotype diversity (consistent with recent
380 population expansion) and are derived from a clade of white-sand populations (Fine et al. 2012).
381 This is in agreement with the geological history of these two habitats. White-sand forests are
382 older than the clays and brown sands of Andean origin that were laid down in Western Amazonia
383 during the Miocene (Hoorn 1993). Integrating the results from our chemistry analyses into the
384 historical and biogeographical context of this clade, we speculate that terra firme populations
385 have increased their allocation to growth in the more nutrient-rich Andean-derived sediments,
386 and, in the process, reduced allocation to leaf flavones and oxidized terpenes. In addition, terra
387 firme populations appear to have shifted to initiate production of quinic acid derivatives, which

388 may be giving them protection against terra firme-specific enemies, or may be more easily
389 synthesized in high-resource soils.

390 There are currently no geographic barriers between white-sand forests and the terra firme
391 forests that surround them, making it possible that these two ecotypes have undergone
392 divergence without allopatry. Parapatric speciation across adjacent habitats is theoretically
393 possible provided that intermediate phenotypes are at a significant selective disadvantage in both
394 habitats (Endler 1977). Several studies on tropical vertebrate species whose geographic
395 distribution spans environmental gradients have found support for habitat-mediated selection and
396 morphological divergence in the face of gene flow (Smith et al. 1997, Ogden and Thorpe 2002).
397 Comparatively few studies of ecological speciation have been conducted on plants, and no
398 studies have investigated the proximate mechanisms. For example, Savolainen et al. (2006)
399 reported sister species of palms that have diverged parapatrically across an environmental
400 gradient on a small tropical island, but they did not investigate the selective forces causing
401 phenotypic divergence.

402 In this study, we find that both the types and amounts of defense chemistry diverge across
403 white-sand and terra firme ecotypes. The next step will be to identify F1 hybrid individuals from
404 white-sand and terra firme populations in order to conduct manipulative experiments with habitat
405 specialist herbivores. These experiments will allow assessment of the fitness of phenotypes with
406 “intermediate” defense allocation and/or the “wrong” composition of flavones, oxidized
407 terpenes, and quinic acids in a direct test of Endler’s (1977) gradient hypothesis.

408 Leaving aside the question of whether divergence has occurred in these ecotypes in
409 parapatry or allopatry, we believe that the differences in defense strategy we find agree with a
410 growing consensus that plant defense traits are involved in diversification (Becerra et al. 2009;

411 Kursar et al. 2009; Wilson et al. 2012). For example, Agrawal et al. (2009) found that defense
412 traits showed significant correlations with diversification in the *Asclepias* clade, while several
413 traits unrelated to defense did not. Moreover, defense traits, because of the allocation tradeoff
414 with growth, have been cited as an example of “two-dimensional incompatibility selection” that
415 may accelerate the diversification process (Artzy-Randrup and Kondrashov 2006).

416 **Conclusions**

417 Populations of white-sand and terra firme ecotypes of *Protium subserratum* were attacked by
418 herbivore assemblages differing in both abundance and species composition, exhibited
419 significant differences in growth and defense allocation, and expressed qualitatively different
420 secondary compounds. That these phenotypic differences occur in populations involved in
421 incipient (or recent) speciation is consistent with the hypothesis that herbivores interact with
422 environmental gradients to promote the evolution of habitat specialization in plants.

423 Environmental heterogeneity features prominently in terrestrial ecosystems throughout
424 the globe, and sharp differences in resource availability and in insect herbivore assemblages
425 likely occur across habitats in many regions. However, the tropics contain much higher herbivore
426 diversity and abundance than temperate ecosystems (Erwin 1982; Coley and Barone 1996). The
427 interaction between herbivores and environmental gradients thus may promote more habitat
428 specialization at low latitudes, thereby increasing the rate of speciation (Schemske et al. 2009;
429 Wilson et al. 2012), and contributing to the extraordinarily high species richness of tropical
430 forests.

431 **Acknowledgements**

432 We thank the Ministry of the Interior of Peru for providing research and export permits. We
433 thank the Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP) for institutional and

434 logistical support. Funding was provided by a collaborative National Science Foundation grant
435 DEB-0743800/ 0743328/0743103 to PVAf, JL and CB and a Faculty Research Grant from the
436 UC Berkeley Committee on Research. The authors wish to thank Julio Sanchez for help with
437 fieldwork, Clinton Cleveland and Jennifer Jacobs for lab assistance, Lissy Coley and Tom
438 Kursar for advice and logistical help in the laboratory, and Erica Rosenblum, David Wake, and
439 Brody Sandel for comments on previous versions of this manuscript.

440 **References**

- 441 Agrawal, A.A., A.P. Hastings, M.T. Johnson, J.L. Maron, and J-P. Salminen. Insect
442 herbivores drive real-time ecological and evolutionary change in plant populations.
443 Science 338: 113-116.
- 444 Agrawal, A.A., J.-P. Salminen, and M. Fishbein. 2009. Phylogenetic trends in phenolic
445 metabolism of milkweeds (*Asclepias*):evidence for escalation. Evolution 63: 663–673.
- 446 Álvarez Alonso, J., M. R. Metz, and P. V. A. Fine. IN PRESS. Habitat specialization by birds
447 in western Amazonian White-sand forests. Biotropica.
- 448 Artzy-Randrup, Y. and A.S Kondrashov. 2006. Sympatric speciation under incompatibility
449 selection. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 103: 11619–11624.
- 450 Becerra, J.X. 1997. Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. Science
451 276: 253–256.
- 452 Becerra, J.X., K. Noge. and D.L. Venable. 2009. Macroevolutionary chemical escalation in
453 an ancient plant-herbivore arms race. Proceedings of the National Academy of Sciences
454 USA 106: 18062–18066.
- 455 Coley, P.D. and J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. Annual
456 Reviews of Ecology and Systematics 27: 305-335.

457 Coley, P.D., J.P. Bryant, and F.S. Chapin. 1985. Resource availability and plant antiherbivore
458 defense. *Science* 230: 895–899.

459 Coste S, et al. (2010). Assessing foliar chlorophyll contents with the SPAD-502 chlorophyll
460 meter: a calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana.
461 *Annals of Forest Science* 67: 607e (6 pages).

462 Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South
463 American avifauna: Areas of endemism. *Ornithological Monographs* 36: 49–84.

464 Daly, D.C. and P.V.A Fine. 2011. A new Amazonian section of *Protium* (Burseraceae)
465 including both edaphic specialist and generalist taxa. *Studies in Neotropical Burseraceae*
466 XVI. *Systematic Botany* 36: 939–949.

467 Dufrene, M. and P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for
468 a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.

469 Dyer, L.A., C. D. Dodson, D. K. Letourneau, M.A. Tobler, A. Hsu, and J.O.
470 Stireman III. 2004. Ecological causes and consequences of variation in defensive
471 chemistry of a neotropical shrub. *Ecology* 85: 2795-2803.

472 Endler, J.A. 1977. *Geographic variation, speciation, and clines*. Princeton University Press.

473 Ehrlich, P.R. and P.H. Raven. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution*
474 18: 586–608.

475 Endara, M.J. and P. D. Coley. 2011. The resource availability hypothesis revisited: a meta-
476 analysis. *Functional Ecology* 25: 389-398.

477 Erwin, T.L. 1982. Tropical forests, their richness in Coleoptera and other arthropod species.
478 *Coleopterists Bulletin* 36: 74–75.

479 Fine, P.V.A., I. Mesones, and P. D. Coley. 2004. Herbivores promote habitat specialization

480 by trees in Amazonian forests. *Science* 305: 663-665.

481 Fine, P. V. A., Z. J. Miller, I. Mesones, S. Irazuzta, H. M. Appel, I. Stevens, I. Saaksjarvi, J.
482 C. Schultz, and P. D. Coley. 2006. The growth-defense tradeoff and habitat specialization
483 by plants in Amazonian forests. *Ecology* 87:S1150-S1162.

484 Fine, P. V. A., D. C. Daly, G. V. Munoz, I. Mesones, and K. M. Cameron. 2005. The
485 contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees
486 in the western Amazon. *Evolution* 59:1464-1478.

487 Fine, P. V. A., R. Garcia-Villacorta, N. Pitman, I. Mesones, and S. W. Kembel. 2010. A
488 floristic study of the white sand forests of Peru. *Annals of the Missouri Botanical Garden*
489 97:283-305.

