



HAL
open science

Étude écologique et biochimique de *Himatanthus tarapotensis* (Apocynaceae): patrons de production et rôle dans l'interaction plante – insecte de la pluméricine, en milieu naturel amazonien

Carlos Alberto Amasifuen Guerra

► To cite this version:

Carlos Alberto Amasifuen Guerra. Étude écologique et biochimique de *Himatanthus tarapotensis* (Apocynaceae): patrons de production et rôle dans l'interaction plante – insecte de la pluméricine, en milieu naturel amazonien. Botanique. Université Montpellier; Universidad Peruana Cayetano Heredia, 2016. Français. NNT: 2016MONTT111 . tel-01646596

HAL Id: tel-01646596

<https://theses.hal.science/tel-01646596v1>

Submitted on 23 Nov 2017

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

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



THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par **UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER**

Préparée au sein de l'école doctorale **GAIA Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement, Terre, Eau**
Et de l'unité de recherche **5120 AMAP Botanique et bioinformatique de l'architecture des plantes**

Spécialité : **EERGP - Écologie, Évolution, Ressources Génétiques, Paléobiologie**

Présentée par **Carlos Alberto Amasifuen Guerra**

**Étude écologique et biochimique de
Himatanthus tarapotensis (Apocynaceae) :
 patrons de production et rôle dans
 l'interaction plante – insecte de la
 pluméricine, en milieu naturel amazonien**

Soutenue le 14 Octobre 2016 devant le jury composé de

M. Finn KJELLBERG, Directeur de Recherche, CNRS
M. Piero DELPRETE, Chargé de Recherche, IRD
M. Michel SAUVAIN, Professeur, IRD – UPCH (Pérou)
M. Wilfredo GONZALES, Professeur, UPCH (Pérou)
M. Philippe GIORDANENGO, Professeur, Université de
Picardie Jules Verne
M. Paul-André CALATAYUD, Chargé de Recherche, IRD

Président du Jury
Directeur
Co-Directeur
Examineur
Rapporteur
Rapporteur



Dédicace

En mémoire de ma mère, Nelly Luz, la source d'inspiration de ma vie...!

SOMMAIRE

Dédicace.....	ii
Contenu des Tableaux, Figures, Photos et Cartes	vii
Remerciements.....	x
Abréviations et acronymes.....	xii
Glossaire	xv
Résumé.....	1
Abstract	1
Resumen	2
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	3
CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE L'AMAZONIE PÉRUVIENNE.....	5
CHAPITRE I: Révision synoptique du genre <i>Himatanthus</i> (Apocynaceae, Plumeriaceae) au Pérou	6
Résumé.....	6
Abstract	6
Resumen	6
I.A. INTRODUCTION.....	7
I.B. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	10
I.B.1. Zone d'étude.....	10
I.B.2. Collecte et analyse des données	13
I.C. RÉSULTATS ET DISCUSSION	14
I.C.1. <i>Himatanthus phagedaenicus</i>	16
I.C.2. <i>Himatanthus revolutus</i>	17
I.C.3. <i>Himatanthus tarapotensis</i>	19
CHAPITRE II : Patrons de production et rôle potentiel de défense chimique de la pluméricine chez <i>Himatanthus tarapotensis</i> (Apocynaceae) en milieu naturel amazonien	22
Résumé.....	22

Abstract	22
Resumen	23
II.A. INTRODUCTION	24
II.B. MATÉRIEL ET MÉTHODES	27
II.B.1 Zone d'étude	27
II.B.1.1. Localisation	27
II.B.1.2. Caractérisation des types d'habitats	29
II.B.1.3. Patrons de précipitations	30
II.B.2. Inventaire des spécimens de la plante cible	30
II.B.3. Identification taxonomique de la plante cible	31
II.B.4. Production de pluméricine dans les feuilles de <i>H. tarapotensis</i>	31
II.B.4.1. Collecte du matériel végétal	32
II.B.4.2. Travail de laboratoire	33
II.B.4.2.1. Traitement post-collecte du matériel végétal	33
II.B.4.2.2. Préparation de l'extrait	33
II.B.4.2.3. Conditions analytiques du processus de détection et quantification de la pluméricine	34
II.B.4.2.4. Détection du pic chromatographique de la pluméricine	34
II.B.4.2.5. Validation de la méthode HPLC	35
a. Élaboration de la courbe d'étalonnage (linéarité)	35
b. Limite de détection (LOD) et limite de quantification (LOQ)	35
c. Précision	35
d. Exactitude	35
e. Robustesse	35
f. Spécificité de l'analyse	35
II.B.5. Croissance des individus juvéniles de <i>H. tarapotensis</i>	36
II.B.6. Pression des insectes	37

II.B.6.1. Enregistrement et collecte des insectes	37
II.B.6.2. Traitement post-collecte des insectes	38
II.B.6.3. Identification taxonomique des insectes	38
II.B.7. Analyse des données	39
II.B.7.1. Production de pluméricine entre individus chez <i>H. tarapotensis</i>	40
II.B.7.2. Production spatiale de pluméricine	40
II.B.7.3. Production temporelle de pluméricine	40
II.B.7.4. Production de pluméricine et pression des insectes	40
a. Description de la communauté et pression des insectes	40
b. Influence de la pression des insectes sur la production de pluméricine	41
II.B.7.5. Relation entre la production de pluméricine et la croissance chez <i>H. tarapotensis</i>	41
II.C. RÉSULTATS	42
II.C.1. Production de pluméricine entre individus chez <i>H. tarapotensis</i>	42
II.C.2. Production spatiale de pluméricine	43
a. Types d'habitat dans la zone d'étude.....	43
b. Concentration de pluméricine par type d'habitat	45
II.C.3. Production temporelle de pluméricine	46
a. Périodes de précipitations dans la zone d'étude	46
b. Concentration de pluméricine par mois d'évaluation.....	46
II.C.4. Production de pluméricine et sa relation avec les insectes	48
a. Description de la communauté et pression des insectes	48
b. Influence de la pression des insectes sur la production de pluméricine	53
II.C.5. Relation entre la production de pluméricine et la croissance chez <i>H. tarapotensis</i>	54
II.D. DISCUSSION	57
II.D.1. Détection du pic chromatographique	57
II.D.2. Production de pluméricine entre individus chez <i>H. tarapotensis</i>	57

II.D.3. Production spatiale de pluméricine	58
II.D.4. Production de pluméricine et sa relation avec la précipitation	59
II.D.5. Production de pluméricine et sa relation avec la communauté d'insectes (pression des insectes).....	60
II.D.6. Relation entre la production de pluméricine et la croissance chez <i>H. tarapotensis</i>	63
CONCLUSIONS.....	64
PERSPECTIVES.....	66
Références Bibliographiques	67
Annexe 01. Valeurs de 18 variables physico-chimiques du sol superficiel (0-15 cm de profondeur) de sept sites d'échantillonnage à la SB-IIAP	85
Annexe 02. Précipitations cumulées mensuelles d'avril 2014 à mars 2015 de deux stations météorologiques de la zone d'étude SB-IIAP.....	86
Annexe 03. Vue complète (A) et détaillée (B) du chromatogramme (230 nm) de la pluméricine, obtenu à partir d'un échantillon standard et d'un extrait méthanol / eau des feuilles de <i>H. tarapotensis</i>	87
Annexe 04. Valeurs de la concentration de la pluméricine des feuilles de 17 individus juvéniles de <i>H. tarapotensis</i> collectées dans deux types d'habitats : forêts de <i>terra firme</i> sur sol argileux et de sable marron (TF) et forêts sur sol de sable blanc (SB), à la SB-IIAP	88
Annexe 05. Liste d'insectes enregistrés visitant <i>H. tarapotensis</i> d'avril 2014 à mars 2015, par types d'habitats : forêts de <i>terra firme</i> sur sol argileux et de sable marron (TF) et forêts sur sol de sable blanc (SB), à la SB-IIAP	89

Contenu des Tableaux, Figures, Photos et Cartes

Liste des Tableaux

Tableau I-01. Liste des spécimens du genre <i>Himatanthus</i> collectés au Nord de l'Amazonie péruvienne	12
Tableau I-02. Comparaison morphologique entre les espèces de <i>Himatanthus</i> du Pérou	21
Tableau II-01. Liste des plantes échantillonnées, la taille des individus, et la date et l'heure de la collecte des feuilles de <i>H. tarapotensis</i> utilisées pour quantifier la pluméricine	33
Tableau II-02. Gradient de la phase mobile pour la détection et quantification de la pluméricine en utilisant la méthode HPLC	34
Tableau II-03. Valeurs de la linéarité, la limite de détection, la limite de quantification, la précision et l'exactitude, de la validation de la méthode HPLC	36
Tableau II-04. Analyse de la robustesse de la méthode de quantification de la pluméricine par HPLC	36
Tableau II-05. Analyse de Corrélation de Spearman (r_s) entre la concentration de pluméricine de <i>H. tarapotensis</i> et la précipitation, dans la SB-IIAP	47
Tableau II-06. Analyse de Corrélation de Spearman (r_s) entre la densité d'insectes chez <i>H. tarapotensis</i> et la précipitation, dans la SB-IIAP	52
Tableau II-07. Analyse de Corrélation de Spearman (r_s) entre la production de pluméricine et le nombre de spécimens des groupes d'insectes les plus abondants chez 17 individus juvéniles de <i>H. tarapotensis</i> , dans la SB-IIAP	54

Liste des Figures

Figure II-01. Structure de la pluméricine	27
Figure II-02. Cluster des concentrations de la pluméricine de 17 individus juvéniles de <i>H. tarapotensis</i> de la SB-IIAP, par la méthode de Ward avec dissimilitude de Bray-Curtis	42
Figure II-03. Cluster des caractéristiques physico-chimiques du sol de sept sites d'échantillonnage de la SB-IIAP, par la méthode Single Linkage avec dissimilitude de Bray-Curtis	44
Figure II-04. Concentration de pluméricine par type d'habitat : forêt de <i>terra firme</i> sur sol argileux et de sable marron (TF) et forêt sur sol de sable blanc (SB), dans la SB-IIAP	45

Figure II-05. Précipitation cumulée mensuelle de deux stations météorologiques de la zone d'étude SB-IIAP, d'avril 2014 à mars 2015	46
Figure II-06. Concentration de pluméricine au niveau de toute la zone d'étude (barres pleines) et par type d'habitat : forêts de <i>terra firme</i> sur sol argileux et de sable marron (TF) (barres à lignes diagonales) et forêts sur sol de sable blanc (SB) (barres pointillées), compte tenu de la précipitation cumulée mensuelle (ligne rouge pointillée), d'avril 2014 à mars 2015, dans la SB-IIAP.....	47
Figure II-07. Abondance des ordres d'insectes chez les plantes juvéniles de <i>H. tarapotensis</i> par type d'habitat : forêts de <i>terra firme</i> sur sol argileux et de sable marron (TF) et forêts sur sol de sable blanc (SB), dans la SB-IIAP	49
Figure II-08. Abondance des familles d'insectes chez les plantes juvéniles de <i>H. tarapotensis</i> par type d'habitat : forêts de <i>terra firme</i> sur sol argileux et de sable marron (TF) et forêts sur sol de sable blanc (SB), dans la SB-IIAP	49
Figure II-09. Abondance des (morpho) espèces d'insectes chez les plantes juvéniles de <i>H. tarapotensis</i> par type d'habitat : forêts de <i>terra firme</i> sur sol argileux et de sable marron (TF) et forêts sur sol de sable blanc (SB), dans la SB-IIAP	50
Figure II-10. Diversité de la communauté d'insectes chez les plantes juvéniles de <i>H. tarapotensis</i> par type d'habitat : forêts de <i>terra firme</i> sur sol argileux et de sable marron (TF) (barres pleines) et forêts sur sol de sable blanc (SB) (barres à lignes diagonales), compte tenu de la précipitation cumulée mensuelle (ligne rouge pointillée), d'avril 2014 à mars 2015, dans la SB-IIAP	50
Figure II-11. Densité d'insectes chez les individus juvéniles de <i>H. tarapotensis</i> , par type d'habitat : forêts de <i>terra firme</i> sur sol argileux et de sable marron (TF) (barres pleines) et forêts sur sol de sable blanc (SB) (barres à lignes diagonales), compte tenu de la précipitation cumulée mensuelle (ligne rouge pointillée), d'avril 2014 à mars 2015, dans la SB-IIAP	51
Figure II-12. Densité de la larve d' <i>Isognathus leachii</i> chez les individus juvéniles de <i>H. tarapotensis</i> , par type d'habitat : forêts de <i>terra firme</i> sur sol argileux et de sable marron (TF) (barres pleines) et forêts sur sol de sable blanc (SB) (barres à lignes diagonales), compte tenu de la précipitation cumulée mensuelle (ligne rouge pointillée), d'avril 2014 à mars 2015, dans la SB-IIAP	52
Figure II-13. Production de pluméricine (barres pleines), nombre de spécimens de la communauté d'insectes (barres à lignes diagonales) et de la larve d' <i>Isognathus leachii</i> (barres pointillées) chez 17 individus juvéniles de <i>H. tarapotensis</i> , compte tenu de la précipitation cumulée mensuelle (ligne rouge pointillée), d'avril 2014 à mars 2015, dans la SB-IIAP	53

Figure II-14. Croissance annuelle en hauteur totale de *H. tarapotensis* par type d'habitat : forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) et forêts sur sol de sable blanc (SB), dans la SB-IIAP54

Figure II-15. Croissance en hauteur totale de *H. tarapotensis* par période d'évaluation et par type d'habitat : forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) (barres pleines) et forêts sur sol de sable blanc (SB) (barres à lignes diagonales), compte tenu de la précipitation cumulée mensuelle (ligne rouge pointillée), d'avril 2014 à mars 2015, dans la SB-IIAP55

Figure II-16. Production de pluméricine de *H. tarapotensis* par période d'évaluation et par type d'habitat : forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) (barres pleines) et forêts sur sol de sable blanc (SB) (barres à lignes diagonales), compte tenu de la précipitation cumulée mensuelle (ligne rouge pointillée), d'avril 2014 à mars 2015, dans la SB-IIAP56

Figure II-17. Régression linéaire simple de la relation entre la production de pluméricine et la croissance en hauteur totale des individus juvéniles de *H. tarapotensis* de la SB-IIAP56

Liste des Photos

Photo I-01. Échantillon fertile (feuilles et fleurs) de *Himatanthus tarapotensis* (Apocynaceae) collecté à la SB-IIAP14

Photo II-01. Physionomie du sol superficiel des forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) et forêts sur sol de sable blanc (SB) de la SB-IIAP44

Photo II-02. Larve et adulte d'*Isognathus leachii* (Lepidoptera : Sphingidae) enregistrés chez *H. tarapotensis*, à la SB-IIAP48

Liste de Cartes

Carte 01. Localités d'échantillonnage pour la révision synoptique du genre *Himatanthus* au Pérou11

Carte 02. Zone d'étude à la Station Biologique de l'Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana SB-IIAP, dans la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, Pérou.....28

Remerciements

Je tiens à exprimer ma plus profonde gratitude à mes Directeurs de Thèse, Mr Piero Delprete et Mr Michel Sauvain, qui ont partagés avec moi leurs connaissances et expériences pour le bon développement de la thèse.

Andréa P. Spina a dirigé l'identification taxonomique de la plante cible et a fourni des suggestions précieuses pour la rédaction du manuscrit.

Kirti Patel m'a formé et dirigé pendant le développement du protocole de quantification de la pluméricine par la méthode HPLC, et a fourni des suggestions importantes pour la rédaction du manuscrit.

Juan Grados a assuré l'identification taxonomique des insectes et a fourni des suggestions importantes pour la rédaction du manuscrit.

Luis Torres et Amanda Delgado ont collaboré à la prospection de la zone d'étude.

Mayer Shupingahua, Nandy Macedo, Patricia Guedes, Doris Navarro, Maricielo Arévalo, Ehiko Ríos, Delia Moreno et José Inuma ont contribué à la collecte et enregistrement des données du terrain.

Jack Shapiama a contribué à la description physique des sols de la zone d'étude et a collecté des échantillons de sol pour la caractérisation physico-chimique.

Rony Pua, Osnar Pizuri, Arístides Vásquez y Nidzen Villacorta ont collecté la plupart du matériel végétal botanique étudié.

Marcos Ríos, Nicole Mitidieri, Tony Mori et Ricardo Zárate ont fourni du matériel botanique fertile de différents endroits de l'Amazonie péruvienne, ce qui a permis d'établir la composition d'espèces du genre *Himatanthus* au Pérou.

Pedro Vásquez, Alice Gadea et Candy Ruiz ont développé l'approche préliminaire de la méthodologie d'extraction et de quantification de la pluméricine, ce qui m'a permis d'établir le protocole final d'analyse du composé.

Rosario Rojas a autorisé l'utilisation de l'appareil d'HPLC du Laboratorio de Productos Naturales de l'UPCH.

Inés Castro m'a aidé à la mise en œuvre des expériences chimiques au Laboratoire Mixte Internationale de Chimie de la Vie de l'UPCH.

Carlos Dávila et Clarisse Rodriguez m'ont hébergé chez eux durant mon séjour à Lima.

Jésus Nuñez m'a aidé en se chargeant de toutes les démarches administratives requises à l'Université de Montpellier en France.

Je veux infiniment remercier ma femme et mes filles "Coy", "Vale" et "Mamila", pour leur patience et tolérance par tout le temps que j'ai du être loin de la maison, et surtout pour leur soutien spirituel!

La Direction de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, dirigée par Carlos Rivera, qui a accordé l'autorisation de recherche en incluant la collecte d'échantillons biologiques, à l'intérieur de la zone protégée en question.

La Direction du Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre (SERFOR) appartenant au Ministerio de Agricultura y Riego (MINAGRI) du Gouvernement du Pérou, qui a accordé l'autorisation de recherche en incluant la collecte d'échantillons biologiques, en dehors des zones protégées, et le permis d'exportation d'échantillons botaniques.

La Direction du Programa de Biodiversidad Amazónica (PIBA) de l'Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP), notamment Kember Mejía, Elsa Rengifo, Billy Cabanillas et Freddy Arévalo, qui m'ont concédé un bureau au bâtiment de l'IIAP à Iquitos, et le permis d'accès à la station biologique administrée par eux au sein de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana et au Laboratorio de Productos Naturales, où j'ai développé une partie du travail de terrain et de laboratoire.

Le Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (SENAMHI) du Pérou qui a fourni les informations climatiques de la zone d'étude, qui ont servi à l'analyse des résultats.

Cette étude a été développée grâce au financement de la Bourse Doctorale Franco-Péruvienne accordée par le Consejo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación Tecnológica (CONCYTEC) du Gouvernement du Pérou, l'Ambassade de France au Pérou, l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) Mission au Pérou, et l'Universidad Peruana Cayetano Heredia (UPCH).

Le Laboratoire Mixte Internationale de Chimie de la Vie (LMI-Lavi) (IRD-UPCH) m'a fourni un bureau à Lima, et a financé les sorties de terrain et les essais de laboratoire.

Le Fondo Nacional de Desarrollo Científico, Tecnológico y de Innovación Tecnológica (FONDECYT) et le Consejo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación Tecnológica (CONCYTEC) du Gouvernement du Pérou, m'ont fournis une bourse de mobilisation à Marseille, France, pour participer à une formation en écologie chimique.

L'Institut de Recherche pour le Développement (IRD, UMR AMAP) a financé une mission en Guyane Française permettant une sortie de terrain, la révision des spécimens botaniques à l'Herbier de Cayenne (CAY), ainsi que pour développer une partie des analyses et de l'écriture du manuscrit de thèse.

Abréviations et acronymes :

Å = Ångström

AMAZ = Herbarium Amazonense, Universidad Nacional de la Amazonía Peruana, Iquitos, Pérou

AUC = aire du pic, area under the curve

B = Herbarium, Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Zentraleinrichtung der Freien Universität Berlin, Allemagne

BM = Herbarium of The Natural History Museum, Londres, Royaume-Uni

BR = Herbarium, Botanic Garden Meise, Belgique

C = Herbarium, Botanical Garden of University of Copenhagen, Danemark

°C = celsius

ca. = environ

CAY = Herbarium de Guyane, Cayenne, Guyane Française, France

cm = centimètre

¹³C – NMR = Résonance Magnétique Nucléaire du Carbone 13, Carbon-13 Nuclear Magnetic Resonance

COL = Herbario Nacional Colombiano, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombie

comm. per. = communication personnelle

DAD = détection à barrette de diodes, diode array detection

Dpto. = Département

Dtto. = District

F = Herbarium, Field Museum of Natural History, Chicago, États Unis

fl = fleur

fr = fruit

g = gramme

G = Herbarium, Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Suisse

¹H – NMR = Résonance Magnétique Nucléaire du Proton, Proton Nuclear Magnetic Resonance

HPLC = chromatographie en phase liquide à haute performance, high-performance liquid chromatography

IAN = Herbário, Embrapa Amazônia Oriental, Belém, Brésil

ICNafp = International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants

IIAP = Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana

INPA = Herbário, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brésil

IRD = Institut de Recherche pour le Développement

K = Herbarium, Royal Botanic Gardens, Kew, Royaume-Uni

km = kilomètre

L = Nationaal Herbarium Nederland, Naturalis, Leiden, Hollande

lat. = latitude

LMI = Laboratoire Mixte International

LOD = limite de détection

long. = longitude

LOQ = limite de quantification

m = mètre

M = Herbarium, Botanische Staatssammlung München, Allemagne

MBM = Herbário, Museu Botânico Municipal, Curitiba, Brésil

mg = milligramme

MG = Herbário, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brésil

mL = millilitre

mm = millimètre

MO = Herbarium, Missouri Botanical Garden, Saint Louis, États Unis

nm = nanomètre

NY = Herbarium, The New York Botanical Garden, Bronx, États Unis

obs. per. = observation personnelle

P = Herbarium Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France

Prov. = Province

R = Herbário, Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brésil

RB = Herbário, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Brésil

RNAM = Reserva Nacional Allpahuayo Mishana

rpm = révolutions par minute

S = Herbarium, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Suède

SENAMHI = Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología del Perú

st. = stérile

UB = Herbário, Universidade de Brasília, Brésil

UEC = Herbário, Universidade Estadual de Campinas, Brésil

μL = microlitre

μm = micromètre

UNALM = Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Pérou

UNMSM = Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Pérou

US = Herbarium, Smithsonian Institution, Washington, États Unis

USM = Herbario, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Pérou

UPCH = Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima, Pérou

Z = Herbarium, Universität Zürich, Suisse

Glossaire

Aguajal : terminologie vernaculaire utilisée en Amazonie péruvienne pour désigner un type de forêt marécageuse composée principalement par le palmier *Mauritia flexuosa* “aguaje”.

Analyte : en chimie analytique, le composant (élément, composé ou ion) d'intérêt analytique d'un échantillon.

Campina : terminologie vernaculaire utilisée en Amazonie brésilienne pour désigner les savanes et les broussailles qui se développent sur des sols de sable blanc.

Campinarana : terminologie vernaculaire utilisée en Amazonie brésilienne pour désigner plusieurs types de végétation qui se développent sur des sols à pourcentage élevé de sable.

Cerrado : biome caractérisé par une végétation de savane, xérophytique, et riche en espèces notamment endémiques.

Galerie (forêt) : forêt lorsque la canopée est jointive au-dessus d'une rivière ou d'un petit fleuve, ou d'une zone humide (la présence de l'eau pouvant éventuellement être temporelle).

Holotype : en taxonomie, le type original explicitement désigné par l'auteur du nom dans la publication originale (publication validante).

Isotype : en taxonomie, le double de l'holotype quand il existe (un fragment de celui-ci, ou une partie de la récolte constituant le spécimen type).

Lectotype : en taxonomie, le spécimen qui devient le type nomenclatural en absence de l'holotype lors de la publication d'origine.

Neotype : en taxonomie, le type désigné en l'absence de tout matériel original (sauf pour les noms sanctionnés).

Pluméricine : composé de type monoterpène du groupe des iridoïdes (avec un noyau tetrahydrocyclopentano-pyranique), formule $C_{15}H_{14}O_6$, et de poids moléculaire 290.26806 g/mol

Type : en taxonomie, l'élément auquel le nom d'un taxon (*ex.* espèce, genre, famille), qu'il soit correct ou synonyme, est attaché de manière permanente.

Voucher (de collecte) : en taxonomie, l'échantillon d'une plante déposé dans un herbier comme témoin ou référence d'une collection botanique.

Résumé

Himatanthus tarapotensis (Apocynaceae) connu au Pérou comme "bellaco caspi", est un arbre répandu dans plusieurs types d'habitat de l'Amazonie péruvienne où il est très utilisé en médecine traditionnelle pour le traitement de certaines maladies. Les propriétés médicinales des espèces de *Himatanthus* sont liées notamment à la présence du terpène bioactif pluméricine. Le potentiel pharmacologique de la pluméricine et le succès reproductif de *H. tarapotensis* ont mené à la réalisation de cette étude afin d'explorer les patrons de production de ce composé le long des variations des gradients environnementaux déterminés par les différents types d'habitat où la plante pousse naturellement. Cependant, il existe une confusion autour de la délimitation des espèces du genre *Himatanthus* qui pousseraient au Pérou et les noms scientifiques qui doivent être utilisés. En conséquent une partie de cette étude a consisté en l'évaluation taxonomique du genre *Himatanthus*. Dans la première partie de la thèse est présentée une révision synoptique des espèces de *Himatanthus* de l'Amazonie péruvienne, avec la finalité d'introduire une stabilité taxonomique de ces espèces au Pérou. Trois espèces de *Himatanthus* se trouvent au Pérou : *H. tarapotensis*, *H. phagedaenicus* et *H. revolutus*, distinguées entre elles notamment par des traits reproductifs. Dans la seconde partie, les feuilles d'individus juvéniles de *H. tarapotensis* qui se développent sur deux types d'habitat ont été prélevées pour évaluer la production de pluméricine en fonction des facteurs environnementaux : type de sol, période de précipitations, et pression des insectes en tenant compte de la croissance de la plante. La production de pluméricine chez *H. tarapotensis* ne montre pas différences significatives en fonction des types de sol. Mais, il a été observé une variation temporelle de la concentration du composé corrélée positivement avec la pression des insectes, notamment avec la larve herbivore *Isognathus leachii* (Lepidoptera : Sphingidae) et négativement avec la croissance de la plante. En même temps, ces deux facteurs ont été corrélés avec la précipitation, ce qui suggère que l'intensité de pluie influencerait la production de pluméricine de manière indirecte. Le composé bioactif pluméricine pourrait avoir un patron de production déterminé par son rôle médiateur des interactions de *H. tarapotensis* avec son environnement.

Mots-clés : Néotropique, taxonomie, pluméricine, herbivorie, Amazonie

Abstract

Himatanthus tarapotensis (Apocynaceae) known in Peru as "bellaco caspi", is a common tree from several habitats in the Peruvian Amazon, where is widely used in traditional medicine for the treatment of various diseases. Medicinal properties from species of *Himatanthus* have been mainly related to the presence of a bioactive terpene plumericin. The pharmacological potential of plumericin and reproductive success of *H. tarapotensis* gave rise to the present study to explore the production patterns of this compound in function of environmental gradients determined by the different habitat types where this species grows in nature. However, the delimitation of *Himatanthus* species has long been problematic, and much confusion remains as to which names

should be used and which species delimitations should be adopted. Consequently, a part of this study was dedicated to a taxonomic revision of *Himatanthus* species occurring in Peru. Therefore, in chapter 1 is presented a synoptic revision of *Himatanthus* species from the Peruvian Amazon, with the aim of introducing taxonomic stability of those species in Peru. Three species of *Himatanthus* are present in Peru: *H. tarapotensis*, *H. phagedaenicus* and *H. revolutus*, distinguished among themselves mainly by reproductive traits. In chapter 2, leaves collected from juvenile individuals of *H. tarapotensis* growing on two Amazonian habitats were used to evaluate the plumericin production in relation to environmental factors: soil type, period of precipitation, and insects pressure, keeping in mind their relation with the growth patterns of the plant. Plumericin production in *H. tarapotensis* was not affected by differences in soil types. However, it was observed a temporal variation in the concentration of this compound correlated positively to the insects pressure, mainly with the herbivorous larva of *Isognathus leachii* (Lepidoptera: Sphingidae) and negatively to the growth pattern of the plant. These two factors were correlated to the rainfall, thus suggesting that precipitation would be affecting indirectly on plumericin production. The bioactive compound plumericin would have a production pattern determined by its mediator role in interactions phenomena of *H. tarapotensis* and its environment.

Key words: Neotropics, taxonomy, plumericin, herbivory, Amazon

Resumen

Himatanthus tarapotensis (Apocynaceae) conocido en Perú como "bellaco caspi", es un árbol distribuido en una gran cantidad de hábitats de la Amazonía Peruana, en donde es muy utilizado en la medicina tradicional de las zonas rurales para el tratamiento de varias dolencias. Las propiedades medicinales de las especies de *Himatanthus* han sido relacionadas principalmente a la presencia del terpeno bioactivo plumericina. El potencial farmacológico de la plumericina y el éxito reproductivo de *H. tarapotensis* son dos aspectos importantes que han motivado la realización del presente estudio con la finalidad de explorar los patrones de producción de este compuesto en función de los gradientes ambientales generados por los diferentes tipos de hábitat en donde se desarrolla la planta de manera natural. Sin embargo, se ha señalado cierta ambigüedad sobre la delimitación de las especies de *Himatanthus* que estarían ocurriendo en Perú y los nombres científicos que deben ser utilizados. Por consiguiente una parte del documento está enfocado en la evaluación taxonómica del género *Himatanthus*. En el capítulo I se realizó una revisión sinóptica de las especies de *Himatanthus* reconocidas en la Amazonía Peruana, con el objetivo de introducir estabilidad taxonómica de este género en el Perú. Se reconocieron tres especies de *Himatanthus* en Perú: *H. tarapotensis*, *H. phagedaenicus* y *H. revolutus*, las cuales se diferencian entre sí principalmente por características reproductivas. En el capítulo II, las hojas de individuos juveniles de *H. tarapotensis* que crecen en dos tipos de hábitat fueron utilizadas para evaluar la producción de plumericina en función a los factores ambientales: tipo de suelo, períodos de precipitación y presión de insectos, teniendo en cuenta el crecimiento de la planta. La producción de plumericina en *H. tarapotensis* no

présenté des différences significatives en fonction des types de sol. Cependant, on a observé une variation temporelle de la concentration du composé corrélée positivement avec la pression des insectes, principalement avec la larve herbivore *Isognathus leachii* (Lepidoptera: Sphingidae) et négativement avec la croissance de la plante. Au même temps, ces deux facteurs ont été corrélés avec les précipitations, ce qui suggère que l'intensité des pluies pourrait influencer la production de plumericine de manière indirecte. Le schéma de production du composé bioactif plumericine serait lié à son rôle potentiel en tant qu'agent médiateur dans les phénomènes d'interaction de *H. tarapotensis* avec son environnement.

Palabras clave: Neotropical, taxonomie, plumericine, herbivorie, Amazonie

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Himatanthus tarapotensis (K. Schum. ex Markgr.) Plumel (Apocynaceae) connu au Pérou comme "bellaco caspi", est un arbre très répandu de l'Amazonie péruvienne, enregistré dans de nombreux types d'habitats locaux (Spina 2004 ; Spina *et al.*, 2013), et utilisé par les populations rurales amazoniennes pour le traitement de plusieurs maladies telles que la leishmaniose, le paludisme, les parasites intestinaux, les ulcères, les infections, les processus inflammatoires et les tumeurs (comm. pers.). Cependant, il existe une confusion autour des espèces du genre *Himatanthus* présentes au Pérou et les noms scientifiques qui devraient être utilisés. Dans ce contexte, seul "*H. sucuuba*" a été cité par des études ethnobotaniques réalisées dans ce pays, en tant que plante très importante en médecine traditionnelle et pour le traitement des maladies mentionnées ci-dessus (ex. Mejia & Rengifo, 2000 ; Bourdy *et al.*, 2008 ; Jernigan, 2009 ; Sanz-Biset *et al.*, 2009 ; Luziatelli *et al.*, 2010 ; Odone *et al.*, 2013, 2014). Ces propriétés médicinales sont liées à la plumericine, terpène bioactif de type iridoïde, qui a été trouvé au sein de plantes enregistrées sous le nom de "*H. sucuuba*" (ex. Endo *et al.*, 1994 ; Silva *et al.*, 1998, 2010 ; Morel *et al.*, 2006 ; Castillo *et al.*, 2007 ; Fakhrudin *et al.*, 2014). Cependant, dans la plus récente révision du genre *Himatanthus* élaborée par Spina (2004) et Spina *et al.* (2013), "*H. sucuuba*" est traitée comme synonyme de *H. articulatus*, une espèce qui ne se trouve pas au Pérou. Cette situation est rendue plus confuse quand on constate que certaines de ces études ne citent pas les vouchers de collecte des échantillons évalués.

Étant donné l'importance ethnobotanique de *H. tarapotensis*, et connaissant la bioactivité de la plumericine isolée du genre *Himatanthus*, cette étude s'intéresse à l'évaluation des schémas de production de ce composé. Il est suggéré qu'un métabolite secondaire de grande réactivité pharmacologique mérite d'être isolé, quantifié et analysé en fonction de son rôle dans la physiologie de la plante notamment de ses attributs écologiques (Berenbaum & Zangerl, 1992 ; Dinda *et al.*, 2011). En ce sens, la synthèse des métabolites secondaires est souvent affectée par les modifications et adaptations des plantes aux exigences des gradients environnementaux (Chapin *et al.*, 1987 ; Jackson & Colmer, 2005 ; Hartmann, 2007 ; Sharafzadeh & Ordoookhani, 2011). Par conséquent, l'évaluation des composés chimiques d'intérêt en fonction des facteurs

environnementaux, peut aider à comprendre ses variations potentielles de production, ce qui est utile pour développer les études pharmacologiques ultérieures (Maciel *et al.*, 2002 ; Blank *et al.*, 2007 ; Gobbo-Neto & Lopes, 2007 ; Figueiredo *et al.*, 2008 ; Prado *et al.*, 2012 ; Borges *et al.*, 2013).

Dans la zone d'étude, située dans la station biologique de l'Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (SB-IIAP), à l'intérieur de la «Reserva Nacional Allpahuayo Mishana» (RNAM), Loreto, Pérou, les membres d'une population de *H. tarapotensis* poussent le long d'un circuit d'environ 9 km, dans des forêts sur sol de sable blanc (SB) et d'autres forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF). Ces habitats sont distribués de façon continue et montrent des caractéristiques édaphiques et floristiques contrastées qui produisent un fort gradient environnemental. Ce système a permis d'évaluer la production de pluméricine à l'échelle spatiale déterminée notamment par la différence de substrat des deux types d'habitat, et à l'échelle temporelle générée par les périodes de haute et basse intensité de précipitation du Nord-Ouest de l'Amazonie (Marengo, 1998) où est située la zone d'étude. De même, l'influence de la pression des insectes a été évaluée sur la production du composé, les insectes étant un des facteurs biotiques parmi les plus importants qui affectent directement la production des métabolites secondaires (Langenheim *et al.*, 1986 ; Queiroz-Voltan *et al.*, 1995 ; Coley & Barone, 1996 ; Mithöfer & Boland, 2012).

Cependant, pour éviter l'ambiguïté taxonomique de l'identité de la plante cible dans cette étude, il a été effectué d'abord une révision synoptique du genre *Himatanthus* au Pérou, ce qui a inclu l'identification de la population évaluée dans la zone d'étude SB-IIAP. Par conséquent, cette étude a été divisée en deux parties. Dans le chapitre I sont discutées et comparées les différences morphologiques des espèces de *Himatanthus* du Pérou, basées sur la plus récente révision taxonomique de ce genre développé par Spina (2004) et Spina *et al.* (2013), avec le but de clarifier l'identité, la délimitation taxonomique, la répartition géographique, et l'écologie des espèces de *Himatanthus* dans ce pays. Les résultats obtenus serviront pour lever l'ambiguïté de l'identification taxonomique des espèces de *Himatanthus* au Pérou. Dans le chapitre II, il est utilisé la méthode de chromatographie en phase liquide à haute performance (HPLC, high-performance liquid chromatography), pour quantifier la production de pluméricine et analyser la relation de ce composé avec les facteurs environnementaux : type de sol, période de précipitations et pression des insectes, en tenant compte aussi la croissance des individus évalués, afin d'explorer les patrons spatiaux et temporels de production de ce composé, et son rôle potentiel dans la défense chimique contre les insectes herbivores. Les résultats fournissent de nouvelles informations pour comprendre le métabolisme de ces terpènes, et servent de base pour d'autres études relatives à l'évaluation pharmacologique des iridoïdes. Ces résultats aident également à comprendre les mécanismes d'adaptation des plantes sauvages à des habitats différents, et permettent de comprendre en partie le succès reproductif de la plante cible.

CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE L'AMAZONIE PÉRUVIENNE

L'Amazonie péruvienne a une superficie d'environ 794.712 km², et couvre deux régions principales : la plaine amazonienne (100-500 m d'altitude), et une zone de montagne jusqu'à 3 500 m d'altitude (IIAP, 2004 ; Josse *et al.*, 2007). Le climat est variable aux échelles spatiale et temporelle. L'humidité relative est supérieure à 75 %, et l'évapotranspiration de la forêt joue un rôle important pour le régime des précipitations régionales et l'équilibre hydrologique. La température est haute dans toute la région, avec une température moyenne de 24 à 26 °C, dont les valeurs minimales peuvent atteindre 18 à 20 °C et les valeurs maximales 33 à 36 °C. Les variations quotidiennes de température (5-8 °C) sont beaucoup plus étendues que la variation annuelle (1-2 °C). Dans la plaine amazonienne, la température moyenne annuelle est de 25 °C. Les précipitations moyennes annuelles sont de 1 600 mm au Sud et de 3 000 mm dans la partie Nord. Le climat change de relativement saisonnier au Sud jusqu'à humide non saisonnier au Nord. Les pluies sont moins fréquentes de juin à septembre, et la période d'augmentation des précipitations et des inondations s'étend d'octobre ou novembre à juin, au Nord (Kalliola & Puhakka, 1993 ; Marengo, 1998). Une caractéristique climatique importante est l'apparition annuelle de courtes périodes (environ 7 jours) d'une chute abrupte de la température (jusqu'à 10 °C), appelés localement «frijajes», en raison de la présence de masses d'air froid de la Patagonie se déplaçant vers le bassin amazonien, qui se produit durant les périodes «sèches» ou de faibles précipitations (Marengo, 1984, 1998).

D'autre part, l'Amazonie a une grande diversité d'espèces ainsi que d'hétérogénéité d'habitats qui varient spatialement à différentes échelles (ter Steege *et al.*, 2003). Le soulèvement des Andes, les incursions marines, et les grands changements du régime fluvial au cours du Miocène ont été suggérés comme les causes historiques de la grande hétérogénéité topographique et environnementale, impliquée dans la diversification de l'Amazonie (Hoorn *et al.*, 2010 ; Ribas *et al.*, 2012). En outre, le fort gradient spatial de fertilité des sols (Tuomisto & Poulsen, 1996 ; Duque *et al.*, 2002 ; Vormisto, 2002 ; Phillips *et al.*, 2003 ; Tuomisto & Ruokolainen, 2005 ; Fine *et al.*, 2010 ; Wittmann *et al.*, 2013) lié à la saisonnalité climatique (Clinebell *et al.*, 1995 ; ter Steege *et al.*, 2003) a également joué un rôle important dans cette diversité biologique et d'habitat. Ce système géo-climatique a contrôlé l'évolution de l'environnement physique et biologique du bassin amazonien, ainsi que l'origine et la distribution des ressources naturelles (Hoorn *et al.*, 2010). Dans ce contexte, l'Amazonie péruvienne a une diversité biologique et d'écosystèmes particulière, qui se trouve parmi les plus riches du monde (Ruokolainen & Tuomisto, 1998 ; Vásquez & Phillips, 2000), et où ont été classés, décrits et cartographiés 59 systèmes écologiques (Josse *et al.*, 2007), 24 types de végétation naturelle à l'échelle du paysage (IIAP, 2004), et 30 types de communautés végétales naturelles à l'échelle locale (Encarnación, 1993).