490 Fine, P.V.A., F. Zapata, D. C. Daly, I. Mesones, T. M. Misiewicz, H. F. Cooper, and C.E.A
491 Barbosa. 2012. The importance of environmental heterogeneity and spatial distance in
492 generating phylogeographic structure in edaphic specialist and generalist tree species of
493 *Protium* (Burseraceae) across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*.

494 Futuyma, D.J. and A. A. Agrawal. 2009. Macroevolution and the biological
495 diversity of plants and herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*
496 USA 106: 18054–18061.

497 Gentry, A.H. 1986. Endemism in tropical versus temperate plant communities. Pages 153-
498 181 in M. Soulé, editor, *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*
499 Sinauer, Sunderland, MA.

500 Herms, D.A. and W.J. Mattson, W.J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend.
501 *Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.

502 Hoorn, C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene

503 depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study.
504 Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 105: 267–309.

505 Janzen, D.H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the
506 Dipterocarpaceae. Biotropica 6: 69-103.

507 Janzen, D.H. 1975. Behavior of *Hymenaea courbaril* when its predispersal seed predator is
508 absent. Science 189: 145-147.

509 Kursar, T.A., *et al.* 2009. The evolution of antiherbivore defenses and their contribution to
510 species coexistence in the tropical tree genus *Inga*. Proceedings of the National Academy
511 of Sciences USA 106: 18073–18078.

512 Legendre, P., F. Lapointe, and P. Casgrain. 1994. Modeling brain evolution from behavior: A
513 permutational regression approach. Evolution 48: 1487-1499.

514 Lichstein, J. 2007. Multiple regression on distance matrices: A multivariate spatial analysis
515 tool. Plant Ecology. 188: 117-131.

516 Lokvam, J. and P. V. A. Fine. 2012. An oxidized squalene derivative from *Protium*
517 *subserratum* (Engl.) Engl. growing in Peru. Molecules 17: 7451-7457

518 Macedo, C.A. and J. Langenheim. 1989. Intra and interplant leaf sesquiterpene variability in
519 *Copaifera langsdorfii*: relation to microlepidopteran herbivory. Biochemical Systematics
520 and Ecology 17: 551-557.

521 McArdle, B.H. and M.J. Anderson. 2001. Fitting multivariate models to community data: a
522 comment on distance-based redundancy analysis. Ecology 82: 290–297.

523 Moritz, C., J. Patton, C. Schneider, and T. B. Smith. 2000. Diversification of rainforest
524 faunas: an integrated molecular approach. Annual Review of Ecology and Systematics
525 31: 533–563.

526 Novotny, V., Basset, Y. and Kitching, R.L. (2003). Herbivore assemblages and their food
527 resources. Pages 40-56 in Y. Basset, V. Novotny, S.E. Miller, and R. L. Kitching,
528 editors, *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-temporal Dynamics and Resource Use in*
529 *the Canopy*. Cambridge University Press, Cambridge.

530 Novotny, V., *et al.* 2005. An altitudinal comparison of caterpillar (Lepidoptera) assemblages
531 on *Ficus* trees in Papua New Guinea. *Journal of Biogeography* 32: 1303-1314.

532 Novotny, V., *et al.* 2007. Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature*
533 448: 692–697.

534 Ogden, R. and R. S. Thorpe. 2002. Molecular evidence for ecological speciation in tropical
535 habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 13612-13615.

536 R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical
537 computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-
538 0, Available at: <http://www.R-project.org/>.

539 Rodriguez-Castañeda, G., *et al.* 2010. Tropical forests are not flat: how mountains affect
540 herbivore diversity. *Ecology Letters* 13: 1348–1357.

541 Ruokolainen, K. and H. Tuomisto. 1998. Vegetación de la zona de Iquitos. Pages 253-368 in
542 R. Kalliola and S. Flores Paitan, editors, *Geoecología y desarrollo Amazonico: estudio*
543 *integrado en la zona de Iquitos, Peru*. Univ. of Turku Press, Turku, Finland.

544 Savolainen, V., *et al.* 2006. Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *Nature* 441:
545 210–213.

546 Schemske, D.W., G. Mittelbach, H. Cornell, J. Sobel, and K. Roy. 2009. Is there a latitudinal
547 gradient in the importance of biotic interactions? *Annual Review of Ecology and*
548 *Systematics* 40: 245–269.

549 Singer, M.S. and J. O. Stireman. 2005. The tri-trophic niche concept and adaptive radiation of
550 phytophagous insects. *Ecology Letters* 8: 1247–1255.

551 Smith, T.B., R. K. Wayne, D. Girman,,and M. W. Bruford. 1997. A role for ecotones in
552 generating rainforest biodiversity. *Science* 276: 1855-1857.

553 Thompson, J.N. 1994. *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago.

554 Tuomisto, H. *et al.* 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western
555 Amazonian forests. *Science* 299: 241-244.

556 Whitham, T.G. *et al.* 2006. A framework for community and ecosystem genetics: From genes
557 to ecosystems. *Nature Reviews Genetics* 7: 510-523.

558 Wilson J.S., *et al.* 2012. Host conservatism, host shifts and diversification across three trophic
559 levels in two Neotropical forests. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 532-546.

560 Woods E.C., A. P. Hastings, N.E. Turley, S. B. Heard, and A. A. Agrawal. 2012. Adaptive
561 geographical clines in the growth and defense of a native plant. *Ecological Monographs*
562 82: 149–168.

563 **DIGITAL ONLINE APPENDICES**

564

565 **Appendix A1:** Detailed Chemistry Methods and Results; **Table A1:** Insect herbivore
566 morphospecies by site; **Table A2:** Abundance and host plant distribution of herbivore
567 morphospecies; **Table A3:** Soil variables from reciprocal transplant experiment; **Table A4:**
568 Bray-Curtis dissimilarities in insect herbivore assemblages and host plant allocation to secondary
569 defenses; **Table A5:** Variation in herbivore communities and relative abundance of secondary
570 metabolites; **Table A6:** Growth allocation results from reciprocal transplant experiment; **Table**
571 **A7:** Ecotype measurements of leaf size and physical and chemical defense traits; **Figure A1:**
572 Planar structures of *p*-coumaroylquinic acid and 1-carboxy-14,15 diacetyl-squalene.

573
574
575
576
577
578
579
580
581
582
583
584
585
586
587
588
589
590
591
592
593
594
595

TABLES

Table 1: Turnover in chemical defense similarity with differences in habitat resources and insect assemblages after accounting for geographic and genetic distance. Results of a multiple regression on matrices (MRM) analysis with the dependent variable matrix being the pairwise differences among plants in the relative abundance of four leaf defense classes. These included 25 *P. subserratum* plants from clay and white sand soils at Iquitos and Jenaro Herrera (or 300 pairwise dissimilarities). Independent predictor variable matrices consisted of site-level pairwise dissimilarities in insect herbivore fauna and soil resource availability (Table A4) and geographic or genetic distances among plant populations (Fine et al. 2012). A block-level term was included to account for the non-independence of site-level predictors among plants at the same site. $R^2=0.52$, $p=0.001$.

	Estimate	P-value
Intercept	0.373	0.665
Insects	2.813	0.001
Soil	1.481	0.001
Distance	-0.007	0.001
Genetic	-0.399	0.001
Block	-1.203	0.001

596 **FIGURE LEGENDS**

597

598 **Figure 1. Study system.** A Bayesian phylogeny based on three nuclear genes of *Protium*
599 *subserratum* populations from Fine et al. (2012) showing white-sand ecotypes (white circles,
600 triangles and squares) from Peru, terra firme ecotypes (gray circles, triangles and squares) from
601 Peru and terra firme ecotypes from Manaus Brazil (indicated with “M”). Populations from
602 Guyana (terra firme habitats) are indicated with “G,” and those from French Guiana (terra firme
603 habitats) are indicated with “F.” Posterior probabilities $>.95$ are shown. The sister taxa of *P.*
604 *subserratum* included are from a phylogeny based on five chloroplast and nuclear genes (Daly
605 and Fine 2011). The map highlights the area of study in Loreto, Peru, and the shaded and white
606 shapes indicate sampling site locations, which also code the geographical locations of the tips on
607 the population-level phylogeny.