CHAPITRE I : Révision synoptique du genre *Himatanthus* (Apocynaceae, Plumerieae) au Pérou

Résumé

La délimitation des espèces du genre *Himatanthus* (Apocynaceae) a été très problématique, et il existe une confusion sur les noms qui devraient être utilisés et la délimitation des espèces qui devrait être adoptée. Une révision taxonomique récente dans une thèse de doctorat qui reste inédite, fournit un cadre de référence de la délimitation des espèces et des noms à utiliser dans ce genre. Dans ce chapitre, il est développé une révision synoptique des trois espèces de *Himatanthus* reconnues en Amazonie péruvienne, avec le but d'introduire une stabilité taxonomique de ces espèces au Pérou.

Mots-clés : Néotropique, Rauvolfioideae, Amérique du Sud, taxonomie

Abstract

The delimitation of *Himatanthus* species (Apocynaceae) has long been problematic, and much confusion remains as to which names should be used and which species delimitations should be adopted. A recent taxonomic revision in an unpublished doctoral dissertation provided a framework for species delimitations and names to be used in the genus. A synoptic revision of the three *Himatanthus* species recognized in Peru is presented, with the objective of introducing taxonomic stability for those species in Peru.

Key words: Neotropics, Rauvolfioideae, South America, taxonomy

Resumen

La delimitación de las especies de *Himatanthus* (Apocynaceae) ha sido muy problemática, y existe mucha confusión acerca de los nombres que deberían ser usados y de la delimitación de especies que debería ser adoptada. Una reciente revisión taxonómica realizada en una tesis doctoral que permanece inédita, proporciona un marco de referencia para la delimitación de las especies y nombres a ser usados en este género. En este capítulo se presenta una revisión sinóptica de las tres especies de *Himatanthus* reconocidas en la Amazonía Peruana, con el objetivo de introducir estabilidad taxonómica para esas especies en Perú.

Palabras Clave: Neotrópico, Rauvolfioideae, América del Sur, taxonomía

I.A. INTRODUCTION

La distinction entre les genres *Plumeria* Linnaeus (1753 : 209) et *Himatanthus* Willdenow ex Roemer & Schultes (1819 : xiii) a été souvent discutée dans la littérature classique et moderne. *Plumeria* a été décrit par Linnaeus (1753) à partir de trois espèces, *P. rubra* Linnaeus (1753 : 209) et *P. alba* Linnaeus (1753 : 210), dont les spécimens ont été collectés en Jamaïque, et *P. obtusa* Linnaeus (1753 : 210) collectée en Amérique tropicale. D'autre part, *Himatanthus* a été décrit par Roemer & Schultes (1819 : xiii) en tant que genre monotypique, avec *H. rigidus* Hoffmannsegg ex J.A. Schultes (1819 : xiii) décrit à partir de matériel botanique collecté au Pará, Brésil. Alphonse de Candolle (1844) a inclus *Plumeria* au sein de la tribu Plumerieae, subtribu Tabernaemontanae avec 25 autres genres, mais sans citer *Himatanthus*, en élargissant la délimitation du genre *Plumeria*, dont il a reconnu 30 espèces. Müller Argoviensis (1860) en étudiant ensuite la famille des Apocynacées du Brésil, a caractérisé 16 espèces et sept variétés de *Plumeria*, également sans mentionner *Himatanthus*.

Woodson (1937) a étendu la délimitation et a corrigé la description de *Himatanthus* en transférant plusieurs espèces du genre *Plumeria*. Il a reconnu *Himatanthus* en tant que genre très proche de *Plumeria*, en le différenciant de celui-ci par la présence des inflorescences régulièrement thyroïdes, ramifications secondaires alternes et relativement distantes (vs thyroïdes fastigiées, ramification densément groupée en *Plumeria*); bractées larges et évidentes, pétalacées ou foliacées, caduques, portant à leur base de nombreuses petites glandes pectinées (vs discrètes, scarieuses, caduques, sans porter de petites glandes pectinées à leur base) ; lobes du calice très irréguliers en taille, progressivement aigus et sans glandes vers la pointe, ou calice obsolète (vs lobes du calice toujours présents, égaux en taille, les pointes obtuses à très peu aiguës, et toujours glandulaires) ; anthères uniformes sans protubérances dans les loges ventrales (vs protubérances à la base) ; et les graines équipées de larges ailes plus ou moins concentriques (vs graines à ailes basales et excentriques). De même, Woodson (1937) a traité comme synonymes de nombreux taxa décrits précédemment par Müller Argoviensis (1860), du fait de sa conception plus englobante des espèces par rapport aux auteurs précédents, et a ainsi reconnu sept espèces et deux variétés dans le genre. Il a élaboré une clé tentative des espèces de *Himatanthus* ; toutefois il a dû reconnaître son utilité provisoire, en donnant les indications suivantes (Woodson, 1937 : 195) : "Bien que les caractères des feuilles ont été utilisés presque exclusivement dans ce traitement provisoire, il est probablement inévitable que leur utilisation soit modifiée grandement, lorsque du matériel botanique supplémentaire de grand besoin se croise par le chemin de nos collections. Il devrait être à l'esprit pour ceux qui utilisent la clé suivante, qu'elle est offerte à titre provisoire et qui reste strictement conçu en tant qu'une base pour le rétablissement du genre *Himatanthus*".

D'autre part, Woodson (1939) a décrit le genre monotypique *Mortoniella* Woodson (1939 : 257) à partir d'un spécimen fertile collecté par Pittier au Costa Rica, en notant une légère similitude avec *Aspidosperma* Martius & Zuccarini (1824 : 135). L'absence de nectaires au gynécée, ainsi que les lobes du calice caduques et les glandes du pétiole,

étaient les caractéristiques qui ont amené à décrire le nouveau genre. En plus, il a décrit aussi le genre monotypique *Morleya* Woodson (1948 : 233) basé sur du matériel botanique fertile également collecté au Costa Rica, en suggérant une relation avec *Plumeria* en raison du calice à lobes caduques et des pétioles glandulaires. *Mortoniella* et *Morleya* ont été traités en tant que congénères par Morales (2005), qui a reconnu *Mortoniella* comme genre monotypique du Costa Rica, du Nicaragua et de Belize.

Plumel (1990, 1991) a confirmé la position de *Himatanthus*, *Plumeria* et *Mortoniella* au sein de la tribu Plumeriinae, sous-famille Plumerioideae. Dans ces études, *Himatanthus* a été différencié de *Plumeria* par l'inflorescence à rameaux ligneux (vs charnu en *Plumeria*), di- ou tri-chasiale (vs pluri-chasiale) ; bractées larges, enveloppantes, persistantes (vs. peu développées, caduques) ; calice à lobes séparés inégaux, aigus ou lancéolés, parfois obsolètes ou absents (vs lobes entiers) ; corolle hypocratériforme (vs infundibuliforme) ; style à tête fine [par exemple, cylindrique à étroitement obconique] et collerette peu développée (vs renflée) ; stigmates fins en pointe digitiforme (vs stigmates renflés et séparés) ; graines à ailes circulaires ou déportées latéralement (vs ailes terminales), et tégument réticulé (vs plissé, granuleux). Plumel a subdivisé *Himatanthus* en deux sous-genres, *H.* subgen. *Obovatae* Plumel (1990 : 105 ; 1991 : 5 = *H.* subgen. *Himatanthus*) et *H.* subgen. *Lanceolatae* Plumel (1990 : 105 ; 1991 : 7) ; et il a critiqué les délimitations des espèces de Woodson en faisant valoir qu'elles étaient insuffisantes, principalement parce que tous les spécimens types n'ont pas été examinés. Plumel (1990, 1991) a relancé certaines espèces décrites par Müller Argoviensis (1860) qui ont été traitées comme synonymes par Woodson, en proposant de nouvelles combinaisons chez *Himatanthus*, et en reconnaissant 13 espèces et huit variétés. Il a développé une clé des espèces en utilisant uniquement les caractéristiques foliaires (sauf dans le cas de deux espèces appariées), ce qui a rendu la clé difficile à utiliser, puisque la plupart de ces caractéristiques varient au niveau des espèces et même des individus.

Endress & Bruyn (2000) ont positionné *Himatanthus* dans la sous-famille Rauvolfioideae (= Plumerioideae) tribu Plumerieae, avec neuf autres genres. Récemment, Endress *et al.* (2014) ont confirmé la position de *Himatanthus* dans la tribu Plumerieae, sous-tribu Plumeriinae, avec *Plumeria* et *Mortoniella*. Ces trois genres ont en commun les caractéristiques suivantes : ovaire subinfère, style à tête simple sans collerette basale, et nectaires absents (Endress & Bruyn, 2000 ; Woodson, 1937) ; et peuvent être différenciés entre eux par les caractéristiques citées par Woodson (1937, 1939, 1948), Plumel (1990, 1991) et Morales (2005).

Spina (2004) a mené une révision taxonomique du genre *Himatanthus* dans le cadre d'une thèse de doctorat qui reste inédite, en mêlant des caractéristiques morphologiques et moléculaires. Dans cette étude, neuf espèces ont été reconnues, la classification sous-générique proposée par Plumel (1990, 1991) a été rejetée, et la similitude et la proximité des genres *Himatanthus*, *Mortoniella* et *Plumeria* a été confirmée. Cependant, la phylogénie moléculaire montrée dans cette thèse n'a pas été concluante, puisque seulement un petit nombre de taxa ont été inclus ; et la séparation et la délimitation de ces genres n'ont pas été évalués. Spina *et al.* (2013) ont publié un article sur les

typifications de nouveaux synonymes, et une nouvelle combinaison des espèces d'*Himatanthus*. Comme la monophylie de *Himatanthus* n'a jamais été évaluée par phylogénie moléculaire, nous adoptons dans notre étude les délimitations génériques proposées par Woodson (1937, 1939), Plumel (1990, 1991), Spina (2004), Spina *et al.* (2013), et Endress *et al.* (2014) ; et les délimitations des espèces proposées par Spina (2004) et Spina *et al.* (2013).

Himatanthus au Pérou

Il existe une confusion sur les espèces présentes au Pérou et les noms qui devraient être utilisés. Les noms suivants ont été rapportés (Brako & Zarucchi, 1993 ; Ruokolainen & Tuomisto, 1998 ; Ulloa *et al.*, 2004 ; Rodriguez *et al.*, 2006 ; Tropicos 2016) : *H. sucuuba* (Spruce ex Argoviensis Müller 1860 : 40) Woodson (1937 : 198-199), *H. bracteatus* var. *bracteatus* (A. de Candolle 1844 : 394) Woodson (1937 : 200), *H. tarapotensis* (K. Schumann ex Markgraf 1932 : 339) Plumel (1990 : 112), *H. articulatus* (Vahl 1798 : 20), *H. lancifolius* (Müller Argoviensis 1860 : 41) Woodson (1937 : 200) et *H. phagedaenicus* (Martius in Spix & Martius 1831 : 1128) Woodson (1937 : 199). La prolifération des noms est due à la quantité réduite des caractéristiques morphologiques trouvées pour différencier les espèces de *Himatanthus*, et qui ont été aussi interprétées différemment dans la délimitation des espèces et dans l'identification des spécimens d'herbier.

En outre, la délimitation des espèces et les identifications proposées par Spina (2004) et Spina *et al.*, (2013) remettent en cause les identifications des espèces présentes au Pérou. Un exemple de délimitation d'espèces modifiées est le complexe d'espèces communément appelées dans la littérature "*Himatanthus sucuuba*". *H. sucuuba* a été largement rapportée au Pérou, de la plaine amazonienne jusqu'aux écosystèmes de montagne à 1 500 m d'altitude (ex. Macbride, 1959 ; Acevedo, 1998 ; Alonso *et al.*, 1998 ; Vásquez, 1997 ; Ruokolainen & Tuomisto 1998 ; Vásquez & Phillips, 2000 ; Pitman *et al.*, 2002, 2003 a,b ; Pennington *et al.*, 2004 ; Tropicos, 2016). En plus, *H. sucuuba* est un nom qui a été largement utilisé dans les études ethnobotaniques (ex. Bourdy *et al.*, 2000 ; Shanley *et al.*, 2011 ; Odonne *et al.*, 2013), anatomiques (Larrosa & Duarte, 2005), morphologiques (Amaro *et al.*, 2006), biochimiques (ex. Perdue & Blomster, 1978 ; Endo *et al.*, 1994 ; Miranda *et al.*, 2000 ; Wood *et al.*, 2001 ; Silva *et al.*, 2007, 2010) et écologiques (ex. Spichiger *et al.*, 1990 ; Ferreira *et al.*, 2007, 2009 a,b). Cependant, Spina (2004) et Spina *et al.* (2013) ont traité *H. sucuuba* comme synonyme de *H. articulatus*, une espèce qui ne se trouve pas au Pérou.

D'après Spina (2004) et Spina *et al.* (2013), seules *H. phagedaenicus* et *H. tarapotensis* sont présentes au Pérou. De même, une troisième espèce qui selon Spina (2004) correspond à *H. revolutus* (J. Huber 1915 : 200) Spina & Kinoshita (dans Spina *et al.*, 2013 : 1307), a été enregistrée dans cette étude. Dans ce chapitre, sont discutées et comparées les différences morphologiques entre les espèces de *Himatanthus* du Pérou, en suivant les délimitations de Spina (2004) et Spina *et al.* (2013), avec le but de clarifier l'identité, la délimitation taxonomique, la répartition géographique, et l'écologie

des espèces au Pérou. Cette clarification est nécessaire en raison des nombreuses études menées dans le pays sur les propriétés médicinales et les aspects écologiques de *Himatanthus*.

I.B. MATÉRIEL ET MÉTHODES

I.B.1. Zone d'étude

L'étude a été réalisée à partir des spécimens d'herbier de *Himatanthus* récoltés dans plusieurs localités amazoniennes de la Guyane Française, du Surinam, du Venezuela, de la Colombie, d'Équateur, du Pérou, du Brésil et de la Bolivie. De même, du matériel végétal original a été collecté dans 11 localités du Nord de l'Amazonie péruvienne (Carte 01, Tableau I-01). La visite de ces localités faisait partie d'une phase préliminaire de prospection des zones pour mener à bien l'étude écologique-biochimique développée au chapitre II. Ces localités ont été choisies en fonction de leur accessibilité et représentativité des habitats locaux de la forêt amazonienne, à partir des coordonnées géographiques des collections précédentes de *Himatanthus* au Pérou.

Carte 01. Localités d'échantillonnage pour la révision synoptique du genre *Himatanthus* au Pérou

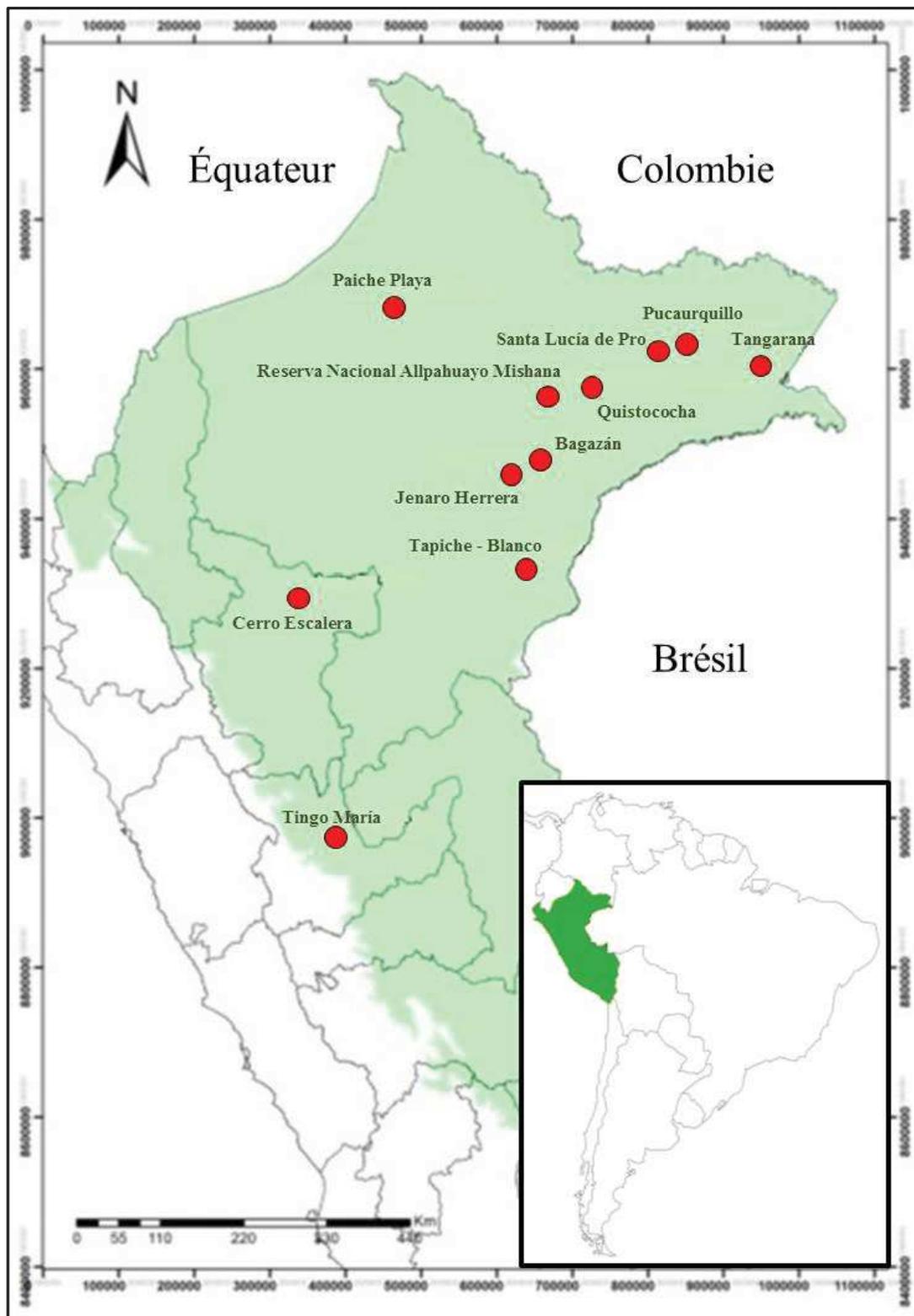


Tableau I-01. Liste des spécimens du genre *Himatanthus* collectés au Nord de l'Amazonie péruvienne

Région	Localité	Habitat local	Spécimens	Coordonnées Géographiques		Altitude (m)
				Longitude Ouest	Latitude Sud	
Loreto	Reserva Nacional Allpahuayo Mishana	Forêt primaire sur sol argileux et de sable marron	CA-3473	73°25'17"	3°57'17"	128
			CA-3475	73°25'22"	3°58'17"	141
			CA-3476	73°25'26"	3°58'17"	154
			CA-3477	73°25'20"	3°58'20"	162
			CA-3479	73°25'12"	3°58'8"	107
			CA-3480	73°25'25"	3°58'18"	140
			CA-3483	73°25'31"	3°58'13"	151
			CA-3484	73°25'25"	3°57'40"	142
			CA-3485	73°25'10"	3°57'25"	122
			CA-3486	73°25'27"	3°57'18"	134
	Forêt primaire sur sol de sable blanc	CA-3481	73°25'26"	3°58'22"	165	
		CA-3482	73°25'35"	3°58'4"	153	
		CA-3487	73°25'12"	3°57'6"	117	
	Quistococha	Forêt marécageuse avec dominance de <i>Mauritia flexuosa</i>	NM-16	73°18'81"	3°49'89"	140
	Paiche Playa	Forêt primaire de terrasse sur sol argilo-limoneux	CA-3472	75°22'37"	2°55'31"	157
	Cerro Escalera	Forêt primaire de colline sur sol argileux	TM-1961	76°24'32"	6°23'16"	506
			TM-1962	76°24'32"	6°23'16"	506
TM-1963			76°24'32"	6°23'16"	506	
Tangarana	Forêt primaire de terrasse sur sol argilo-sableux	CA-3478	70°59'10"	3°33'31"	114	
Jenaro Herrera	Forêt alluviale inondée par un « fleuve d'eau blanche »	CA-3488	73°43'51"	4°54'53"	110	
Bagazán	Forêt alluviale inondée par une « rivière d'eau noire »	CA-3489	73°33'43"	4°43'53"	99	
Pucaurquillo	Zone de champs de culture en terrasse sur sol argileux	RZ-20153	71°55'8"	3°20'0"	97	
Santa Lucía de Pro	Forêt secondaire de terrasse sur sol argileux	RZ-20181	71°52'42"	3°18'40"	124	
Tapiche-Blanco	Végétation avec dominance des herbacées sur sol limoneux	MR-4553	73°46'13"	6°1'41"	180	
Huánuco	Tingo María	Forêt de montagne sur sol argileux	RZ-20197	75°59'46"	9°18'30"	719

I.B.2. Collecte et analyse des données

L'étude de *Himatanthus* a été fondée sur l'évaluation des spécimens d'herbier (matériel physique et / ou des images digitales) et des observations directes sur le terrain, ainsi qu'en consultant la littérature spécialisée. Les spécimens ont été étudiés soit par des visites et / ou prêts des herbiers suivants: AMAZ, B, BM, BR, C, CAY, COL, F, G, IAN, INPA, K, L, M, MBM, MG, MO, NY, P, R, RB, S, UB, UEC, US, USM, Z. De même, le matériel végétal a été collecté à partir de 25 spécimens appartenant à 12 types d'habitat de 11 localités et deux régions du Nord de l'Amazonie péruvienne. Ces spécimens ont été déposés aux herbiers AMAZ et USM au Pérou, et MBM au Brésil.

Les vouchers des spécimens collectés au Pérou étaient : **PÉROU : Loreto, Reserva Nacional Allpahuayo Mishana**, forêt sur sol de sable blanc, 73°25'26" long. Ouest 3°58'22" lat. Sud, 165 m d'altitude, 14 février 2014 (fl, fr), C.A. Amasifuen & R. Pua 3481 (USM) ; **PÉROU : Loreto, Localité Bagazán**, forêt alluviale inondée par une « rivière d'eau noire », 73°33'43" long. Ouest 4°43'53" lat. Sud, 99 m d'altitude, 24 juillet 2014 (fl, fr), C.A. Amasifuen, A. Vasquez & N. Macedo 3489 (AMAZ, MBM) ; **PÉROU : Huánuco, Tingo Maria**, Localité Rupa-Rupa, Bosque Reservado de la UNAS (BRUNAS), forêt de montagne sur sol argileux, 75°59'46" long. Ouest 9°18'30" lat. Sud, 719 m d'altitude, 25 octobre 2014 (fl), R. Zárate, M. Sosa, E. Rengifo, R. Remusgo, S. Filomeno & M. Mori 20197 (MBM) ; **PÉROU : Loreto, Localité Quistococha**, forêt marécageuse avec dominance de *Mauritia flexuosa*, 73°18'81" long. Ouest 3°49'89" lat. Sud, 140 m d'altitude, 23 septembre 2015 (fl, fr), N. Mitidieri & U. Mozombite 16 (USM).

Les caractéristiques morphologiques des échantillons ont été examinées à l'aide d'un microscope et d'instruments de dissection du matériel végétal fertile. De même, ont été réalisées des descriptions et mesures basées sur des spécimens d'herbiers secs examinés par Spina (2004), ainsi que du matériel botanique des 25 spécimens collectés au Pérou. Les mesures des attributs morphologiques ont été réalisées par des méthodes classiques : les caractéristiques florales ont été obtenues à partir des fleurs ouvertes, les caractères foliaires sur les feuilles matures, et les caractères des fruits et graines à partir des organes matures.

Une clé taxonomique et la liste des espèces de *Himatanthus* présentes au Pérou ont été élaborées à partir des délimitations des espèces, synonymies, répartition géographique et écologique, spécimens examinés, et données phénologiques de Spina (2004) et Spina *et al.* (2013), et du matériel végétal collecté au Pérou. En plus, ont été incluses l'information de la répartition géographique et les préférences écologiques des espèces à partir des données fournies par les étiquettes des spécimens et par des observations du terrain. Les habitats au Pérou ont été différenciés selon les descriptions de Malleux (1975), Encarnación (1993) et Josse *et al.* (2007), en tenant compte des caractéristiques floristiques, de la texture du sol, de la physiographie et de l'altitude. Enfin, une comparaison des caractéristiques morphologiques des espèces du Pérou a été réalisée à

partir des descriptions faites par Spina (2004) et des observations de terrain (Tableau I-02).

I.C. RÉSULTATS ET DISCUSSION

Trois espèces de *Himatanthus* se trouvent au Pérou : *H. tarapotensis* (Photo I-01), *H. phagedaenicus* et *H. revolutus*. Ces résultats permettent de mettre à jour la liste des espèces de ce genre dans le pays, et de compléter les données disponibles sur la répartition géographique de chaque espèce. Pour différencier ces espèces, la plupart des caractéristiques végétatives sont peu utiles, en tenant compte de leurs grandes variabilités au niveau de l'espèce (Spina, 2004). Par exemple, toutes les espèces au Pérou ont la base des feuilles généralement cunéiforme et l'apex aigu à acuminé, et le nombre de nervures secondaires peut aller de 12 à 24. Cependant, le type de nervure et l'angle des nervures secondaires par rapport à la nervure principale, peuvent fournir des caractéristiques diagnostiques utiles pour distinguer les espèces. *H. revolutus* a une nervure mixte brochidodrome-eucamptodrome, tandis que *H. tarapotensis* et *H. phagedaenicus* ont une nervure simple brochidodrome. L'angle des nervures secondaires par rapport à la nervure principale est utile pour différencier *H. revolutus* avec des nervures secondaires presque ou complètement perpendiculaire à la nervure principale (80-90°), alors qu'elles ont des angles de 70 à 80° et de 50 à 70° chez *H. phagedaenicus* et *H. tarapotensis*, respectivement.



Photo I-01. Échantillon fertile (feuilles et fleurs) de *Himatanthus tarapotensis* (Apocynaceae) collecté à la SB-IIAP (Auteur photo : Carlos Amasifuen)

Les traits reproductifs sont une source plus fiable pour distinguer les espèces de *Himatanthus* (Spina, 2004 ; obs. pers.). Par exemple, les corolles mesurent de 45 à 70 mm de longueur chez *H. phagedaenicus* et *H. revolutus*, tandis qu'au sein de *H. tarapotensis* elles sont nettement plus courtes de 35 à 45 mm de longueur. *H. phagedaenicus* se distingue facilement par ses lobes et tube de la corolle ayant

approximativement la même longueur, et pour présenter un style à tête avec trichomes ; et d'autre part chez *H. tarapotensis* et *H. revolutus* les lobes de la corolle sont plus longs que le tube, et la tête du style est glabre. La taille des follicules contribue à la différenciation des espèces, mesurant 27-29, 16-26, et 12.5-25.5 cm de longueur chez *H. tarapotensis*, *H. phagedaenicus*, et *H. revolutus*, respectivement.

Traitement taxonomique

Himatanthus Willdenow ex Roemer & Schultes, Syst. Veg., ed. 15 bis, 5 : XIII–XIV, 221. 1819. Type : *H. rigidus* Willdenow ex Roemer & Schultes (1819 : 221).

Arbrisseaux, arbustes ou arbres jusqu'à 30 m d'hauteur, lactescents. Tige arrondie, périoderme marqué en spirale par des cicatrices des feuilles tombées. Feuilles alternes, chartacées, sous-coriacées à coriacées ; marges souvent révolutes ; nervures secondaires liées en ondes marginales. Inflorescences terminales ou pseudo-latérales par répétition des bourgeons axillaires, en cyme ou thyrsoides, multiflora ; bractées larges, évidentes, caduques, portant à leur base de nombreuses petites glandes persistantes. Calice petit, persistant ; lobes petits, inégaux, imbriqués. Corolle hypocratériforme, large, blanche ; tube étroit, droit et glabre à l'intérieur ; lobes convolutés dans le bourgeon, dispersés ou recourbés à l'anthèse. Étamines insérées dans la partie inférieure du tube de la corolle ; anthères subsessile, lancéolées, sagittés à la base. Ovaire apocarpique, stigmaté à tête simple fusiforme ou arrondie ; ovules nombreux dans chaque locule. Fruit composé par deux follicules séparés qui ressemblent à des bananes, qui peuvent être droites ou courbes, secs à la maturité, et déhiscents le long de la suture ventrale. Graines sèches, plates, à aile membraneuse circulaire concentrique.

Répartition géographique: *Himatanthus* est un genre de neuf espèces dispersées en Amérique du Sud, et l'une d'entre eux (*H. articulatus*) se prolongeant vers le Sud de Panama.

Clés des espèces de *Himatanthus* au Pérou

- 1 Feuilles à nervure brochidodrome-eucamptodrome ; angle d'insertion des nervures secondaires 80-90° par rapport à la nervure principale.....I.C.2. *H. revolutus*
- 1' Feuilles à nervure brochidodrome ; angle d'insertion des nervures secondaires 50-80° par rapport à la nervure principale.....2
- 2 Angle d'insertion des nervures secondaires 50-70° par rapport à la nervure principale ; tube de la corolle 15-20 mm de longueur, lobes 20-25 mm de longueur ; style à tête glabre ; follicules 27-29 cm de longueur.....I.C.3. *H. tarapotensis*
- 2' Angle d'insertion des nervures secondaires 70-80° par rapport à la nervure principale ; tube de la corolle 20-35 mm de longueur, lobes 25-35 mm de longueur ; style à tête pubescente ; follicules 16-26 cm de longueur.....I.C.1. *H. phagedaenicus*

I.C.1. *Himatanthus phagedaenicus* (Martius) Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 25 : 199. 1937 ["1938"] (comme "phagedaenica") ≡ *Plumeria phagedaenica* Martius en Spix & Martius, Reise Bras. 3 : 1128. 1831. Type : BRÉSIL. Amazonas : Manaus, Cachoeira, près de Barra do Rio Negro [actuellement Manaus], s.d., *C.F.P. Martius 2778* (lectotype de première étape, nommé par Plumel (1991 : 65) ; lectotype de deuxième étape, nommé dans notre étude : M [code à barre M-0183348] photos en F, INPA, MO, RB).

Note taxonomique : Lorsque Martius (en Spix & Martius 1831) a décrit *Plumeria phagedaenica* Martius (en Spix & Martius en 1831 : 1128), il n'a pas cité le numéro de collecte ou l'herbier de dépôt. Müller Argoviensis (1860 : 40, tableau 11, figure 1) a cité le même groupe d'échantillons indiqué par Martius, mais également sans le numéro de collecte ou l'herbier de dépôt. Plumel (1991 : 65) a mentionné le type comme "Martius 2778, Manaus holo-M", ce qui est une lectotypification de première étape. Woodson (1937 : 199) a cité le type de ce nom comme : "Brésil : Amazonas : sylvis ad Rio Cachoeira près de Barra do Rio Negro, Oct., sans année, Martius 2778 (M, type)". Il existe deux spécimens de ce taxon collectés par Martius à M, et un seul avec le code à barre M-0183348, qui a le code de collection de Martius "2778", qui est choisi dans notre étude comme lectotype de deuxième étape.

Répartition géographique et écologie : Cette espèce est distribuée au Venezuela, en Guyane, au Suriname, en Guyane Française, jusqu'à l'Amazonie de la Colombie, du Pérou et du Brésil. Celle-ci pousse dans la forêt primaire humide et végétation secondaire et transitionnelle entre «Campina» et «Cerrado», sur sol sableux, rocheux et argileux; entre 100 et 600 m d'altitude. Ses floraisons et fructifications ont lieu tout au long de l'année.

Spécimens examinés : **COLOMBIE. Vaupés :** Fleuve Kubiyú, Cerro Kañedá, 10 novembre 1952 (fl), *R.E. Schultes & I. Cabrera 18374* (MO) ; Fleuve Piraparaná, 1 septembre 1952 (fl), *R.E. Schultes & I. Cabrera 17146* (COL) ; Mitú et environs, le long du fleuve Vaupes, ca. 6 km avant Mitú à Tukunaré, 7 Août 1976 (fr), *J.L. Zarucchi 1871* (COL). **VENEZUELA. Amazonas :** Fleuve Pacimoni-Yatua, Casiquiare, marge du fleuve Pacimoni, 50 km après l'embouchure, 27 novembre 1953 (fl), *B. Maguire, J.J. Wurdack & G.S. Bunting 36659* (NY, RB) ; le long du fleuve Yatua près de Laja Catipan, 6 février 1954 (fl, fr), *B. Maguire, J.J. Wurdack & G.S. Bunting 37524* (NY) ; Tamatana, bassin supérieur du fleuve Orinoco, 13 juin 1942 (fr), *Ll. Williams 15863* (F, G) ; avant le camp de base le long du fleuve Tirica à l'embouchure du fleuve Torono, 9 mars 1955 (fl), *J.A. Steyermark & J.J. Wurdack 1300* (BM, F, MO, NY). **GUYANA :** Région Demerara-Mahaica, le long de la route Soesdyke-Linden de l'aéroport Timehri à Kuru-Kuru Creek, 17 février 1988 (fl), *W.J. Hahn, S. Tiwahri & M.H. Ameer 3835* (CAY, P, US) ; Malali, rivière Demerara, 30 octobre-5 novembre, 1922 (fl), *J.S. De La Cruz 2743* (F, NY) ; Prec. Sandhill à Coveden, rive Est de la rivière Demerara, 22 avril 1922 (fl, fr), *B.E. Dahlgren & A.C. Persaud 87* (MO, NY-photo). **SURINAME :** Tafelberg (Table Mountain), 8 septembre 1944 (fl), *B. Maguire 24667* (NY). **GUYANE FRANÇAISE :** Rivière Sinnamary, Petit Saut entre Crique Plomb et Crique Tigre, 500 m après Saut Tigre, zone inondée par Petit Saut Dam, 31 août 1993 (fl), *S.A. Mori, C.*

Gracie, G. Tavakilian, E. Christenson & S. George 23489 (CAY, NY) ; Saül route à la montagne La Fumée, à proximité de l'Antenne Nord, 28 juillet 1987 (fl), *S.A. 18592 Mori* (CAY). **PÉROU : Loreto** : Prov. Maynas, en traversant le lac Quistococha en face de la Estación Experimental Pesquera, à l'Ouest de la ville Iquitos, 17 novembre 1975 (fl), *C. Davidson 3567* (MO, NY) ; Dtto. Alto Nanay, fleuve Nanay, quebrada Anguilla, forêt de terra firme, 29 mars 1978 (fr), *M.Y. Rimachi 3494* (F, MO) ; Prov. Requena, quebrada Yanayacu, rivière Tapiche, 19 octobre 2014 (fl), *M. Ríos, T. Mori, N. Pitman, L. Torres & C. Vriesendorp 4553* (F, MBM, USM). **BRÉSIL : Amazonas** : Fleuve Javari, Monte Dourado, 5 octobre 1968 (fl), *N.T. Silva 1110* (F, NY, Z) ; Rivière Urubu entre l'usine et la route Manaus-Itacoatiara, 10 juin 1968 (fr), *G.T. Prance, D. Philcox, W.A. Rodrigues, J.F. Ramos & L.G. Farias 5103* (INPA, NY, Z) ; Municipalité de São Gabriel da Cachoeira, campo de Viação de Uaupe, haute fleuve Negro, à 14 km de la ville de São Gabriel, 21 février 1975 (fl), *B. Cordeiro 274* (IAN) ; rive droite du fleuve Negro, Costa do Jupati, 1 décembre 1978 (fl), *C. Damião 2938* (BM) ; Fleuve Negro, São Gabriel (Uaupés), 21 février 1975 (fl), *B.G.S. Ribeiro 761* (MG, Z). **Pará** : Campinas L'Achijucá, sous rivière Trombetas, 15 octobre 1913 (fr), *A. Ducke s.n.* (BM) ; région de Campos de Ariramba (Trombetas), 4 décembre, 1910 (fl), *A. Ducke s.n.* (BM).

I.C.2. *Himatanthus revolutus* (J. Huber) Spina & Kinoshita, Taxon 62 : 1307. 2013 ≡ *Plumeria revoluta* J. Huber (comme "*Plumeria*"), Bull. Soc. Bot. Genève, ser. 2, 6 : 200. 1915 ≡ *Himatanthus bracteatus* var. *revolutus* (J. Huber) Plumel, Compt. Rend. Séances Soc. Biogéogr. 66 (3) : 114. 1990. Type : BRÉSIL. Amazonas : Região do Alto Ariramba [Campos de Ariramba], campinarana, 21 décembre 1906, *A. Ducke s.n.* (MG 8039) (lectotype désigné dans notre étude : G [code à barre G00164788], photos à INPA, MO, NY, non à MG).

Himatanthus stenophyllus Plumel, Compt. Rend. Séances Soc. Biogéogr. 66 (3) : 116. 1990. Type : BRÉSIL. Amazonas : Municipalité de Manaus, route Manaus-Itacoatiara, km 28, 6 décembre 1983, *M.M. Plumel & D.F. Coelho 8391* (holotype P [code à barre P00076082] ; isotype INPA [code à barre INPA112835]).

Note taxonomique: Huber (1915) a décrit *Plumeria revoluta* J. Huber (1915 : 200) et a cité les échantillons comme "Hab. in regione fl. Arirambae superioris in fruticetis "Campina rana" dictis, 21 décembre 1906, leg. A. Ducke (8039)". Cependant, il n'a pas indiqué cette collecte comme type et n'a pas cité l'herbier de dépôt. En plus, "8039" n'était pas un numéro de collecte, mais le numéro d'entrée de cet échantillon dans l'Herbier du Museu Goeldi (MG), car à cette époque Ducke n'a pas utilisé les numéros de collecte. Cet échantillon doit être cité comme "A. Ducke s.n. (MG 8039)".

Après, Plumel (1990 : 114-116) a réduit *Plumeria revoluta* à une variété de *Himatanthus bracteatus* (A. de Candolle 1844 : 394) Woodson (1937 : 200), en citant le type comme "A. Ducke 11358, MG BM" sans aucune explication. Cette procédure a été une néotypification de première étape, parce qu'il a cité les herbiers MG et BM. Un an plus tard, Plumel (1991 : 79) a expliqué que du fait qu'il n'est pas trouvé l'échantillon

Ducke s.n. (MG 8039), il a dû proposer un néotype. Le néotype a été cité comme "Ducke 11399 RB, S^m de Paranaquara, Brésil, Néo-RB, Syn- U". Cependant, Ducke 11399 à RB cité par Plumel (1991 : 79), n'a pas été une néotypification valide car il avait déjà néotypifié le nom comme Ducke 11358 dans sa publication précédente.

Récemment, Spina *et al.* (2013) ont trouvé un spécimen de *Ducke s.n. (MG 8039)* à G, qui a été cité comme "Holotype : [...] Ducke s.n. (G! photos : INPA !, MO !, NY !)". Le fait de citer ce spécimen comme holotype est incorrect puisque Huber (1915: 200) n'a pas cité l'herbier de dépôt. En outre, il ne peut pas être reconnu comme lectotypification puisque d'après l'International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (ICNafp), pour être valide il doit contenir la remarque: "désigné dans cette étude". De même, parce que Spina *et al.* (2013) ont trouvé un spécimen de *Ducke s.n. (MG 8039)*, conformément à l'article 9.19 de l'ICNafp (McNeill *et al.*, 2012), les néotypifications de Plumel (1990) sur Ducke 11358 sont remplacées. Enfin, après une recherche exhaustive de *Ducke s.n. (MG 8039)* à MG, il a été constaté que ce matériel était perdu. De surcroi, dans notre étude le spécimen *Ducke s.n. (MG 8039)* à G, code à barre G00164788, est désigné comme lectotype de *Plumeria revoluta*.

Répartition géographique et écologie : Cette espèce est distribuée en Amazonie du Vénézuéla, du Guyana, du Suriname, de la Guyane Française, de Colombie, du Pérou et du Brésil ; se développant dans la forêt primaire humide et la végétation secondaire ainsi que transitionnelle entre "Campina" et "Campinarana", dans des aires naturelles ouvertes ; sur sols sableux et argileux, jusqu'à 810 m d'altitude. Au Pérou, celle-ci a été aussi rapportée dans des habitats marécageux connus localement comme "Aguajales" et caractérisés par la prédominance du palmier *Mauritia flexuosa* Linnaeus f. (1782 : 454). Les spécimens à fleurs ont été collectés d'avril à décembre, ceux à fruits en octobre.

Spécimens examinés : **COLOMBIE :** Caquetá : Sierra de Chiribiquete, camp du Nord, 2-3 km au Nord-Est du camp, 10 décembre 1990 (fl), *F. Gonzalez 2269* (COL). **Guainía :** Commissariat de Guainía, rivière Guainía, embouchure du ruisseau Apiare, 9 octobre 1977 (fl), *M.S. Pablón 311* (INPA). **VENEZUELA :** **Bolívar :** Dtto. Heres rive gauche du ruisseau Aguas Negras, 10 km à l'Est du Tepuy El Zumbador, l'Est de Guaiquinima-Tepui, 70 km au Sud-Est de La Paragua, 15 mai 1987 (fl), *G. Aymard 6021* (NY). **GUYANA :** Demerara-Mahaica, près de Kuru Kuru Creek le long de la route Soesdyke-Linden, 8 décembre 1989 (fl), *L. Gillespie 2642* (NY); Région Potaro-Siparuni, Kaieteur Falls, à mi-chemin entre Government Guesthouse et Johnson's view, 12 octobre, 1987 (fl), *L.P. Kvist 220* (B) ; Région Cuyuni-Mazaruni, côté supérieur de Peaima Falls, 6 octobre 2006 (fl), *K. Redden, C. Perry, P. Benjamin, D. Singh, C. Wilkie & C. Hinchliff 4578* (CAY) ; Région Demerara-Mahaica, route Linden, ca. 4 miles à l'Est de la route Tehmeri-Georgetown, 23 janvier 1990 (fl), *T. Mc Dowell, V. Funk & S. Tiwahris 1826* (CAY). **SURINAME :** Tafelberg (Table Mountain), 8 septembre 1944 (fl), *B. Maguire 24667* (NY). **GUYANE FRANÇAISE :** Communauté Regina, Route Nationale 2, entre les PK 90 et PK 91, forêt secondaire à côté de la route, 9 juillet 2013 (fl), *P.G. Delprete 12182* (CAY [2], K, L, MG, NY, RB, US), *12183* (CAY, K, L, MO, NY, US), *12184* (B, BR, CAY, INPA, P), *12185* (CAY, MO, NY,

US) ; Communauté de Saint Laurent du Maroni, route non pavée vers l'Auberge Chutes Voltaire, entre le poste de la Gendarmerie et l'Auberge, 16 octobre 2015 (fl), *P.G. Delprete & C.A. Amasifuen 12668* (CAY, MO, P, US) ; Montagnes de la Sparouine, bassin Sparouine, 13 janvier 2012 (fr), *H. Richard & J. Ateni 504* (CAY). **PÉROU : Loreto** : Dtto. San Juan, Localité de Quistococha, 4.5 km route Iquitos-Nauta, 23 septembre 2015 (fl), *N. Mitidieri & U. Mozombite 16* (USM). **BRÉSIL : Amazonas** : Municipalité de Manaus, route Manaus-Itacoatiara, km 36, 6 décembre 1983 (fl), *M.M. Plumel & D.F. Coêlho 8392* (INPA) ; Réserve Ducke, Platô, 24 février 2000 (st), *A.P. Spina, V.F. Mansano & C.L. Assunção 482* (UEC) ; Municipalité de Manicoré, BR-230, 150 km à l'Est de Humaitá et 18 km au Sud à Rodovia do Estanho, 15 avril 1985 (fl), *C.A.C. Ferreira 5514* (NY). **Pará** : Municipalité d'Oriximiná, aire de mineração rivière Norte, à 5 km de la vila résidentielle, 11 novembre 1987 (fl), *C.A.C. Ferreira 9552* (F, MG, NY).

I.C.3. *Himatanthus tarapotensis* (K. Schumann ex Markgraf) Plumel, Compt. Rend. Séances Soc. Biogéogr. 66 (3) : 112. 1990 = *Plumeria tarapotensis* K. Schumann ex Markgraf, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 11 : 339. 1932. Type : PÉROU. Loreto, Tarapoto, octobre 1902, *E. Ule 6473* (B détruit ; léctotype désigné par Spina *et al.* (2013 : 1307) : G [code à barre G00164786] ; isoléctotype MG [code à barre MG006333]).

Répartition géographique et écologie : Espèce distribuée en provenance de l'Amazonie du Vénézuéla, de la Guyane Française, de Colombie, d'Équateur, du Pérou, du Brésil et de Bolivie ; dans la forêt primaire humide, végétation secondaire, forêts galeries, et "Cerrado" ; sur sols sableux, rocheux, et argileux ; entre 80 et 1 500 m d'altitude. Cette espèce fleurit toute l'année et les fruits ont été enregistrés de février à novembre.

Spécimens examinés : **COLOMBIE : Amazonas** : Fleuve Loretoyacu, octobre 1945 (fl), *R.E. Schultes 6824* (COL) ; Fleuve Loretoyacu, novembre 1945 (fl), *J.M. Duque-Jaramillo 2089* (COL). **Chocó** : 6-10 km à l'Est de Tutunendo à Quibdo-Medellín, 12 août 1976 (fl), *A. Gentry & M.E. Fallen 17529* (Z) ; Municipalité de Riosucio, Parque Natural Nacional Los Katyos, Salto de Tilupo, 19 juin 1976 (fl), *León 119* (MO) ; Tanela, autour du village, 24 juillet 1957 (fl), *R. Romero-Castañeda 6418* (COL, MO, NY). **Santander** : Municipalité de Puerto Wilches, entre la Gómez et le km 80 du chemin de fer de l'Atlantique, 22 avril 1960 (fl), *R. Romero-Castañeda 8394* (COL, F, NY). **Nariño** : Municipalité d'Iscuandé, rivière Sequion, 17 novembre 1955 (fl), *R. Romero-Castañeda 5469* (MO). **VENEZUELA : Amazonas** : Sans localité, 24 janvier 1942 (fl), *Ll. Williams 13974* (F) ; Dpto. Atures : proximités de Puerto Ayacucho, 3 décembre 1979 (fr), *O. Huber 4757* (MO, NY) ; route Puerto Ayacucho-Gavilán, section 1-17 km, 16 avril 1989 (fl), *G.A. Romero & F. Guánchez 1785* (MO, NY). **Bolívar** : 18 km au Nord de Puerto Ayacucho, 30 juin 1975 (fl), *A. Gentry & P. Berry 14668* (F, MO). **GUYANE FRANÇAISE** : Saül et proximités, entre le camp forestier ca. 10 km au Sud-Est d'Eaux Claires et Sentier Botanique, 5 septembre 1994 (fr), *S.A. Mori, W. Buck & T. Gill 23792* (CAY). **ÉQUATEUR : Napo** : Cantón Orellana, secteur Huashito, à 20 km au Nord de Coca, propriété de Palmorient, 3-21 novembre

1989 (fl), *D. Rubio* 277 (MO) ; Tena Cantón, construction de la route, Campococha-Chontapunta, variante Selva Viva - Bosque Protector, 23 août 1997 (fl), *T. Nuñez & C. Tapuy* 551 (MO). **Santiago-Zamora** : Taísha, 30 janvier 1962 (fl), *P.C.D. Cazalet & T.D. Pennington* 7577 (NY). **PÉROU** : **Amazonas** : Prov. Bagua, quebrada Tambillo (opposé au secteur des kilomètres 280-282 de la route Marañón), vallée du fleuve Marañón, au-dessus des Cascadas de Mayasi, 18 septembre 1962 (fl), *J.J. Wurdack* 2048 (F, MO, NY, S). **Huánuco** : Dtto. Puerto Inca, Bosque Nacional de Iparia, le long de la rivière Pachitea, 23 décembre 1968 (fl), *J.V. Schunke* 2916 (G, NY) ; Prov. Leoncio Prado, localité de Rupa-Rupa, 25 octobre 2014 (fl) *R. Zárate, M. Sosa, E. Rengifo, R. Remusgo, S. Filomeno & M. Mori* 20197 (MBM). **Junín** : La Merced, rivière Seco, 1944 (fl) *J.J. Soukup* 2496 (F) ; 10-24 août 1923 (st), *J.F. MacBride* 5402 (F). **Loreto** : Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, 12 mars 2014 (fl), *C.A. Amasifuen & R. Pua* 3483 (AMAZ, USM), 3484 (MBM, USM), 3485 (MBM), 3486 (MBM), 3487 (AMAZ, MBM) ; Cerro Escalera, 30 juillet 2013 (fl), *T. Mori* 1961, 1962, 1963 (MBM) ; Commune Tangarana, rivière Atacuari, 5 février 2014 (fl), *C.A. Amasifuen, T. Mori, M. Panaifo & G. Panaifo* 3478 (AMAZ, MBM, USM) ; localité de Jenaro Herrera, quebrada Supay, 21 juillet 2014 (fl), *C.A. Amasifuen, N. Villacorta & N. Macedo* 3488 (AMAZ, MBM, USM) ; localité Bagazán, quebrada Carahuayte, 24 juillet 2014 (fl), *C.A. Amasifuen, A. Vasquez & N. Macedo* 3489 (AMAZ, MBM, USM) ; localité Pebas, commune Pucaurquillo, 28 septembre 2014 (fl), *R. Zarate, D. Fagua & A. Garcia* 20153 (MBM) ; communauté Santa Lucía de Pro, 30 septembre 2014 (fl), *R. Zarate, D. Fagua & P. Gonzales* 20181 (MBM). **BRÉSIL** : **Amazonas** : Près de l'embouchure de la rivière Embira (affluent du fleuve Tarauaca) 13 juin 1933 (fl, st), *B. Krukoff* 4787 (F, G, M) ; Municipalité de Maraa, rivière Japurá, rive droite, 31 octobre 1982 (fl), *I.L. Amaral* 275 (MO, NY, RB, UB). **Mato Grosso** : Municipalité de Sinop, BR-080, 142 km de Peixoto de Azevedo, route da Faz. Reseg, 4 octobre 1985 (fl), *C.A.C. Ferreira, W.W. Thomas, J. Pirani, J.G. de Oliveira, D. Ackerly, R.P. de Lima & J.A. Coelho* 6328 (F, NY). **BOLIVIE** : **Cochabamba** : Prov. Carrasco, station du projet Valle del Saeta, 25-27 avril 1989 (fl), *D.N. Smith, J.F. Smith & C. Negrete* 12931 (G, MO, NY). **Pando** : Nicolás Suárez, entre Cobija et Porvenir, 12 janvier 1983 (fl), *F.J.F. Maisons & A. Susanna* 8186 (MO, NY).

Tableau I-02. Comparaison morphologique entre les espèces de *Himatanthus* du Pérou. Les mesures ont été faites à partir des spécimens d'herbier

Caractéristiques	<i>H. tarapotensis</i>	<i>H. phagedaenicus</i>	<i>H. revolutus</i>
Marge du limbe	légèrement révoluée à ondulée	Révoluée	Révoluée
Nombre de paires de nervures secondaires	(11-) 14-20	14-23	(8-) 13-17(-23)
Angle d'insertion des nervures secondaires	50-70°	70-80°	80-90°
Type de nervure secondaire	Brochidodrome	Brochidodrome	Brochidodrome-eucamptodrome
Longueur des bractées (mm)	15-20(-25)	20-30	20-25
Taille du calice (mm)	5-10 x 2	4-8 x 2	5-7 x 2
Longueur de la corolle (mm)	35-45	45-70	45-70
Taille du tube de la corolle (mm)	15-20 x 2	25-35 x 2-3	20-30 x 2-3
Taille des lobes de la corolle (mm)	20-25 x 4-6	25-35 x 8-12	25-40 x 5-8
Longueur de la tête du style (mm)	1.5	2	1.5-2
Longueur de la tête du style (mm)	0.5	0.2-0.5	0.2
Apparence de la surface de la tête du style	Glabre	Pubescente	Glabre
Type de surface de la tête du style	Lisse	Lisse	Striée (5 stries)
Taille des follicules (cm)	27-29 x 3.5-4.5	16-26 x 2-3	12.5-25.5 x 3
Taille des graines (mm)	60 x 35	50 x 25-40	30-50 x 25-30
Taille du noyau séminal (mm)	35 x 10	25-30 x 10	11-25 x 9-10

CHAPITRE II : Patrons de production et rôle potentiel de défense chimique de la pluméricine chez *Himatanthus tarapotensis* (Apocynaceae) en milieu naturel amazonien

Résumé

Himatanthus tarapotensis (Apocynaceae) est un arbre largement distribué dans plusieurs écosystèmes amazoniens. Dans la zone d'étude située dans la Station Biologique de l'Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (SB-IIAP), au sein de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana (RNAM), Loreto, Pérou, cette espèce pousse sur des habitats différenciés floristiquement et édaphiquement : les forêts sur sol de sable blanc (SB) et les forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF). La méthode de chromatographie en phase liquide à haute performance (HPLC) a été utilisée pour évaluer la production de pluméricine dans les feuilles de *H. tarapotensis*. La concentration du composé a été analysée en fonction des facteurs environnementaux de type de sol, période de précipitations, et pression des insectes ; en tenant compte des modèles de croissance. La concentration de pluméricine a été similaire dans les deux types d'habitats SB et TF. Ce résultat suggère que les gradients environnementaux générés par la différence de sol n'influencent pas de manière importante la production du composé. Il a été enregistré une variation temporelle de la production de pluméricine corrélée positivement à la pression de la communauté d'insectes et notamment de la larve herbivore d'*Isognathus leachii* (Lepidoptera : Sphingidae), et négativement par les patrons de croissance des plantes évaluées (p valeur $< 0,0001$). Ces deux facteurs ont été corrélés avec la précipitation (p valeur $< 0,0001$), ce qui suggère que la variation des intensités des pluies serait un facteur capable d'influencer indirectement la production de pluméricine chez *H. tarapotensis*. La relation positive entre la concentration de pluméricine et la pression des insectes est une première évidence de la participation de ce composé dans la défense chimique contre les insectes. La relation négative entre la production du composé et la croissance est en rapport avec la théorie du compromis (trade-off) entre défense et croissance, où il est postulé que les plantes ne peuvent pas se défendre et grandir en même temps. Ce résultat suggère également le rôle potentiel de la pluméricine dans la défense contre les insectes herbivores. Nous pouvons conclure que le composé bioactif pluméricine pourrait être impliqué dans la médiation de *H. tarapotensis* avec son environnement.

Mots-clés: production de pluméricine, type de sol, précipitations, herbivorie, croissance, Amazonie

Abstract

Himatanthus tarapotensis (Apocynaceae) is a tree widely distributed in several Amazonian ecosystems. In the study area established at the Biological Station of the Instituto de Investigaciones Amazonia Peruana (SB-IIAP), Reserva Nacional Allpahuayo Mishana (RNAM), Loreto, Peru, it grows in local and contiguous habitats differentiated floristically and edaphically: white-sand soil forests (SB) and others *terra firme* clay and brown-sand soil forests (TF). High-performance liquid chromatography

(HPLC) was carried out to evaluate plumericin production of leaves, in relation to environmental factors as: soil type, periods of rainfall, and insects pressure; as well as according to growth patterns. Plumericin production was similar in both habitats TF and SB. It suggests that environmental gradients generated by soil differences does not influence importantly on the compound production. Moreover, it was found a temporal variation of plumericin production correlated positively to insects pressure caused by the larva herbivore of *Isognathus leachii* (Lepidoptera: Sphingidae) and negatively to growth rate (p value < 0.0001). These two factors were correlated to precipitation (p value < 0.0001). It suggests that rainfall variations would be an indirect driver affecting the plumericin production in *H. tarapotensis*. The positive relationship between concentration of plumericin and insects pressure suggest potential action of this compound in the chemical defense against insects. The negative relationship between plumericin production and the growth pattern could be explained according to the trade-off hypothesis between defense and growth. It proposes that growth and defense in plants are not simultaneous. This finding is another sign about the potential role of plumericin as a compound participating in plant defense. It is concluded that the bioactive compound plumericin is involved in mediating of interaction biological activities of *H. tarapotensis* with their environment.

Key words: plumericin production, soil type, rainfall, herbivory, growth, Amazon

Resumen

Himatanthus tarapotensis (Apocynaceae) es un árbol ampliamente distribuido en varios ecosistemas amazónicos. En el área de estudio localizado en la Estación Biológica del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (EB-IIAP), dentro de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana (RNAM), Loreto, Perú, esta especie crece en hábitats diferenciados florística y edáficamente: bosques sobre suelo de arena blanca (SB) y bosques de *terra firme* sobre suelo arcilloso y de arena marrón (TF). Se utilizó el método de cromatografía líquida de alto rendimiento (HPLC) para evaluar la producción de plumericina en las hojas de *H. tarapotensis*. Se analizó la concentración del compuesto en función de los factores ambientales tipo de suelo, período de precipitación, y presión de insectos; y teniendo en cuenta los patrones de crecimiento. La concentración de plumericina fue similar en los dos hábitats evaluados SB y TF, lo cual sugiere que los gradientes ambientales generados por la diferencia de suelo no influyen de manera importante en la producción del compuesto. Se registró una variación temporal de producción de plumericina correlacionada positivamente a la presión que ejerce la comunidad de insectos y principalmente la larva herbívora de *Isognathus leachii* (Lepidoptera: Sphingidae), y negativamente a los patrones de crecimiento de las plantas evaluadas (p valor < 0.0001). Estos dos factores estuvieron correlacionados con la precipitación (p valor < 0.0001), lo cual sugiere que la variación en la intensidad de las lluvias sería un factor que modula indirectamente la producción de plumericina en *H. tarapotensis*. La relación positiva entre concentración de plumericina y presión de insectos es un primer indicio de la participación de este compuesto en la defensa química contra insectos. La relación negativa entre producción

de plumericina y crecimiento se ajusta dentro de la teoría del compromiso (trade-off) entre defensa y crecimiento, que postula que las plantas no pueden defenderse y crecer simultáneamente. Este hallazgo sería otro indicio de un potencial rol de la plumericina en la defensa química. Se concluye que el compuesto bioactivo plumericina estaría implicado en actividades biológicas mediadoras de las interacciones de *H. tarapotensis* con su medio ambiente.

Palabras Clave: producción de plumericina, tipo de suelo, precipitación, herbivoría, crecimiento, Amazonía

II.A. INTRODUCTION

Himatanthus tarapotensis (K. Schum. ex Markgr.) Plumel (Apocynaceae), connue au Pérou comme "bellaco caspi", est un arbre largement distribué en Amazonie péruvienne. Cette espèce a été enregistrée dans plusieurs types d'habitats locaux (Spina 2004 ; Spina *et al.*, 2013 ; notre étude, chapitre I). Au Pérou, elle a été généralement identifiée de manière ambiguë au sein du complexe "*H. sucuuba*" (notre étude, chapitre I), et en utilisant ce nom plusieurs études ethnobotaniques ont noté que l'écorce, le latex et les feuilles de cette plante sont utilisées dans la médecine traditionnelle des populations rurales amazoniennes pour traiter des affections telles que la leishmaniose, le paludisme, les parasites intestinaux, les ulcères, les infections, les processus inflammatoires, les tumeurs, etc. (Mejia & Rengifo, 2000 ; Bourdy *et al.*, 2008 ; Jernigan, 2009 ; Sanz-Biset *et al.*, 2009 ; Luziatelli *et al.*, 2010 ; Odonne *et al.*, 2013, 2014). Les propriétés médicinales de "*H. sucuuba*" ont été attribuées principalement à la présence du composé bioactif pluméricine, un monoterpène du type iridoïde (avec un noyau tetrahydrocyclopentano-pyranique) (Figure II-1), avec la formule $C_{15}H_{14}O_6$ et le poids moléculaire 290,26806 g / mol (Silva *et al.*, 1998 ; Dinda *et al.*, 2011 ; Kumar *et al.*, 2013 ; NCBI, 2016). Ce composé a été également isolé à partir d'autres espèces de *Himatanthus*, et des genres *Allamanda* et *Plumeria* de la famille des Apocynacées et du genre *Duroia* de la famille des Rubiacées, et sa bioactivité a été prouvée en tant qu'agent anti-inflammatoire (Fakhrudin *et al.*, 2014), leishmanide (Castillo *et al.*, 2007), antifongique (Silva *et al.*, 1998 ; Morel *et al.*, 2006) et antibactérien (Morel *et al.*, 2006 ; Silva *et al.*, 2010 ; Kumar *et al.*, 2013), ainsi que comme agent anti-tumoral *in vitro* contre le carcinome du poumon (Anderson *et al.*, 1988 ; Kardono *et al.*, 1990 ; Abdel-Kader *et al.*, 1997), les cellules du cancer du sein et du côlon, de fibrosarcome et du mélanome (Kardono *et al.*, 1990), et possédant des propriétés immuno-stimulantes (Moreira *et al.*, 2001) et allélopathiques (Page *et al.*, 1994). Les propriétés pharmacologiques de la pluméricine fournissent une base scientifique à l'utilisation traditionnelle des espèces de *Himatanthus*.

Un métabolite secondaire bioactif devient un produit naturel avec de bonnes perspectives pour le développement de nouveaux médicaments (Cutler & Cutler, 2000 ; Fakhrudin *et al.*, 2014). Il est suggéré qu'un métabolite secondaire de grande réactivité pharmacologique mérite d'être isolé, quantifié et analysé en fonction de son rôle dans la physiologie de la plante notamment de ses attributs écologiques (Berenbaum & Zangerl,

1992 ; Dinda *et al.*, 2011). En ce sens, étant donné que les produits secondaires sont une interface chimique entre les plantes et l'environnement, leur synthèse est souvent affectée par les conditions environnementales (Croteau *et al.*, 2000 ; Gobbo-Neto & Lopes, 2007 ; Hartmann, 2007 ; Gouvea *et al.*, 2012), comme résultat des modifications et adaptations des plantes aux exigences des gradients environnementaux (Chapin *et al.*, 1987 ; Jackson & Colmer, 2005 ; Hartmann, 2007 ; Sharafzadeh & Ordoorkhani, 2011). Par exemple, il a été déterminé que la production et la concentration des métabolites secondaires sont influencées par des facteurs environnementaux abiotiques tels que la température, la saisonnalité, l'altitude, le rayonnement ultraviolet, les nutriments et l'eau du sol, l'inondation, le rythme circadien, la concentration en CO₂, etc. (Coley *et al.*, 1985 ; Mihaliak & Lincoln, 1985 ; Lavola & Julkunen-Tiitto, 1994 ; Peñuelas & Estiarte, 1998 ; Dudareva *et al.*, 2005 ; Jackson & Colmer, 2005 ; Blank *et al.*, 2007 ; Diniz *et al.*, 2007 ; Gobbo Neto & Lopes, 2007 ; Sharafzadeh & Ordoorkhani, 2011 ; Gouvea *et al.*, 2012 ; Borges *et al.*, 2013), et biotiques tels que les herbivores, les pollinisateurs, les compétiteurs et les agents pathogènes (Macedo & Langenheim, 1989 ; Queiroz-Voltan *et al.*, 1995 ; Paré & Tumlinson, 1997, 1999 ; Pichersky & Gershenzon, 2002 ; Adler *et al.*, 2006 ; Gobbo-Neto & Lopes, 2007 ; Mraja *et al.*, 2011). Par conséquent, l'évaluation de la présence des composés chimiques d'intérêt en fonction des facteurs environnementaux aide à comprendre leurs variations potentielles de production, ce qui est l'information de base pour le succès du développement de nouvelles études pharmacologiques (Maciel *et al.*, 2002 ; Blank *et al.*, 2007 ; Gobbo-Neto & Lopes, 2007 ; Figueiredo *et al.*, 2008 ; Prado *et al.*, 2012 ; Borges *et al.*, 2013).

D'autre part, la biodiversité des milieux amazoniens a été expliquée par la grande hétérogénéité environnementale, générée principalement par les gradients édaphiques, climatiques et d'inondations (ter Steege *et al.*, 2006 ; Fine *et al.*, 2010 ; Wittmann *et al.*, 2013) qui agissent comme des facteurs qui modulent les processus de spéciation et diversification de la biota amazonienne. Dans ce contexte, il a été postulé que les forces conduisant le début de la diversification correspondent à des phénomènes d'adaptation continue, avec la séparation des individus de la même espèce dans des environnements géographiquement ou écologiquement continus (sans isolement allopatrique) induites par des barrières correspondant à des événements biotiques (*ex.* les insectes herbivores) et abiotiques (*ex.* les nutriments du sol) capables d'initier une divergence adaptative (Janzen, 1974 ; Smith *et al.*, 1997 ; Moritz *et al.*, 2000 ; Ferreira *et al.*, 2007 ; Wittmann *et al.*, 2013). À cet égard, il a été déterminé que l'adaptation au sol et les interactions plante-herbivore sont des événements fondamentaux pour les plantes, puisque l'interaction entre ces deux facteurs augmente les différences de la qualité d'habitat (Janzen, 1974 ; Fine *et al.*, 2004). Ce serait le début des processus de diversification par la promotion de la spécialisation d'habitat des plantes à travers des différentes zones hétérogènes de la plaine amazonienne (Fine *et al.*, 2004, 2013 ; Lamarre *et al.*, 2012). Il a été suggéré que pour comprendre ces phénomènes d'adaptation des plantes à des gradients environnementaux, il faut l'analyse simultanée des différences phénotypiques de la croissance et la défense contre les insectes, à partir de lignées divergentes (*ex.*

écotypes) occupant des habitats différenciés (Fine *et al.*, 2004, 2006, 2013 ; Lamarre *et al.*, 2012).

Dans la zone d'étude, située à la Station Biologique de l'Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (SB-IIAP) au sein de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana (RNAM), à Loreto, Pérou, une population de *Himatanthus tarapotensis* se développe dans des habitats locaux différenciés floristiquement et surtout édaphiquement, qui génèrent un fort gradient environnemental : les forêts sur sol de sable blanc (SB) et les forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF). Ce système offre la possibilité d'évaluer des variations potentielles de la production de pluméricine à l'échelle spatiale déterminée par la différence du type de sol des habitats, et à l'échelle temporelle générée par les périodes de précipitations humide et sèche qui se produisent dans le Nord-Ouest de la plaine amazonienne (Marengo, 1998), où cette étude s'est déroulée. L'influence de la pression des insectes dans la production du composé complète cette analyse, car les insectes sont un des facteurs biotiques les plus importants influant directement la production des métabolites secondaires (Langenheim *et al.*, 1986 ; Queiroz-Voltan *et al.*, 1995 ; Coley & Barone, 1996 ; Mithöfer & Boland, 2012). Par conséquent, le rapport entre la production de pluméricine et la pression des insectes, mesurées en tenant compte de la croissance de *H. tarapotensis*, peut fournir une indication du rôle potentiel de ce composé dans la défense chimique de la plante cible, basée sur la théorie du compromis (trade-off) physiologique entre la croissance et la défense (Herms & Mattson, 1992), où il est postulé que les plantes ne peuvent pas à la fois se développer et se défendre. Les résultats obtenus avec cette approche des variations quantitatives des traits phénotypiques de la croissance et la défense de *H. tarapotensis* dans le SB et TF, contribueront à la compréhension des mécanismes d'adaptation de cet arbre aux types contrastés d'habitats amazoniens.

Dans ce chapitre, la méthode de chromatographie en phase liquide à haute performance (HPLC, high-performance liquid chromatography) a été utilisée pour quantifier la production de pluméricine. Les valeurs de concentration de ce composé ont été analysées en fonction des facteurs environnementaux suivants : type de sol, période de précipitations et pression des insectes, ainsi que par rapport à la croissance des individus juvéniles de *H. tarapotensis*. Le but de l'étude a été d'explorer les patrons de production spatiale et temporelle de la pluméricine, et leurs rôles potentiels dans la défense chimique contre les insectes. Les questions suivantes ont été posées : (1) les individus de *H. tarapotensis* expriment-ils quantitativement des différences spatiales et temporelles de production de pluméricine en fonction des types de sol et des périodes de précipitations ? ; (2) les variations dans la concentration de pluméricine se rapportent-elles à l'abondance des insectes et notamment des herbivores ? ; (3) les taux de production de pluméricine se rapportent-ils à la croissance des individus juvéniles de *H. tarapotensis* et ceux-ci varient-ils entre les habitats ? L'une des hypothèses de notre travail est que les différences entre les types de sol et les périodes de précipitation pourraient produire des variations dans la production de pluméricine. De même, les insectes herbivores de *H. tarapotensis* devraient être des agents capables de modifier la

concentration de pluméricine. Il a été également cherché une relation entre la production de pluméricine, la croissance et la pression des insectes pour déduire un rôle potentiel du composé dans la défense chimique de *H. tarapotensis*. Dans le cas où la pluméricine serait impliquée dans la défense chimique contre les insectes, nous avons émis l'hypothèse que des concentrations différentes de pluméricine et des taux de croissance (corrélés négativement entre eux) seraient constatés par type d'habitat, selon la théorie de l'allocation de ressources qui propose que dans des habitats stressés (ex. la forêt sur sol de sable blanc) la défense est une priorité plutôt que la croissance (Coley *et al.*, 1985 ; Fine *et al.*, 2013). Notre étude devrait fournir de nouvelles informations pour la compréhension du métabolisme des terpènes, et servir de base pour d'autres études relatives à l'évaluation pharmacologique de composés secondaires de type iridoïde. Les résultats devraient également aider à comprendre les mécanismes d'adaptation des plantes sauvages à des habitats différenciés, permettant d'interpréter partiellement le succès reproductif de cette plante amazonienne.

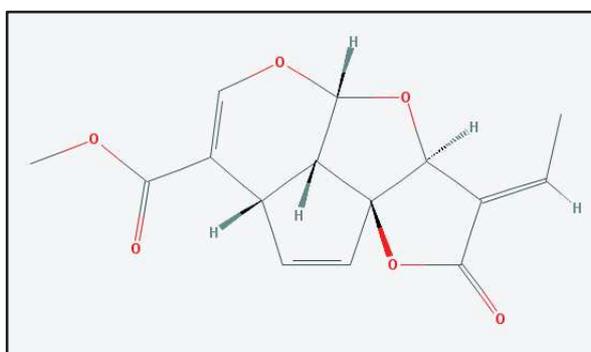


Figure II-01. Structure de la pluméricine (D'après: NCBI, 2016)

II.B. MATÉRIEL ET MÉTHODES

II.B.1 Zone d'étude

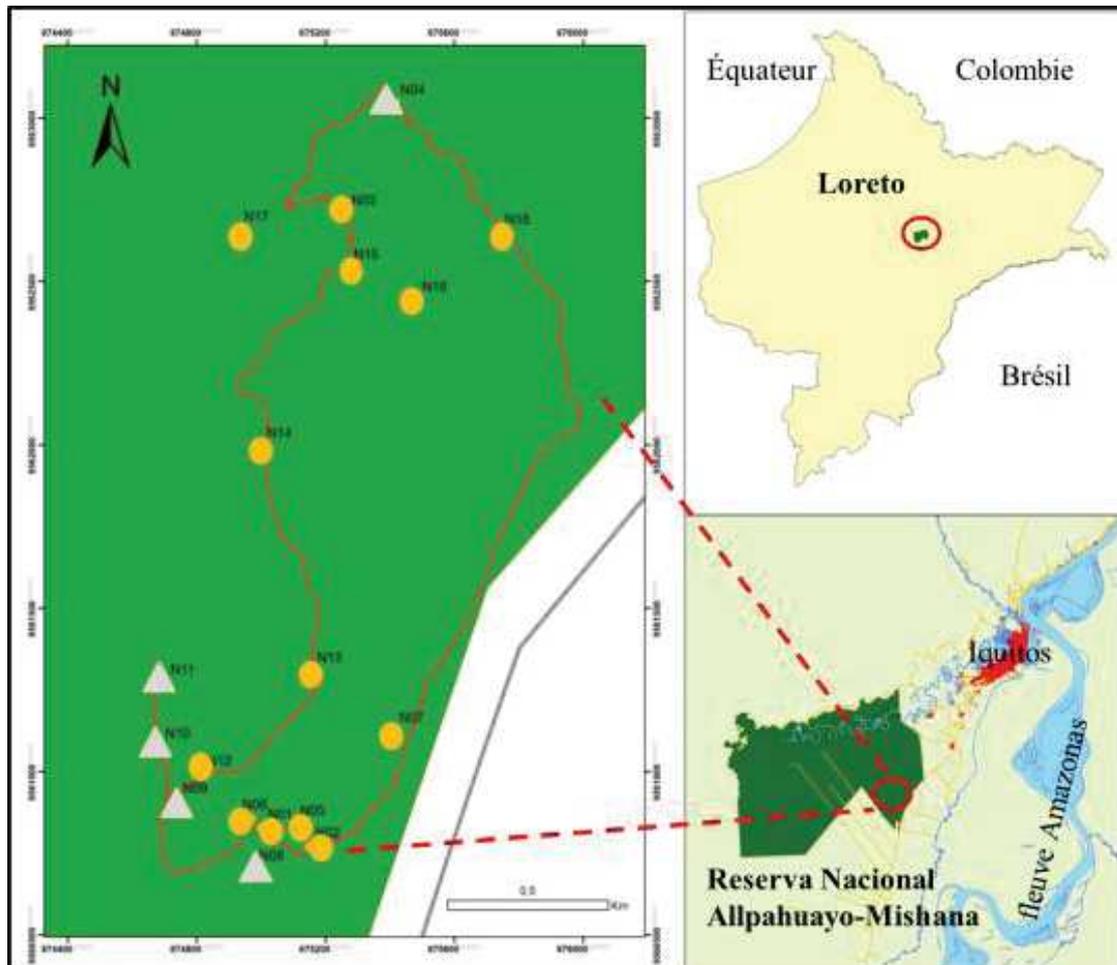
II.B.1.1 Localisation

Notre étude a été menée à la Station Biologique de l'Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (SB-IIAP). Cette station d'une superficie d'environ 2 750 ha de forêt, est située au sein de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana (RNAM), à 27 km de la ville d'Iquitos, dans le département du Loreto, au Nord de l'Amazonie péruvienne (Carte 02). Cette zone d'étude a été établie après une prospection dans plusieurs localités amazoniennes et a été choisie en raison de son accessibilité, de l'état de conservation de sa forêt, ainsi que par les mesures de surveillance continues, qui ont permis de mettre en œuvre et développer le modèle d'étude, d'avril 2014 à mars 2015.

Le travail de terrain a été réalisé sur 18 "sites d'échantillonnage" répartis le long d'un circuit d'environ 9 km de forêt primaire où se développent des individus juvéniles de *H. tarapotensis*. Les sites d'échantillonnage ont été codés par des chiffres consécutifs de 01 à 18 précédés par la lettre "N". Cinq sites ont été placés sur SB : **N04** 73°25'12" long. Ouest 3°57'6" lat. Sud ; **N08** 73°25'26" long. Ouest 3°58'22" lat. Sud ; **N09** 73°25'34"

long. Ouest 3°58'16" lat. Sud ; **N10** 73°25'36" long. Ouest 3°58'4" lat. Sud; **N11** 73°25'35" long. Ouest 3°58'4" lat. Sud. D'autre part, treize sites ont été établis sur TF : **N01** 73°25'25" long. Ouest 3°58'18" lat. Sud ; **N02** 73°25'21" long. Ouest 3°58'20" lat. Sud ; **N03** 73°25'17" long. Ouest 3°57'17" lat. Sud ; **N05** 73°25'22" long. Ouest 3°58'18" lat. Sud ; **N06** 73°25'27" long. Ouest 3°58'17" lat. Sud ; **N07** 73°25'12" long. Ouest 3°58'9" lat. Sud ; **N12** 73°25'32" long. Ouest 3°58'13" lat. Sud ; **N13** 73°25'20" long. Ouest 3°58'3" lat. Sud ; **N14** 73°25'26" long. Ouest 3°57'40" lat. Sud ; **N15** 73°25'17" long. Ouest 3°57'23" lat. Sud ; **N16** 73°25'10" long. Ouest 3°57'26" lat. Sud ; **N17** 73°25'28" long. Ouest 3°57'19" lat. Sud ; **N18** 73°25'2" long. Ouest 3°57'19" lat. Sud (Carte 02).

Carte 02. Zone d'étude à la Station Biologique de l'Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana SB-IIAP, dans la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, Loreto, Pérou (ligne rouge : circuit d'évaluation d'environ 9 km de longueur; symboles sont les 18 sites d'échantillonnage : cercles = forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron TF; triangles = forêts sur sol de sable blanc SB)



II.B.1.2. Caractérisation des types d'habitats

Dans la zone d'étude, des différences marquées de la physionomie de la forêt et du type de sol ont été observées, et ces variations ont été évaluées qualitativement et quantitativement pour déterminer des types d'habitat potentiels. La végétation a été évaluée qualitativement à partir de la composition floristique et de la structure de la forêt, d'après le système de classification des formations végétales de la plaine amazonienne (Encarnación, 1993) et de la description de la végétation de la localité Allpahuayo dans la zone d'étude (Vasquez, 1997 ; Ruokolainen & Tuomisto, 1998 ; Fine *et al.*, 2010 ; Vásquez & Phillips, 2000). Pour évaluer le sol, un trou de 1 m³ a été creusé pour chacun des 18 "sites d'échantillonnage" afin d'observer les caractéristiques physiques du profil du sol en fonction de la texture, la couleur et la présence ou l'absence de tâches. La texture a été déterminée subjectivement en évaluant les constituants du sol (sable, limon et argile) en frottant de petites portions de sol humide entre les doigts. La couleur du sol a été comparée avec la table de Munsell (1975). Les tâches ont été caractérisées en utilisant une clé d'estimation de couverture de fragments grossiers et tâches (Cabria *et al.*, 2012). Les caractéristiques qualitatives physiques trouvées ont permis de choisir sept points d'échantillonnage représentatifs : N02, N03, N04, N07, N10, N13, N14. Dans ces sites les échantillons du sol superficiel (jusqu'à 15 cm de profondeur), ont été prélevés et ont été soumis à la caractérisation physico-chimique, au Laboratorio de Suelos de l'Universidad Nacional Agraria La Molina (LS-UNALM) à Lima, Pérou. Sept échantillons de sol d'environ 1 kg chacun ont été collectés (un échantillon par site) et déposés à l'intérieur des sacs en plastique propres, étiquetés, et immédiatement envoyés au LS-UNALM. La collecte et le transport des échantillons de sol ont été réalisés d'après les instructions contenues dans le manuel d'évaluation du sol élaboré par le Soil Survey Division Staff (1993).

Les tests de laboratoire ont permis d'obtenir les valeurs des 18 variables physiques et chimiques (Annexe 01), qui ont été finalement utilisées pour évaluer les différences de composition des sols. Avec ces valeurs, il a été élaboré un cluster basé sur la méthode Single Linkage avec dissimilitude de Bray-Curtis en tant que mesure de distance. Cette méthode est également appelée la méthode du voisin le plus proche, où les groupes sont comparés en ce qui concerne la plus grande similitude de leurs échantillons, en fusionnant les groupes qui reçoivent les échantillons les plus similaires (Legendre & Legendre, 1998). Cette analyse a été réalisée sur le logiciel Community Analysis Package CAP 4.0. Les différences statistiques des groupes reconnus ont été évaluées en utilisant le test non paramétrique de Kolmogorov-Smirnov, avec un niveau de décision $\alpha < 0,05$. Ce test a permis de mesurer indépendamment chaque variable physico-chimique (*ex.* % de sable pH, Capacité d'Échange Cationique, etc.) en tant que groupement de classe. Cette analyse a été réalisée sur le logiciel BioEstat 5.0. Les groupes de sols obtenus ont été analysés selon les descriptions du sol superficiel de la zone d'Iquitos (Kauffman *et al.*, 1998) et des habitats amazoniens établis sur sol de sable blanc (Anderson, 1981 ; Coomes & Grubb, 1996 ; Mardegan *et al.*, 2009), et en tenant compte les caractéristiques qualitatives floristiques trouvées.