608

609 **Figure 2. Insect herbivore faunas.** Insect morphospecies abundances, distributions, and
610 indicator species values for samples collected on *P. subserratum* plants in white sand or terra
611 firme habitats at Iquitos and Jenaro Herrera . Species are graphed according to the total number
612 of insects observed (x-axis) and the number of unique plants at a site from which the
613 morphospecies was collected (y-axis). Points are scaled according to the indicator species value
614 for the site, and morphospecies with an indicator species value ≥ 0.25 are listed by name. The
615 color of the point corresponds to the insect order. Photos of the most common insects per
616 location are included in each panel.

617

618 **Figure 3. Turnover in insect herbivore communities with habitat and distance.** Results of an
619 NMDS ordination of herbivore assemblages from 101 plants in white-sand and terra firme

620 habitats at the Iquitos and Jenaro Herrera sites. Herbivore abundance data was restricted to the
621 31 insect morphospecies with ≥ 10 individuals observed across ≥ 5 unique plants. NMDS
622 stress=0.20.

623

624 **Figure 4. Growth strategies differ between lineages.** Allocation to growth by plants from
625 populations of terra firme and white-sand ecotypes planted in a reciprocal transplant into both
626 soil types. Growth was measured by (a) growth in plant height, (b) growth in plant leaf area, and
627 (c) SPAD measurements of chlorophyll content in the leaves for plants. Bars are means ± 1 std.
628 error, averaged across populations and maternal identities. The number of plants in each
629 treatment is given below the bars.

630

631 **Figure 5. Defense strategies differ between lineages.** (a) The relative abundance (% of total 60
632 + 100% MeOH fractions) of four chemical defense compound classes from terra firme or white-
633 sand ecotypes at Iquitos and Jenaro Herrera. Bars are means ± 1 std. error with sample sizes
634 below. (b) An NMDS ordination of relative allocation of four defense classes in leaves from
635 plants in both ecotypes with vectors indicating the direction of maximal correlation with
636 increasing abundance of chemical components. Site-level soil nutrient and texture characteristics
637 are overlaid with arrows pointing in direction of maximum correlation with available nitrogen
638 and percent clay or sand content.

639

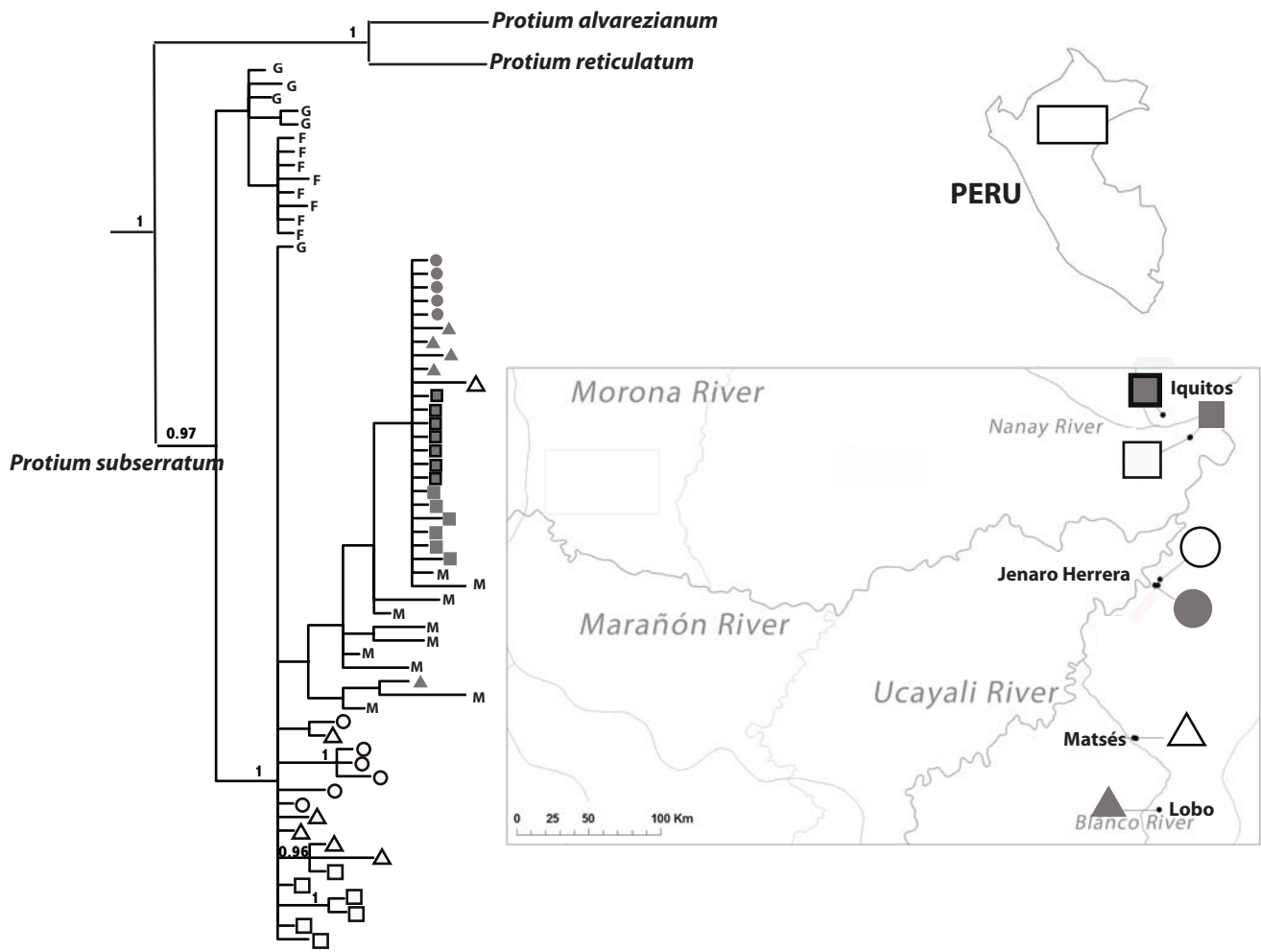


Figure 1. Study system.