II.B.1.3. Patrons de précipitations

Les données mensuelles de précipitations de la zone d'étude correspondant à la durée de l'évaluation de terrain d'avril 2014 à mars 2015 ont été calculées à partir des lectures quotidiennes des précipitations des stations météorologiques : Moralillos (73°20'17" long. Ouest 3°53'59" lat. Sud), et Puerto Almendras (73°17'1" long. Ouest 3°46'1" lat. Sud), du Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología del Perú (SENAMHI) (Annexe 02). Ces stations sont situées à environ 12 et 19 km de la SB-IIAP, respectivement, sur 109 m d'altitude. Pour évaluer le caractère saisonnier potentiel des précipitations dans la zone d'étude, les données pluviométriques mensuelles obtenues ont été soumises à une analyse de cluster, en considérant chaque station en tant qu'une variable. Il a été utilisé la méthode de Ward (1963) avec dissimilitude de Bray Curtis en tant que mesure de distance. La méthode de Ward est aussi appelée la variance minimale ou somme totale des carrés du groupe. A chaque itération, toutes les paires possibles de groupes sont comparées et les deux groupes choisis pour la fusion sont ceux qui produisent un groupe ayant la moindre variance. Cette analyse a été réalisée à l'aide du logiciel Community Analysis Package CAP 4.0. Le test de Student (t-test) a été utilisé pour évaluer les différences entre les clusters trouvés, en utilisant un niveau de décision $\alpha < 0,05$. Cette analyse a été réalisée sur le logiciel BioEstat 5.0. La précipitation a été illustrée par une courbe élaborée à partir des valeurs moyennes des précipitations cumulées mensuelles des deux stations mentionnées, à l'aide du logiciel Excel.

II.B.2. Inventaire des spécimens de la plante cible

Pour déterminer le nombre de spécimens de l'espèce cible utilisée dans la présente étude, une prospection d'arbres adultes de *H. tarapotensis* a été réalisée préalablement sur un circuit d'environ 9 km de forêt dans la zone d'étude. 18 individus ont été enregistrés, marqués et utilisés comme points de référence pour déterminer les "sites d'échantillonnage". Autour de ces arbres adultes, 866 individus juvéniles ont été enregistrés. A partir de ces plantes juvéniles, les évaluations de production de pluméricine et de la croissance de *H. tarapotensis* ont été réalisées, ainsi que la mesure de la pression des insectes. L'utilisation de plantes juvéniles dans le modèle d'étude a permis l'analyse temporelle des phénomènes évalués, mais les résultats obtenus avec cette approche doivent être traités avec prudence par rapport à ce qui serait attendu avec des arbres adultes (Karban & Myers 1989).

Au début de l'évaluation de terrain en avril 2014, les arbres adultes ont été mesurés. Les mesures s'étalent entre 15 et 25 m de hauteur et de 22 à 37 cm de diamètre à la hauteur de la poitrine (dhp). Les individus juvéniles avaient des hauteurs comprises entre 6,3 et 417 cm, et des diamètres entre 0,11 et 3,55 cm. En raison de la grande variation en hauteur des individus inventoriés, ce qui pourrait signifier des différences d'âge importantes entre eux, les individus ont été classés dans des groupes relativement homogènes en fonction de la hauteur totale. Les groupes étaient les suivants: le groupe des juvéniles N° 1, composé de 456 individus correspondant plus de la moitié du total,

avec des hauteurs égales de moins de 30 cm ; le groupe des juvéniles N° 2, composé de 305 individus de 31 à 90 cm ; celui des juvéniles N° 3 constitué par 105 individus avec des hauteurs supérieures à 90 cm. Tous les individus ont présenté un feuillage bien constitué, avec des feuilles complètement développées, des tiges dressées, et exempt de dommages mécaniques causés par les plantes voisines (*ex.* plantes grimpantes, lianes, branches tombées).

II.B.3. Identification taxonomique de la plante cible

Du matériel végétal fertile a été collecté sur 13 des individus adultes de la zone d'étude. Les autres cinq individus n'ont pas été collectés parce qu'ils avaient perdu leurs rameaux accidentellement, principalement en raison de forts vents lors d'épisodes de précipitations intenses ou par la chute des arbres voisins, ou tout simplement parce qu'ils n'ont pas été observés au stade fertile. Les caractéristiques morphologiques des échantillons ont été examinées ensuite à l'aide d'un microscope et d'instruments de dissection. L'identification des spécimens a été faite en comparant les caractéristiques morphologiques avec les clés et descriptions d'espèces contenues dans la plus récente révision du genre *Himatanthus* élaborée par Spina (2004) et Spina *et al.* (2013). Le matériel végétal et les photographies des spécimens fertiles ont été envoyés à la spécialiste du genre *Himatanthus*, la Dr Andréa P. Spina, qui a confirmé les identifications.

Les vouchers de collecte des spécimens adultes ont été déposés aux herbiers AMAZ et USM au Pérou, et MBM au Brésil : **PÉROU : Loreto : Reserva Nacional Allpahuayo Mishana**, forêt sur sol argileux-limoneux, 73°25'17'' long. Ouest 3°57'17'' lat. Sud, 128 m d'altitude, 22 août 2013 (fl, fr), C.A. Amasifuen, M. Shupingahua & O. Pizuri 3473 (USM) ; **PÉROU : Loreto : Reserva Nacional Allpahuayo Mishana**, forêt sur sol argileux-limoneux, 73°25'32'' long. Ouest 3°58'13'' lat. Sud, 151 m d'altitude, 12 mars 2014 (fl, fr), C.A. Amasifuen & R. Pua 3483 (AMAZ, MBM) ; **PÉROU : Loreto : Reserva Nacional Allpahuayo Mishana**, forêt sur sol de sable blanc, 73°25'26'' long. Ouest 3°58'22'' lat. Sud, 165 m d'altitude, 14 février 2014 (fl, fr), C.A. Amasifuen & R. Pua 3481 (USM) ; **PÉROU : Loreto : Reserva Nacional Allpahuayo Mishana**, forêt sur sol de sable blanc, 73°25'12'' long. Ouest 3°57'6'' lat. Sud, 117 m d'altitude, 21 mars 2014 (fl, fr), C.A. Amasifuen & R. Pua 3487 (MBM).

II.B.4. Production de pluméricine dans les feuilles de *H. tarapotensis*

La production de pluméricine a été évaluée à partir des feuilles de 17 individus juvéniles de *H. tarapotensis*, collectées sur des individus présents dans les deux types d'habitats enregistrés dans la zone d'étude et collectées à intervalles réguliers d'avril 2014 à mars 2015. La quantification de la pluméricine a été réalisée par la méthode de chromatographie en phase liquide à haute performance (HPLC). Les analyses chimiques ont été réalisées au Laboratoire Mixte Internationale de Chimie de la Vie de l'Universidad Peruana Cayetano Heredia - Institut de Recherche pour le Développement (LMI Lavi, UPCH-IRD), et ont été guidés par la Dr. Kirti Patel.

II.B.4.1. Collecte du matériel végétal

17 individus juvéniles de *H. tarapotensis* ont été choisis parmi le groupe de juvéniles N° 3 (avec des hauteurs supérieures à 90 cm), avec des tailles entre 97 et 417 cm d'hauteur initiale (mesurée en avril 2014). Ces individus représentent la totalité des spécimens de ce groupe distribués proportionnellement dans les différents types d'habitat de la zone d'étude, avec un feuillage qui a pu assurer un échantillonnage en continu des feuilles sans affecter leur survie. La taille (maturité) des individus a été standardisée pour éviter les possibles biais dans la quantification du composé en raison de différences de production de métabolites secondaires chez les plantes d'âges différents (Coley, 1980).

Pour chacun des individus sélectionnés, environ 10 feuilles matures ont été collectées périodiquement en mai, août (période sèche) et novembre 2014, et janvier 2015 (période humide) (Tableau II-01). La fréquence d'échantillonnage a été établie pour couvrir les périodes de haute et basse précipitations qui se produisent dans le Nord de l'Amazonie péruvienne (Marengo, 1998), et pour éviter un stress potentiel sur les plantes évaluées du fait de la collecte des feuilles. Le nombre de feuilles collectées a permis de rassembler le matériel végétal nécessaire (environ 10 g de poids frais) pour la quantification du composé par la méthode HPLC, cet échantillonnage a permis d'éviter tout dommage mécanique affectant le développement normal des spécimens.

La collecte des feuilles a été faite sur la base des critères suivants : a) des feuilles matures ont été collectées (taille et attributs structurels complets) ou les feuilles juvéniles bien élargis (en pleine grandeur, et de pigmentation vert foncée), afin d'éviter le biais de la quantification de pluméricine due à la variation de la teneur en métabolites de feuilles de différents âges (Lowman, 1984 ; Lacerda *et al.*, 1986 ; Coley, 1980 ; Coley & Barone 1996 ; Alonso & Herrera, 2000 ; Vivanco & Weir, 2011) ; b) les feuilles ont été collectées proportionnellement sur l'ensemble du feuillage afin d'obtenir des échantillons spatialement représentatifs pour chaque individu (Lowman, 1984 ; Vasconcelos, 1999) ; et c) toutes les collectes ont été faites dans des conditions similaires de lumière solaire (entre 08 et 15 heures) et durant les jours secs (sans pluie) (Tableau II-01). La standardisation du type de feuille évaluée, ainsi que la date et l'heure d'échantillonnage font partie d'une stratégie utilisée pour réduire au minimum une éventuelle influence de ces facteurs environnementaux dans la quantification des composés (Coley, 1983 ; Turner, 1995 ; Izhaki, 2002 ; Besten *et al.*, 2012 ; Blank *et al.*, 2007).

Tableau II-01. Liste des plantes échantillonnées, la taille des individus, et la date et l'heure de la collecte des feuilles de *H. tarapotensis* utilisées pour quantifier la pluméricine

Code Plante	Taille des individus (cm)		Date et heure de la collecte			
	Initial, Avril 2014	Final, Mars 2015	2014			2015
			12 Mai	08 Aoû	24 Nov	31 Jan
N02055	243.6	253.0	11:36	09:50	09:25	09:40
N02057	242.0	360.0	11:41	09:55	09:30	09:45
N02071	160.9	172.0	11:46	09:50	09:35	09:50
N02096	276.0	302.0	11:30	09:40	09:40	09:55
N03040	303.0	310.0	14:32	11:40	11:50	12:05
N06105	150.0	196.0	12:21	09:00	10:05	10:20
N07037	247.0	288.0	10:55	10:20	09:00	09:15
N07044	175.0	238.0	11:02	10:30	09:05	09:20
N07060	97.0	127.0	11:12	10:10	09:10	09:30
N12013	417.0	550.0	13:26	08:00	10:50	11:10
N15001	288.0	297.0	14:08	11:20	11:40	12:00
N16001	135.0	135.0	14:20	11:00	11:30	11:50
N04016	245.5	257.0	15:01	12:00	12:10	12:25
N08001	175.0	252.0	12:38	09:20	09:50	10:05
N08015	105.0	130.0	12:32	09:30	09:55	10:10
N10004	122.0	122.0	12:57	08:20	10:30	10:45
N11091	146.5	156.0	13:07	08:40	10:35	10:50

II.B.4.2. Travail de laboratoire

II.B.4.2.1. Traitement post-collecte du matériel végétal

Les feuilles collectées ont été immédiatement emmenées au Laboratorio de Productos Naturales de l'Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (LPN-IIAP) à Iquitos, où elles ont été séchées dans un four à air contrôlé Venticell, à 40 °C pendant 7 jours consécutifs. Ensuite, les feuilles séchées ont été placées dans des sacs étanches à l'air, et elles ont été codées et stockées à l'intérieur d'une salle à température contrôlée de 20 °C.

II.B.4.2.2. Préparation de l'extrait

Les feuilles séchées de *H. tarapotensis* ont été emmenées au LMI LaVi, UPCH-IRD, à Lima. Dans ce laboratoire, les feuilles ont été à nouveau séchées dans un four à air contrôlé Venticell, à 40 °C pendant 24 heures. Puis, les feuilles ont été pulvérisées avec un moulin électrique Bosch. Il a été effectué ensuite une macération d'environ 250 mg de poudre de chaque échantillon avec 5 mL d'une solution méthanol : eau (1 : 1). Le mélange de la poudre avec la plante a été soniqué pendant une heure dans un sonicateur Branson 3510, avec des intervalles d'agitation accélérée de 15 minutes en utilisant un vortex Ika MS 3 basic, afin d'obtenir une dilution homogène. Ensuite, les échantillons ont été centrifugés à 5 000 rpm pendant 10 minutes dans une centrifugeuse Universal 320 R, et l'extrait obtenu a été versé dans une fiole de 10 mL. Le précipité a été soumis

à extraction pour la deuxième fois en suivant le même mode opératoire, et le nouvel extrait de chaque échantillon a été versé de nouveau dans la fiole et jaugée à 10 mL. Les extraits obtenus ont été filtrés au travers d'un filtre millipore MS de 45 µm et placés dans des flacons de 1,5 mL. Pour chaque échantillon, deux duplicats de l'extrait ont été obtenus.

II.B.4.2.3. Conditions analytiques du processus de détection et quantification de la pluméricine

La phase mobile a été préparée en utilisant de l'eau milli-Q acidifiée par l'acide trifluoroacétique (TFA) à 0,05 % et de l'acétonitrile. Le débit a été fixé à 1 mL / minute, et la température à 27 °C. Le gradient utilisé pour l'analyse est montré dans le Tableau II-02. La détection de la pluméricine a été établie à une longueur d'onde de 230 nm.

Tableau II-02. Gradient de la phase mobile pour la détection et quantification de la pluméricine en utilisant la méthode HPLC

Temps (minutes)	H ₂ O + TFA 0,05 % (%)	Acétonitrile (%)
0	60	40
7	55	45
12	55	45
13	50	50
15	30	70
17		100
28	60	40
30	60	40

II.B.4.2.4. Détection du pic chromatographique de la pluméricine

La détection du pic chromatographique de la pluméricine des feuilles matures de *H. tarapotensis* a été confirmée par co-injection du composé standard précédemment isolé au LMI LaVi, UPCH-IRD, à Lima, Pérou. Des injections de 5 µL en deux répétitions ont été réalisées par chaque concentration standard et par chacun des extraits obtenus de chaque échantillon. A partir de la courbe d'étalonnage préparée avec la solution standard, il a été déterminé la concentration de pluméricine pour chacun des extraits analysés. Le chromatogramme avec le pic de la pluméricine est montré dans l'Annexe 03.

L'identification du signal chromatographique du composé standard a été effectuée d'après des données spectroscopiques, en comparant ses données ¹H-RMN (Résonance Magnétique Nucléaire du Proton, Proton Nuclear Magnetic Resonance) et ¹³C-RMN (Résonance Magnétique Nucléaire du Carbone 13, Carbon-13 Nuclear Magnetic Resonance) avec celle-ci de la littérature (*ex. Abdel-Kader et al., 1997; Kumar et al., 2013*).

II.B.4.2.5. Validation de la méthode HPLC

La validation est un processus par lequel est démontré qu'une méthode analytique mesure la substance correcte, la quantité exacte, à l'échelle appropriée dans un échantillon donné en suivant les règles de l'ICH (2005). La validation de la méthode HPLC a été faite en fonction de ses attributs de : linéarité, limites de détection et quantification, précision (répétabilité), exactitude, robustesse et spécificité de l'analyse.

a. Élaboration de la courbe d'étalonnage (linéarité). La linéarité a été évaluée par une analyse de régression linéaire calculée par la méthode de régression des moindres carrés. 2,2 mg de pluméricine précédemment isolé au LMI LaVi, UPCH-IRD ont été dilués dans 5 mL d'acétonitrile pour donner une solution mère de pluméricine à une concentration de 0,44 mg / mL. Cette solution a été diluée à nouveau afin d'obtenir la dilution initiale de la courbe d'étalonnage à la concentration de pluméricine de 0,0044 mg / mL. À partir de cette dilution, quatre autres dilutions successives ont été réalisées à la moitié. Les cinq dilutions résultantes ont été injectées en triplicat dans l'appareil HPLC.

b. Limite de détection (LOD) et limite de quantification (LOQ). La LOD et la LOQ du composé ont été calculées en utilisant les équations suivantes : $LOD = 3,3 \sigma / a$; et $LOQ = 10 \sigma / a$; où : σ = écart-type de l'ordonnée à l'origine, et a = pente de la courbe d'étalonnage de la pluméricine.

c. Précision. La précision de la méthode a été évaluée en fonction de la répétabilité. Il a été réalisé six injections successives de deux extraits (échantillons différents) des feuilles de *H. tarapotensis*. Il a été déterminé l'AUC de la pluméricine, et la précision a été rapportée en tant que pourcentage de coefficient de variation (% CV).

d. Exactitude. L'exactitude de la méthode a été évaluée sur un extrait par la détermination de récupération de la pluméricine à trois niveaux de concentration. A cet effet, l'extrait a été enrichi avec trois volumes connus de la solution standard de pluméricine (concentration 0,44 mg / mL) correspondant à 15 %, 25 % et 50 % de la concentration théorique (30 uL, 50 uL, et 98 uL). L'exactitude a été déterminée en comparant la concentration théorique avec les concentrations ajoutées. Les résultats ont été exprimés comme le pourcentage (%) de récupération.

e. Robustesse. Elle a été démontrée en variant le débit de + 50 %, soit 1,0 à 1,5 mL / minute, et la température de la colonne à + 8,0 °C, soit de 27 à 35 °C. Trois extraits (échantillons) ont été injectés dans ces conditions.

f. Spécificité de l'analyse. Le chromatogramme du composé n'a pas présenté d'interférence en ce qui concerne son temps de rétention. Par conséquent, la méthode utilisée a été spécifique pour identifier le composé pluméricine.

Les valeurs de validation de la méthode HPLC obtenues (Tableaux II-03 et II-04), ont permis de démontrer que les résultats de la quantification de la pluméricine représentent véritablement la production de ce composé par les spécimens juvéniles de *H.*

tarapotensis du milieu naturel amazonien. Il a été enregistré une équation de régression linéaire avec un coefficient de corrélation acceptable, des limites de détection et de quantification (LOD et LOQ) appropriées et des données satisfaisantes de précision et de récupération (Sulamatha *et al.*, 2012 ; Waghule *et al.*, 2013). Enfin, l'analyse de la robustesse a montré que la méthode est fiable et stable, puisque les mesures de la concentration de pluméricine n'ont pas été affectées par les variations délibérées des paramètres mentionnés ci-dessus. En conséquence, la méthode analytique proposée est simple, sensible, reproductible et précise pour l'analyse de quantification de la pluméricine à partir des feuilles de *H. tarapotensis*.

Tableau II-03. Valeurs de la linéarité, la limite de détection, la limite de quantification, la précision et l'exactitude, de la validation de la méthode HPLC

Linéarité	Équation de régression linéaire		$y = 4,00E+07x + 7800,5$
	Coefficient de corrélation		$R^2 = 0,9981$
Limite de détection (LOD) et Limite de quantification (LOQ)	LOD minimale (mg / mL)		0,00027
	LOQ minimale (mg / mL)		0,0082
Précision	Répétabilité échantillon 1 CV (%)		0,6
	Répétabilité échantillon 2 CV (%)		3,1
Exactitude	Standard	%	97,7
	Récupération	15 %	96,4
		25 %	100,9
		50 %	101,2

Tableau II-04. Analyse de la robustesse de la méthode de quantification de la pluméricine par HPLC

N° échantillon	Température (°C)	Débit (mL / minute)	Temps de Rétention (minutes)	Concentration pluméricine (mg / 100 g feuille sèche)
Échantillon 1	27	1,0	11,7	3,36
	35	1,0	11,7	3,32
	27	1,5	7,5	3,35
Échantillon 2	27	1,0	11,7	11,93
	35	1,0	11,7	11,75
	27	1,5	7,5	12,22

II.B.5. Croissance des individus juvéniles de *H. tarapotensis*

La croissance de *H. tarapotensis* a été mesurée par le pourcentage de croissance périodique en hauteur totale de 737 individus juvéniles. La quantité d'individus évalués était le nombre total de plantes vivantes enregistrées pendant toute la durée d'évaluation dans la zone d'étude. Quatre moments de mesure de la croissance ont été établis en accord avec les mois de quantification de la pluméricine. La mesure initiale a été effectuée en avril 2014, et a continué avec trois mesures périodiques en août et novembre 2014 et mars 2015. Les pourcentages de croissance ont été analysés pour toute la zone d'étude et par type d'habitat. La croissance a été analysée aussi pour toute

la durée de l'étude (12 mois d'avril 2014 à mars 2015), et par période d'évaluation : 1^{ère} période d'avril à juillet 2014 ; 2^{ème} période d'août à novembre 2014, et 3^{ème} période de décembre 2014 à mars 2015. Il a été réalisé un test Z pour comparer la croissance de *H. tarapotensis* entre les types d'habitat après 12 mois d'évaluation. La croissance périodique a été analysée par une Analyse de Variance avec test de Tukey entre les trois périodes d'évaluation effectuées, par type d'habitat. Pour les deux tests, le niveau de décision était $\alpha < 0,05$. Ces analyses ont été développées sur le logiciel Paleontological Statistic PAST 3.0. La croissance a été évaluée en tenant compte du régime des précipitations dans la zone d'étude, et illustrée à l'aide du logiciel Excel.

II.B.6. Pression des insectes

La pression des insectes sur *H. tarapotensis* a été analysée en fonction de la densité de l'ensemble de la communauté d'insectes et herbivores les plus évidents, par type d'habitat. La densité a été déterminée à partir du nombre total de spécimens présents sur le nombre total de plantes juvéniles dans chaque type habitat (630 à la TF et 236 à la SB). En outre, l'abondance de la communauté totale d'insectes visitant les plantes juvéniles, ainsi que celle des groupes les plus abondants et des herbivores les plus évidents ont été enregistrées sur les 17 plantes utilisées pour quantifier la pluméricine. Les évaluations ont été faites à partir des données mensuelles d'avril 2014 à mars 2015. Traditionnellement, la pression des insectes sur les plantes a été mesurée à partir des signes de dommages mécaniques des feuilles produits par des insectes (herbivorie), exprimés comme pourcentage de surface foliaire consommée pendant une période de temps (*ex. Lowman et al., 1984 ; Lamarre et al., 2012*). Cependant, cette méthode est susceptible d'être biaisée par le fait de ne pas inclure les dommages peu apparents qui ne provoquent pas de perte du tissu foliaire, tels que ceux causés par des insectes piqueurs-suceurs, et ne prends pas en compte les feuilles totalement consommées (Coley & Barone, 1996). Par conséquent, le fait d'utiliser tous les insectes comme signe de la pression des insectes, est une approche incluant tous les insectes potentiellement agresseurs (Fine *et al.*, 2013).

II.B.6.1. Enregistrement et collecte des insectes

L'enregistrement des insectes a été effectué à des intervalles de 15 jours, sur la totalité des individus juvéniles de *H. tarapotensis* de la zone d'étude. Pour chaque échantillonnage, tous les individus ont été observés pendant environ deux minutes. Tous les insectes observés sur les plantes évaluées ont été collectés à la main ou à l'aide d'un aspirateur entomologique. Lorsque plusieurs individus d'insectes morphologiquement similaires ont été observés sur la même plante et en même temps, ceux-ci ont été comptés, mais pas tous collectés. Lorsque des larves ont été trouvées, celles-ci ont été prélevées et élevées à l'SB-IIAP jusqu'au stade adulte, en utilisant des feuilles fraîches comme source de nourriture.

II.B.6.2. Traitement post-collecte des insectes

Tous les insectes collectés ont été séparés en groupes morphologiquement similaires, mais sans établir le niveau taxonomique. Les spécimens ont été placés dans des flacons, codés, conservés en alcool 70°, et stockés à l'intérieur d'une salle à température contrôlée de 25 °C, au bâtiment de l'IIAP, à Iquitos.

II.B.6.3. Identification taxonomique des insectes

Tous les insectes collectés ont été emmenés au Laboratorio de Entomología du Museo de Historia Natural de l'Universidad Nacional Mayor de San Marcos (UNMSM) à Lima, Pérou, où a été réalisée l'identification taxonomique des spécimens conduite par l'entomologiste Juan Grados Arauco. Seul l'insecte herbivore (la larve d'un papillon de nuit) le plus remarquable de *H. tarapotensis* a été identifié au niveau de l'espèce. Il a été utilisé pour cela la littérature taxonomique spécialisée de la famille Sphingidae (D'Abbrera, 1986 ; Kitching & Cadiou, 2000) et la description originale de l'espèce élaborée par Swainson (1823). L'identification a été confirmée par l'entomologiste mentionné ci-dessus qui est spécialisé dans le groupe des "papillons de nuit" de l'ordre Lepidoptera. Tous les autres insectes ont été identifiés aux niveaux de l'ordre et de la famille, en comparant les spécimens collectés avec des échantillons de référence et en utilisant la littérature entomologique (*ex. Delvare et al.*, 1989 ; Coto, 1997 ; Serna & Vergara, 2001). Des "morpho-espèces" ont été établies, ce qui a permis d'évaluer la diversité des insectes. L'absence d'entomologistes spécialisés des différents groupes trouvés, a été la contrainte la plus importante pour réaliser l'identification taxonomique de toute la communauté des insectes au niveau des espèces. Tous les spécimens ont été préparés et inclus dans la collection entomologique du Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (UNMSM), Departamento de Entomología.

Les vouchers de collecte des insectes sont : **PÉROU: Loreto: Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, N02**, forêt sur sol argileux-limoneux, 73°25'21" long. Ouest 3°58'20" lat. Sud, 162 m d'altitude ; 5 avril 2014 - 29 mars 2015, C.A. Amasifuen, N. Macedo, J. Inuma & P. Guedes 1, 3, 5, 6, 8, 11, 16, 17, 20, 21, 24, 25, 27, 29, 31, 33, 35, 39, 40, 42, 43, 44, 45, 46, 48, 50, 51, 52, 53, 57, 58, 59, 61, 62, 63, 64, 66, 68, 70, 72, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 81, 83, 84, 85, 86, 88, 90, 91, 92, 94, 96, 97, 98, 100, 101, 102, 103, 105, 106, 107, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 117, 118, 119, 121, 124, 126, 127, 129, 130, 131, 132, 133, 135, 136, 138, 139, 140, 142, 143, 145, 146, 147, 148, 150, 151, 153, 154, 156, 157, 159, 160, 162, 165, 168, 169, 170, 171, 172, 175, 176, 179, 180, 181, 182, 185, 187, 190, 191, 192, 194, 195, 197, 199, 200, 201, 203, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 215, 216, 217, 218, 219, 221, 226, 227, 230, 231, 232, 233, 236, 237, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244, 245, 246, 249, 250, 251, 252, 253, 255, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 275, 276, 277, 278, 279, 280, 281, 283, 284, 285, 286, 288, 290, 291, 292, 293, 297, 298, 299, 300, 301, 302, 303, 305, 306, 307, 308, 310, 312, 313, 314, 315, 318, 319, 320, 321, 322, 324, 325, 327, 329, 330, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 339,

340, 341, 344, 345, 347, 348, 349, 350, 351, 354, 355, 356, 360, 361, 362, 363, 364, 365, 366, 367, 368, 369, 374, 375, 376, 378, 379, 380, 381, 382, 385, 386, 387, 388, 389, 390, 391, 393, 394, 395, 396, 397, 398, 399, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 406, 407, 408, 409, 410, 411, 412, 413, 414, 415, 417, 418, 419, 420, 421, 422, 423, 430, 431, 432, 434, 436, 438, 439, 441, 445, 446, 447, 451, 452, 453, 454, 455, 456, 457, 458, 459, 462, 466, 467, 468, 469, 470, 473, 474, 475, 477, 478, 479, 480, 481, 482, 483, 484, 485, 486, 487, 488, 489, 490, 491, 492, 493, 494, 495, 496, 497, 498, 499, 500, 501, 502, 503, 504, 505, 506, 507, 508, 509, 510, 511, 512, 513, 514, 515, 516, 517, 518, 519, 520, 521, 522, 523, 524, 525, 526, 527, 528, 529, 530, 531, 532, 533, 534, 535, 536, 537, 538, 539, 540, 541, 542, 543, 544, 545, 546, 547, 548. **PÉROU: Loreto: Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, N03**, forêt sur sol argileux-limoneux, 73°25'17" long. Ouest 3°57'17" lat. Sud, 128 m d'altitude ; 5 avril 2014 - 29 mars 2015, C.A. Amasifuen, N. Macedo, J. Inuma & P. Guedes 19, 28, 41, 47, 54, 71, 82, 128, 144, 164, 189, 198, 225, 326, 328, 372, 373, 437, 443, 444, 460, 461, 464, 465. **PÉROU: Loreto: Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, N07**, forêt sur sol argileux-limoneux, 73°25'12" long. Ouest 3°58'9" lat. Sud, 107 m d'altitude ; 5 avril 2014 - 29 mars 2015, C.A. Amasifuen, N. Macedo, J. Inuma & P. Guedes 4, 7, 10, 12, 13, 26, 32, 36, 38, 49, 55, 56, 69, 87, 95, 108, 125, 134, 141, 152, 155, 166, 167, 177, 183, 186, 204, 213, 222, 224, 228, 229, 254, 289, 323, 331, 338, 343, 353, 358, 371, 377, 383, 427, 433, 448, 449, 463. **PÉROU : Loreto : Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, N04**, forêt sur sol de sable blanc, 73°25'12" long. Ouest 3°57'6" lat. Sud, 117 m d'altitude ; 5 avril 2014 - 29 mars 2015, C.A. Amasifuen, N. Macedo, J. Inuma & P. Guedes 2, 9, 14, 22, 23, 30, 65, 80, 89, 99, 115, 120, 123, 137, 149, 161, 173, 178, 205, 214, 223, 282, 295, 311, 316, 342, 359, 384, 416, 424, 429, 442, 449, 450. **PÉROU : Loreto : Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, N08**, forêt sur sol de sable blanc, 73°25'26" long. Ouest 3°58'22" lat. Sud, 165 m d'altitude ; 5 avril 2014 - 29 mars 2015, C.A. Amasifuen, N. Macedo, J. Inuma & P. Guedes 37, 73, 104, 188, 196, 202, 234, 425, 440. **PÉROU : Loreto : Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, N09**, forêt sur sol de sable blanc, 73°25'34" long. Ouest 3°58'16" lat. Sud, 145 m d'altitude ; 5 avril 2014 - 29 mars 2015, C.A. Amasifuen, N. Macedo, J. Inuma & P. Guedes 15, 18, 60, 158, 184, 220, 248, 287, 294, 304, 346, 352, 370, 392, 426, 428, 472, 476. **PÉROU : Loreto : Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, N10**, forêt sur sol de sable blanc, 73°25'36" long. Ouest 3°58'4" lat. Sud, 138 m d'altitude ; 5 avril 2014 - 29 mars 2015, C.A. Amasifuen, N. Macedo, J. Inuma & P. Guedes 34, 67, 93, 116, 122, 123, 163, 174, 193, 235, 247, 274, 296, 309, 317, 357, 435, 471.

II.B.7. Analyse des données

La production de pluméricine chez *H. tarapotensis* a été analysée chez les individus juvéniles, à l'échelle spatiale par type de sol des différents habitats, et à l'échelle temporelle par mois d'évaluation du composé, compte tenu des précipitations mensuelles de la zone d'étude d'avril 2014 à mars 2015. La production du composé a été analysée également en fonction de la pression des insectes et de la croissance en hauteur des individus évalués. Pour initier les analyses, toutes les valeurs de

concentration de pluméricine (mg / 100 g de feuilles sèches) obtenues de 17 individus juvéniles de *H. tarapotensis* ont été normalisées (test de Shapiro-Wilk $p > 0,05$) par transformation en logarithme naturel [$\ln(x + 1)$].

II.B.7.1. Production de pluméricine entre individus chez *H. tarapotensis*

Pour évaluer les variations de production du composé entre les individus, il a été réalisé un cluster entre les 68 valeurs de concentration de pluméricine enregistrés dans les 17 individus évalués, en utilisant la méthode de Ward avec dissimilitude de Bray-Curtis en tant que mesure de distance. Les différences observées entre les groupes ont été évaluées par une Analyse de Variance (ANOVA) et le test de Tukey, avec un niveau de décision $\alpha < 0,05$. Le cluster a été élaboré sur le logiciel Community Analysis Package CAP 4.0, et les tests statistiques sur BioEstat 5.0.

II.B.7.2. Production spatiale de pluméricine

Pour explorer d'éventuelles variations spatiales du composé, les valeurs de concentration de la pluméricine ont été comparées par type d'habitat, entre les forêts sur sol de sable blanc (SB) et les forêts de *terra firme* sur sol argileux-limoneux (TF). Il a été utilisé un test t de Student avec un niveau de décision $\alpha < 0,05$, lequel a été effectué sur le logiciel BioEstat 5.0.

II.B.7.3. Production temporelle de pluméricine

L'évaluation des variations temporelles de la production de pluméricine a été réalisée pour la zone d'étude et par type d'habitat. Il a été comparé la concentration de pluméricine par mois de collecte avril, août (période sèche) et novembre 2014 et janvier 2015 (période humide). Une Analyse de Variance (ANOVA) avec test de Tukey a été réalisée sur ces mesures. La relation entre les concentrations de pluméricine et la précipitation a été évaluée par une Analyse de Corrélation de Spearman (r_s). De même, les valeurs de concentration du composé obtenu au cours des périodes sèches et humides ont été réunies, et comparés par un test Z. Pour les tests il a été utilisé un niveau de décision $\alpha < 0,05$. Les analyses ont été effectuées sur BioEstat 5.0, et illustrées à l'aide du logiciel Excel.

II.B.7.4. Production de pluméricine et pression des insectes

a. Description de la communauté et pression des insectes

La composition, la structure et la diversité de la communauté d'insectes par type d'habitat ont été caractérisées au cours de 12 mois d'évaluation d'avril 2014 à mars 2015. Une analyse descriptive de la richesse et l'abondance des insectes par taxon : (morpho) espèce, famille et ordre a été réalisée par type d'habitat. Pour établir et comparer la diversité des insectes par habitat, l'indice alpha Fisher a été utilisé, ce qui évite le biais que pourrait entraîner les différences de taille d'échantillon des habitats (Phillips & Miller, 2002). La formule suivante a été utilisée : $S = \alpha \ln(1 + N / \alpha)$, où : S = nombre total de (morpho) espèces, N = nombre total d'individus ; et α = l'indice

Fisher, qui est plus élevé lorsque le nombre des (morpho) espèces tend à être égal au nombre d'individus.

Il a été évalué ensuite la pression des insectes par habitat en fonction de la densité de la communauté d'insectes et de l'insecte herbivore (larve défoliatrice) de *H. tarapotensis*, d'avril 2014 à mars 2015. Ces densités ont été comparées entre les habitats en utilisant le test t de Student. Cette analyse a été effectuée sur le logiciel Paleontological Statistic PAST 3.0, et illustrée à l'aide du logiciel Excel. De même, la densité mensuelle d'insectes par type d'habitat a été analysée en fonction de la précipitation, par une Analyse de Corrélation de Spearman (rs). Cette analyse a été réalisée sur BioEstat 5.0. Les tests statistiques ont été réalisés avec un niveau de décision $\alpha < 0,05$.

b. Influence de la pression des insectes sur la production de pluméricine

La relation entre la production de pluméricine et la pression des insectes a été évaluée sur les 17 individus juvéniles de *H. tarapotensis* utilisés pour quantifier le composé bioactif, par une Analyse de Corrélation de Spearman (rs). Ce test a été effectué pour mesurer l'association entre la quantité totale de pluméricine produite par les 17 individus de la plante cible par mois d'évaluation ou échantillonnage des feuilles (mai, août, novembre 2014, et janvier 2015), avec la quantité totale d'insectes enregistrées (communauté d'insectes) pendant ces mêmes mois. La même procédure a été réalisée pour mesurer la relation entre la production du composé et le nombre d'individus de l'insecte herbivore (larve défoliatrice) le plus visible de *H. tarapotensis*, et les (morpho) espèces, familles et ordres les plus abondants. Les tests ont été réalisés avec un niveau de décision $\alpha < 0,05$. Ces analyses ont été faites sur BioEstat 5.0.

II.B.7.5. Relation entre la production de pluméricine et la croissance chez *H. tarapotensis*

Dans un premier temps le patron de croissance en hauteur de *H. tarapotensis* a été évalué à partir des 737 plantes juvéniles vivantes pendant toute la période d'évaluation de terrain. La croissance par type d'habitat a été comparée après 12 mois d'évaluation d'avril 2014 à mars 2015, par un test Z. De même, la croissance a été comparée par période d'évaluation (1^{ère} d'avril à juillet 2014 ; 2^{ème} d'août à novembre 2014 ; 3^{ème} de décembre 2014 à mars 2015) et par type d'habitat, par une Analyse de Variance (ANOVA) avec test de Tukey. Puis, la relation entre la croissance et la production de pluméricine a été évaluée sur les 17 individus juvéniles de *H. tarapotensis* utilisés pour quantifier le composé. Une analyse de Régression Linéaire Simple a été élaborée entre les valeurs moyennes des différences de concentration de pluméricine et les pourcentages de croissance en hauteur totale des plantes, par période d'évaluation, avec un niveau de décision $\alpha < 0,05$. Les tests ont été réalisés sur BioEstat 5.0, et illustrés à l'aide du logiciel Excel, compte tenu de la précipitation mensuelle.

II.C. RÉSULTATS

II.C.1. Production de pluméricine entre individus chez *H. tarapotensis*

Un total de 68 valeurs de concentration de pluméricine enregistrées à partir de 17 individus juvéniles de *H. tarapotensis* mesurées en mai, août, novembre 2014, et janvier 2015, ont permis de déterminer des écarts importants des concentrations de ce composé entre individus, de 0,3 à 94,8 mg / 100 g de feuilles sèches. Malgré l'importante variabilité, il a été possible d'établir quatre classes ou groupes (p valeur < 0,0001) d'individus par rapport la quantité de pluméricine produite : faible (A), moyenne (B), haute (C), et très haute (D) production, avec des valeurs moyennes de concentration de 10,0, 14,1, 22,0 et 55,0 mg / 100 g de feuilles sèches, respectivement (Figure II-02, Annexe 04).

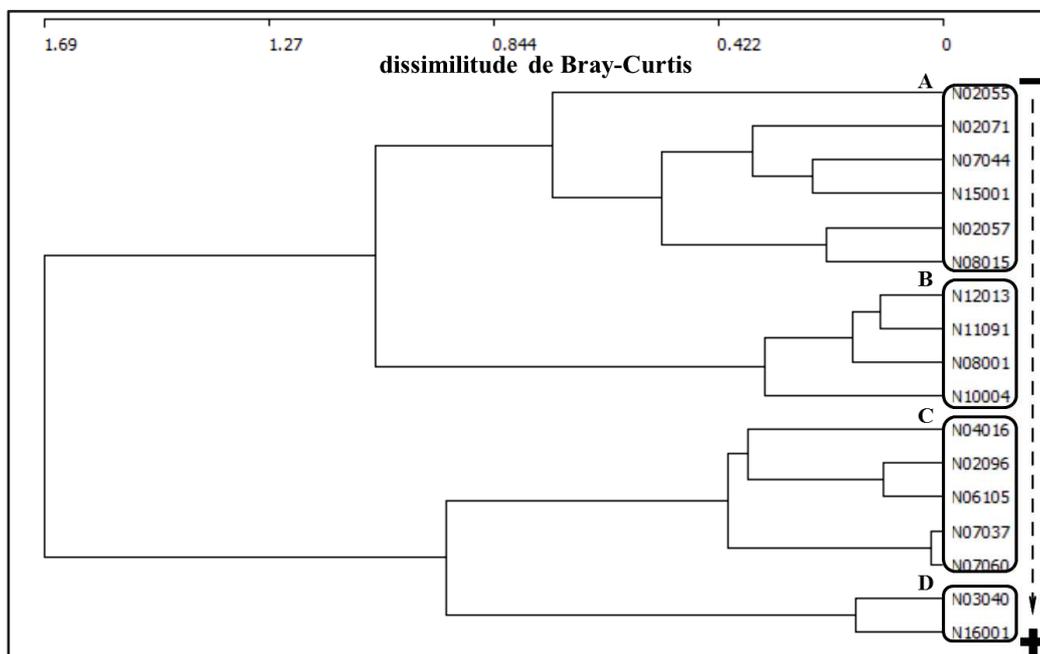


Figure II-02. Cluster des concentrations de la pluméricine de 17 individus juvéniles de *H. tarapotensis* de la SB-IIAP, par la méthode de Ward avec dissimilitude de Bray-Curtis (codes = spécimens évalués ; rectangles = classes ou groupes ; flèche indique la variation de production de pluméricine de faible (-) à très haute (+) concentration ; lettres majuscules A = faible, B = moyenne, C = haute, D = très haute concentration de pluméricine ; différences significatives entre groupes confirmé par ANOVA F 19,3046 p valeur < 0,0001, test de Tukey p valeur < 0,05)

II.C.2. Production spatiale de pluméricine

a. Types d'habitat dans la zone d'étude

Deux types d'habitats très contrastés ont été observés floristiquement et édaphiquement : des patches de forêts sur sol de sable blanc (SB) entourés par d'autres parcelles de forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF), différenciés par les classes de texture dérivées de la proportion de sable, argile et limon qui constituait le sol minéral (Soil Survey Division Staff, 1993). Ces habitats sont dispersés, adjacents et entrelacés le long de courtes distances (*ex.* 100 mètres), en produisant un fort gradient environnemental. Floristiquement, la TF a montré de nombreuses espèces d'arbres, mais avec un nombre réduit d'individus, une canopée continue et de nombreux arbres émergents chargés d'épiphytes et de lianes. Le sous-bois est composé d'arbustes, de fougères et des herbacées. La SB est caractérisée par une moindre richesse d'arbres, mais avec un nombre plus important d'individus, et la présence d'espèces endémiques. Les arbres ont des diamètres réduits, le sous-bois bas en hauteur et irrégulièrement ouvert est composé principalement par des fougères.