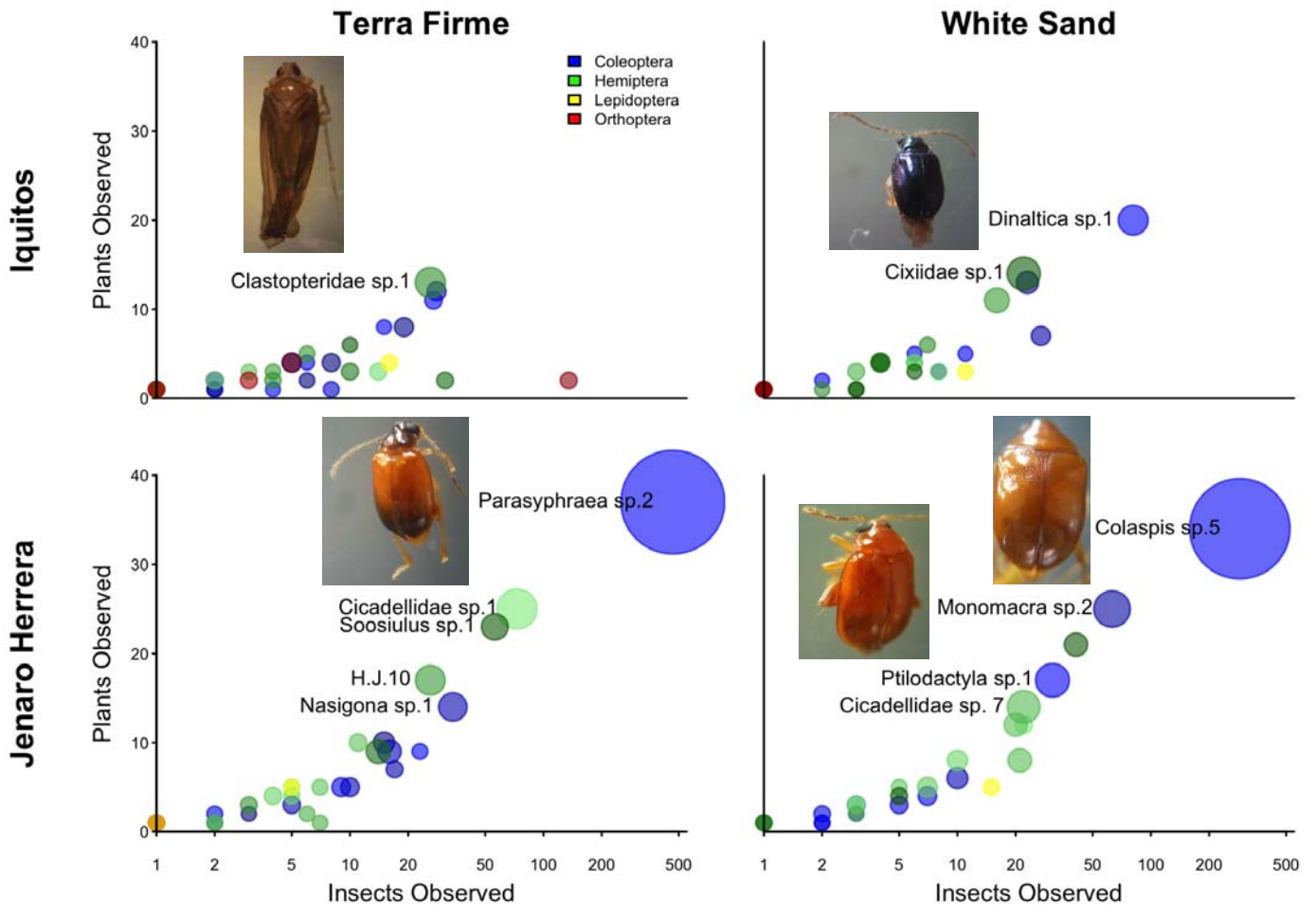


Figure 2. Insect herbivore faunas.