Le cluster des propriétés physico-chimiques du sol superficiel des sept sites d'échantillonnage (N02, N03, N04, N07, N10, N13, N14), a été le complément des observations sur les différences floristiques et a permis de différencier statistiquement la TF de la SB (p valeur < 0,05) (Figure II-03). Les différences des caractéristiques physiques de la couleur et de la texture du sol sont très spécifiques et évidentes sur chaque type d'habitat (Photo II-01). La TF présente des sols rouges plus fertiles avec une capacité plus élevée d'échange cationique et des pourcentages plus élevés de limon et d'argile, ainsi que de matière organique. Dans la SB la proportion plus élevée de sable blanc diminue de manière significative la fertilité des sols. Les nutriments tels que le phosphore et le potassium qui généralement sont clairement différents entre les sols de ces deux types d'habitat, ont présenté des valeurs similaires probablement en raison de la dynamique de ces sols qui se mélangent en continu en raison des ruissellements causés par les précipitations (*obs. per.*). Un tableau avec les valeurs des 18 variables physiques et chimiques du sol de la zone d'étude est présenté dans l'Annexe 01.

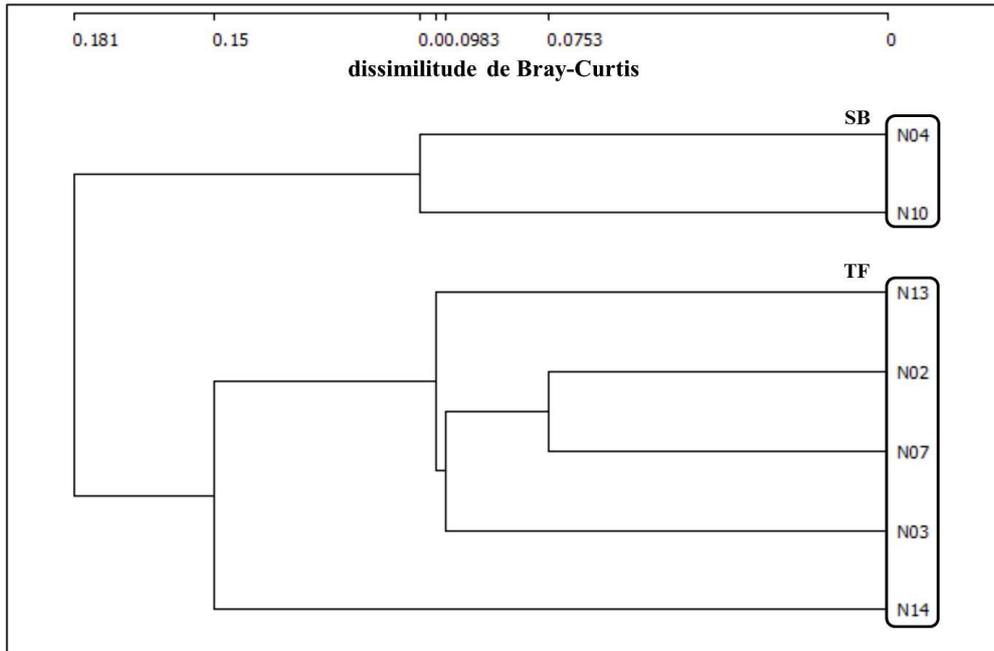


Figure II-03. Cluster des caractéristiques physico-chimiques du sol de sept sites d'échantillonnage de la SB-IIAP, par la méthode Single Linkage avec dissimilitude de Bray-Curtis (codes = sites d'échantillonnage ; rectangles = groupes ; SB = forêts sur sol de sable blanc, TF = forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron ; différences significatives entre groupes confirmé par le test de Kolmogorov-Smirnov D 0,1348 p valeur < 0,05)



Photo II-01. Physionomie du sol superficiel des forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) et des forêts sur sol de sable blanc (SB) dans la SB-IIAP (Auteur photo TF : Nandy Macedo ; Auteur photo SB : Carlos Amasifuen)

b. Concentration de pluméricine par type d'habitat

Les valeurs de concentration de pluméricine n'ont pas présenté de différences significatives (p valeur 0,1124) entre les types d'habitats : la TF ($n = 48$), et la SB ($n = 20$) (Figure II-04). Ces valeurs ont été prises à partir de 12 et 5 individus juvéniles de *H. tarapotensis* de la TF et de la SB, respectivement (Annexe 04).

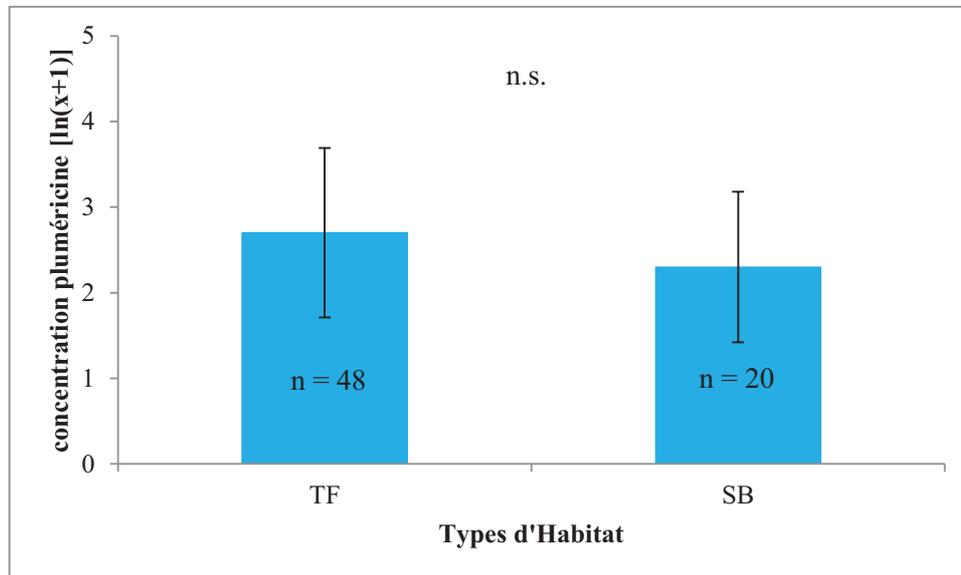


Figure II-04. Concentration de pluméricine par type d'habitat : forêt de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) et forêt sur sol de sable blanc (SB), dans la SB-IIAP (barres = moyenne ; moustaches = écart-type ; n.s. = pas de différences significatives, test de Student t 1,6086 p valeur 0,1124)

II.C.3. Production temporelle de pluméricine

a. Périodes de précipitations dans la zone d'étude

D'avril 2014 à mars 2015, des mois de fort et faible niveaux de précipitations ont été enregistrés qui ont permis de déterminer les périodes humide et sèche (p valeur $< 0,0001$) de la zone d'étude. Au début, durant le mois d'avril 2014, il a été enregistré un niveau de précipitations d'environ 360 mm, qui correspond à un mois humide. Ensuite, une période sèche a prévalu de mai à septembre 2014 où des niveaux de pluie inférieurs à 300 mm ont été observés. Une période humide lui a succédé d'octobre 2014 à mars 2015 avec des niveaux de précipitations atteignant 540 mm, avec un épisode sec (localement connu comme "veranillo" = petit été) durant le mois de février 2015 (Figure II-05).

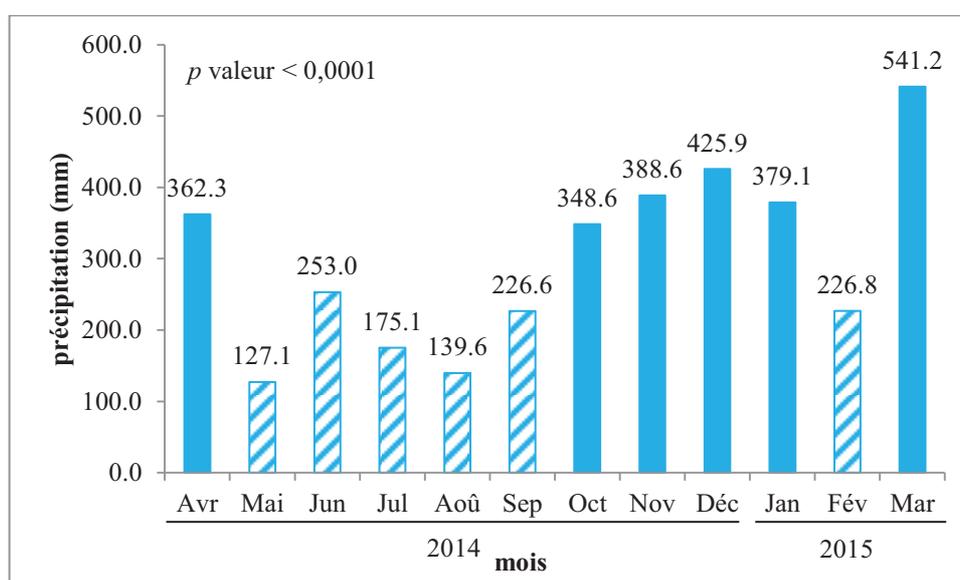


Figure II-05. Précipitation cumulée mensuelle de deux stations météorologiques de la zone d'étude SB-IIAP, d'avril 2014 à mars 2015 (Jan = janvier, Fév = février, Mar = mars, Avr = avril, Mai = mai, Jun = juin, Jul = juillet, Août = août, Sep = septembre, Oct = octobre, Nov = novembre, Déc = décembre ; Période Humide = barres pleines, Période Sèche = barres à lignes diagonales ; les mois ont été groupés en périodes par la méthode de Wards avec dissimilitude de Bray-Curtis ; différences significatives entre périodes confirmé par le test de Student t 7,2741, p valeur $< 0,0001$)

b. Concentration de pluméricine par mois d'évaluation

Au niveau de la zone d'étude, et par types d'habitat (TF et SB), des différences significatives de production de pluméricine entre les mois d'évaluation (p valeur $< 0,05$) ont été observées. Il a été enregistré un patron de fluctuation de la concentration du composé, initialement faible en mai 2014, qui a augmenté pendant la deuxième évaluation en août 2014, en diminuant à nouveau en novembre 2014, et enfin plus élevé en janvier 2015. Ces concentrations faibles et élevées de pluméricine ont eu lieu au cours des deux périodes de précipitations: sèche et humide (Figure II-06), et nous

n'avons pas obtenu de corrélation significative avec les niveaux de précipitation (Tableau II-05). De plus, aucune différence significative de production de pluméricine n'a été trouvée, lorsque les données obtenues pendant la période sèche (mai et août 2014) ont été comparées avec celles obtenues au cours de la période humide (novembre 2014 et janvier 2015) (test Z 0,9179, p valeur 0,1793).

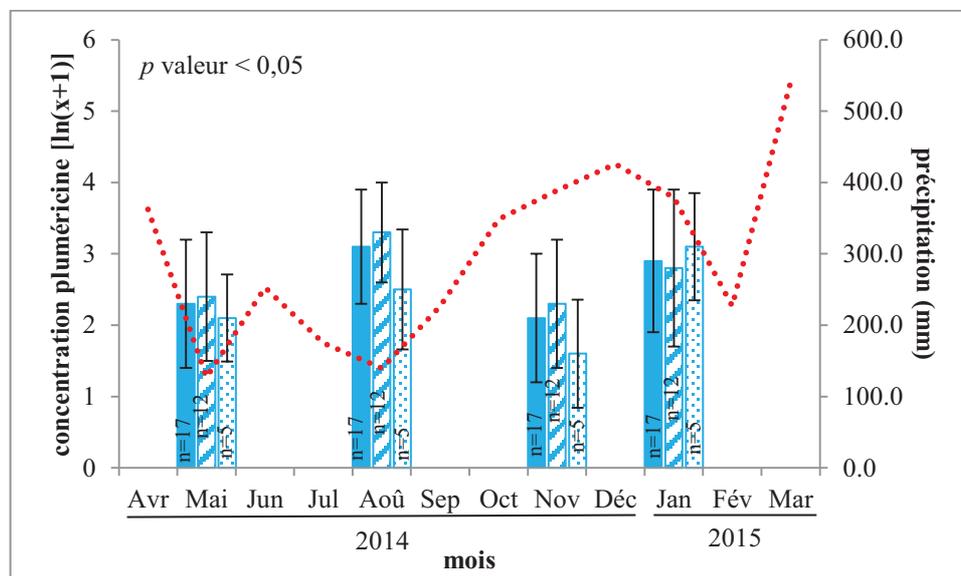


Figure II-06. Concentration de pluméricine au niveau de toute la zone d'étude (barres pleines) et par type d'habitat : forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) (barres à lignes diagonales) et forêts sur sol de sable blanc (SB) (barres pointillées), compte tenu de la précipitation cumulée mensuelle (ligne rouge pointillée), d'avril 2014 à mars 2015, dans la SB-IIAP (barres = moyenne ; moustaches = écart-type ; Jan = janvier, Fév = février, Mar = mars, Avr = avril, Mai = mai, Jun = juin, Jul = juillet, Aoû = août, Sep = septembre, Oct = octobre, Nov = novembre, Déc = décembre ; différences significatives de production de pluméricine entre les mois d'évaluation confirmé par ANOVA F 4,4389 p valeur 0,007 pour toute la zone d'étude, F 2,8577 p valeur 0,046 à la TF, et F 3,6955 p valeur 0,034 à la SB)

Tableau II-05. Analyse de Corrélation de Spearman (r_s) entre la concentration de pluméricine de *H. tarapotensis* et la précipitation, dans la SB-IIAP (n.s. valeurs non significatives)

Concentration de pluméricine	Précipitation	
	Corrélation de Spearman	
Habitats	r_s	p valeur
TF	0	n.s.
SB	0,4	n.s.
Total zone d'étude	0	n.s.

II.C.4. Production de pluméricine et sa relation avec les insectes

a. Description de la communauté et pression des insectes

Dans la zone d'étude SB-IIAP, il a été enregistré d'avril 2014 à mars 2015 un total de 4 917 individus, 624 (morpho) espèces, 109 familles et 16 ordres d'insectes présents sur 866 individus juvéniles de *H. tarapotensis*. Seulement un (01) spécimen "Indéterminé" a été enregistré au niveau de l'ordre. Le nombre et la richesse des insectes étaient plus élevés sur la TF, où 4 324 individus, 557 (morpho) espèces, 101 familles et 14 ordres ont été enregistrés. Sur la SB ont été enregistrés 693 individus, 242 (morpho) espèces, 72 familles et 11 ordres (Annexe 05). Les insectes ont été collectés à partir de 630 individus de la plante hôte sur la TF, tandis que dans les sites de la SB l'échantillonnage a été effectué sur 236 individus de *H. tarapotensis*.

Le seul insecte taxonomiquement identifié au niveau d'espèce a été *Isognathus leachii* (Swainson, 1823), de la famille Sphingidae, ordre Lepidoptera (Photo II-02). La larve de cette espèce de papillon de nuit a été observée se nourrissant du tissu foliaire des individus juvéniles de la plante cible pendant toute la durée de l'évaluation de terrain, devenant l'ennemi naturel le plus évident de *H. tarapotensis*.



Photo II-02. Larve et adulte d'*Isognathus leachii* (Lepidoptera : Sphingidae) enregistrés chez *H. tarapotensis*, dans la SB-IIAP (Auteur photo larve : Carlos Amasifuen ; Auteur photo adulte : Juan Grados)

La composition et la structure de la communauté des insectes ont présenté certaines caractéristiques similaires entre les habitats. Au niveau de l'ordre, Coleoptera, Hymenoptera et Hemiptera ont été les plus abondants, et presque dans les mêmes proportions sur les habitats TF et SB (Figure II-07).

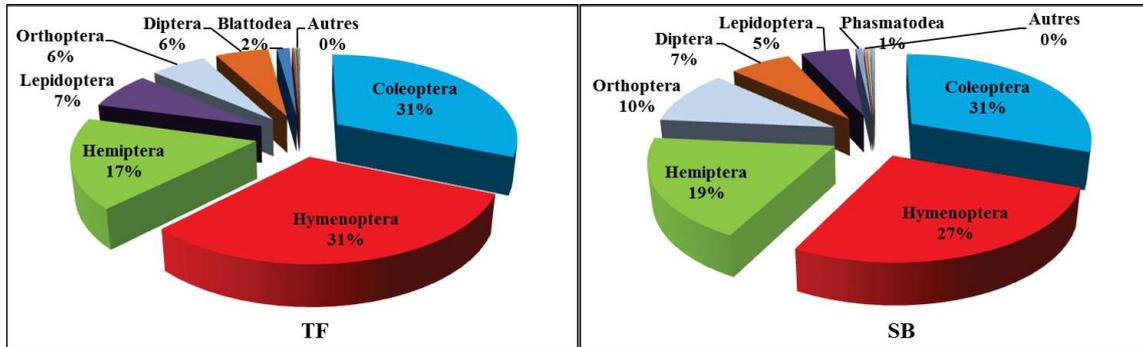


Figure II-07. Abondance des ordres d'insectes chez les plantes juvéniles de *H. tarapotensis* par type d'habitat : forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) et forêts sur sol de sable blanc (SB), dans la SB-IIAP

Les habitats TF et SB ont présenté la même composition des familles les plus abondantes, bien que dans des proportions différentes. Les fourmis, Formicidae, ont été le plus grand groupe dans les deux habitats. Chrysomelidae et Coccinellidae ont été aussi parmi les familles les plus abondantes dans les deux types d'habitat, mettant en évidence la plus grande abondance des coléoptères dans la zone d'étude. Un cas particulier a été l'abondance de la famille Sphingidae constituée seulement par la larve de l'espèce *I. leachii* (Figure II-08).

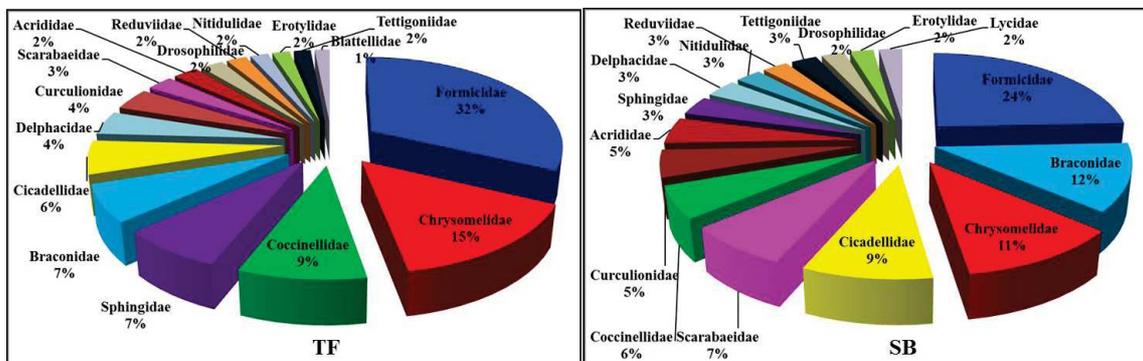


Figure II-08. Abondance des familles d'insectes chez les plantes juvéniles de *H. tarapotensis* par type d'habitat : forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) et forêts sur sol de sable blanc (SB), dans la SB-IIAP

Au niveau des (morpho) espèces, *I. leachii* avec une fourmi de la famille Formicidae (sp329) et un hyménoptère de la famille Braconidae (sp590), ont été les insectes les plus abondants sur *H. tarapotensis*, et dans les deux habitats TF et SB. La composition du reste de (morpho) espèces les plus abondantes était spécifique par type d'habitat (Figure II-09).

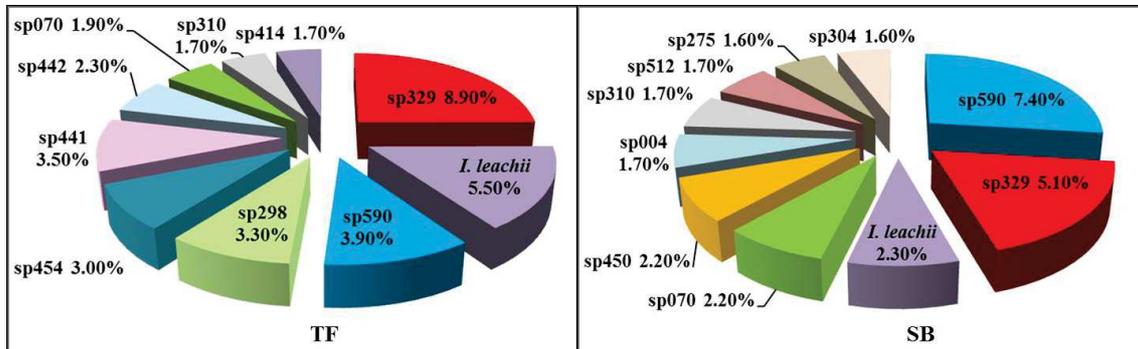


Figure II-09. Abondance des (morpho) espèces d'insectes chez les plantes juvéniles de *H. tarapotensis* par type d'habitat : forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) et forêts sur sol de sable blanc (SB), dans la SB-IIAP

Il a été enregistré un patron irrégulier de basse et haute diversité d'insectes entre les habitats TF et SB, d'avril 2014 à mars 2015. Malgré cette irrégularité de la diversité, il a été observé un patron commun de forte diminution de la diversité dans les deux types d'habitats pendant les mois de décembre 2014 et janvier 2015, à la moitié de la période humide d'octobre 2014 à mars 2015 (Figure II-10).

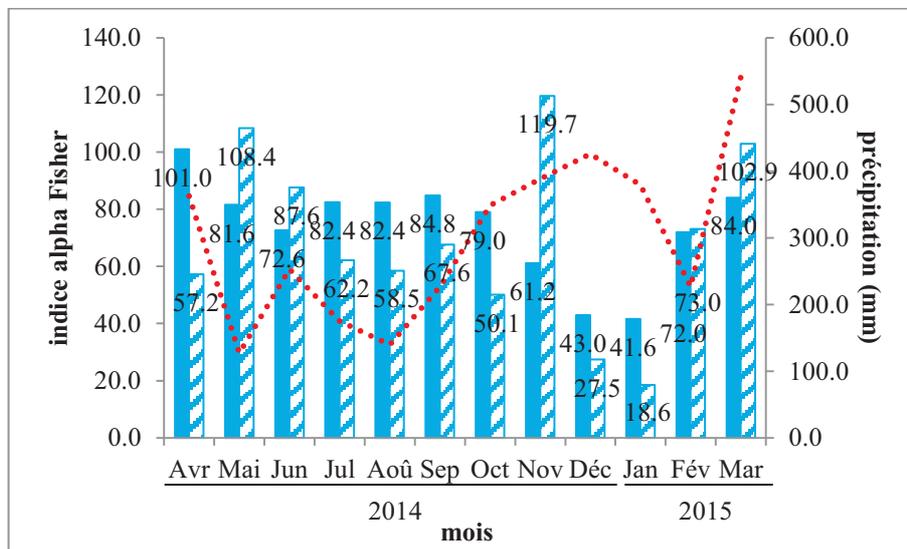


Figure II-10. Diversité de la communauté d'insectes chez les plantes juvéniles de *H. tarapotensis* par type d'habitat : forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) (barres pleines) et forêts sur sol de sable blanc (SB) (barres à lignes diagonales), compte tenu de la précipitation cumulée mensuelle (ligne rouge pointillée), d'avril 2014 à mars 2015, dans la SB-IIAP (Jan = janvier, Fév = février, Mar = mars, Avr = avril, Mai = mai, Jun = juin, Jul = juillet, Août = août, Sep = septembre, Oct = octobre, Nov = novembre, Déc = décembre)

Il a été observé une plus haute densité d'insectes chez *H. tarapotensis* dans l'habitat de type TF (p valeur $< 0,0001$). Cependant, dans les deux types d'habitat (TF et SB) il a été enregistré le même patron de fluctuation temporelle de la densité d'insectes, d'avril 2014 à mars 2015. Cette variation a montré une corrélation négative significative avec les précipitations dans les deux habitats (p valeur $< 0,05$), ce qui suggère que les précipitations pourraient influencer la densité d'insectes (Tableau II-06). Nous avons observé une augmentation progressive de la densité d'insectes d'avril à septembre 2014 pendant la plus grande partie de la période sèche ; qui a diminué progressivement à partir d'octobre 2014 jusqu'à janvier 2015 au cours de la période humide, en augmentant à nouveau au mois de février pendant le "veranillo" ("petit été") et en mars 2015 (Figure II-11).

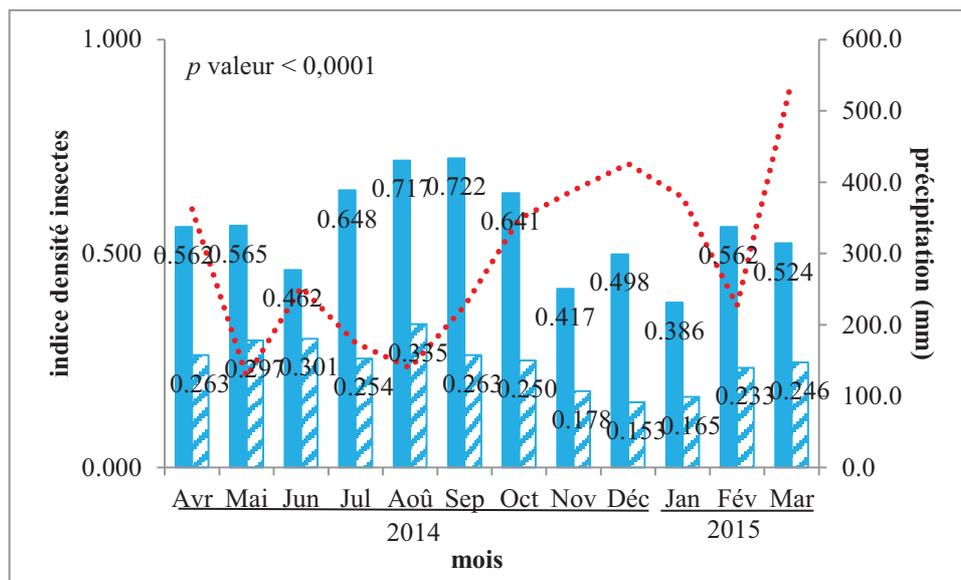


Figure II-11. Densité d'insectes chez les individus juvéniles de *H. tarapotensis*, par type d'habitat : forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) (barres pleines) et forêts sur sol de sable blanc (SB) (barres à lignes diagonales), compte tenu de la précipitation cumulée mensuelle (ligne rouge pointillée), d'avril 2014 à mars 2015, dans la SB-IIAP (Jan = janvier, Fév = février, Mar = mars, Avr = avril, Mai = mai, Jun = juin, Jul = juillet, Août = août, Sep = septembre, Oct = octobre, Nov = novembre, Déc = décembre ; différences significatives entre types d'habitat, test de Student t 8,880 p valeur $< 0,0001$)

Une densité plus élevée de la larve herbivore *I. leachii* a été observée aussi dans les sites d'échantillonnage de type TF (p valeur < 0,0001). La présence et la densité temporelle de cette larve a été irrégulière dans les deux types d'habitat, incluant une période de quelques mois d'absence sur les sites de type SB. Par conséquent, aucune corrélation n'a été observée entre la densité d'*I. leachii* et les précipitations (Tableau II-06). Cependant, il a été observé que la densité de la larve était proche du patron temporel de précipitation, puisque les deux variables augmentent et diminuent de manière concomitante pendant les mêmes mois (Figure II-12).

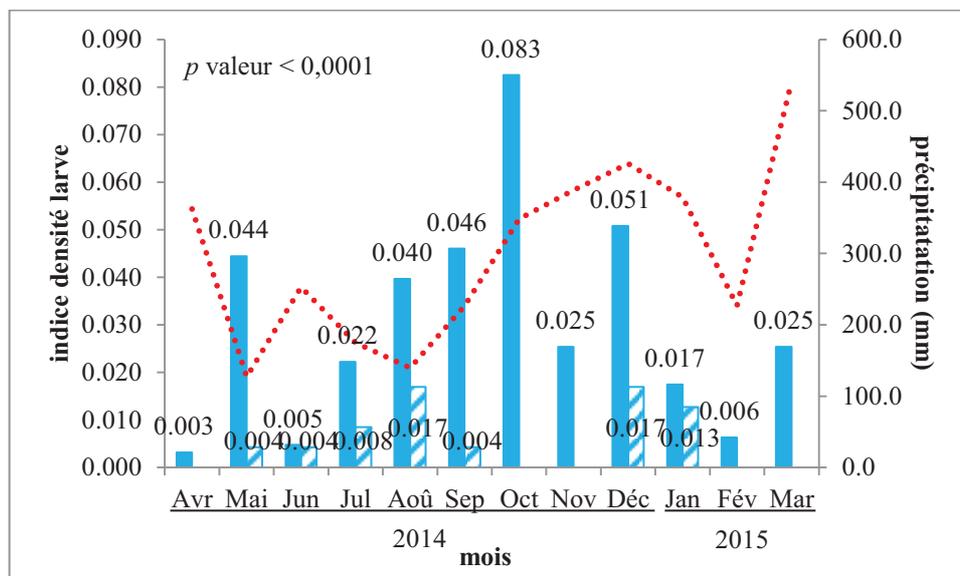


Figure II-12. Densité de la larve d'*Isognathus leachii* chez les individus juvéniles de *H. tarapotensis*, par type d'habitat : forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) (barres pleines) et forêts sur sol de sable blanc (SB) (barres à lignes diagonales), compte tenu de la précipitation cumulée mensuelle (ligne rouge pointillée), d'avril 2014 à mars 2015, dans la SB-IIAP (Jan = janvier, Fév = février, Mar = mars, Avr = avril, Mai = mai, Jun = juin, Jul = juillet, Août = août, Sep = septembre, Oct = octobre, Nov = novembre, Déc = décembre ; différences significatives entre types d'habitat, test de Student t 3,5638 p valeur < 0,0039)

Tableau II-06. Analyse de Corrélation de Spearman (r_s) entre la densité d'insectes chez *H. tarapotensis* et les précipitations, dans la SB-IIAP (valeurs significatives * p < 0,05)

Abondance relative insectes		Précipitations	
		Corrélation de Spearman	
Groupes	Habitats	r_s	p valeur
Communauté d'insectes	TF	-0,7040	0,0106*
	SB	-0,7215	0,0080*
<i>Isognathus leachii</i>	TF	-0,0560	0,8627
	SB	-0,2745	0,3878

b. Influence de la pression des insectes sur la production de pluméricine

Au niveau de 17 spécimens juvéniles de *H. tarapotensis* utilisés pour évaluer la concentration de pluméricine, il a été observé une augmentation et une diminution simultanée de la production du composé et de l'abondance des espèces de la communauté d'insectes et de la larve herbivore (Figure II-13). Cependant, la production de pluméricine a seulement été significativement corrélée avec l'abondance de la larve herbivore (Tableau II-07). Ces signes suggèrent que la plante produirait ce métabolite comme réponse à la pression des insectes, et particulièrement contre les herbivores. Le composé a montré aussi une production corrélée positivement avec le nombre d'individus d'autres groupes d'insectes, tels que la famille Formicidae, et l'ordre Hymenoptera (Tableau II-07). La famille Formicidae a été entièrement composée par des (morpho) espèces de fourmis, observées particulièrement sur les bourgeons terminaux et les axilles des pétioles (obs. per.) de la plante cible. L'ordre Hymenoptera dans nos observations est composé principalement par la famille Formicidae et cela a influencé la corrélation significative trouvée pour ce taxon.

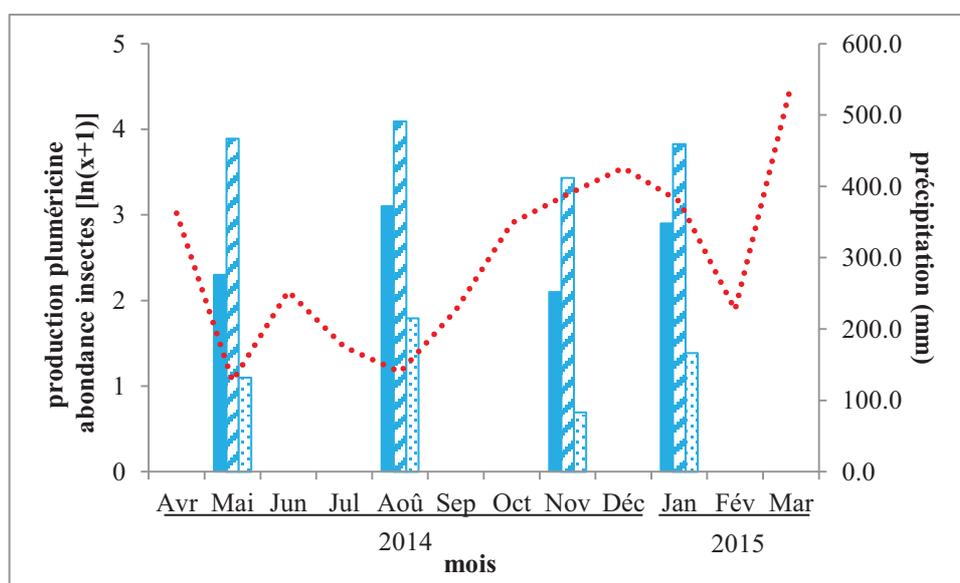


Figure II-13. Production de pluméricine (barres pleines), nombre de spécimens de la communauté d'insectes (barres à lignes diagonales) et de la larve d'*Isognathus leachii* (barres pointillées) chez 17 individus juvéniles de *H. tarapotensis*, compte tenu de la précipitation cumulée mensuelle (ligne rouge pointillée), d'avril 2014 à mars 2015, dans la SB-IIAP (Jan = janvier, Fév = février, Mar = mars, Avr = avril, Mai = mai, Jun = juin, Jul = juillet, Aoû = août, Sep = septembre, Oct = octobre, Nov = novembre, Déc = décembre)

Tableau II-07. Analyse de Corrélation de Spearman (r_s) entre la production de pluméricine et le nombre de spécimens des groupes d'insectes les plus abondants chez 17 individus juvéniles de *H. tarapotensis*, dans la SB-IIAP (valeurs significatives $*p < 0,05$)

Insectes		Production de pluméricine	
Taxa	Nom	r_s	p valeur
(Morpho)-espèces	sp329	0,8	0,1999
	<i>Isognathus leachii</i>	1,0	< 0,0001*
Familles	Formicidae	0,9487	0,05*
	Chrysomelidae	0,8	0,1999
Ordres	Coleoptera	0,8	0,1999
	Hymenoptera	1,0	< 0,0001*
Communauté d'insectes		0,8	0,1999

II.C.5. Relation entre la production de pluméricine et la croissance chez *H. tarapotensis*

Après 12 mois, la croissance en hauteur des individus juvéniles de *H. tarapotensis* n'a pas montrée de différences significatives entre les habitats TF et SB (p valeur 0,5514), où en moyenne ont été enregistrés des pourcentages de croissance en hauteur totale respectivement de 16 % et 15 % (Figure II-14).

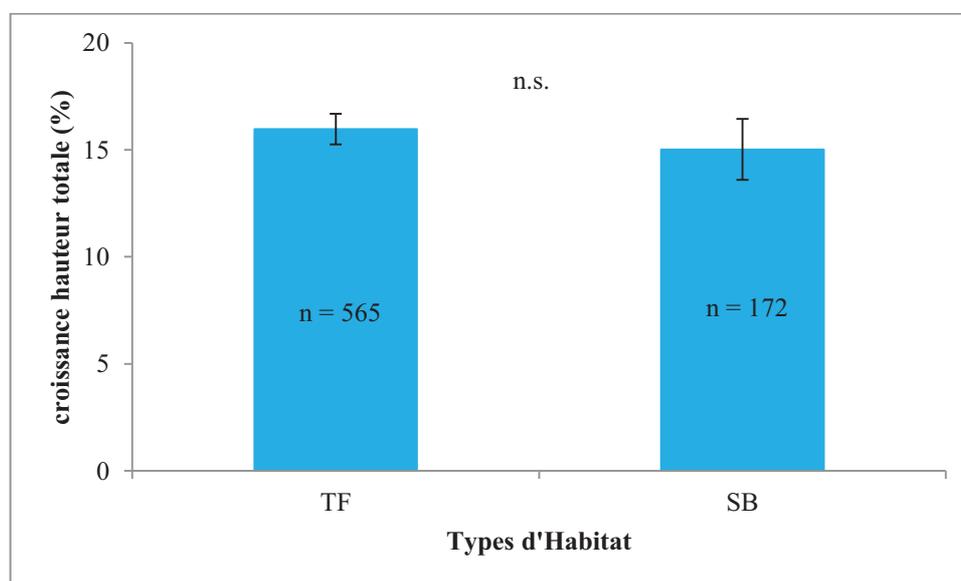


Figure II-14. Croissance annuelle en hauteur totale de *H. tarapotensis* par type d'habitat : forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) et forêts sur sol de sable blanc (SB), dans la SB-IIAP (barres = moyenne ; moustaches = écart-type ; n.s. = pas de différences significatives entre habitats, test Z 0,5957 p valeur 0,5514)

Les individus juvéniles de *H. tarapotensis* ont montré le même patron temporel de croissance en hauteur dans les deux types d'habitat. La croissance pendant la deuxième période d'évaluation (d'août à novembre 2014) a été significativement plus élevée (p valeur 0,0001) que durant la première (d'avril 2014 à juillet 2014) et troisième (de décembre à mars 2015) période d'évaluation. Le pourcentage le plus élevé de la croissance coïncide avec le début de la période humide (Figure II-15).