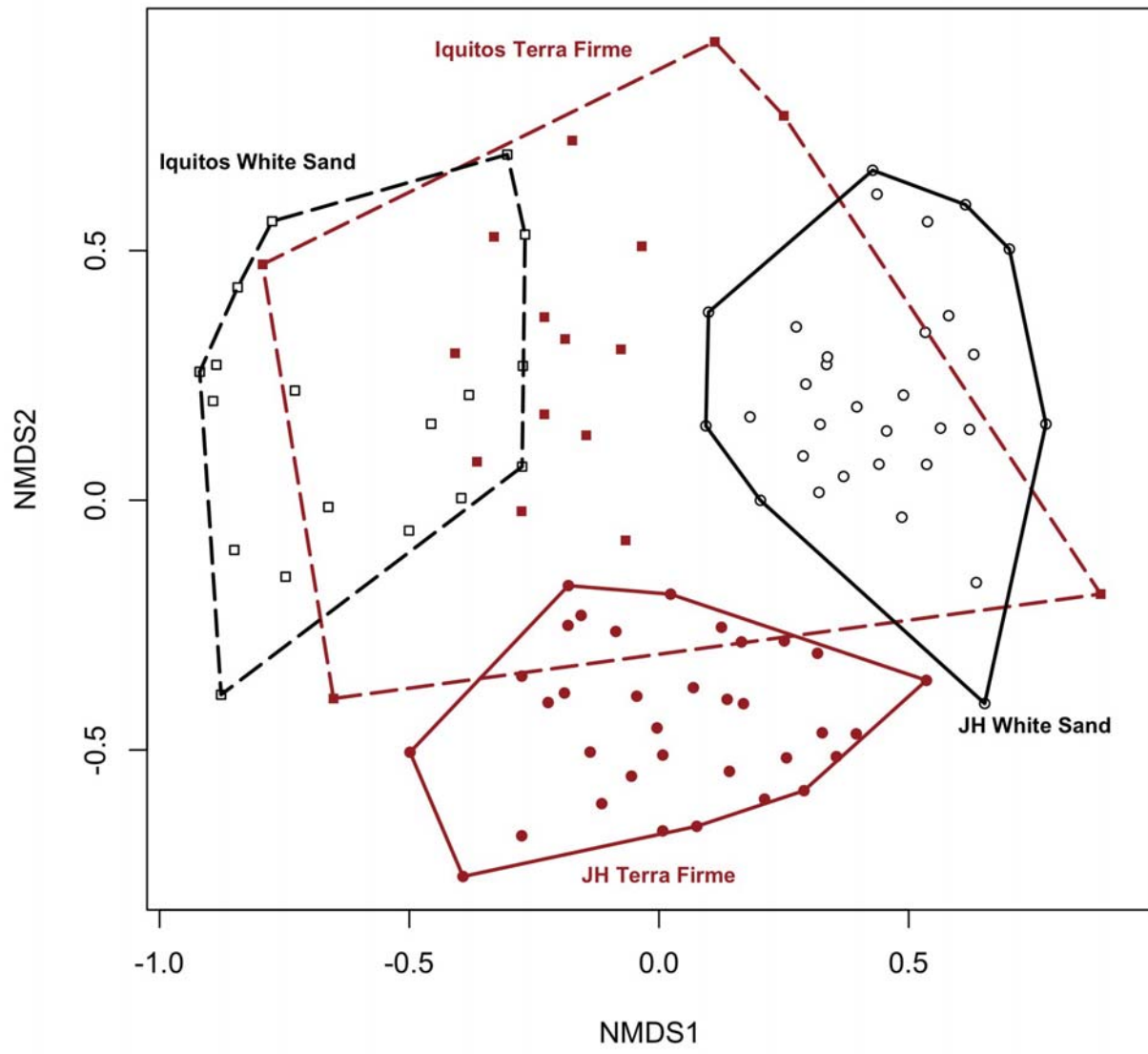


Figure 3. *Turnover in insect herbivore communities with habitat and distance.*

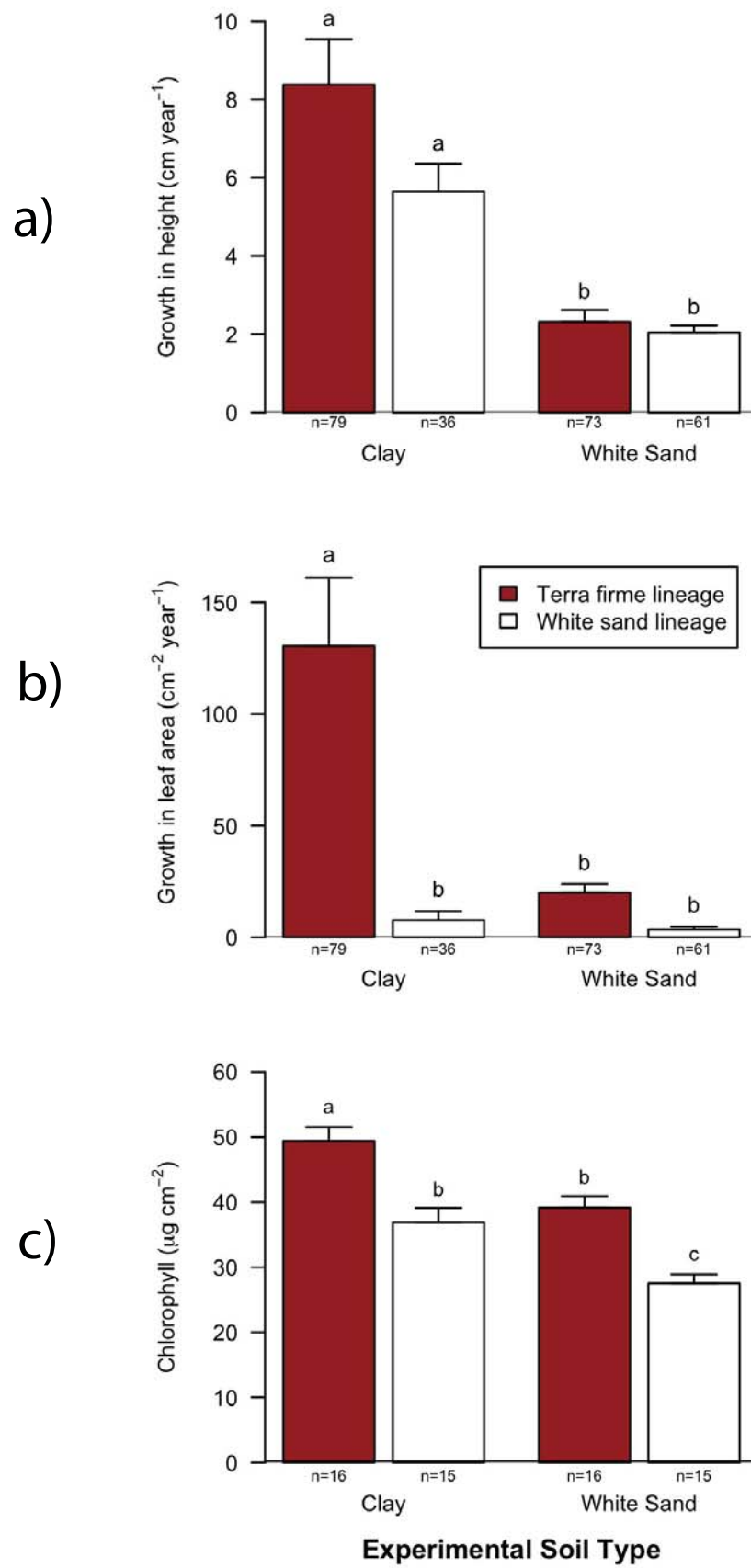


Figure 4. *Growth strategies differ between lineages.*

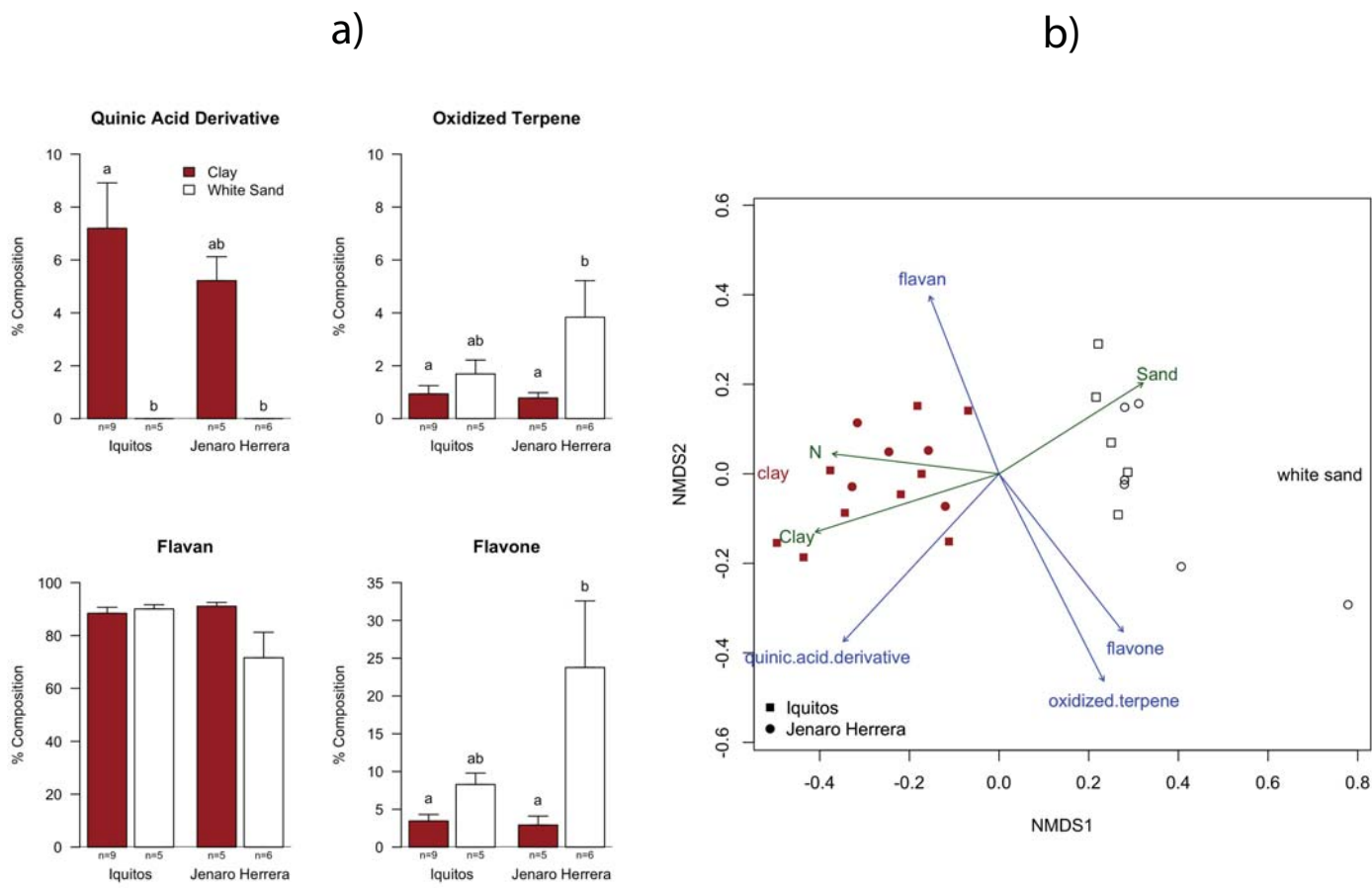


Figure 5. Defense strategies differ between ecotypes.

XI - Bibliographie

- Achard, F., Eva, H. D. Stibig, H. J. Mayaux, P., Gallego, J. Richards, T. and Malingreau, J. P. 2002. Determination of Deforestation Rates of the World's Humid Tropical Forests. *Science*, **297**, 999-1002.
- Agrawal, A. A. and Fishbein, M. 2006. Plant defense syndromes. *Ecology*, **87**, S132-S149.
- Agrawal, A. A., Fishbein, M., Halitschke, R., Hastings, A. P., Rabosky, D. L. and Rasmann, S. 2009. Evidence for adaptive radiation from a phylogenetic study of plant defenses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 18067-18072.
- Aide, T. M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature*, **336**, 574-575.
- Aide, T. M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology*, **74**, 455-466.
- Asner, G. P., Loarie, S. R. and Heyder, U. 2010. Combined effects of climate and land-use change on the future of humid tropical forests. *Conservation Letters*, **3**, 395-403.
- Augspurger, C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit-set of 6 Neotropical shrubs. *Biotropica*, **15**, 257-267.
- Augspurger, C. K. and Kelly, C. K. 1984. Pathogen Mortality of Tropical Tree Seedlings - Experimental Studies of the Effects of Dispersal Distance, Seedling Density, and Light Conditions. *Oecologia*, **61**, 211-217.
- Baraloto, C., Molto, Q., Rabaud, S., Hérault, B., Valencia, R., Blanc, L. Fine, P. V. A. and Thompson, J. 2012. Rapid simultaneous estimation of aboveground biomass and tree diversity across Neotropical forests: A comparison of field inventory methods. *Biotropica*. In press.
- Baraloto, C., Morneau, F., Bonal, D., Blanc, L. and Ferry, B. 2007. Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four Neotropical tree genera. *Ecology*, **88**, 478-489.
- Baraloto, C., Rabaud, S., Molto, Q., Blanc, L., Fortunel, C., Hérault, B., Davila, N., Mesones, I., Rios, M., Valderrama, E. and Fine, P. V. A. 2011. Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Global Change Biology*, **17**, 2677-2688.
- Basset, Y. and Novotny, V., 1999. Species richness of insect herbivore communities on Ficus in Papua New Guinea. *Biological Journal of the Linnean Society*, **67**, 477-499.
- Basset, Y., Samuelson, G. A., Allison, A. and Miller, S. E. 1996. How many species of host-specific insects feed on a species of tropical tree? *Biological Journal of the Linnean Society*, **59**, 201-216.
- Becerra, J. X. 1997. Insects on plants: macro evolutionary chemical trends in host use. *Science*, **276**, 253-256.
- Becerra, J. X. 2003. Synchronous coadaptation in an ancient case of herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100**(22), 12804-12807.
- Becerra, J. X. 2007. The Impact of Herbivore-Plant Coevolution on Plant Community Structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 7483-7488.
- Beck, J. and Chey, V. K. 2006. Are rank-abundance distributions a useful tool of assemblage discrimination in tropical moths? *Acta Zoologica Sinica*, **52**, 1148-1154.

- Beck, J. and Kitching, I. J. 2007. Estimating regional species richness of tropical insects from museum data: a comparison of a geography-based and sample-based method. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 672-681.
- Begon, M., Townsend, C. R., and Harper, J. H. 2006. Ecology. From Individuals to Ecosystems. Fourth Edition. Blackwell Publishing.
- Berenbaum, M. R. 2001. Plant-herbivore interactions. In: (C. W. Fox, D. A. Roff, and D. J. Fairbairn, Eds). *Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies*. Oxford University Press. pp. 303-314.
- Bernays, E. A. and Chapman, R. F. 1994. Host-plant selection by phytophagous insects. *Contemporary topics in entomology*. Chapman & Hall press, New York. 352 pages.
- Bernays, E. A. and Janzen, D. 1988. Saturniid and Sphingid caterpillars: two ways to eat leaves. *Ecology*, **69**, 1153-1160.
- Bixenmann, R. J., Coley, P. H. and Kursar, T. A. 2012. Developmental Changes in Direct and Indirect Defenses in the Young Leaves of the Neotropical Tree Genus *Inga* (Fabaceae). *Biotropica*, **0**(0), 1-10.
- Bonal, D., Bosc, A., Ponton, S., Goret, J. Y., Burban, B., Gross, P., Bonnefond, J. M., Elbers, J. A. N., Longdoz, B., Epron, D., Guehl, J. M. and Granier, A. 2008. Impact of severe dry season on net ecosystem exchange in the Neotropical rainforest of French Guiana. *Global Change Biology*, **14**, 1917-1933.
- Brehm, G. and Fielder, K. 2003. Faunal composition of geometrid moths changes with altitude in an Andean montane rainforest. *Journal of biogeography*, **30**, 431-440.
- Cavender-Bares, J. M., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. and Kembel, S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**, 693-715.
- Chave, J., 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 241-253.
- Coley, P. D. 1986. Costs and benefits of defense by tannins in a Neotropical tree. *Oecologia*, **70**, 238-241.
- Coley, P. D. 1987. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist*, **106**, 251-263.
- Coley, P. D. and Aide, T. M. 1991. A comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In: (Price, P.W. *et al.* Eds). *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. New York: Wiley & Sons. pp. 25-49.
- Coley, P. D. and Barone, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 305-35.
- Coley, P. D., Bryant, J. P. and Chapin, F. S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, **230**, 895-899.
- Comita, L. S., Muller-Landau, H. C., Aguilar, S. and Hubbell, S. P. 2010. Asymmetric Density Dependence Shapes Species Abundances in a Tropical Tree Community. *Science*, **329**, 330-332.
- Condit, R., Hubbell, S. and Foster, R. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a Neotropical forest. *The American Naturalist*, **140**, 261
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E. G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R. B., Nunez, P., Aguilar, S., Valencia R., Villa G., Muller Landau H.C., Losos, E. and Hubbell, S.P. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**, 666-669.

- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: (Den Boer, P. J. and Gradwell, G. R. Eds.). Dynamics of Populations PUDOC Wageningen. pp. 298-312.
- Connor, E. F., Faeth, S. H., Simberloff, D. and Opler, P. A. 1980. Taxonomic isolation and the accumulation of herbivorous insects: a comparison of introduced and native trees. *Ecological entomology*, **5**, 205-211.
- Crawley, M. J. 1985. Reduction of oak fecundity by low-density herbivore populations. *Nature*, **314**, 163-164.
- CTFS, 2012. Center for Tropical Forest Science. <http://www.ctfs.si.edu/>
- Daly, S. C. and Fine, P. V. A. 2011. A New Amazonian Section of *Protium* (Burseraceae) including Both Edaphic Specialist and Generalist Taxa. Studies in Neotropical Burseraceae XVI. *Systematic Botany*, **36**(4), 939-949.
- Darwin, C. 1845. Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage of H.M.S. Beagle round the world. London, John Murray.
- DeVries, P. J. 1997. The Butterflies of Costa Rica and their Natural History. II: Riodinidae. Princeton University Press, New Jersey. pp. 288.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In: (Cody, M. L. and Diamond, J. M. Eds) Ecology and evolution of communities. Harvard University Press, Cambridge. pp. 342-444.
- Didham, R. K., Ghazoul, J., Stork, N. and Davis, A. 1996. Insects in fragment forest: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 255–260.
- Dixon, A. F. G., Kindlmann, P., Leps, J. and Holman, J. 1987. Why are there so few species of aphids, especially in the Tropics? *The American Naturalist*, **129**, 580-592.
- Dyer, L. A. and Coley, P. D. 2002. Tritrophic interactions in tropical and temperate communities. In: (Tscharrntke, T. and Hawkins, B. Eds) Multitrophic Level Interactions. Cambridge University Press. pp. 67-88.
- Dyer, L. A. and Coley, P. D. 2001. Latitudinal gradients in tri-trophic interactions. In: (Tscharrntke, T. and Hawkins, B. A. Eds). Multitrophic Level Interactions. Cambridge University Press. pp. 67-88.
- Dyer, L. A., and Letourneau, D. 2003. Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs. *Ecology Letters*, **6**, 60-68.
- Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., Greeney, H. F., Wagner, D. L., Morais, H. C., Diniz, I. R., Kursar, T. A. and Coley P. D. 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*, **448**, 696-699.
- Ehrlich, P. R. and Raven, P. H. 1964. Butterflies and plants: a study of coevolution. *Evolution*, **18**, 586-608.
- Endara, M. J. and Coley, P. D. 2011. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology*, **25**, 389-398.
- Erwin, T. L. 1982. Tropical forests, their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterist Bulletin*, **36**(1), 74-75.
- Farrell, B. D., Dussourd, D. E. and Mitter, C. 1991. Escalation of Plant defense: Do latex and Resin canals spur plant diversification? *The American Naturalist*, **138**(4), 881-900.
- Farrell, B. D. 1998. Inordinate foundness explained: why are there so many beetles? *Science*, **281**, 555-559.

- Feeny, P., 1976. Plant apparency and chemical defense. In: (Wallace, J. W. and Mansell, R. L. Eds) *Recent Advances in Phytochemistry*. Plenum Press, New York. pp. 1-40.
- Fine, P. V. A. and Kembel, S. W. 2011. Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, **34**, 553-656.
- Fine, P. V. A. *et al.* Insect herbivores, chemical innovation and the evolution of habitat specialization in Amazonian trees. *Ecology*, in review.
- Fine, P. V. A., Daly, D. C., Munoz, G. V., Mesones, I., and Cameron, K. M. 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution*, **59**, 1464-1478.
- Fine, P. V. A., Garcia-Villacorta, R., Pitman, N., Mesones, I. and Kembel, S. W. 2010. A floristic study of the white sand forests of Peru. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **97**, 283-305.
- Fine, P. V. A., Mesones, I. and Coley, P. D. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science*, **305**, 663-665.
- Fine, P. V. A., Miller, Z. J., Mesones, I., Irazuzta, S., Appel, H. M., Stevens, I., Sääksjarvi, I., Schultz, J. C. and Coley, P. D. 2006. The growth-defense tradeoff and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology*, **87**, S1150-S1162.
- Fine, P. V. A., Zapata, F., Daly, D. C., Mesones, I., Misiewicz, T. M., Cooper, H. F. and Barbosa, C. E. A. 2012. The importance of environmental heterogeneity and spatial distance in generating phylogeographic structure in edaphic specialist and generalist species of *Protium* (Burseraceae) across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, in press.
- Finke, D. L. and Snyder, W. E. 2008. Niche Partitioning Increases Resource Exploitation by Diverse Communities. *Science*, **321**, 1488-1490.
- Fortunel, C., Fine, P. V. A. and Baraloto, C. 2012. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. *Functional Ecology*, in press.
- Freestone, A. L. and Inouye, B. D. 2006. Dispersal limitation and environmental heterogeneity shape scale-dependent diversity patterns in plant communities. *Ecology*, **87**(10), 2425-2432
- Gaston, K. J. 1991. Estimates of the near-imponderable: a reply to Erwin. *Conservation Biology*, **5**, 566-568.
- Gaston, K. J. and Williams, P. H. 1996. Spatial patterns in taxonomic diversity. In (Gaston, K.J. Ed.). *Biodiversity: a biology of numbers and difference*. Oxford, U.K. Blackwell Science Ltd. pp. 202-229.
- Gaston, K. J., Blackburn, T. M. and Spicer, J. I. 1998. Rapoport's rule: time for an epitaph? *Trends in Ecology and Evolution*, **13**(2), 70-74.
- Gause, G. F. 1935. *Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Hermann et Cie, éditeurs, Paris, France.
- Gentry, A. H. 1986. Endemism in tropical versus temperate plant communities. In: (Soulé, M. Ed.). *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*, Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, MA. pp. 153-181.
- Gentry, A. H. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **85**(1), 156-159.
- Gilbert, G. S. and Webb, C. O. 2007. Phylogenetic signal in plant pathogen-host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 4979-4983.