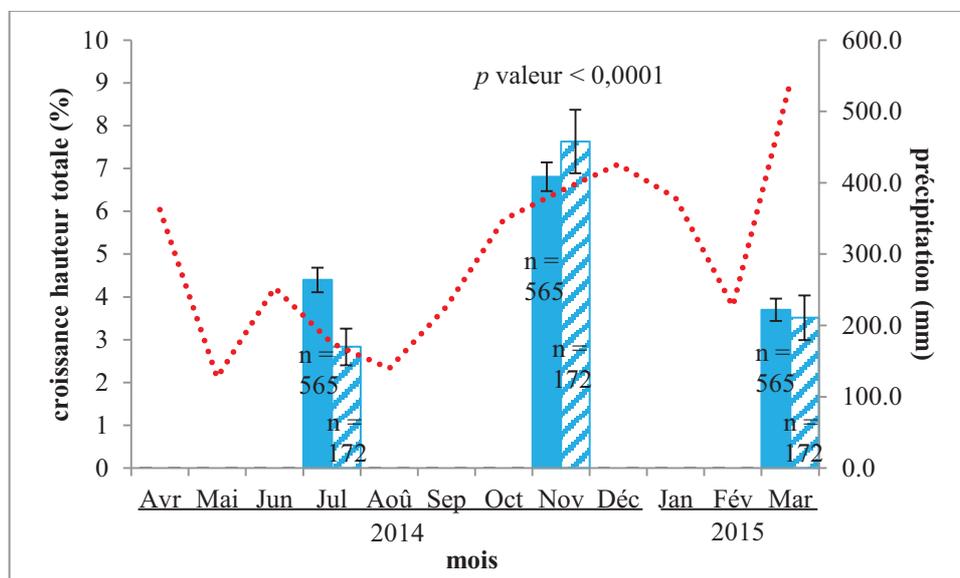


Figure II-15. Croissance en hauteur totale de *H. tarapotensis* par période d'évaluation et par type d'habitat : forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) (barres pleines) et forêts sur sol de sable blanc (SB) (barres à lignes diagonales), compte tenu de la précipitation cumulée mensuelle (ligne rouge pointillée), d'avril 2014 à mars 2015, dans la SB-IIAP (barres = moyenne ; moustaches = écart-type ; Jan = janvier, Fév = février, Mar = mars, Avr = avril, Mai = mai, Jun = juin, Jul = juillet, Août = août, Sep = septembre, Oct = octobre, Nov = novembre, Déc = décembre ; augmentation significative de la croissance dans la deuxième période ANOVA : TF = F 30,5565 p valeur < 0,0001, test de Tukey < 0,01 ; SB = F 20,1734 p valeur < 0,0001, test de Tukey < 0,05)

H. tarapotensis a montré une diminution de la production de pluméricine au cours de la deuxième période d'évaluation, lorsque la concentration moyenne a diminué de 28,9 en août à 11,4 mg / 100 g de feuilles sèches en novembre 2014 (Annexe 04). Cette diminution était d'environ 40 % à la TF et une production nulle (0 %) à la SB (Figure II-15). Cette période de diminution abrupte de production du composé a correspondu au début de la période humide, quand les individus juvéniles avaient le plus haut pourcentage de croissance en hauteur totale (Figures II-15, II-16). Cette relation inverse entre la production de pluméricine et la croissance en hauteur totale a été confirmée par une régression linéaire simple significative (p valeur < 0,05) (Figure II-17), ce qui suggère une possible relation causale entre les deux variables.

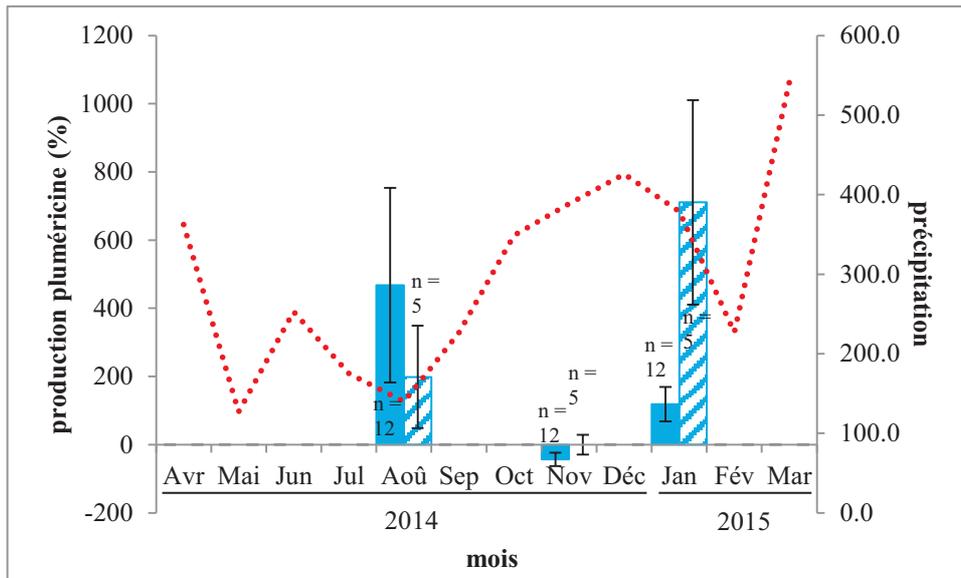


Figure II-16. Production de pluméricine de *H. tarapotensis* par période d'évaluation et par type d'habitat : forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) (barres pleines) et forêts sur sol de sable blanc (SB) (barres à lignes diagonales), compte tenu de la précipitation cumulée mensuelle (ligne rouge pointillée), d'avril 2014 à mars 2015, dans la SB-IIAP (barres = moyenne ; moustaches = écart-type ; Jan = janvier, Fév = février, Mar = mars, Avr = avril, Mai = mai, Jun = juin, Jul = juillet, Août = août, Sep = septembre, Oct = octobre, Nov = novembre, Déc = décembre)

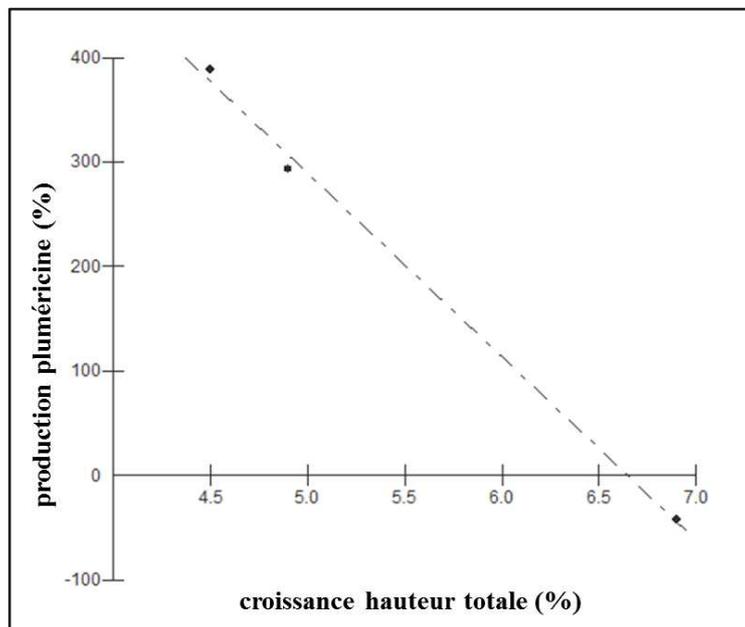


Figure II-17. Régression linéaire simple de la relation entre la production de pluméricine et la croissance en hauteur totale des individus juvéniles de *H. tarapotensis* de la SB-IIAP ($F = 306,1215$; p valeur = 0,04 ; $R^2 = 0,9984$)

II.D. DISCUSSION

II.D.1. Détection du pic chromatographique

Le groupe des terpènes est le plus grand groupe de métabolites secondaires (environ 30 000 composés), et il est largement répandu chez les plantes supérieures (Croteau *et al.*, 2000 ; Langenheim, 2003 ; Dudareva *et al.*, 2005 ; Wink, 2010 ; Mithöfer & Boland, 2012). Les iridoïdes sont présents essentiellement au sein de l'ordre des Gentianales (APG, 2003, 2009), et la pluméricine est distribuée particulièrement dans les genres *Allamanda* (Anderson *et al.*, 1988 ; Abdel-Kader *et al.*, 1997 ; Coppen & Cobb, 1983), *Plumeria* (Coppen & Cobb, 1983 ; Kardono *et al.*, 1990 ; Kumar *et al.*, 2013) et *Himatanthus* (Vanderlei *et al.*, 1991 ; Endo *et al.*, 1994 ; Abdel-Kader *et al.*, 1997 ; Silva *et al.*, 1998, 2010 ; Veloso *et al.*, 1999 ; Morel *et al.*, 2006 ; Castillo *et al.*, 2007 ; Fakhrudin *et al.*, 2014) de la famille des Apocynaceae. A l'intérieur de *Himatanthus*, l'écorce de *H. fallax*, la racine et l'écorce de *H. phagedaenicus* et la racine, l'écorce et le latex de "*H. sucuuba*" ont été mentionnés comme sources de pluméricine. Néanmoins, on ne connaît pas avec précision la délimitation taxonomique adoptée pour dénommer ces plantes ni les vouchers de collecte, ce que rend l'identification taxonomique ambiguë et impossible à vérifier. Dans notre étude, il est rapporté la présence de pluméricine chez *H. tarapotensis*, et pour la première fois ce composé est isolé à partir des feuilles et du stade juvénile du genre *Himatanthus*. Ce résultat contribue à la connaissance des sources et la distribution de pluméricine dans la nature.

II.D.2. Production de pluméricine entre individus chez *H. tarapotensis*

Le contenu de métabolites secondaires - y compris les terpènes – des plantes est organisé dans l'espace et le temps (Wink, 2010 ; Hartmann, 2007), et à l'intérieur d'une espèce, celui-ci peut varier entre les populations (Langenheim *et al.*, 1978 ; Queiroz-Voltan *et al.*, 1995), les individus (Coley, 1986 ; Sakamoto *et al.*, 2005 ; Prado *et al.*, 2012), les stades ontogénétiques (Crankshaw & Langenheim, 1981 ; Langenheim & Stubblebine, 1983 ; Macedo & Langenheim, 1989), entre individus mâles et femelles (Besten *et al.*, 2012), entre les organes d'un même individu (Langenheim *et al.*, 1978 ; Izhaki, 2002 ; Beckman, 2013), et les stades de développement d'un seul organe (*ex.* les feuilles juvéniles et matures) (Crankshaw & Langenheim, 1981). Ces variations peuvent avoir une origine génétique (Coley, 1986 ; Langenheim, 1994 ; Huang *et al.*, 2010 ; Prado *et al.*, 2012), ou être le résultat des modifications et adaptations aux exigences des gradients environnementaux (Langenheim, 1994 ; Chapin *et al.*, 1987 ; Jackson & Colmer, 2005 ; Hartmann, 2007 ; Sharafzadeh & Ordoorkhani, 2011 ; Gouvea *et al.*, 2012 ; Prado *et al.*, 2012).

H. tarapotensis a montré une variation importante de la concentration de pluméricine par individu et entre individus, quel que soit le type d'habitat où ils se sont trouvés ou la période de précipitation au cours de laquelle ils ont été évalués. Malgré cette variabilité, il a été possible de reconnaître jusqu'à quatre classes ou groupes de plantes d'après la quantité de pluméricine produite : individus à faible, moyenne, haute, et très haute concentration. Par exemple, dans les sites d'échantillonnage de type TF l'individu

N02055 a montré de faibles niveaux de concentration de pluméricine 0,30, 10,90, 1,14, et 0,94 mg/100 g de feuille sèche, en mai, août et novembre 2014, et janvier 2015, respectivement ; et sur l'individu N03040 il a été enregistré des valeurs très hautes de 19,74, 49,54, 46,96 et 94,79 mg/100 g de feuille sèche. La méthode HPLC validée garantie que les résultats obtenus représentent les patrons de production de pluméricine chez les individus juvéniles de *H. tarapotensis* en milieu naturel. Ces fortes variations individuelles suggèrent que la production de pluméricine pourrait être le résultat de l'interaction avec plusieurs facteurs internes et externes affectant la synthèse du composé entre spécimens à un moment donné (Lavola & Julkunen-Tiitto, 1994 ; Mithöfer & Boland, 2012). De même, il convient de noter que les différences génétiques entre les individus contribuent également à mener différentes réponses phénotypiques de production des métabolites secondaires (Coley, 1986).

Dans cette étude, il a été évalué la production de pluméricine en fonction du type de sol, des périodes de précipitations, et de la pression des insectes. Ces facteurs environnementaux influents directement la chimie des plantes (Cates, 1980 ; Coley & Barone, 1996), et en même temps, la chimie de la plante est peut-être le facteur le plus important influant le régime alimentaire des insectes herbivores (Schultz, 1988). Par conséquent, l'évaluation de la production de pluméricine et sa relation avec ces facteurs contribuent à la compréhension des mécanismes sous-jacents à la synthèse de ce composé. Toutefois, il faut tenir compte que la production et la concentration des métabolites secondaires sont influencées par d'autres facteurs environnementaux abiotiques (*ex.* la température, la saisonnalité, l'altitude, le rayonnement ultraviolet, les nutriments et la disponibilité d'eau du sol, l'inondation, le rythme circadien, la concentration de CO₂, etc.) (Coley *et al.*, 1985 ; Mihaliak & Lincoln, 1985 ; Lavola & Julkunen-Tiitto, 1994 ; Peñuelas & Estiarte, 1998 ; Dudareva *et al.*, 2005 ; Jackson & Colmer, 2005 ; Blank *et al.*, 2007 ; Diniz *et al.*, 2007 ; Gobbo-Neto & Lopes, 2007 ; Sharafzadeh & Ordookhani, 2011 ; Gouvea *et al.*, 2012 ; Borges *et al.*, 2013) et biotiques (*ex.* les pollinisateurs, les compétiteurs, les agents pathogènes, etc.) (Pichersky & Gershenzon, 2002 ; Gobbo-Neto & Lopes, 2007 ; Mraja *et al.*, 2011).

II.D.3. Production spatiale de pluméricine

Dans la zone d'étude SB-IIAP situé au sein de la RNAM, ont été retrouvés deux types de forêt différenciés par leurs caractéristiques floristiques, structurelles et édaphiques (*p* valeur < 0,0001). Ces forêts se développent sur une mosaïque de types de sol à limites géographiques définies, où des patches de forêt sur sol de sable blanc (SB) pauvre en nutriment se sont retrouvés entourés par d'autres forêts de *terra firme* sur sol constitué d'argile, limon et sable marron (TF), riche en nutriments, qui ont fourni un fort gradient environnemental de la fertilité des sols. Les forêts sur sol de sable blanc ont été décrites comme les habitats les plus distinctifs de l'Amazonie, pauvres en nutriments et en eau, avec une flore caractéristiquement faible en diversité et un endémisme élevé, et avec une certaine physionomie sclérophylle déterminée principalement par l'absence d'azote et la profondeur du sol ventilé (Anderson, 1981 ; Coomes & Grubb, 1996 ; Vásquez, 1997 ; Ruokolainen & Tuomisto, 1998 ; Mardegan *et al.*, 2009 ; Fine *et al.*, 2010 ;

Stropp *et al.*, 2011). Les forêts sur sol argileux, limoneux et de sable marron ont un substrat plus riche en nutriments et une diversité floristique plus élevée (Vasquez, 1997 ; Ruokolainen & Tuomisto, 1998 ; Vásquez & Phillips, 2000 ; Fine *et al.*, 2005, 2006, 2010). Il est attendu que les plantes montrent des différences significatives de composition et de concentration des métabolites secondaires selon les gradients environnementaux générés par la disponibilité de nutriments (Fine *et al.*, 2004 ; Borges *et al.*, 2013). En plus, il a été constaté que les différences de disponibilité des nutriments du sol (Gershenzon & Croteau, 1991 ; Lavola & Julkunen-Tiitto, 1994) et de la diversité de la communauté végétale (Mraja *et al.*, 2011) entre les habitats, influencent sur la production de terpènes. Cependant, malgré les différences édaphiques et floristiques notables entre les TF et SB, il n'a été trouvé aucune différence significative de production de pluméricine chez les individus juvéniles de *H. tarapotensis* par type d'habitat. Il doit être considéré que les différents types de composés dérivent de voies distinctes de biosynthèse, ce qui rend les métabolites secondaires plus ou moins susceptibles à une plasticité phénotypique le long des gradients environnementaux générés par la disponibilité des nutriments du sol (*ex.* les métabolites dérivés du mévalonate n'ont aucune corrélation avec les changements dans la disponibilité de l'azote, le phosphore ou le potassium) (Gershenzon, 1984 ; Massad *et al.*, 2012).

II.D.4. Production de pluméricine et sa relation avec la précipitation

La précipitation est un facteur climatique qui peut varier temporellement en intensité et définir des périodes humides et sèches dans une grande partie du bassin amazonien. Le Nord de l'Amazonie péruvienne ne présente pas un caractère saisonnier marqué, mais il est possible d'observer des périodes de fort et faible niveaux de précipitations (Marengo, 1998). Dans la zone d'étude, la variation mensuelle de l'intensité de la précipitation a permis de différencier les périodes sèche et humide (p valeur $< 0,0001$) avec des niveaux de précipitation cumulée mensuelle inférieurs à 315 mm, et jusqu'à 546 mm, respectivement. Ces résultats suivent le patron de précipitation observé dans les paysages du Nord-Ouest de la plaine Amazonie (Kousky, 1988 ; Marengo, 1998). La relation entre les périodes de précipitation et la production de métabolites secondaires des plantes à l'état sauvage dans les forêts tropicales, a été surtout étudiée dans des écosystèmes à saisonnalité plus marquée (*ex.* l'Amazonie centrale, le « Cerrado » brésilien, la forêt atlantique), en obtenant des résultats variés. Certains groupes de composés (*ex.* tanins, sesquiterpènes, huiles essentielles) et de métabolites spécifiques (*ex.* émodine, goyazansolide) montrent une forte corrélation (positive ou négative) des niveaux de production avec la saisonnalité (Izhaki, 2002 ; Blank *et al.*, 2007 ; Gouvea *et al.*, 2012 ; Borges *et al.*, 2013). Dans d'autres cas, les composés (*ex.* tanins, sesquiterpènes lactones) n'ont montrés aucune différence temporelle ou saisonnière significative (Coley, 1986 ; Sakamoto *et al.*, 2005). Dans notre étude, il a été observé un patron de variation temporel significatif de la production du composé dans les deux types d'habitats (TF, $n = 12$; SB, $n = 5$; p valeur $< 0,05$). Cette variation a été caractérisée par la fluctuation des faibles et fortes valeurs de concentration de pluméricine au cours des deux périodes de précipitation : sèche (mai à septembre 2014)

et humide (octobre 2014 à janvier 2015). Cette fluctuation n'a pas été corrélée avec les niveaux de précipitation. Mais, la précipitation est un facteur qui peut influencer le métabolisme secondaire à travers d'autres facteurs temporels (ex. influençant sur le cycle d'insectes herbivores) (Gobbo-Neto & Lopes, 2007). Dans notre étude, il a été observé que les variations de l'intensité des pluies ont été corrélées avec la croissance des plantes et la densité des insectes, ce qui suggère l'influence de la précipitation sur ces facteurs. En même temps, ces facteurs ont été corrélés avec la production de pluméricine, donc les précipitations pourraient jouer indirectement un rôle important sur la production de pluméricine.

II.D.5. Production de pluméricine et sa relation avec la communauté d'insectes (pression des insectes)

La communauté d'insectes chez *H. tarapotensis* a montré une composition similaire dans les habitats TF et SB, et avec les mêmes (morpho) espèces, familles et ordres les plus abondants. De même, dans ces forêts, il a été observé un patron général de dominance concordant avec d'autres écosystèmes tropicaux, où les groupes Coleoptera et Hymenoptera-Formicidae représentent près du 50 % de la communauté d'insectes (Basset, 2001 ; Novotny *et al.*, 2003 ; Santos *et al.*, 2003). La diversité a été haute et basse dans les deux types d'habitat lors de l'évaluation de 12 mois. Cependant, la densité de la communauté d'insectes chez *H. tarapotensis* a été plus haute sur l'habitat de type TF (p valeur < 0,0001). Dans la communauté d'insectes, il a été enregistré une larve de papillon de nuit identifiée comme *Isognathus leachii*. Cette larve a été l'insecte herbivore le plus évident de *H. tarapotensis* et a été observée provoquant des dommages mécaniques importants sur les feuilles de plusieurs individus de la plante cible, pendant toute la durée d'évaluation et dans les deux types d'habitat. La relation entre les larves d'insectes de la famille Sphingidae et sa plante hôte est très spécifique, et dans de nombreux cas, ces larves accumulent (séquestrent) les composés toxiques (y compris les iridoïdes) des plantes, pour se protéger des prédateurs (Bowers & Puttick, 1986). Les plantes hôtes comprennent des espèces des familles Euphorbiaceae, Solanaceae, Rubiaceae et Apocynaceae (Biezanko, 1982 ; Janzen, 1981, 1984, 1993 ; Cock, 2008). Chez les Apocynaceae se trouvent notamment les genres *Allamanda*, *Hancornia*, *Plumeria* et *Himatanthus* (Diniz *et al.*, 1999 ; Motta & Andreazze, 2001 ; Motta & Xavier-Filho, 2005 ; Darrault & Schlindwein, 2005 ; Sloan *et al.*, 2006 ; Cock, 2008 ; Souza-Alves *et al.*, 2011 ; Paluch *et al.*, 2013). Toute la zone d'étude abriterait la même communauté d'insectes, mais la pression des insectes ou herbivorie affectant *H. tarapotensis* serait plus forte sur TF. Si les pressions biotiques stimulant la production de métabolites secondaires sont plus élevées dans un habitat particulier, on peut prévoir une augmentation de la production de métabolites dans le même habitat (Fine *et al.*, 2013). Cependant, la production de pluméricine n'a pas montrée de différences significatives entre les habitats TF et SB. Comme mentionné ci-dessus, il est possible que l'absence de variation spatiale de production de la pluméricine à travers les différents gradients environnementaux soit le résultat de facteurs internes liés à la physiologie de la plante.

D'autre part, la densité d'insectes visitant *H. tarapotensis* a montré un patron de fluctuation temporel dans les deux types d'habitat TF et SB, corrélé négativement avec les précipitations, avec une plus haute densité d'insectes durant les mois secs et une basse densité pendant les mois humides. De même, la densité de la larve herbivore d'*I. leachii* a montré une variation temporelle semblable au patron de précipitation, mais de manière très irrégulière et avec un pic très marqué en octobre 2014 au début de la période humide. Il est rapporté que dans les écosystèmes tropicaux, les arthropodes en général ont tendance à être plus abondants au début de la saison des pluies, lorsque le feuillage est plus abondant, ce qui suggère que l'abondance saisonnière des insectes serait tout d'abord liée à la disponibilité de la ressource alimentaire (Garber, 1993 ; Janzen, 1973 ; Janzen & Schoener, 1968). Il a été souligné aussi que les espèces de la famille Sphingidae ont cette structure temporelle d'abondance, avec de nombreux individus présents pendant la saison des pluies, lorsque la plante hôte augmente sa disponibilité de feuilles appétentes pour les larves, et un plus haut pic de floraison est observé pour la pollinisation des individus adultes (Darrault & Schlindwein, 2005 ; Duarte & Schlindwein, 2005 ; Sloan *et al.*, 2006 ; Amorim *et al.*, 2009). Dans la zone d'étude, la communauté des insectes montre un patron temporel inverse à la précipitation, et la présence et la densité de la larve herbivore *I. leachii* est irrégulière. Dans la forêt tropicale du Nord-Ouest de l'Amazonie, la végétation n'est pas caduque (Marengo, 1998) et les individus juvéniles de *H. tarapotensis* présentent des feuilles toute l'année, et la plupart des adultes sont en floraison et fructification continues (obs. per.). Il a été suggéré qu'il existe d'autres facteurs qui pourraient influencer sur la saisonnalité des papillons de nuit, liés à des variations de la durée des stades biologiques (*ex.* le retard de la ponte, les variations du temps nécessaire pour l'éclosion des œufs et pour la maturité), ainsi que la présence de prédateurs (*ex.* singes du genre *Callicebus*) (Janzen 1993 ; Morais *et al.*, 1999 ; Souza-Alves *et al.*, 2011). Cependant, ces aspects n'ont pas été évalués dans notre étude. De même, il faut remarquer que le pic d'abondance de la larve herbivore a été observé au début de la période de pluies.

Au niveau des 17 individus juvéniles utilisés pour quantifier la pluméricine, les variations temporelles de la quantité des spécimens de la larve d'*I. leachii*, ont été corrélés positivement avec les variations temporelles de la concentration de pluméricine (p valeur < 0,0001), c'est-à-dire qu'ils ont augmenté et diminué simultanément. Les variations de la production de terpènes – y compris les iridoïdes - des feuilles ont été fortement corrélées positivement avec l'herbivorie (*ex.* Stubblebine & Langenheim 1977 ; Langenheim *et al.*, 1980 ; Crankshaw & Langenheim, 1981 ; Langenheim & Hall, 1983 ; Langenheim & Stubblebine, 1983 ; Langenheim *et al.*, 1986 ; Mihaliak *et al.*, 1987 ; Macedo & Langenheim, 1989 ; Arimura *et al.*, 2000 ; Huang *et al.*, 2010 ; Agrawal *et al.*, 2012). Par conséquent, les résultats obtenus suggèrent que la pluméricine serait un composé lié à la défense chimique contre les insectes. Cependant, il est possible que *I. leachii* soit capable d'accumuler l'iridoïde pluméricine (et d'autres composés de défense), et éviter ainsi d'être affecté par la toxicité de la défense chimique de *H. tarapotensis*. De nombreuses espèces d'insectes (principalement au stade larvaire) accumulent des métabolites secondaires de défense des plantes pour devenir toxiques

pour leurs prédateurs (Bermudez-Torres *et al.*, 2013). Un mécanisme d'accumulation d'iridoïdes a été identifié pour plusieurs familles de l'ordre Lepidoptera incluant les Sphingidae (Bowers, 1984 ; Bowers & Puttick, 1986 ; Bowers & Stamp, 1993). Il est possible que les larves d'*I. leachii* consomment les feuilles de *H. tarapotensis* pour se rendre toxiques contre des prédateurs potentiels (*ex.* oiseaux, primates), mais cette hypothèse n'a pas encore été évaluée.

Les herbivores n'interagissent pas avec des composés chimiques isolés (Izhaki, 2002), et un problème au moment de l'identification des métabolites secondaires de défense est l'incertitude qui représente de savoir si un seul composé ou le mélange de plusieurs représente la substance active qui agit sur l'insecte de manière additive et / ou synergique (Izhaki, 2002 ; Mithöfer & Boland, 2012 ; Beckman, 2013). Les résultats doivent donc être interprétés avec prudence, car chez les plantes il existe une grande diversité de substances chimiques impliquées et les changements des concentrations de certaines substances affectent souvent les concentrations d'autres composés (Schoonhoven *et al.*, 1998). Par conséquent, les corrélations des concentrations d'un composé particulier et la performance de l'herbivore ne peuvent pas nécessairement dériver d'une relation de causalité (Karban & Myers, 1989 ; Laukkanen *et al.*, 2012). Cependant, il existe plusieurs études rapportant des corrélations entre la production des terpènes défensifs individuels (*ex.* caryophyllène, α -muroloène, seiniène, cadinène, ocimène, aucubine) avec l'herbivorie. Ces résultats sont l'évidence de ce que les changements de la quantité d'un seul terpène du mélange de défense chimique peuvent avoir des effets significatifs contre les herbivores, et en même temps que l'herbivorie peut être la source de variation de ces composés (Langenheim & Hall, 1983 ; Langenheim *et al.*, 1986 ; Macedo & Langenheim, 1989 ; Huang *et al.*, 2010). Par conséquent, il est valide d'attribuer à la pluméricine en tant que composé isolé, sa participation à la défense chimique de *H. tarapotensis* contre l'herbivorie.

D'autre part, il a été enregistré une corrélation positive significative (p valeur < 0,0001) entre la concentration de pluméricine et l'abondance des fourmis de la famille des Formicidae, composante majeure de l'ordre des Hymenoptera présents sur les plantes juvéniles évaluées au cours de notre étude. Cependant, il est difficile de déterminer une relation médiée par la pluméricine entre ces insectes et la plante cible. Seul *I. leachii* a été observé se nourrissant des feuilles de *H. tarapotensis*, et il est possible que les fourmis aient d'autres types de relation avec la plante cible (*ex.* protection). Par contre, l'absence de corrélation de la production de pluméricine avec d'autres groupes d'insectes abondants chez *H. tarapotensis*, comme la famille Chrysomelidae et l'ordre Coleoptera en général, n'exclut pas la possibilité que ces insectes se nourrissent des feuilles de *H. tarapotensis*, étant donné que la plupart des insectes herbivores de la forêt tropicale appartiennent à l'ordre des coléoptères (Novotny *et al.*, 2003 ; Santos *et al.*, 2003 ; Vivanco & Weir, 2011). Nous avons également noté que certains individus de ces groupes d'insectes ont été observés fréquemment sur les zones "nécrosées" des feuilles de *H. tarapotensis*. Il a été établi que les terpènes de type iridoïdes ont des effets très spécifiques sur ses prédateurs naturels et principalement contre l'ordre Lepidoptera

(Stephenson, 1982 ; Bowers, 1984 ; Nishida & Fukami, 1989 ; Marak *et al.*, 2002, Nieminen *et al.*, 2003; Tundis *et al.*, 2008 ; Mraja *et al.*, 2011). Cependant, on ne peut pas exclure la possibilité de l'influence d'autres groupes d'insectes sur la production de la pluméricine.

II.D.6. Relation entre la production de pluméricine et la croissance chez *H. tarapotensis*

La croissance en hauteur totale et la concentration de pluméricine ont été similaires dans les habitats évalués TF et SB. Par conséquent, *H. tarapotensis* aurait un phénotype de défense (au moins par rapport à la pluméricine) et une croissance similaire à travers des gradients environnementaux liés à la fertilité des sols. Ces résultats diffèrent des théories de l'allocation de ressources pour la défense chimique qui prédisent que dans des habitats stressés (*ex.* forêt sur sol de sable blanc pauvre en nutriments), la sélection naturelle devrait favoriser la présence d'espèces à faible taux de croissance relative et forte niveau de défense, pour protéger les tissus (Bryant *et al.*, 1983 ; Coley *et al.*, 1985 ; Herms & Mattson, 1992). Cette hypothèse a été confirmée précédemment dans la même zone d'étude, en évaluant les traits de défense et de croissance de plantations réciproques de plantules d'espèces du genre *Protium* (Fine *et al.*, 2004, 2013). Les traits phénotypiques de croissance et de défense mesurés dans notre étude ne seraient pas basés sur des réponses plastiques de la disponibilité des ressources, et les mécanismes d'adaptation de *H. tarapotensis* aux différents types d'habitat amazoniens pourraient reposer sur d'autres traits phénotypiques.

En outre, la pluméricine a montré un patron de production opposé à la croissance dont la relation a été déterminée par une régression linéaire simple significative (p valeur < 0,0001), avec une production de pluméricine plus élevée lorsque le pourcentage de croissance en hauteur était bas, et inversement. La relation inverse entre croissance et production de métabolites pourrait être expliquée par le patron d'allocation d'énergie des plantes en fonction de son développement, induit couramment par des facteurs climatiques. Au début de la saison de pluies (novembre 2014), les plantes ont montré un pourcentage de croissance plus élevé et la concentration de pluméricine a diminué d'une manière importante. La précipitation aurait induit l'utilisation d'une quantité plus élevée d'énergie pour la croissance, et en conséquence une diminution de production des métabolites. Les variations de production des métabolites secondaires peuvent être liées au développement de nouveaux organes (notamment des feuilles). Il est possible qu'une plus faible concentration de métabolites soit produite par dilution due à l'augmentation de la biomasse (Spring & Bienert, 1987 ; Hendriks *et al.*, 1997). En fait, il a été souvent observé une corrélation inverse entre ces variables, avec une diminution de la production de métabolites secondaires dans les périodes de croissance rapide des tissus (Gershenzon, 1984 ; Crankshaw & Langenheim, 1981). Complémentairement, la relation inverse entre la production de pluméricine et la croissance est également compatible avec la théorie de la croissance et la différenciation (Herms & Mattson, 1992). D'après cette théorie, les plantes ne peuvent pas à la fois se développer et se défendre, puisque la plante ayant la nécessité d'investir en défense doit réduire l'énergie

utilisée pour la croissance, et inversement. Ce résultat est une autre indication soutenant le rôle potentiel de la pluméricine dans la défense chimique contre les insectes chez *H. tarapotensis*.

CONCLUSIONS

Synopsis du genre *Himatanthus* au Pérou

Le genre *Himatanthus* est distribué dans plusieurs écosystèmes et habitats, du Panama jusqu'à la Guyane, à travers le bassin amazonien, se prolongeant jusqu'à la forêt atlantique et au «Cerrado» brésilien (Woodson, 1938 ; Plumel, 1990, 1991 ; Spina, 2004 ; Spina *et al.*, 2013 ; Tropicos, 2016). Au Pérou, les espèces de *Himatanthus* se trouvent en forêt tropicale humide primaire et secondaire, dans des zones inondées et *terra firme*, sur sols sableux, argileux, limoneux, ainsi que sur les affleurements rocheux, de la plaine amazonienne ca. 100 m jusqu'à la forêt sous-andine à environ 1 500 m d'altitude. Cette adaptation écologique étendue suggère le succès reproductif de ces espèces, pouvant se développer dans plusieurs types d'habitats et de conditions environnementales. Par exemple, dans la zone d'étude de la Station Biologique de l'Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (SB-IIAP) (chapitre II), les individus appartenant à une population de *H. tarapotensis* se développent dans des patches de forêts sur sols de sable blanc et d'autres forêts de *terra firme* sur sols argileux et de sable marron, ce qui est une adaptation particulière de certaines espèces qui poussent en Amazonie.

Parmi les principales difficultés rencontrées dans l'étude des espèces tropicales se trouvent l'insuffisance de taxonomistes et spécialistes de la nomenclature botanique, ce qui a pour conséquence le manque d'informations mises à jour sur l'identification des espèces et la nomenclature à utiliser (Chan *et al.*, 2012 ; Bennett & Balick, 2014 ; Rivera *et al.*, 2014). Notre étude contribue ainsi à la clarification de la distinction des espèces et des noms utilisés dans le genre *Himatanthus* au Pérou, et fournit des caractéristiques diagnostiques pour identifier les espèces locales.

Enfin, pour tous les types d'études relatives à l'évaluation des plantes (*ex.* biochimie, écologie, etc.), il est proposé le dépôt de spécimens botaniques dans des herbiers locaux et internationaux. Les vouchers des spécimens fertiles (contenant des fleurs et / ou des fruits) sont la seule preuve de l'identité de l'espèce étudiée, non seulement comme référence du moment, mais aussi pour des études ultérieures comparatives.

Production de pluméricine chez *Himatanthus tarapotensis*

La production de métabolites secondaires des plantes est affectée de différentes façons. Les facteurs d'influence ont été étudiés principalement chez les plantes cultivées, et sur des groupes de composés. Notre étude a été développée en milieu naturel et sur un composé unique connu pour sa forte bioactivité, et les conclusions sont :

1) Les individus juvéniles de *H. tarapotensis* ne montrent pas de différences significatives de production de pluméricine à l'échelle spatiale déterminée par les différences des

types de sol des habitats amazoniens : forêts sur sol de sable blanc (SB) et forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF). Cependant, il a été enregistré des variations temporelles du composé avec les concentrations qui varient entre faibles et fortes valeurs au cours des deux périodes de précipitation : humide et sèche, du Nord-Ouest de l'Amazonie.

2) La relation positive entre la production de pluméricine et la pression de la larve d'*I. leachii*, ainsi que la relation inverse entre les différences de production du composé et le pourcentage de croissance des individus juvéniles de la plante cible, sont des signes qui suggèrent l'intervention de la pluméricine dans la défense chimique de *H. tarapotensis* contre l'herbivorie.

3) L'absence de différences significatives de la concentration de pluméricine et le pourcentage de croissance en hauteur totale de *H. tarapotensis* entre les types d'habitats, suggère que d'autres traits phénotypiques de défense et croissance pourrait être plus importants pour les mécanismes d'adaptation d'habitat de *H. tarapotensis*, cependant, il est également possible que la différence de substrat dans la zone d'étude ne soit pas un facteur déterminant pour promouvoir la différenciation phénotypique de la plante cible.

4) Les résultats obtenus permettent de mieux comprendre les aspects de production de la pluméricine chez les individus juvéniles de *H. tarapotensis*, mais il est nécessaire de noter que ces résultats peuvent avoir peu de pertinence pour d'autres stades de développement de la plante (*ex.* plantules, adultes) (Karban & Myers, 1989). Les études de métabolites secondaires et leurs conséquences écologiques sont pertinentes non seulement pour comprendre la manière d'interagir des plantes avec leur environnement, mais aussi le cadre écologique de l'étude des composés bioactifs d'intérêt pour la santé humaine.

Validation de la méthode HPLC

5) Il a été constaté que la méthode est exacte et précise, d'après les essais de récupération d'environ 100 et le pourcentage du coefficient de variation (CV %) inférieur à 5. La méthode analytique proposée est simple, sensible, reproductible et précise pour déterminer et quantifier la pluméricine extrait des feuilles de *Himatanthus tarapotensis*. Par conséquent, il est conclu que la méthode proposée est valide pour l'analyse de routine de quantification de la pluméricine à partir de feuilles de *H. tarapotensis*.

PERSPECTIVES

La pluméricine est un composé bioactif testé sur différents types de cellules et microorganismes, et qui possède un rôle potentiel dans la défense chimique contre les insectes. Cependant, il reste à comprendre les aspects de régulation des voies de biosynthèse, et d'explorer plus en détail les facteurs environnementaux (biotiques et abiotiques) qui régulent sa production.

Il est nécessaire de poursuivre les études spécifiques en milieu naturel pour mieux comprendre le comportement chimique et les phénomènes de variation de la concentration des métabolites chez les plantes sauvages des écosystèmes tropicaux. L'information générée par ce type d'étude est la base d'études ultérieures des composés secondaires en phytochimie, pharmacologie, évolution, chimiotaxonomie, etc. ; et aide à accroître la connaissance sur les interactions écologiques des plantes avec leur environnement.

Il est suggéré de réaliser une étude en vue d'analyser la production de pluméricine en fonction du cycle reproductif d'*Isognathus leachii*; ainsi qu'évaluer par des méthodes directes expérimentales, les effets de la pluméricine sur cet insecte en tant que possible mécanisme de défense de *H. tarapotensis* contre ses ennemis naturels.

Enfin, il est attendu que ce travail puisse encourager d'autres études visant à analyser les multiples fonctions écologiques des composés secondaires individuels chez les plantes supérieures, à travers des efforts multidisciplinaires intégrés par des écologistes, chimistes, biochimistes, biologistes moléculaires, entomologistes et taxonomistes.

Références Bibliographiques

Abdel-Kader, M.S. ; Wisse, J. ; Evans, R. ; van der Werff, H. & Kingston, D.G.I. (1997) Bioactive iridoids and a new lignan from *Allamanda cathartica* and *Himatanthus fallax* from the Suriname rainforest. *Journal of Natural Products* 60 : 1294-1297.

Acevedo, P. (1998) Flora II : biodiversity assessment along the Camisea and Urubamba Rivers in the lower Urubamba region. In: Alonso, A. & Dallmeier, F. (Eds.) *Biodiversity assessment and monitoring of the lower Urubamba Region, Peru. SI/MAB. Serie 2*. Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program, Washington, pp. 57–62.

Adler, L.S. ; Wink, M. ; Distl, M. & Lentz, A.J. (2006) Leaf herbivory and nutrients increase nectar alkaloids. *Ecology Letters* 9 : 960-967.

Agrawal, A.A. ; Petschenka, G. ; Bingham, R.A. ; Weber, M.G. & Rasmann, S. (2012) Toxic cardenolides : chemical ecology and coevolution of specialized plant–herbivore interactions. *New Phytologist* 194 : 28-45.

Alonso, A. ; Dallmeieri, F. ; Mistry, S. ; Ros, C. ; Udvardy, S. & Comiskey, J. (1998) Flora I : biodiversity assessment in the lower Urubamba region. In : Alonso, A. & Dallmeier, F. (Eds.) *Biodiversity assessment and monitoring of the lower Urubamba region, Peru. SI/MAB. Serie 2*. Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program, Washington, pp. 33–46.

Alonso, C. & Herrera, C.H. (2000) Seasonal variation in leaf characteristics and food selection by noctuids on an evergreen Mediterranean shrub. *Acta Oecologica* 21 (4-5) : 257-265.

Amaro, M.S. ; Filho, S.M. ; Guimarães, R.M. & Teófilo, E.M. (2006) Morfologia de frutos, sementes e de plântulas de janaguba (*Himatanthus drasticus* (Mart.) Plumel. – Apocynaceae). *Revista Brasileira de Sementes* 28 : 63–71.

Amorim, F.W. ; Ávila Jr., R.S. ; Camargo, A.J.A. ; Vieira, A.L. & Oliveira, P.E. (2009) A hawkmoth crossroads? species richness, seasonality and biogeographical affinities of *Sphingidae* in a Brazilian Cerrado. *Journal of Biogeography* 36 : 662–674.