- Grime, J. P., Mac Pherson-Stewart S. F., Dearman, R. S. 1968. An investigation of leaf palatability using the snail *Cepaea nemoralis* L. *Journal of Ecology*, **56**, 405-420.
- Hairston, N. G., Smith, F. E. and Slobodkin, L. B. 1960. Community structure, population control and competition. *The American Naturalist*, **92**, 421-425.
- Hamilton, A. J., Basset, Y., Benke, K. K., Grimbacher, P. S., Miller, S. E., Novotny, V., Samuelson, G. A., Stork, N. E., Weiblen, G. D. and Yen J. D. L. 2010. Quantifying Uncertainty in Estimation of Tropical Arthropod Species Richness. *The American Naturalist*, **176**, 90-95.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. and Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**, 9.
- Hammond, P. M. 1992. Species inventory. In: (Groombridge B. Ed.). Global Biodiversity, Status of the Earth's Living Resources. Chapman & Hall, London. pp. 17-39.
- Hanley, M. E., Lamont, B. B. Fairbanks, M. M. and Rafferty, C. M. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **8**, 157-178.
- Hartmann, T. 1996. Diversity and variability of plant secondary metabolism: a mechanistic view. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **80**, 177-188.
- Hawkins, B. A. and Lawton, J. H. 1987. Species richness for parasitoids of British phytophagous insects. *Nature*, **326**, 788-790.
- Heil, M, Greiner, S., Meimberg, H, Krüger, R, Noyer J. L., Heubl, G, Linsenmair, K. E. and Boland, W. 2004. Evolutionary change from induced to constitutive expression of an indirect plant resistance. *Nature*, **430**, 205-208.
- Herms, D. A., and Mattson, W. J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, **67**(3), 283-335.
- Hill, J. K. and Hamer, K. C., 1998. Using species abundance models as indicators of habitat disturbance in tropical forests. *Journal of Applied Ecology*, **35**, 458-60.
- Holt, R. D. and Lawton, J. H. 1993. Apparent competition and enemy-free space in insect host-parasitoid communities. *The American Naturalist*, **142**, 623-645.
- Hoorn, C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **105**, 267-309.
- Hoorn, C. 2006. The birth of the mighty Amazon? *Scientific American*, **294**, 52-59.
- Hoorn, C., *et al.* 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, **330**, 927-931.
- Hubbell, S. P., 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton Monographs in Population biology, Princeton University Press. Princeton, NJ. 375 pages.
- Hubbell, S. P., *et al.* 2008. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 11498-11504.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, **93**, 245-249.
- Janzen, D. H. 1973. Sweep Samples of Tropical Foliage Insects: Effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology*, **54**(3), 687-708.
- Janzen, D. H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by the Dipterothripidae. *Biotropica*, **6**, 69-103.

- Janzen, D. H. 1975. Ecology of plants in the tropics. Edward Arnold publisher, 66 pages.
- Janzen, D. H. 1980. When is it Coevolution? *Evolution*, **34**(3), 611-612.
- Janzen, D. H. 1988. Ecological characterization of a Costa Rican dry forest caterpillar fauna. *Biotropica*, **20**, 120-135.
- Janzen, D. H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, **104**, 501-528.
- Johnson, M. T. J. and Stinchcombe, J. R. 2007. An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**(5), 250-257.
- Kremen, C., Colwell, R. K., Erwin, T. L., Murphy, R. F., Noss, R. F. and Sanjayan, M. A. 1993. Terrestrial Arthropod Assemblages: Their Use in Conservation Planning. *Conservation biology*, **7**(4), 796-808.
- Kricher, J. 2011. Tropical Ecology. Princeton University Press, Princeton, NJ. 640 pages.
- Kursar, T. A. and Coley, P. D. 2003. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforest. *Biochemical Systematics and Ecology*, **31**, 929-949.
- Kursar, T. *et al.* 2009. The evolution of antiherbivore defenses and their contribution to species coexistence in the tropical tree genus *Inga*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**(43), 18073-18078.
- Lamarre, G. P. A., Baraloto, C., Fortunel, C., Davila Cardozo, N., Mesones, I., Grandez Rios, J., Rios, M., Valderrama, E., Pilco, M. J. and Fine, P. V. A. 2012. Herbivory, growth strategies and habitat specialization in tropical tree lineages: implications for Amazonian beta-diversity. *Ecology*, **93**(8), 195-210.
- Lamarre, G. P. A., Mendoza, I., Fine, P. V. A. and Baraloto, C. Contrasting patterns of leaf synchrony and herbivory rates among tropical tree habitat specialists. *Biotropica*, in review.
- Lamarre, G. P. A., Molto, Q., Fine, P. V. A. and Baraloto, C. 2012. A comparison of two common flight interception traps to survey tropical arthropods. *ZooKeys*, **216**, 43-55.
- Lawton, J. H. and Schröder, D. 1977. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature*, **265**, 137-140.
- Leibold, M. A., Economo, E. P. and Peres-Neto, P. 2010. Metacommunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography. *Ecology Letters*, **13**(10), 1290-1299.
- Lewinsohn, T. M. and Roslin, T. 2008. Four ways towards tropical herbivore mega diversity. *Ecology Letters*, **11**, 398-416.
- Lewis, S. L., Brando, P. M. Phillips, O. L. van der Heijden, G. M. F. and Nepstad, D. 2010. The 2010 Amazon drought. *Science*, **331**, 6017.
- Lim, W. and Turner, I. 1996. Resource availability and growth responses to defoliation in seedlings of three early-successional, tropical, woody species. *Ecological Research*, **11**, 321-324.
- Liu, X., Ligan, M., Etienne, R. S., Wang, Y., Staehlin, C. and Yu, S. 2012. Experimental evidence for a phylogenetic Janzen-Connell effect in a subtropical forest. *Ecology Letters*, **15**, 111-118.
- Lopez-Vaamonde, C., Godfray, H. C. J. and Cook, J. M. 2003. Evolutionary dynamics of host-plant use in a genus of leaf-mining moths. *Evolution*, **57**, 1804-1821.
- Malhi, Y. *et al.* 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology*, **12**(7), 1107-1138.

- Malhi, Y., Roberts, J. T., Betts, R. A., Killeen, T. J. and Nobre, C. A. 2008. Climate change, deforestation and the fate of the Amazon. *Science*, **319**, 169-172.
- Mangan, S. A., Schnitzer, S. A., Herre, E. A., Mack, K. M. L., Valencia, M. C., Sanchez, E. I. and Bever, J. D. 2010. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, **466**, 752-755.
- Marengo, J. A., 1998. Climatología de la zona de Iquitos, Perú. In: (Kalliola, R. and Flores, S. P. Eds.). Geoecología y desarrollo amazónico: Estudio integrado de la zona de Iquitos, Perú. *Annales Universitatis Turkuensis Ser A II. Turun Yliopisto, Turku*. pp. 35-57
- Marquis, R. J. 1991. Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Region. In: (P. W. Price, *et al.* Eds) *Plant-Animal Interactions*. John Wiley & Sons, Inc.
- Marquis, R. J. 2004. Herbivores rule. *Science*, **305**, 619-621.
- May, R. M. 2010. Tropical Arthropod Species, More or Less? *Science*, **329**, 41-42.
- Mc Arthur, R. and Levins, R. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **51**, 1207-1210.
- Metz, M., Sousa, W. P. and Valencia, R. 2010. Widespread density-dependent seedling mortality promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest. *Ecology*, **91**, 3675-3685.
- Miller, D., Lane, J. and Senock, R. 2011. Butterflies as potential bioindicators of primary rainforest and oil palm plantation habitats on New Britain, Papua New Guinea. *Pacific conservation biology*, **17**, 149-159.
- Mooney, K. A., Halitschke, R. Kessler, A. and Agrawal, A. A. 2010. Evolutionary trade-offs in plants mediate the strength of trophic cascades. *Science*, **327**, 1642-1644.
- New, T. R., Pyle, R. M., Thomas, J. A., Thomas, C. D. and Hammond, P. C., 1995. Butterfly conservation management. *Annual Review of Entomology*, **40**, 57-83.
- Novotny, V. and Basset, Y. 2005. Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society, London, Biological Sciences*, **272**, 1083-1090.
- Novotny, V. *et al.* 2005. An altitudinal comparison of caterpillar (Lepidoptera) assemblages on *Ficus* trees in Papua New Guinea. *Journal of Biogeography*, **32**, 1303-1314.
- Novotny, V., Basset, Y., Miller, S. E., Kitching, R., Laidlaw, M., Drozd, P. and Cizek, L. 2004. Local species richness of leaf-chewing insects feeding on woody plants from one hectare of a lowland rainforest. *Conservation Biology*, **18**, 227-237.
- Novotny, V., Basset, Y., Miller, S. E., Kitching, R., Laidlaw, M., Drozd, P. and Cizek, L. 2004. Local species richness of leaf-chewing insects feeding on woody plants from one hectare of a lowland rainforest. *Conservation Biology*, **18**, 227-237.
- Novotny, V., Basset, Y., Miller, S. E., Weiblen, G. D., Bremer, B., Cizek, L. and Drozd, P. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature*, **416**, 841-844.
- Novotny, V., Drozd, P., Miller, S. E., Kulfan, M., Janda, M., Basset, Y. and Weiblen G. D. 2006. Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science*, **313**, 1115-1118.
- Novotny, V., Miller, S. E., Hulcr, J., Drew, R. A. I., Basset, Y., Janda, M., Setliff, G. P., Darrow K., Stewart, A. J. A., Auga, J., Isua, B., Molem, K., Manumbor, M., Tamtiai, E., Mogia, M. and Weiblen, G. D. 2007. Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature*, **448**, 692-U8.
- Ødegaard, F. 2000. How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society*, **71**, 583-597.

- Ødegaard, F. 2006. Host specificity, alpha- and beta-diversity of phytophagous beetles in two tropical forests in Panama. *Biodiversity and Conservation*, **15**, 83-105.
- Ødegaard, F. 2004. Species richness of phytophagous beetles in the tropical tree *Brosimum utile* (Moraceae): the effects of sampling strategy and the problem of tourists. *Ecological Entomology*, **29**, 76-88.
- Ødegaard, F., Diserud, O. H. and Ostbye, K. 2005. The importance of plant relatedness for host utilization among phytophagous insects. *Ecology Letters*, **8**, 612-617.
- Ødegaard, F., Diserud, O. H., Engen, S. and Aagaard, K. 2000. The Magnitude of Local Host Specificity for Phytophagous Insects and its Implications for Estimates of Global Species Richness. *Conservation Biology*, **14**(4), 1182-1186.
- Paine, C. E. T., Norden, N., Chave, J., Fortunel, C., Forget, P. M. and Baraloto, C. 2012. Phylogenetic density dependence and environmental filtering predict seedling survival in a tropical forest. *Ecology Letters*, **15**, 34-41.
- Phillips, O. L., Vargas, P. N., Monteagudo, A. L., Cruz, A. P., Zans, M. E. C., Sanchez, W. G., Yli-Halla, M. and Rose, S. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, **91**, 757-775.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of Lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**, 53-74.
- Pitman, N. C. A., *et al.* 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology*, **82**, 2102-2117.
- Pollard, D. G. 1968. Stylet penetration and feeding damage of *Eupteryx melissae* Curtis (Hemiptera, Cicadellidae) on sage. *Bulletin of Entomological Research*, **58**, 55-57.
- Poulsen, C. J., Ehlers, T. A., and Insel, N., 2010. Onset of convective rainfall during gradual Late Miocene rise of the Central Andes. *Science*, **328**, 490-493
- Prance, G. T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian Forest Types subject to inundation. *Brittonia*, **31**(1), 26-38.
- Price, P. W. 2002. Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research*, **17**, 241-247.
- Price, P. W. 2008. Adaptive radiation: Phylogenetic constraints and ecological consequences. Pages 173-187. In: (K. J. Tilmon Ed.). *Specialization, speciation, and radiation*. University of California Press, Berkeley.
- Quesada, C. A. *et al.* 2009. Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. *Biogeosciences*, **6**, 3993-4057.
- R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org/>.
- Raw, A. 1988. The third trophic level of plant defence: Neotropical social wasps' use of odours of freshly damaged leaves when hunting. *Revista Brasileira Zoologica*, **15**(4), 1075-1092.
- Rhoades, D. F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: (Rosenthal, G. A. and Janzen, D. H. Eds) *Herbivores: Their interaction with Plant metabolites*, New York university press, pp. 3-54.
- Richards, P. W. 1952. *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge University Press, London

- Ricklefs, R. E. and R. E. Latham, 1993. Global patterns of diversity in mangrove floras. In: (Ricklefs, R. E. and Schluter, D. Eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press. pp. 215-229.
- Rodriguez-Castañeda, G., Dyer, L. A., Brehm, G., Connahs, H., Forkner, R. E. and Walla, T. R. 2010. Tropical forests are not flat: how mountains affect herbivore diversity. *Ecology Letters*, **13**, 1348-1357.
- Schemske, D. W., Mittelbach, G. G., Cornell, H. V., Sobel, J. M. and Roy, K. 2009. Is There a Latitudinal Gradient in the Importance of Biotic Interactions? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 245-269.
- Schoener, T. W. 1986. Resource partitioning. In: (Kikkawa J and Anderson, D. J. Eds), *Community Ecology: Pattern and Process*. Blackwell Scientific, Melbourne. pp. 91-126
- Schoonhoven, L. M., van Loon, J. J. A., Dicke, M. 2005. *Insect-plant biology*. Oxford Biology Press, Second Edition: 412 pages.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**(11), 605-611.
- Singer, M. S., and Stireman, III. J. O. 2005. The tri-trophic niche concept and adaptive radiation of phytophagous insects. *Ecology Letters*, **8**, 1247-1255.
- Southwood, T. R. E. 1961. The number of species of insect associated with various trees. *Journal of Animal Ecology*, **30**, 1-8.
- Speight, M. R. 2008. *Ecology of Insects: Concepts and applications*. Wiley-Blackwell Edition, oxford, UK: 602 pages.
- Stork, N. E. 1993. How many species are there? *Biodiversity and Conservation*, **2**, 215-232.
- Stork, N. E. and Grimbacher, P. S. 2006. Beetles assemblages from an Australian tropical rainforest show that the canopy and the ground strata contribute equally to biodiversity. *Proceedings of the Royal Society, London, Biological Sciences*, **273**, 1969-1975.
- Stork, N. E., 1997. Measuring global biodiversity and its decline. In: (Reaka-Kudla, M. L., Wilson, D. E. and Wilons, E. O. Eds.). *Biversity II: Understanding and Protecting Our Biological Resources*. The National Academies, Joseph Henry press, Washington D.C.
- Strong, D. R., Lawton, J. H. and Southwood, R. 1984. *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Blackwell Scientific. Oxford. England.
- ter Steege, H., Pitman, N. C. A., Phillips, O. L. *et al.* 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*, **443**, 444-447.
- ter Steege, H., Sabatier, D., Castellanos, H., van Andel, T., Duivenvoorden, J., de Oliveira, A. A., Ek, R., Lilwah, R., Maas, P. and Mori, S. 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology*, **16**, 801-828.
- Terborgh, J. 2012. Enemies maintain hyperdiverse tropical forests. *The American Naturalist*, **179**, 303-314.
- Thompson, J. N. 1988. Variation in interspecific interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**, 65-87.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Aguilar, M. and Sarmiento, A. 2003. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology*, **91**, 743-756.
- Turner, I. M. 200. *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press, 285 pages.

- Van Bael, S. A., Brawn, J. D. and Robinson, S. K. 2003. Birds defend trees from herbivores in a Neotropical forest canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100**, 8304-8307.
- Vedel, V., Camus, D. and Lamarre, G. P. A. 2011. Malaise and glass Traps: Useful means of catching canopy-dwelling spiders? *Newl. Br. Arachnol. Soc.* **122**, 12-15.
- Von Humboldt, A. and Bonpland, A. 1807. Ideen zu einer Geographie der Pflanzen. bey F.G. Cotta. Tübingen.
- Wagner, F. 2011. La réponse des forêts tropicales humides aux variations climatiques Évolution de la structure et de la dynamique des peuplements forestiers guyanais. Thèse de Doctorat, Université Antilles-Guyane, 262 pages.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A. and Donoghue, M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475-505.
- Weiblen, G. D., Webb, C. O., Novotny, V., Basset, Y., and Miller, S. E., 2006. Phylogenetic dispersion of host use in a tropical insect herbivore community. *Ecology*, **87**, S62-S75.
- Whitfeld, T. J. S., Novotny, V., Miller, S. E., Hrccek, J. Klimes, P. and Weiblen, G.D. 2012. Predicting the impact of tropical rain forest conversion on insect herbivore abundance from plant traits and phylogeny. *Ecology*, **93**(6), S211-S223.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**, 1-14.