Anderson, A.B. (1981) White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13(3) : 199-210.

Anderson, J.E. ; Chang, C.-J. & McLaughlin, J.L. (1988) Bioactive components of *Allamanda schottii*. *Journal of Natural Products* 51 (2) : 307-308.

APG II (The Angiosperm Phylogeny Group) (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141 : 399-439.

APG III (The 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.

Arimura, G. ; Ozawa, R. ; Shimoda, T. ; Nishioka, T. ; Boland, W. & Takabayashi, J. (2000) Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature* 406 : 512-515.

Baratto, L.C. ; Hohlemwenger, S.V.A. ; Guedes, M.L.S. ; Duarte, M.R. & Santos, C.A.M. (2010) *Himatanthus lancifolius* (Müll. Arg.) Woodson, Apocynaceae : estudo farmacobotânico de uma planta medicinal da farmacopeia brasileira 1ª edição. *Revista Brasileira de Farmacognosia* 20 : 651–658.

Basset, Y. (2001) Invertebrates in the canopy of tropical forests: how much do we really know? In : Linsenmair, K.E. ; Davies, A.J. ; Fiala, B. & Speight, M.R. (Eds.) *Tropical forest canopies : ecology and management*. Kluwer Academic Publisher, London, pp. 87-107.

Beckman, N.G. (2013) The distribution of fruit and seed toxicity during development for eleven neotropical trees and vines in central Panama. *PLoS ONE*, 8(7) : e66764. doi:10.1371/journal.pone.0066764.

Bennett, B.C. & Balick, M.J. (2014) Does the name really matter? the importance of botanical nomenclature and plant taxonomy in biomedical research. *Journal of Ethnopharmacology* 152 : 387–392.

Berenbaum, M.R. & Zangerl, A.R. (1992) Quantification of chemical coevolution. In : Fritz, R. & Simms, E.L. (Eds). *Plant resistance to herbivores and pathogens ecology, evolution, and genetics*. The University of Chicago Press, USA, pp. 69–87.

Bermudez-Torres, K. ; Legal, L. & Lieutier, F. (2013) Exploitation des métabolites secondaires de la plante hôte. In: Sauvion, N. ; Calatayud, P-A. ; Thiéry, D. & Marion-Poll, M. (Eds.) *Interactions insects-plantes*. Éditions Quae – Éditions IRD, France, pp. 279-294.

Besten, M.A. ; Jasinski, C.G. ; Costa, A.G.L.C. ; Nunes, D.S. ; Sens, S.L. ; Wisniewski Jr., A. ; Simionatto, E.L. ; Riva, D. ; Dalmarco, J.B. & Granato, D. (2012) Chemical composition similarity between the essential oils isolated from male and female specimens of each five *Baccharis* species. *Journal of the Brazilian Chemical Society* 23(6) : 1041-1047.

Biezanko, C.M. (1982) *Sphingidae* da zona sueste do Rio Grande do Sul. *Revista Centro Ciências Rurais, Santa Maria* 12(1) : 59-75.

Blank, A.F. ; Costa, A.G. ; Arrigoni-Blank, M.F. ; Cavalcanti, S.C.H. ; Alves, P.B. ; Innecco, R. ; Ehlert, P.A.D. & Sousa, I.F. (2007) Influence of season, harvest time and

drying on Java citronella (*Cymbopogon winterianus* Jowitt) volatile oil. *Brazilian Journal of Pharmacognosy* 17(4) : 557-564.

Borges, L.L. ; Alves, S.F. ; Sampaio, B.L. ; Conceição, E.C. ; Bara, M.T.F. & Paula, J.R. (2013) Environmental factors affecting the concentration of phenolic compounds in *Myrcia tomentosa* leaves. *Brazilian Journal of Pharmacognosy* 23(2) : 230-238.

Bourdy, G. ; DeWalt, S.J. ; Chávez de Michel, L.R. ; Roca, A. ; Deharo, E. ; Muñoz, V. ; Balderrama, L. ; Quenevo, C. & Gimenez, A. (2000) Medicinal plants uses of the Tacana, an Amazonian Bolivian ethnic group. *Journal of Ethnopharmacology* 70 : 87–109.

Bourdy, G. ; Valadeu, C. & Albán, J. (2008) *Yato' ramuesh : plantas medicinales Yaneshas*. Institut de Recherche pour le Développement IRD, Remanso Ediciones EIRL, Lima, Perú, 345 pp.

Bowers, M.D. (1984) Iridoid glycosides and host-plant specificity in larvae of the buckeye butterfly, *Junonia coenia* (Nymphalidae). *Journal of Chemical Ecology* 10(11) : 1567-1577.

Bowers, M.D. & Stamp, N.E. (1993) Effects of plant age, genotype and herbivory on *Plantago* performance and chemistry. *Ecology* 74(6) : 1778-1791.

Bowers, M.D. & Puttick, G.M. (1986) Fate of ingested iridoid glycosides in lepidopteran herbivores. *Journal of Chemical Ecology* 12(1) : 169-178.

Brako, L. & Zarucchi, J.L. (1993) Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 45 : xi+1286 pp.

Bryant, J.P. ; Chapin III, F.S. & Klein, D.R. (1983) Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40(3) : 357-368.

Cabria, F.N. ; Domínguez, G.F. & Calandroni, M.B. (2012) *Génesis, clasificación y cartografía de suelos: fascículo y directivas para la descripción de perfiles de suelo*. Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Agrarias, Argentina, 37 pp.

Candolle, A. de. (1844). *Plumeria bracteata*. In : Candolle, A. de. (Ed.) *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, Volume 8. Fortin, Masson & Soc., Paris, p. 394.

Castillo, D. ; Arévalo, J. ; Herrera, F. ; Ruiz, C. ; Rojas, R. ; Rengifo, E. ; Vaisberg, A. ; Lock, O. ; Lemesre, J.-L. ; Gornitzka, H. & Sauvain, M. (2007) Spirolactone iridoids might be responsible for the antileishmanial activity of a Peruvian traditional remedy made with *Himatanthus sucuuba* (Apocynaceae). *Journal of Ethnopharmacology* 112 : 410–414.

Cates, R.G. (1980) Feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores : the effect of resource abundance and plant chemistry. *Oecologia* 46 : 22-31.

Chan, K. ; Shaw, D. ; Simmonds, M.S.J. ; Leon, C.J. ; Xu, Q. ; Lu, A. ; Sutherland, I. ; Ignatova, S. ; Zhuh, Y.-P. ; Verpoorte, R. ; Williamson, E.M. & Duez, P. (2012) Good practice in reviewing and publishing studies on herbal medicine, with special emphasis on traditional Chinese medicine and Chinese materia medica. *Journal of Ethnopharmacology* 140 : 469-475.

Chapin III, F.S. ; Bloom, A.J. ; Field, C.B. & Waring, R.H. (1987) Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience* 37(1) : 49-57.

Clinebell, R. ; Phillips, O. ; Gentry A.H. ; Stark, N. & Zuuring, H. (1995) Prediction of the neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Neotropical Diversity* 56-90.

Cock, M.J.W. (2008) *Pseudosphinx tetrio* (L.) (Lepidoptera : Sphingidae) in Trinidad and Tobago. *Journal of the Trinidad and Tobago Field Naturalists' Club* 49-52.

Coley, P.D. (1980) Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature* 284 : 545-546.

Coley P.D. (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53 : 209–233.

Coley, P.D. ; Bryant, J.P. & Chapin III, F.S. (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230 : 859-899.

Coley, P.D. (1986) Costs and benefits of defense by tannins in a neotropical tree. *Oecologia* 70 : 238-241.

Coley, P.D. & Barone, J.A. (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 27 : 305–335.

Coomes, D.A. & Grubb, P.J. (1998) Responses of juvenile trees to above- and belowground competition in nutrient- starved Amazonian rain forest. *Ecology* 79(3) : 768-782.

Coppen, J.J.W. & Cobb, A.L. (1983) The occurrence of iridoids in *Plumeria* and *Allamanda*. *Phytochemistry* 22(1) : 125-128.

Coto, D. (1997) *Lepidoptera en cultivos anuales y perennes: manual de reconocimiento*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE, Costa Rica, 64 pp.

Crankshaw, D.R. & Langenheim, J.H. (1981) Variation in terpenes and phenolics through leaf development in *Hymenaea* and its possible significance to herbivory. *Biochemical Systematics and Ecology* 9(2/3) : 115-124.

Croteau, R. ; Kutchan, T.M. & Lewis, N.G. (2000) Natural products (secondary metabolites). *In* : Bunchanan, B. ; Grisse, W. & Jones, R. (Eds.). *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Physiologists, USA, pp. 1250-1318.

Cutler, S.J. & Cutler, H.G. (Eds). (2000) *Biologically active natural products : pharmaceuticals*. CRC Press., USA, 277 pp.

D'Abrera, B. (1986) *Sphingidae mundi : hawk moths of the world*. E.W. Classey, Faringdon, United Kingdom, 225 pp. + 80 plates.

Darrault, R.O. & Schlindwein, C. (2005) Limited fruit production in *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and pollination by nocturnal and diurnal insects. *Biotropica* 37(3) : 381–388.

Delvare, G. ; Aberlenc, H.P. ; Michel, B. & Figueroa, A. (1989) *Los insectos de África y de América tropical : claves para la identificación de las principales familias*. Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement CIRAD, Primera edición en español, Francia, 259 pp.

Dinda, B. ; Debnath, S. & Banik, R. (2011) Naturally occurring iridoids and secoiridoids, an updated review, part 4. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin* 59(7) : 803-833.

Diniz, I.R. ; Morais, H.C. ; Botelho, A.M.F. ; Venturoli, F. & Cabral, B.C. (1999) Lepidopteran caterpillar fauna on lactiferous host plants in the central Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal of Biology* 59(4) : 627-635.

Diniz, A.C.B. ; Astarita, L.V. & Santarém, E.R. (2007) Alteração dos metabólitos secundários em plantas de *Hypericum perforatum* L. (Hypericaceae) submetidas à secagem e ao congelamento. *Acta Botanica Brasílica* 21(2) : 443-450.

Duarte, J.A.Jr. & Schlindwein, C. (2005) The highly seasonal hawkmoth fauna (Lepidoptera : *Sphingidae*) of the caatinga of northeast Brazil: a case study in the state of Rio Grande do Norte. *Journal of the Lepidopterists' Society* 59(4) : 212–218.

Dudareva, N. ; Andersson, S. ; Orlova, I. ; Gatto, N. ; Reichelt, M. ; Rhodes, D. ; Boland, W. & Gershenzon, J. (2005) The nonmevalonate pathway supports both monoterpene and sesquiterpene formation in snapdragon flowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102(3) : 933-938.

Duque, A. ; Sánchez, M. ; Cavelier, J. & Duivenvoorden, J.F. (2002) Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 18 : 499–525.

Encarnación, F. (1993) El bosque y las formaciones vegetales en la llanura amazónica del Perú. *Alma Mater* 6 : 93–114.

- Endo, Y. ; Hayashi, H. ; Sato, T. ; Maruno, M. ; Oshta, T. & Nozoe, S. (1994) Confluent acid and 2'-o-methylmerlatolic acid, monoamine oxidase B inhibitors in a brazilian plant, *Himatanthus sucuuba*. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin* 42(6) : 1198-1201.
- Endress, M.E. & Bruyn, P.V. (2000) A revised classification of the *Apocynaceae* s.l. *The Botanical Review* 66 : 1–56.
- Endress, M.E. ; Liede-Schumann, S. & Meve, U. (2014) An updated classification for *Apocynaceae*. *Phytotaxa* 159 : 175–194.
- Fakhrudin, N. ; Waltenberger, B. ; Cabaravdic, M. ; Atanasov, A.G. ; Malainer, C. ; Schachner, D. ; Heiss, E.H. ; Liu, R. ; Noha, S.M. ; Grzywacz, A.M. ; Mihaly-Bison, J. ; Awad, E.M. ; Schuster, D. ; Breuss, J.M. ; Rollinger, J.M. ; Bochkov, V. ; Stuppner, H. & Dirsch, V.M. (2014) Identification of plumericin as a potent new inhibitor of the NF- κ B pathway with anti-inflammatory activity in vitro and in vivo. *British Journal of Pharmacology* 171 : 1676–1686.
- Ferreira, C.S. ; Piedade, M.T.F. ; Junk, W.J. & Parolin, P. (2007) Floodplain and upland populations of Amazonian *Himatanthus sucuuba*: effects of flooding on germination, seedling growth and mortality. *Environmental and Experimental Botany* 60 : 477–483.
- Ferreira, C.S. ; Piedade, M.T.F. ; Franco, A.C. ; Gonçalves, J.F.C. & Junk, W.J. (2009a) Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain and upland populations of *Himatanthus sucuuba*, a Central Amazon tree. *Aquatic Botany* 90 : 246–252.
- Ferreira, C.S. ; Piedade, M.T.F. ; Tiné, M.A.S. ; Rossatto, D.R. ; Parolin, P. & Buckeridge, M.S. (2009b) The role of carbohydrates in seed germination and seedling establishment of *Himatanthus sucuuba*, an Amazonian tree with populations adapted to flooded and non-flooded conditions. *Annals of Botany* 104 : 1111–1119.
- Figueiredo, A.C. ; Barroso, J.G. ; Pedro, L.G. & Scheffer, J.J.C. (2008) Factors affecting secondary metabolite production in plants : volatile components and essential oils. *Flavour and Fragrance Journal* 23 : 213-226.
- Fine, P.V.A. ; Mesones, I. & Coley, P.D. (2004) Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305 : 663-665.
- Fine, P.V.A. ; Daly, D.C. ; Villa Muñoz, G. ; Mesones, I. & Cameron, K.M. (2005) The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of *Burseraceae* trees in the western Amazon. *Evolution* 59(7) : 1464-1478.
- Fine, P.V.A. ; Miller, Z.J. ; Mesones, I. ; Irazuzta, S. ; Appel, H.M. ; Stevens, M.H.H. ; Sääksjärvi, I. ; Schultz, J.C. & Coley, P.D. (2006) The growth–defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology* 87(7) : S150-S162.

- Fine, P.V.A. ; García, R. ; Pitman, N.C.A. ; Mesones, I. & Kembel, S.W. (2010) A floristic study of the white-sand forests of Peru. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97(3) : 283-305.
- Fine, P.V.A. ; Metz, M.R. ; Lokvam, J. ; Mesones, I. ; Ayarza, J.M. ; Lamarre, G.P.A. ; Vásquez, M. & Baraloto, C. (2013) Insect herbivores, chemical innovation, and the evolution of habitat specialization in Amazonian trees. *Ecology* 94(8) : 1764–1775.
- Garber, P.A. (1993) Seasonal patterns of diet and ranging in two species of tamarin monkeys : stability vs. variability. *International Journal of Primatology* 14 : 145–166.
- Gardner, R.O. (1977) Systematic distribution and ecological function of the secondary metabolites of the Rosidae-Asteridae. *Biochemical Systematic and Ecology* 5 : 29-35.
- Gershenzon, J. (1984) Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. In: Timmermann, B.N.; Steelink, C. & Loewus, F. (Eds) *A recent advances in phytochemistry. Chapter : Phytochemical adaptations to stress*. Volume 18. pp. 273-320.
- Gershenzon, J. & Croteau, R. (1991) Terpenoids. In : Rosenthal, G.A. & Berenbaum, M.R. (Ed.) *Herbivores : their interactions with secondary plant metabolites*. Volume 1, Academic Press Inc., New York, USA, pp. 165-219.
- Gobbo-Neto, L. & Lopes, N.P. (2007) Plantas medicinais : fatores de influência no conteúdo de metabólitos secundários. *Química Nova* 30(2) : 374-381.
- Gouvea, D.R. ; Gobbo-Neto, L. ; Sakamoto, H.T. ; Lopes, N.P. ; Lopes, J.L.C. ; Meloni, F. & Amaral, J.G. (2012) Seasonal variation of the major secondary metabolites present in the extract of *Eremanthus mattogrossensis* Less (Asteraceae : Vernonieae) leaves. *Química Nova* 35(11) : 2139-2145.
- Hartmann, T. (2007) From waste products to ecochemicals: fifty years research of plant secondary metabolism. *Phytochemistry* 68 : 831–846.
- Hendriks, H. ; Anderson-Wildeboer, Y. ; Engels, G. ; Bos, R. & Woerdenbag, H. (1997). The content of parthenolide and its yield per plant during the growth of *Tanacetum parthenium*. *Planta Medica* 63(4) : 356-359.
- Herms, D.A. & Mattson, W.J. (1992) The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67(3) : 283–335.
- Hoorn, C. ; Wesselingh, F.P. ; ter Steege, H. ; Bermudez, M.A. ; Mora, A. ; Sevink, J. ; Sanmartín, I. ; Sanchez-Meseguer, A. ; Anderson, C.L. ; Figueiredo, J.P. ; Jaramillo, C. ; Riff, D. ; Negri, F.R. ; Hooghiemstra, H. ; Lundberg, J. ; Stadler, T. ; Särkinen, T. & Antonelli, A. (2010) Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330 : 927-931.

- Huang, H. ; Abel, C. ; Sohrabi, R. ; Petri, J. ; Haupt, I. ; Cosimano, J. ; Gershenzon, J. & Tholl, D. (2010) Variation of herbivore-induced volatile terpenes among *Arabidopsis* ecotypes depends on allelic differences and subcellular targeting of two terpene synthases, TPS02 and TPS03. *Plant Physiology* 153 : 1293-1310.
- Huber, J. (1915) *Plantae Duckeanae austro-guyanenses*. *Bulletin de la Societé Botanique de Genève*, ser. 2, 6 : 179–212.
- ICH Q2 (R1). (2005) *Validation of analytical procedures : text and methodology*. International Conference on Harmonization, IFPMA, Geneva, Switzerland, 13 pp.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana) (2004) *Diversidad de Vegetación de la Amazonía Peruana expresada en un mosaico de imágenes de satélite*. Documento Técnico N° 12. (Eds.) Miyakawa, V. ; Álvarez, J. ; Encarnación, F. ; Gasché, J. ; Montreuil, V. & Otarola, E. Imprenta Dominus Publicidad, Perú, 68 pp.
- Izhaki, I. (2002) Emodin – a secondary metabolite with multiple ecological functions in higher plants. *New phytologist* 155 : 205-217.
- Jackson, M.B. & Colmer, T.D. (2005) Response and adaptation by plants to flooding stress. *Annals of Botany* 96 : 501–505.
- Janzen, D.H. (1973) Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54 : 687–708.
- Janzen, D.H. (1974) Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the *Dipterocarpaceae*. *Biotropica* 6(2) : 69–103.
- Janzen, D.H. (1981) Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13 : 271–282.
- Janzen, D.H. (1984) Two ways to be a big tropical moth : Santa Rosa saturniids and sphingids. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 1 : 85–139.
- Janzen, D.H. (1993) *Caterpillar seasonality in a Costa Rican dry forest*. In : Stamps, N.E. & Casey, T.M. (Eds.) *Caterpillars : ecological and evolutionary constraints on foraging*. Chapman & Hall, New York, pp. 448–477.
- Janzen, D.H. & Schoener, T.W. (1968) Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49 : 96–110.
- Jernigan, K.A. (2009) Barking up the same tree : a comparison of ethnomedicine and canine ethnoveterinary medicine among the Aguaruna. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 5(33) : doi : 10.1186/1746-4269-5-33.
- Josse, C. ; Navarro, G. ; Encarnación, F. ; Tovar, A. ; Comer, P. ; Ferreira, W. ; Rodríguez, F. ; Saito, J. ; Sanjurjo, J. ; Dyson, J. ; Rubin de Celis, E. ; Zárate, R. ; Chang, J. ; Ahuite, M. ; Vargas, C. ; Paredes, F. ; Castro, W. ; Maco, J. & F. Reátegui.

(2007) *Sistemas ecológicos de la cuenca Amazónica de Perú y Bolivia : clasificación y mapeo*. Nature Serve, Arlington, Virginia, USA, 94 pp.

Kalliola, R. & Puhakka, M. (1993) Geografía de la Selva Baja peruana. *En* : Kalliola, R. ; Puhakka, M. & Danjoy, W. (Eds). *Amazonia peruana. Vegetación húmeda tropical en el llano subandino*. Proyecto Amazonía de la Universidad de Turku y Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales, Jyvaskyla, Finlandia, pp. 9-11.

Karban, R. & Myers, J.H. (1989) Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 20 : 331-348.

Kardono, L.B.S. ; Tsauri, S. ; Padmawinata, K. ; Pezzuto, J.M. & Kinghorn, D. (1990) Cytotoxic constituents of the bark of *Plumeria rubra* collected in Indonesia. *Journal of Natural Products* 53(6) : 1447-1455.

Kauffman, S. ; Paredes, G & Marquina, R. (1998) Suelos de la zona de Iquitos. *In* : Kalliola, R. & Paitan, S.F. (Eds.). *Geoecología y desarrollo Amazónico : estudio integrado en la zona de Iquitos, Perú*. University of Turku Press, Finland, pp. 139–229.

Kitching, I. & Cadiou, J-M. (2000) *Hawkmoths of the world : an annotated and illustrated revisionary checklist (Lepidoptera: Sphingidae)*. The Natural History Museum, London & Comstock Publishing Associates, United Kingdom, 226 pp.

Kousky, V. (1988) Pentad outgoing longwave radiation climatology for the South American sector. *Revista Brasileira de Meteorologia* 3 : 217-231.

Kumar, P. ; Singh, A. ; Sharma, U. ; Singh, D. ; Dobhal, M.P. & Singh, S. (2013) Antimycobacterial activity of plumericin and isoplumericin against MDR *Mycobacterium tuberculosis*. *Pulmonary Pharmacology & Therapeutics* 26 : 332-335.

Lacerda, L.D. ; Jose, D.V. ; Rezende, C.E. & Francisco, M.C.F. (1986) Leaf chemical characteristics affecting herbivory in a new world mangrove forest. *Biotropica* 18(4) : 350-355.

Lamarre, G.P.A. ; Baraloto, C. ; Fortunel, C. ; Dávila, N. ; Mesones, I. ; Grandez, J. ; Ríos, M. ; Valderrama, E. ; Vásquez, M. & Fine, P.V.A. (2012) Herbivory, growth rates, and habitat specialization in tropical tree lineages : implications for Amazonian beta-diversity. *Ecology* 93(8) : S195–S210.

Langenheim, J.H. ; Stubblebine, W.H. ; Lincoln, D.E. & Foster, C.E. (1978) Implications of variation in resin composition among organs, tissues and populations in the tropical legume *Hymenaea*. *Biochemical Systematics and Ecology* 6 : 299-313.

Langenheim, J.H. ; Foster, C.E. & McGinley, R.B. (1980) Inhibitory effects of different quantitative compositions of *Hymenaea* leaf resins on a generalist herbivore *Spodoptera exigua*. *Biochemical Systematics and Ecology* 8 : 385–396.

- Langenheim, J.H. & Hall, G.D. (1983) Sesquiterpene deterrence of a leaf-tying Lepidopteran, *Stenoma ferrocannela*, on *Hymenaea stigonocarpa* in Central Brazil. *Biochemical Systematics and Ecology* 11(1) : 29-36.
- Langenheim, J.H. & Stubblebine, W.H. (1983) Variation in leaf resin composition between parent tree and progeny in *Hymenaea* : implications for herbivory in the humid tropics. *Biochemical Systematics and Ecology* 11(2) : 97-106.
- Langenheim, J.H. ; Convis, C.L. ; Macedo, C.A. & Stubblebine, W.H. (1986) *Hymenaea* and *Copaifera* leaf sesquiterpenes in relation to lepidopteran herbivory in southeastern Brazil. *Biochemical Systematics and Ecology* 14(1) : 41-49.
- Langenheim, J.H. (1994) Higher plant terpenoids : a phytocentric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology* 20 (6) : 1223-1280.
- Langenheim, J.H. (2003) *Plant resins : chemistry, evolution, ecology, and ethnobotany*. Timber Press Inc. Portland, Oregon, USA, 586 pp.
- Larrosa, C.R.R. & Duarte, M.R. (2005) Morfoanatomia de folhas de *Himatanthus sucuuba* (Spruce) Woodson, Apocynaceae. *Acta Farmacéutica Bonaerense* 24 : 165–171.
- Laukkanen, L. ; Leimu, R. ; Muola, A. ; Lilley, M. ; Salminen, J-P. & Mutikainen, P. (2012) Plant chemistry and local adaptation of a specialized folivore. *PLoS ONE* 7(5) : e38225. doi :10.1371/journal.pone.0038225.
- Lavola, A. & Julkunen-Tiitto, R. (1994) The effect of elevated carbon dioxide and fertilization on primary and secondary metabolites in birch, *Betula pendula* (Roth). *Oecologia* 99 : 315-321.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical ecology*. Elsevier Science B.V., Second English Edition, Amsterdam, 853 pp.
- Linnaeus, C. (1753) *Species plantarum*. Volume 1. Impensis Laurentii Salvii, Holmiae [Stockholm], 560 pp.
- Linnaeus, C.f. (“1781” [1782]) *Mauritia flexuosa*. *Supplementum Plantarum*. Impensis Orphanotrophei, Brunsvigae, p. 454.
- Lowman, M.D. (1984) An assessment of techniques for measuring herbivory : is rainforest defoliation more intense than we thought? *Biotropica* 16(4) : 264-268.
- Luziatelli, G. ; Sørensen, M. ; Theilade, I. & Mølgaard, P. (2010) Asháninka medicinal plants: a case study from the native community of Bajo Quimiriki, Junín, Peru. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 6(21) : doi : 10.1186/1746-4269-6-21.
- Macbride, J.F. (1959) Apocynaceae. Flora of Peru. *Publications of the Field Museum of Natural History, Botanical Series* 13(5/1) : 363-455.

- Macedo, C.A. & Langenheim, J.H. (1989) A further investigation of leaf sesquiterpene variation in relation to herbivory in two Brazilian populations of *Copaifera langsdorffii*. *Biochemical Systematics and Ecology* 17(3) : 207-216.
- Maciel, M.A.M. ; Pinto, A.C. & Veiga Jr., V.F. (2002) Plantas medicinais : a necessidade de estudos multidisciplinares. *Quimica Nova* 25(3) : 429-438.
- Malleux, J. (1975) *Mapa forestal del Perú (memoria explicativa)*. Departamento de Manejo Forestal, Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú, 161 pp.
- Marak, H.B. ; Biere, A. & van Damme, J.M.M. (2002) Two herbivore-deterrent iridoid glycosides reduce the *in-vitro* growth of a specialist but not of a generalist pathogenic fungus of *Plantago lanceolata* L. *Chemoecology* 12 : 185–192.
- Mardegan, S.F. ; Nardoto, G.B. ; Higuchi, N. ; Moreira, M.Z. & Martinelli, L.A. (2009) Nitrogen availability patterns in white-sand vegetations of Central Brazilian Amazon. *Trees* 23 : 479-488.
- Marengo, J. (1984) Estudio sinóptico-climático de los friajes (friagem) en la Amazonía Peruana. *Revista Forestal del Perú* 12(1-2) : 1-26.
- Marengo, J. (1998) Climatología de la zona de Iquitos, Perú. In : Kalliola, R. & Paitan, S.F. (Eds.). *Geoecología y desarrollo Amazónico : estudio integrado en la zona de Iquitos, Perú*. University of Turku Press, Finland, pp. 35–57.
- Markgraf, F. (1932) Apocynaceae. In Pilger, *Plantae Luetzelburgianae. Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem* 11 : 312–429.
- Martius, C.F.P. & Zuccarini, J.G. (1824). Ankündigung der Fortsetzung eines Werkes über brasilianische Pflanzen. *Flora* 7(1, beil. 4) : 129-142.
- Massad, T.J. ; Dyer, L.A. & Vega, G. (2012) Costs of defense and a test of the carbon-nutrient balance and growth differentiation balance hypotheses for two co-occurring classes of plant defense. *PLoS ONE* 7 : e47554.
- McNeill, J. ; Barrie, F.R. ; Buck, W.R. ; Demoulin, V. ; Greuter, W. ; Hawksworth, D.L. ; Herendeen, P.S. ; Knapp, S. ; Marhold, K. ; Prado, J. ; Prud'homme van Reine, W.F. ; Smith, G.F. ; Wiersema, J.H. & Turland, N.J. (Eds.) (2012) *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code)*. Regnum Vegetabile, Volume 154. Königstein : Koeltz Scientific Books. Available at : <http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>
- Mejia, K. & Rengifo, E. (2000) *Plantas populares de uso medicinal en la Amazonía Peruana*. Segunda Edición, Agencia Española de Cooperación Internacional AECI, Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana IIAP, Tarea Asociación Gráfica Educativa, Lima, Perú, 286 pp.

- Mihaliak, C.A. & Lincoln, D.E. (1985) Growth pattern and carbon allocation to volatile leaf terpenes under nitrogen-limiting conditions in *Heterotheca subaxillaris* (Asteraceae). *Oecologia* 66 : 423-426.
- Mihaliak, C.A. ; Couvet, D. & Lincoln, D.E. (1987) Inhibition of feeding by a generalist insect due to increased volatile leaf terpenes under nitrate-limiting conditions. *Journal of Chemical Ecology* 13(11) : 2059-2067.
- Miranda, A.L.P. ; Silva, J.R.A. ; Rezende, C.M. ; Neves, J.S. ; Parrini, S.C. ; Pinheiro, M.L.B. ; Cordeiro, M.C. ; Tamborini, E. & Pinto, A.C. (2000) Anti-inflammatory and analgesic activities of the latex containing triterpenes from *Himatanthus sucuuba*. *Planta Medica* 66 : 284–286.
- Mithöfer, A. & Boland, W. (2012) Plant defense against herbivores : chemical aspects. *Annual Review of Plant Biology* 63 : 431–450.
- Morais, H.C. ; Diniz, I.R. & Silva, D.M.S. (1999) Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical* 47(4) : online version.
- Morales, J.F. (2005) Estudios en las Apocynaceae neotropicales XIX : la familia Apocynaceae s. str. (Apocynoideae, Rauvolfioideae) de Costa Rica. *Darwiniana* 43 : 90-91.
- Moreira, R.R.D. ; Carlos, I.Z. & Vilegas, W. (2001) Release of intermediate reactive hydrogen peroxide by macrophage cells activated by natural products. *Biological and Pharmaceutical Bulletin* 24(2) : 201-204.
- Morel, A.F. ; Graebner, I.B. ; Porto, C. & Dalcol, I.I. (2006) Study on the antimicrobial activity of *Himatanthus sucuuba*. *Fitoterapia* 77 : 50–53.
- Moritz, C. ; Patton, J. ; Schneider, C. & Smith, T.B. (2000) Diversification of rainforest faunas : an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31 : 533–563.
- Motta, C.S. & Andreazze, R. (2001) Esfingofauna (Lepidoptera : *Sphingidae*) do Parque Nacional do Jaú e arredores, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 31(4) : 643-654.
- Motta, C.S. & Xavier-Filho, F.F. (2005) Esfingídeos (Lepidoptera, *Sphingidae*) do município de Beruri, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 35(4) : 457-462.
- Mraja, A. ; Unsicker, S.B. ; Reichelt, M. ; Gershenzon, J. & Roscher, C. (2011) Plant community diversity influences allocation to direct chemical defence in *Plantago lanceolata*. *PLoS ONE* 6(12) : e28055. doi : 10.1371/journal.pone.0028055.
- Müller-Argoviensis, J. (1860) Apocynaceae. In : Martius, C.F.P. (Ed.) *Flora Brasiliensis*. Volume 6, part 1. F. Fleischer, Munich, pp. 1–196, pl. 11–12.
- Munsell. (1975) Standard soil color charts.

NCBI (National Center for Biotechnology Information) (2016) PubChem Compound Database ; CID=5281545, <https://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/compound/5281545> (accessed Jan. 6, 2016).

Newbery, D.McC. & de Foresta, H. (1985) Herbivory and defense in pioneer, gap and understory trees of tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* 17(3) : 238-244.

Nieminen, M. ; Suomi, J. ; van Nouhuys, S. ; Sauri, P. & Riekkola, M.L. (2003) Effect of iridoid glycoside content on oviposition host plant choice and parasitism in a specialist herbivore. *Journal of Chemical Ecology* 29(4) : 823-844.

Nishida, R. & Fukami, H. (1989) Host plant iridoid-based chemical defense of an aphid, *Acyrtociphon nipponicus*, against ladybird beetles. *Journal of Chemical Ecology* 15 : 1837-1845.

Novotny, V. ; Basset, Y. & Kitching, R. (2003) Herbivore assemblages and their food resources. In : Basset, Y ; Novotny, V. ; Miller, S. & Kitching, R. (Eds.) *Arthropods of tropical forests : spatio temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, pp. 40–53.

Odonne, G. ; Valadeau, C. ; Alban-Castillo, J. ; Stien, D. ; Sauvain, M. & Bourdy, G. (2013) Medical ethnobotany of the Chayahuita of the Parapapura basin (Peruvian Amazon). *Journal of Ethnopharmacology* 146 : 127–153.

Odonne, G. ; Bourdy, G. ; Ochoa, N. & Alban-Castillo, J. (2014) *Plantas medicinales y de otros usos de los Shawi*. CONCYTEC/FONDECYT/IRD, Grupo Servicios Gráficos, Lima, Perú. 414 pp.

Page, J.E. ; Madriñán, S. & Towers, G.H.N. (1994) Identification of a plant growth inhibiting iridoid lactone from *Duroia hirsuta*, the allelopathic tree of the “devil's garden”. *Experientia* 50 : 840-842.

Paluch, M. ; Pessoa, C.C. & Borges-Paluch, L.R. (2013) Biología de *Isognathus allamandae* Clark (Sphingidae, Macroglossinae, Dilophonotini). *Revista Bociências* 19(1) : 5–11.

Paré, P.W. & Tumlinson, J.H. (1997) De novo biosynthesis of volatiles induced by insect herbivory in cotton plants. *Plant Physiology* 114 : 1161-1167.

Pennington, T.D. ; Reynel, C. & Daza, A. (2004) *Illustrated guide to the trees of Peru*. Published by David Hunt, Milborne Port, Sherborne, England. 848 pp.

Peñuelas, J. & Estiarte, M. (1998) Can elevated CO₂ affect secondary metabolism and ecosystem function? *Tree* 13(1) : 20-24.

Perdue, G.P. & Blomster, R.N. (1978) South American plants III : isolation of fulvoplumierin from *Himatanthus sucuuba* (M. Arg.) Woodson (Apocynaceae). *Journal of Pharmaceutical Sciences* 67 : 1322–1323.

- Phillips, O. & J. Miller. (2002) *Global patterns of plant diversity: Alwyn H. Gentry's forest transect data set*. Missouri Botanical Garden 89, St. Louis, USA, 319 pp.
- Phillips, O. ; Núñez, P. ; Monteagudo, A. ; Peña, A. ; Chuspe, M.-E. ; Galiano, W. ; Yli-Halla, M. & Rose, S. (2003) Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology* 91 : 757-775.
- Pichersky, E. & Gershenzon, J. (2002) The formation and function of plant volatiles : perfumes for pollinator attraction and defense. *Current Opinion in Plant Biology* 5 : 237-243.
- Pitman, N.C.A. ; Terborgh, J.W. ; Silman, M.R. ; Nuñez, P. ; Neill, D.A. ; Cerón, C.E. ; W.A. Palacios & Aulestia, M. (2002) A comparison of tree species diversity in two upper Amazonian forests. *Ecology* 83 : 3210-3224.
- Pitman, N.C.A. ; Beltran, H. ; Foster, R. ; García, R. ; Vriesendorp, C. & Ahuite, M. (2003a) Flora y vegetación. In: Pitman, N.C.A.; Vriesendorp, C. & Moskovits, D. (Eds.) *Peru : Yavari. Rapid biological inventories Report 11*. The Field Museum, Chicago, pp. 52-59.
- Pitman, N.C.A. ; Terborgh, J. ; Núñez, M.P. & Valenzuela, M. (2003b) Los árboles de la cuenca del río Alto Purús. In : Leite Pitman, M.R.P. ; Pitman, N.C.A. & Alvarez, P. (Eds.) *Alto Purús : biodiversidad, conservación y manejo*. Impreso Gráfica S.A., Lima, pp. 53-62.
- Plumel, M.M. (1990) Repartition géographique du genre *Himatanthus* en Amérique tropicale. *Compte Rendu des Séances de la Société de Biogéographie. Paris* 66 : 103-127.
- Plumel, M.M. (1991) Le genre *Himatanthus* (Apocynaceae) révision taxonomique. *Bradea* 5(suppl.) : 1-118.
- Poorter, L. ; van de Plassche, M. ; Willems, S. & Boot, R.G.A. (2004) Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology* 6 : 746-754.
- Prado, V.M.J. ; Moraes, V.R.S. ; Nogueira, P.C.L. ; Cruz, E.M.O. ; Blank, A.F. ; Pereira-Filho, E.R. & Martins, L.R.R. (2012) Caracterização de chás de genótipos de *Lippia gracilis* Schauer através de perfil cromatográfico por clae-dad combinado com análises quimiométricas. *Química Nova* 35(9) : 1814-1818.
- Queiroz-Voltan, R.B. ; Stubblebine, W.H. & Shepherd, G. (1995) Variação de terpenos em *Hyptis suaveolens* e seu papel na defesa contra herbívoros. *Bragantia* 54(2) : 217-235. 965002245
- Ribas, C.C. ; Aleixo, A. ; Nogueira, A.C.R. ; Miyaki, C.Y. & Cracraft, C. (2012) A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society B* 29 : 681-689.

- Rivera, D. ; Allkin, R. ; Obón, C. ; Alcaraz, F. ; Heinrich, M. & Verpoorte, R. (2014) What is in a name? The need for accurate scientific nomenclature for plants. *Journal of Ethnopharmacology* 152 : 393–402.
- Rodriguez, E. ; Vásquez, R. ; Rojas, R. ; Calatayud, G. ; León, B. & Campos, J. (2006) Nuevas adiciones de angiospermas a la flora del Perú. *Revista Peruana de Biología* 13 : 129–138.
- Roemer, J.J. & Schultes, J.A. (1819) *Systema Vegetabilium*, Ed. 15 bis, Volume 5. Sumtibus J.G. Cottae, Stuttgart, lii+632 pp.
- Ruokolainen, K. & Tuomisto, H. (1998) Vegetación natural de la zona de Iquitos. In : Kalliola, R. & Paitan, S.F. (Eds.) *Geoecología y desarrollo Amazónico : estudio integrado en la zona de Iquitos, Perú*. University of Turku Press, Finland, pp. 253–368.
- Sakamoto, H.T. ; Gobbo-Neto, L. ; Cavalheiro, A.J. ; Lopes, N.P. & Lopes, J.L.C. (2005) Quantitative HPLC analysis of sesquiterpene lactones and determination of chemotypes in *Eremanthus seidelii* MacLeish & Schumacher (Asteraceae). *Journal of the Brazilian Chemical Society* 16(6B) : 1396-1401.
- Santos, G.B. ; Marques, M.I. ; Adis, J. & Musis, C.R. (2003) Artrópodos asociados a copa de *Attalea phalerata* Mart. (Arecaceae), na região do Pantanal de Poconé, Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 47(2) : 211-224.
- Sanz-Biset, J. ; Campos, J. ; Epiquién-Rivera, M.A. & Cañigüeral, S. (2009) A first survey on the medicinal plants of the Chazuta valley (Peruvian Amazon). *Journal of Ethnopharmacology* 122 : 333–362.
- Schoonhoven, L.M. ; Jermy, T. & van Loon J.J.A. (1998) *Insect-plant biology : from physiology to evolution*. First Edition, Cambridge University Press, United Kingdom, 409 pp.
- Schultz, J.C. (1988) Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. *Ecology* 69(4) : 896-897.
- Secco, R.S. & Mesquita, A.I. (1983) Notas sobre a vegetação de canga na Serra Norte - I. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Botânica* 59 : 1–13.
- Serna, F. & Vergara, E.V. (2001) Claves para la identificación de subfamilias y géneros de hormigas de Antioquia y Chocó, Colombia. *Revista del I.C.N.E.* 7(1) : 1-41.
- Shanley, P. ; Cymerys, M. ; Serra, M. & Medina, G. (Eds.) (2011) *Fruit trees and useful plants in Amazonian life*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Brazil, xxiv+353 pp.
- Sharafzadeh, S. & Ordoorkhani, K. (2011) Influence of carbon dioxide enrichment on accumulation of secondary metabolites in plants. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, 5(11) : 1681-1686.

- Silva, J.R.A. ; Rezende, C.M. ; Pinto, A.C. ; Pinheiro, M.L.B. ; Cordeiro, M.C. ; Tamborini, E. ; Young, C.M. & Bolzani, V.S. (1998) Ésteres triterpênicos de *Himatanthus sucuuba* (Spruce) Woodson. *Quimica Nova* 21(6) : 702-704.
- Silva, J.R.A. ; Amaral, A.C.F. ; Silveira, C.V. ; Rezende, C.M. & Pinto, A.C. (2007) Quantitative determination by HPLC of iridoids in the bark and latex of *Himatanthus sucuuba*. *Acta Amazonica* 37 : 119-122.
- Silva, J.R.A. ; Rezende, C.M. ; Pinto, A.C. & Amaral, A.C.F. (2010) Cytotoxicity and antibacterial studies of iridoids and phenolic compounds isolated from the latex of *Himatanthus sucuuba*. *African Journal of Biotechnology* 9(43) : 7357-7360.
- Sloan, S.A. ; Zimmerman, J.K. & Sabat, A.M. (2006) Phenology of *Plumeria alba* and its herbivores in a tropical dry forest. *Biotropica* 39(2) : 195–201.
- Smith, T.B. ; Wayne, R.K. ; Girman, D.J. & Bruford, M.W. (1997) A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science* 276 : 1855-1857.
- Soil Survey Division Staff (1993) *Soil survey manual*. Soil Conservation Service, U.S. Department of Agriculture, Handbook 18, USA, 315 pp.
- Souza-Alves, J.P. ; Fontes, I.P. ; Chagas, R.R.D. & Ferrari, S.F. (2011) Seasonal versatility in the feeding ecology of a group of titis (*Callicebus coimbrai*) in the northern Brazilian Atlantic forest. *American Journal of Primatology* 73 : 1199–1209.
- Spichiger, R. ; Méroz, J. ; Loizeau, P.-A. & Stutz, L. (1990) Los árboles del arborétum Jenaro Herrera, Volumen II, *Linaceae a Palmae*. *Boissiera* 44 : 1–563.
- Spina, A.P. (2004) *Estudos taxonômico, micro-morfológico e filogenético do gênero Himatanthus Willd. ex Schult. (Apocynaceae: Rauvolfioideae – Plumerieae)*. Ph.D. Dissertation, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, Brazil, vi+191 pp.
- Spina, A.P. ; Bittrich, V. & Kinoshita, L.S. (2013) Typifications, new synonyms and a new combination in *Himatanthus* (Apocynaceae). *Taxon* 62 (6) : 1304–1307.
- Spix, J.B. & Martius, C.F.P. (1831) *Reise in Brasilien*. Volume 3. Gedruckt bei dem Verfasser Leipzig, in Comm. bei Friedr. Fleischer, Munchen, pp. [i]–lvi, [1]–40, [885]–1388.
- Spring, O. & Bienert, U. (1987) Capitulate glandular hairs from sunflower leaves: development, distribution and sesquiterpene lactone content. *Journal of Plant Physiology* 130(4-5) : 441-448.
- Stephenson, A.G. (1982) Iridoid glycosides in the nectar of *Catalpa speciosa* are unpalatable to nectar thieves. *Journal of Chemical Ecology* 8(7) : 1025-1034.
- Stropp, J. ; van der Sleen, P. ; Assunção, P.A. ; da Silva, A.L. & ter Steege, H. (2011) Tree communities of white-sand and terra-firme forests of the upper Rio Negro. *Acta Amazonica* 41(4) : 521–544.

Stubblebine, W.H. & Langenheim, J.H. (1977) Effects of *Hymenaea courbaril* leaf resin on the generalist herbivore *Spodoptera exigua* (beet armyworm). *Journal of Chemical Ecology* 3(6) : 633-647.

Sumalatha, M. ; Bharath Kumar, D. ; Geetha, A. ; Sisira, S. & Shruthi, A. (2012) Validated RP-HPLC method for the estimation of atomoxetine in pharmaceutical dosage forms. *International Journal of Research in Pharmaceutical and Biomedical Sciences* 3(3) : 1147-1152.

Swainson, W. (1823) Zoological illustration, original figures and descriptions of new, rare, or interesting animals, selected chiefly from the classes of ornithology, entomology and conchology. Series 1, Volume 3, London.

ter Steege, H. ; Pitman, N. ; Sabatier, D. ; Castellanos, H. ; van der Hout, P. ; Daly, D.C. ; Silveira, M. ; Phillips, O. ; Vásquez, R. ; van Andel, T. ; Duivenvoorden, J. ; Oliveira, A.A. ; Ek, R. ; Lilwah, R. ; Thomas, R. ; van Esse J. ; Baider, C. ; Maas, P. ; Mori, S. ; Terborgh, J. ; Nuñez, P. ; Mogollón, H. & Morawetz, W. (2003) A spatial model of tree α -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12 : 2255–2277.

ter Steege, H. ; Pitman, N.C.A. ; Phillips, O.L. ; Chave, J. ; Sabatier, D. ; Duque, A. ; Molino, J.-F. ; Prévost, M.-F. ; Spichiger, R. ; Castellanos, C. ; von Hildebrand, P. & Vasquez, R. (2006) Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443 : 444–447.

Tropicos. (2016) Botanical information system at the Missouri Botanical Garden. Disponible sur : <http://www.tropicos.org/> (dernière accès le 14 Février 2016).

Tundis, R. ; Loizzo, M.R. ; Menichini, F. ; Statti, G.A. & Menichini, F. (2008) Biological and pharmacological activities of iridoids : recent developments. *Mini-Reviews in Medicinal Chemistry* 8 : 399-420.

Tuomisto, H. & Poulsen, A.D. (1996) Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forests. *Journal of Biogeography* 23 : 283–293.

Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. (2005) Environmental heterogeneity and the diversity of pteridophytes and *Melastomataceae* in western Amazonia. *Biologiske Skrifter* 55 : 37-56.

Turner, I.M. (1995) Foliar defences and habitat adversity of three woody plant communities in Singapore. *Functional Ecology* 9(2) : 279-284.

Ulloa, C. ; Zarucchi, J. & León, B. (2004) Diez años de adiciones a la Flora del Perú: 1993–2003. *Arnaldoa* edición especial. 242 pp.

Vahl, M. (1978) *Eclogæ Americanæ*. Volume 2. Impensis auctoris, Haunia [Copenhagen], 56 pp.

- Vanderlei, M.F. ; Silva, M.S. ; Gottlieb, H.E. & Braz-Filho, R. (1991) Iridoids and triterpenes from *Himatanthus phagedaenica* : the complete assignment of the ¹H and ¹³C NMR spectra of two iridoid glycosides. *Journal of the Brazilian Chemical Society* 2(2) : 51-55.
- Vasconcelos, H.L. (1999) Levels of leaf herbivory in Amazonian trees from different stages in forest regeneration. *Acta Amazonica* 29(4) : 615-623.
- Vásquez, R. (1997) *Flórula de las reservas biológicas de Iquitos, Perú*. The Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, MO, USA, xiii+2021 pp.
- Vásquez, R. & Phillips, O. (2000) Allpahuayo : floristics, structure, and dynamics of a high-diversity forest in Amazonian Perú. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 87 : 499–527.
- Veloso, M.P. ; Nagem, T.J. & Oliveira, T.T. (1999) β -dihidroplumericinic acid from *Himatanthus phagedaenicus*. *Biochemical Systematics and Ecology* 27 : 669-671.
- Vivanco, J.M. & Weir, T. (Eds.) (2011) *Chemical biology of the tropics : an interdisciplinary approach*. Springer, Berlin, Germany, viii+115 pp.
- Vormisto, J. (2002) Palms as rainforest resources: how evenly are they distributed in Peruvian Amazonia? *Biodiversity and Conservation* 11 : 1025-1045.
- Waghule, S.N. ; Jain, N.P. ; Patani, C.J. & Patani, A.C. (2013) Method development and validation of HPLC method for determination of azithromycin. *Der Pharma Chemica* 5(4) : 166-172.
- Ward, J.H., Jr. (1963) Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association* 58 : 236–244.
- Wink (Ed.) (2010) *Biochemistry of plant secondary metabolism*. Second Edition, Annual Plant Reviews, Volume 40, Blackwell Publishing, United Kingdom, xv+445 pp.
- Wittmann, F. ; Householder, E. ; Piedade, M.T.F. ; de Assis, R.L. ; Schöngart, J. ; Parolin, P. & Junk, W.J. (2013) Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of Amazonian white-water floodplain trees. *Ecography* 35 : 001–018.
- Wood, C.A. ; Lee, K. ; Vaisberg, A.J. ; Kingston, D.G.I. ; Neto, C.C. & Hammond, G.B. (2001) A bioactive spiro lactone iridoid and triterpenoids from *Himatanthus sucuuba*. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin* 49 : 1477–1478.
- Woodson, R.E. (1937[“1938”]) Studies in the Apocynaceae. VII - An evaluation of the genera *Plumeria* L. and *Himatanthus* Willd. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 25 : 189–224.
- Woodson, R.E. (1948) Miscellaneous new *Apocynaceae* and *Asclepiadaceae*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 35 : 233-238.

Annexe 01. Valeurs de 18 variables physico-chimiques du sol superficiel (0-15 cm de profondeur) de sept sites d'échantillonnage à la SB-IIAP (SB = forêts sur sol de sable blanc ; TF = forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron ; CE = conductivité électrique ; P = phosphore ; K = potassium ; CEC = capacité d'échange de cations ; Ca = calcium ; Mg = Magnésium ; Na = sodium ; Al = aluminium ; H = hydrogène ; C = carbone)

Variables physico – chimiques		Sites d'échantillonnage						
		SB		TF				
		N04	N10	N13	N14	N02	N03	N07
Sable %		87	89	41	63	49	51	53
Limon %		5	5	41	27	35	37	31
Argile %		8	6	18	10	16	12	16
pH (1:1)		4.60	4.19	4.10	4.24	4.31	4.15	3.83
CE (1:1) dS/m		0.08	0.07	0.06	0.04	0.07	0.07	0.06
Matière Organique (%)		0.84	0.77	3.94	1.68	3.20	2.09	3.13
P ppm		1.2	2.6	1.4	1.7	2.8	1.9	2.7
K ppm		96	69	44	68	39	27	45
CEC meq/100g		4.80	3.52	17.28	7.68	13.44	9.12	11.52
Cations échangeables meq/100 g	Ca+2	0.33	0.47	0.76	0.42	1.55	1.57	0.45
	Mg+2	0.23	0.23	0.38	0.32	0.50	0.30	0.33
	K+	0.11	0.10	0.17	0.14	0.23	0.15	0.17
	Na+	0.09	0.07	0.09	0.09	0.05	0.09	0.08
	Al+3 + H+	0.50	0.10	4.90	1.70	2.60	1.30	4.00
Somme des cations		1.26	0.97	6.30	2.66	4.93	3.41	5.03
Somme des bases		0.76	0.87	1.40	0.96	2.33	2.11	1.03
% Saturation des bases		16	25	8	13	17	23	9
C %		0.49	1.81	0.45	2.28	1.85	1.21	1.81

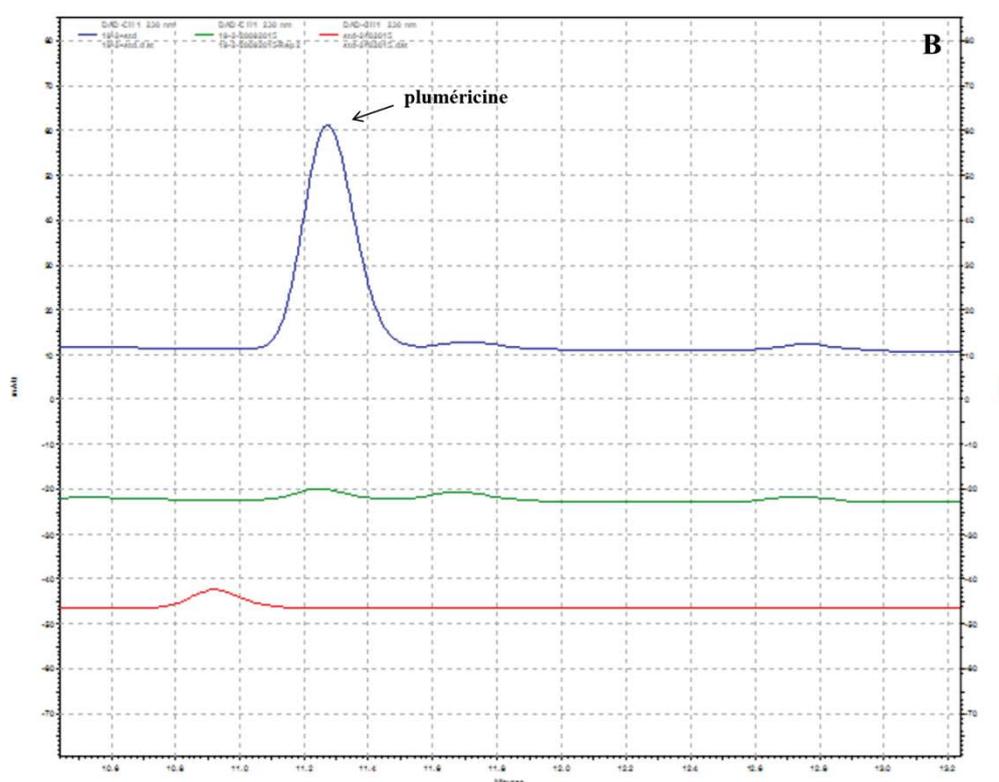
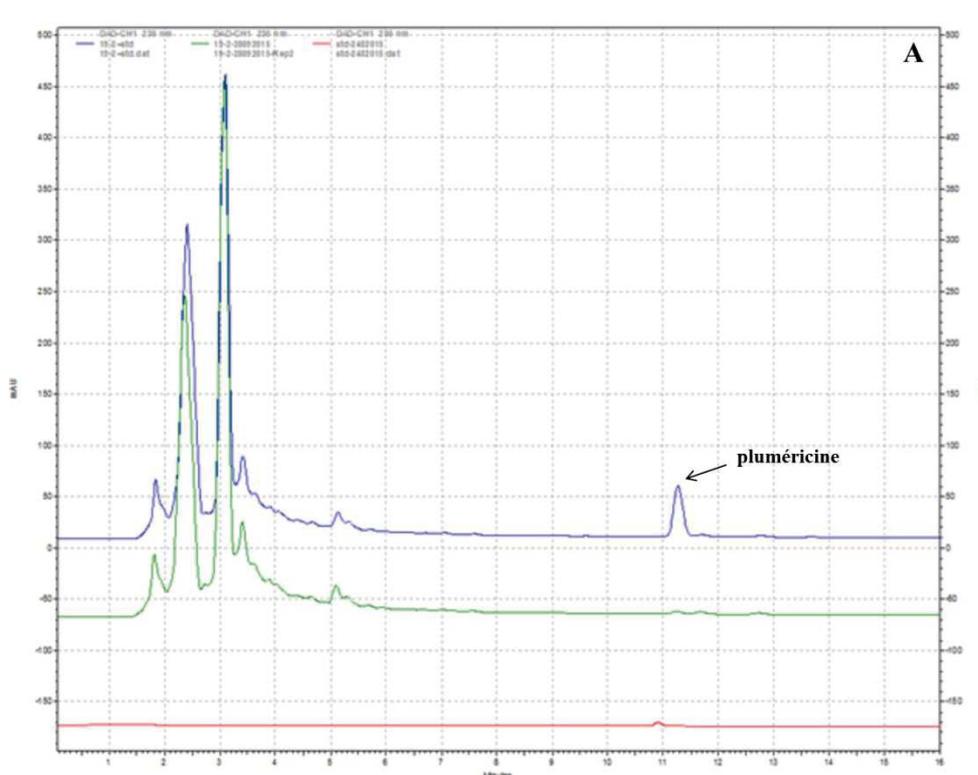
D'après : les résultats de l'analyse physico-chimique des échantillons de sol de la SB-IIAP, réalisé par le Laboratorio de Suelos de l'Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Pérou

Annexe 02. Précipitations cumulées mensuelles d'avril 2014 à mars 2015 de deux stations météorologiques de la zone d'étude SB-IIAP

Année	Mois	Stations Météorologiques		Période
		Moralillos 73°20'17'' O, 3°53'59'' S	Puerto Almendras 73°17'1'' O, 3°46'1'' S	
2014	Avril	390.1	334.5	Humide
	Mai	119.8	134.3	Sèche
	Juin	190.2	315.8	Sèche
	Juillet	145.1	205.1	Sèche
	Août	136.1	143.1	Sèche
	Septembre	283.9	169.2	Sèche
	Octobre	370.0	327.2	Humide
	Novembre	429.5	347.6	Humide
2015	Décembre	418.6	433.2	Humide
	Janvier	464.3	293.8	Humide
	Février	186.5	267.0	Sèche
	Mars	546.2	536.2	Humide

D'après : Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología del Perú (SENAMHI)

Annexe 03. Vue complète (A) et détaillée (B) du chromatogramme (230 nm) de la pluméricine, obtenu à partir d'un échantillon standard et d'un extrait méthanol / eau des feuilles de *H. tarapotensis* (ligne bleu = standard + extrait ; ligne vert = extrait ; ligne rouge = standard)



Annexe 04. Valeurs de la concentration de la pluméricine des feuilles de 17 individus juvéniles de *H. tarapotensis* collectées dans deux types d'habitats : forêts de *terra firme* sur sol argileux et de sable marron (TF) et forêts sur sol de sable blanc (SB), à la SB-IIAP (écart-type de chaque concentration est indiqué entre parenthèses)

Habitat	Code des spécimens	Concentration de la pluméricine (mg / 100 g feuille sèche)			
		Période de Précipitation			
		Sèche		Humide	
		Date de collecte			
		12 Mai 2014	8 Août 2014	24 Novembre 2014	31 Janvier 2015
TF	N02055	0.30 (± 0.01)	10.90 (± 0.97)	1.14 (± 0.06)	0.94 (± 0.03)
	N02057	9.49 (± 0.55)	8.73 (± 0.34)	21.51 (± 1.88)	11.93 (± 0.25)
	N02071	4.36 (± 0.18)	18.59 (± 0.45)	3.71 (± 0.13)	2.63 (± 0.19)
	N02096	27.73 (± 2.05)	64.39 (± 1.22)	14.61 (± 0.12)	22.82 (± 0.85)
	N03040	19.74 (± 1.26)	49.54 (± 2.80)	46.96 (± 2.77)	94.79 (± 0.82)
	N06105	14.86 (± 0.56)	61.21 (± 3.14)	6.25 (± 0.10)	21.27 (± 1.10)
	N07037	15.81 (± 1.13)	34.58 (± 1.11)	3.36 (± 0.06)	18.81 (± 0.86)
	N07044	15.07 (± 1.71)	15.87 (± 1.66)	11.36 (± 0.34)	9.25 (± 1.06)
	N07060	14.58 (± 0.47)	35.77 (± 0.16)	3.41 (± 0.23)	18.15 (± 1.32)
	N12013	6.48 (± 0.20)	11.53 (± 0.13)	10.60 (± 0.71)	25.60 (± 1.11)
	N15001	3.31 (± 0.38)	28.80 (± 2.51)	11.87 (± 0.51)	8.94 (± 0.49)
	N16001	45.08 (± 2.05)	68.76 (± 1.15)	33.80 (± 0.89)	80.56 (± 2.51)
SB	N04016	5.67 (± 0.52)	49.63 (± 2.34)	1.14 (± 0.03)	5.54 (± 0.29)
	N08001	3.22 (± 0.07)	9.93 (± 0.41)	2.56 (± 0.17)	31.66 (± 1.97)
	N08015	4.15 (± 0.40)	7.25 (± 0.18)	12.54 (± 1.37)	16.21 (± 0.46)
	N10004	18.12 (± 0.79)	4.46 (± 0.18)	2.19 (± 0.07)	39.02 (± 0.33)
	N11091	9.75 (± 0.35)	11.21 (± 0.42)	7.48 (± 0.69)	32.39 (± 0.46)

D'après : les résultats obtenus par la méthode HPLC développée au LMI, LaVi, UPCH-IRD

Annexe 05. Liste d'insectes enregistrés visitant *H. tarapotensis* d'avril 2014 à mars 2015, par type d'habitat : forêts de *terra firme* sur sol agileux et de sable marron (TF) et forêts sur sol de sable blanc (SB), à la SB-IIAP

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
Archaeognatha			2		2
	Indéterminée		2		2
		sp352	1		1
		sp519	1		1
Blattodea			2	59	61
	Blattellidae		1	47	48
		sp139	1	42	43
		sp142		1	1
		sp358		1	1
		sp398		2	2
		sp505		1	1
	Blattidae			9	9
		sp140		1	1
		sp141		5	5
		sp143		1	1
		sp367		1	1
		sp386		1	1
	Indéterminée		1	3	4
		sp354		1	1
		sp401	1	2	3
Coleoptera			211	1323	1534
	Acrididae		1		1
		sp275	1		1
	Anobiidae		8	19	27
		sp113	8	19	27
	Bostrichidae			3	3
		sp372		3	3
	Cantharidae		2	8	10
		sp088	1	5	6
		sp107		1	1
		sp331	1		1
		sp581		2	2
	Carabidae		2	16	18
		sp089	1	2	3
		sp092	1	7	8
		sp129		4	4

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp364		2	2
		sp384		1	1
	Cerambycidae		4	10	14
		sp032	1		1
		sp042	1		1
		sp094		1	1
		sp102	1	4	5
		sp332		1	1
		sp382		1	1
		sp383	1	1	2
		sp431		1	1
		sp580		1	1
	Chrysomelidae		54	477	531
		sp020	1	3	4
		sp081	2	7	9
		sp084		3	3
		sp085		1	1
		sp095	1	8	9
		sp096	1	4	5
		sp105		2	2
		sp106		1	1
		sp108		1	1
		sp110	3	6	9
		sp118		1	1
		sp122	7	17	24
		sp123	1		1
		sp124		2	2
		sp125	2	5	7
		sp128		2	2
		sp130		1	1
		sp131	3	20	23
		sp134		11	11
		sp135	1		1
		sp136		1	1
		sp137		1	1
		sp138		1	1
		sp290		1	1
		sp368	6	23	29

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp411	1		1
		sp412		1	1
		sp419		10	10
		sp420	2	6	8
		sp421		1	1
		sp423	1		1
		sp425	1	4	5
		sp426		1	1
		sp428	1	2	3
		sp430	1	31	32
		sp437	1	2	3
		sp440	3	45	48
		sp441		1	1
		sp442	10	98	108
		sp444	1	1	2
		sp445		1	1
		sp449	3	20	23
		sp454	1	126	127
		sp456		1	1
		sp459		1	1
		sp506		1	1
		sp538		1	1
		sp539		1	1
	Coccinellidae		27	282	309
		sp087		5	5
		sp116		1	1
		sp414	8	73	81
		sp416		11	11
		sp417	2	5	7
		sp418		4	4
		sp422	5	21	26
		sp429		1	1
		sp432		1	1
		sp436		2	2
		sp438		1	1
		sp441	6	106	112
		sp443	1		1
		sp446	5	43	48

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp447		1	1
		sp448		1	1
		sp452		1	1
		sp455		5	5
	Indéterminée			3	3
		sp126		1	1
		sp133		1	1
		sp619		1	1
	Curculionidae		23	123	146
		sp004	12	48	60
		sp353		3	3
		sp537		1	1
		sp541	3	10	13
		sp542		1	1
		sp543		20	20
		sp544	3	9	12
		sp545		1	1
		sp546	4	29	33
		sp547	1		1
		sp505		1	1
		sp548		1	1
	Delphacidae			2	2
		sp567		1	1
		sp596		1	1
	Dermestidae		3		3
		sp117	3		3
	Derodontidae			2	2
		sp112		2	2
	Elateridae		8	12	20
		sp027		2	2
		sp204		4	4
		sp333	1	1	2
		sp396	4	4	8
		sp453		1	1
		sp524	3		3
	Elateroidea		3	30	33
		sp433	3	30	33
	Endomychidae			2	2

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp530		2	2
	Erotylidae		11	55	66
		sp083		1	1
		sp086		1	1
		sp091		2	2
		sp099	1	1	2
		sp100		2	2
		sp119		2	2
		sp120		1	1
		sp121		3	3
		sp127		1	1
		sp366		2	2
Archaeognatha			2		2
	Indéterminée		2		2
		sp352	1		1
		sp519	1		1
Blattodea			2	59	61
	Blattellidae		1	47	48
		sp139	1	42	43
		sp142		1	1
		sp358		1	1
		sp398		2	2
		sp505		1	1
		sp427		1	1
		sp435		1	1
		sp439	10	32	42
		sp458		1	1
		sp510		2	2
		sp622		2	2
	Eucnemidae			1	1
		sp097		1	1
	Histeridae			1	1
		sp132		1	1
	Lampyridae		2	40	42
		sp093		5	5
		sp203		1	1
		sp347	1	7	8
		sp351	1	26	27

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp521		1	1
	Lycidae		11	42	53
		sp343	2	10	12
		sp344	4	12	16
		sp350		1	1
		sp360	5	19	24
	Meloidae			1	1
		sp334		1	1
	Nitidulidae		12	57	69
		sp103		1	1
		sp413	1		1
		sp424	1	23	24
		sp451	10	30	40
		sp623		3	3
	Oedemeridae			2	2
		sp582		2	2
	Phengodidae		1		1
		sp616	1		1
	Ptilodactylidae			6	6
		sp090		2	2
		sp434		3	3
		sp620		1	1
	Scarabaeidae		35	82	117
		sp115	2	1	3
		sp415		1	1
		sp450	15	45	60
		sp511	6	11	17
		sp512	12	24	36
	Staphylinidae		3	33	36
		sp355	1	1	2
		sp356	1		1
		sp365	1	26	27
		sp373		5	5
		sp402		1	1
	Tenebrionidae		1	6	7
		sp080	1	2	3
		sp104		2	2
		sp385		1	1

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp621		1	1
	Tenebrionoidea			8	8
		sp111		7	7
		sp624		1	1
Dermaptera				4	4
	Indéterminée			4	4
		sp403		4	4
Diptera			45	237	282
	Agromyzidae		4	13	17
		sp007		1	1
		sp146		1	1
		sp183	1		1
		sp461	3	6	9
		sp462		2	2
		sp470		3	3
	Anthomyiidae		1	1	2
		sp166	1	1	2
	Cecidomyiidae		2	7	9
		sp184		1	1
		sp192	1	3	4
		sp600		3	3
		sp603	1		1
	Ceratopogonidae		3	17	20
		sp147		6	6
		sp185		3	3
		sp463		2	2
		sp471		1	1
		sp490	1	3	4
		sp591	1		1
		sp606	1	2	3
	Chironomidae			4	4
		sp157		1	1
		sp165		1	1
		sp472		1	1
		sp597		1	1
	Chloropidae			4	4
		sp148		2	2
		sp174		1	1

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp190		1	1
	Culicidae		3	13	16
		sp149		3	3
		sp198	1	1	2
		sp464		2	2
		sp473	1	1	2
		sp487		1	1
		sp592		1	1
		sp599		1	1
		sp601		2	2
		sp604	1	1	2
	Indéterminée		4	10	14
		sp164	1		1
		sp168		1	1
		sp171		3	3
		sp195	1		1
		sp374	1		1
		sp379		2	2
		sp479		1	1
		sp588		2	2
		sp594	1	1	2
	Dolichopodidae		1		1
		sp469	1		1
	Drosophilidae		11	72	83
		sp150		4	4
		sp161		2	2
		sp167		3	3
		sp174		1	1
		sp188	3	10	13
		sp465		2	2
		sp474		2	2
		sp481		1	1
		sp482	3	22	25
		sp488	1	15	16
		sp491	4	10	14
	Lonchaeidae			2	2
		sp186		2	2
	Micropezidae			2	2

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp321		2	2
	Muscidae		1	3	4
		sp151		1	1
		sp158		1	1
		sp480	1		1
		sp486		1	1
	Mycetophilidae		2	3	5
		sp152		1	1
		sp179	1	2	3
		sp466	1		1
	Phoridae			3	3
		sp160		2	2
		sp475		1	1
	Psychodidae			5	5
		sp381		4	4
		sp476		1	1
	Richardiidae		2	7	9
		sp181	2	5	7
		sp201		1	1
		sp611		1	1
	Sciaridae			13	13
		sp153		1	1
		sp200		1	1
		sp467		2	2
		sp477		2	2
		sp484		2	2
		sp489		2	2
		sp598		3	3
	Sciomyzidae			5	5
		sp527		5	5
	Sepsidae			1	1
		sp326		1	1
	Simuliidae		3		3
		sp156	1		1
		sp187	2		2
	Stratiomyidae		1	2	3
		sp154		1	1
		sp162	1		1

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp189		1	1
	Syringogastridae		1	2	3
		sp191	1	2	3
	Syrphidae		1	3	4
		sp155		2	2
		sp176	1		1
		sp583		1	1
	Tabanidae			2	2
		sp005		2	2
	Tephritidae		2	8	10
		sp151		1	1
		sp197	1	4	5
		sp468		2	2
		sp478	1	1	2
	Tipulidae		3	32	35
		sp169	2	22	24
		sp178	1	7	8
		sp522		1	1
		sp602		1	1
		sp605		1	1
	Tipuloidea			3	3
		sp170		3	3
Hemiptera			131	715	846
	Aradidae			1	1
		sp399		1	1
	Cercopidae		5	42	47
		sp066	4	40	44
		sp405		1	1
		sp612		1	1
		sp614	1		1
	Cicadellidae		43	187	230
		sp014	1		1
		sp043	3	1	4
		sp044		3	3
		sp049		2	2
		sp052		1	1
		sp053		1	1
		sp054		1	1

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp057		1	1
		sp060	6	24	30
		sp062	2	12	14
		sp068	1		1
		sp070	15	80	95
		sp073		1	1
		sp075	4	1	5
		sp194		1	1
		sp371		1	1
		sp400		1	1
		sp504		1	1
		sp523		1	1
		sp576		14	14
		sp617	11	37	48
		sp618		3	3
	Cixiidae		7	1	8
		sp046		1	1
		sp056	3		3
		sp071	4		4
	Coreidae		2	1	3
		sp035	1		1
		sp038		1	1
		sp457	1		1
	Delphacidae		15	130	145
		sp050		2	2
		sp064	3	59	62
		sp072		12	12
		sp395	8	54	62
		sp570	4	2	6
		sp585		1	1
	Derbidae		2	23	25
		sp047		1	1
		sp061		1	1
		sp516		1	1
		sp551	1		1
		sp555		1	1
		sp556		2	2
		sp559	1	15	16

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp569		2	2
	Dictyopharidae			1	1
		sp015		1	1
	Fulgoridae		3	9	12
		sp019	1		1
		sp065	2	6	8
		sp069		3	3
	Gerridae			1	1
		sp041		1	1
	Indéterminée		31	177	208
		sp001	1		1
		sp013		3	3
		sp018	1	1	2
		sp021		1	1
		sp039	1		1
		sp045		14	14
		sp048	1	1	2
		sp051		1	1
		sp058		1	1
		sp059	6	37	43
		sp063		1	1
		sp067		6	6
		sp163		1	1
		sp202		1	1
		sp211		1	1
		sp212		1	1
		sp216		1	1
		sp218	5	8	13
		sp220		1	1
		sp224		1	1
		sp233	1		1
		sp235		4	4
		sp237		1	1
		sp239		1	1
		sp249	10	37	47
		sp250		1	1
		sp266		1	1
		sp269		1	1

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp271		1	1
		sp274		1	1
		sp276		1	1
		sp328		1	1
		sp335		1	1
		sp346		1	1
		sp348		1	1
		sp349	1		1
		sp363		1	1
		sp376	1		1
		sp377	1	5	6
		sp410		1	1
		sp492		1	1
		sp494		1	1
		sp496		2	2
		sp549	1	19	20
		sp552		1	1
		sp564		4	4
		sp579		2	2
		sp584		1	1
		sp595		2	2
		sp613		2	2
	Issidae		1	4	5
		sp016	1	4	5
	Kinnaridae		1	1	2
		sp055	1	1	2
	Membracidae		2	2	4
		sp017	1		1
		sp098	1		1
		sp101		1	1
		sp359		1	1
	Mesovellidae			1	1
		sp078		1	1
	Miridae			5	5
		sp342		1	1
		sp387		2	2

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp587		1	1
		sp593		1	1
	Pentatomidae		1	26	27
		sp023		1	1
		sp024		1	1
		sp025		3	3
		sp026		1	1
		sp028		1	1
		sp031		1	1
		sp037		1	1
		sp040		1	1
		sp082	1	15	16
		sp507		1	1
	Psyllidae		3	27	30
		sp079	3	27	30
	Reduviidae		12	63	75
		sp022		1	1
		sp029		1	1
		sp030		3	3
		sp033		1	1
		sp034	1	1	2
		sp036	1		1
		sp114		2	2
		sp288		1	1
		sp289		2	2
		sp291		1	1
		sp345	5	18	23
		sp357		8	8
		sp362		1	1
		sp369	4	8	12
		sp370		2	2
		sp392		1	1
		sp409	1	2	3
		sp508		1	1
		sp517		2	2
		sp518		1	1
		sp526		2	2
		sp533		3	3

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp609		1	1
	Saldidae			1	1
		sp074		1	1
	Scutelleridae		1	2	3
		sp109	1	2	3
	Tingidae		2	10	12
		sp336		1	1
		sp337	2	9	11
Hymenoptera			188	1313	1501
	Apidae		1	10	11
		sp002		1	1
		sp006		2	2
		sp172	1	6	7
		sp483		1	1
	Apoidea			1	1
		sp180		1	1
	Braconidae		57	208	265
		sp173	3	23	26
		sp340		1	1
		sp361		11	11
		sp404	1	1	2
		sp513	1	3	4
		sp590	51	163	214
		sp607	1	6	7
	Chalcididae		1	2	3
		sp309		1	1
		sp325	1	1	2
	Chalcidoidea		1		1
		sp318	1		1
	Cynipidae		1	1	2
		sp514	1	1	2
	Diapriidae		3	19	22
		sp144		1	1
		sp589	3	18	21
	Eurytomidae		2	4	6
		sp196	2	4	6
	Formicidae		116	1016	1132
		sp145		2	2

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp292	2	39	41
		sp293		2	2
		sp294		8	8
		sp295		1	1
		sp296		2	2
		sp297		4	4
		sp298	7	138	145
		sp299	9	56	65
		sp300	1	22	23
		sp301	8	15	23
		sp303		2	2
		sp304	11	53	64
		sp305		1	1
		sp306	4	46	50
		sp307		3	3
		sp308	1	27	28
		sp310	12	73	85
		sp311	1	5	6
		sp312		4	4
		sp313	3	4	7
		sp314	2	10	12
		sp315		1	1
		sp316		44	44
		sp317	11	33	44
		sp320		1	1
		sp322	3	35	38
		sp323		1	1
		sp324	3	3	6
		sp329	35	377	412
		sp485	1	3	4
		sp515	2	1	3
	Indéterminée		3	12	15
		sp003	1		1
		sp193		10	10
		sp327	1		1
		sp380	1	2	3
	Ichneumonidae		1	8	9
		sp175	1	6	7

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp341		1	1
		sp608		1	1
	Mutillidae			1	1
		sp302		1	1
	Mymaridae			1	1
		sp182		1	1
	Platygastridae		2	2	4
		sp199		1	1
		sp330	2	1	3
	Tenthredinoidea			1	1
		sp586		1	1
	Vespidae			27	27
		sp177		12	12
		sp319		3	3
		sp497		4	4
		sp610		8	8
Indéterminé				1	1
	Indéterminée			1	1
		sp378		1	1
Isopoda				3	3
	Indéterminée			3	3
		sp460		3	3
Lepidoptera			35	296	331
	Erebidae		1		1
		sp338	1		1
	Indéterminée		5	14	19
		sp008		1	1
		sp009	1		1
		sp010		4	4
		sp011		1	1
		sp397	1	3	4
		sp500	1		1
		sp501	1		1
		sp502		1	1
		sp503		1	1
		sp557	1	1	2
		sp558		1	1
		sp615		1	1

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
	Noctuidae		6	27	33
		sp012	1	3	4
		sp499		1	1
		sp553	1	4	5
		sp560	1	3	4
		sp562	1	7	8
		sp566		1	1
		sp568	1		1
		sp571	1	5	6
		sp573		2	2
		sp575		1	1
	Pyralidae		7	23	30
		sp554		4	4
		sp561	1	4	5
		sp563	1	4	5
		sp565	1		1
		sp572	1	3	4
		sp574		3	3
		sp577	3	5	8
	Sphingidae		16	232	248
		<i>Isognathus leachii</i>	16	232	248
Mantodea				6	6
	Mantidae			6	6
		sp256		1	1
		sp407		4	4
		sp408		1	1
Neuroptera				2	2
	Chrysopidae			2	2
		sp159		2	2
Odonata			1		1
	Coenagrionidae		1		1
		sp406	1		1
Orthoptera			71	249	320
	Acrididae		21	79	100
		sp209		3	3
		sp231	1	1	2
		sp234	1	3	4
		sp238		3	3

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp240	2	10	12
		sp245		3	3
		sp254	1		1
		sp257		1	1
		sp258	6	25	31
		sp275	10	30	40
	Eumastacidae		1	5	6
		sp206		1	1
		sp210		1	1
		sp241	1		1
		sp248		2	2
		sp391		1	1
	Gryllidae		7	19	26
		sp215	1	2	3
		sp247	1	2	3
		sp268	2		2
		sp278	3	15	18
	Indéterminée		27	85	112
		sp205	1		1
		sp208	1		1
		sp213	4	10	14
		sp221	1		1
		sp222	1	3	4
		sp223	7	17	24
		sp225		7	7
		sp228		1	1
		sp229	1	3	4
		sp236		1	1
		sp242	1	7	8
		sp243		2	2
		sp244		1	1
		sp246	2		2
		sp252		1	1
		sp255	2		2
		sp260	2	9	11
		sp261		3	3
		sp262		3	3
		sp265		1	1

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp267		1	1
		sp270		1	1
		sp272		4	4
		sp273		1	1
		sp279	1		1
		sp280		1	1
		sp281	1	2	3
		sp282	1		1
		sp283		1	1
		sp287		1	1
		sp493		1	1
		sp495		1	1
		sp531		1	1
		sp540	1	1	2
	Proscopiidae			4	4
		sp389		4	4
	Romaleidae		2	2	4
		sp232	2	1	3
		sp536		1	1
	Tetrigidae		1	2	3
		sp226	1	2	3
	Tettigoniidae		12	53	65
		sp207		1	1
		sp214	1	2	3
		sp217		1	1
		sp219	1	3	4
		sp227	4	1	5
		sp230		1	1
		sp251		5	5
		sp253		1	1
		sp259	2	11	13
		sp263		1	1
		sp264		1	1
		sp277		1	1
		sp284	3	4	7
		sp285		3	3
		sp286		1	1
		sp509		3	3

...à continuer

Ordres	Familles	(Morpho) espèces	Nombre d'insectes		
			SB	TF	Total
		sp528	1	9	10
		sp529		3	3
		sp534		1	1
Phasmatodea			5	10	15
	Phasmatidae		5	10	15
		sp388	1	1	2
		sp390		2	2
		sp393	4	2	6
		sp394		2	2
		sp520		1	1
		sp532		1	1
		sp535		1	1
Trichoptera			2	5	7
	Indéterminée		2	5	7
		sp339		1	1
		sp525	1	1	2
		sp550	1	2	3
		sp578		1	1
Tysanoptera				1	1
	Phalaeothripidae			1	1
		sp375		1	1
Total			693	4224	4917

D'après : identification taxonomique réalisé par le Laboratorio de Entomología du Museo de Historia Natural de l'Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Pérou