THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEURE DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Écologie, Évolution, Ressources génétiques, Paléobiologie

École doctorale GAIA – Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement, Terre, Eau

Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier – UMR 5554

Caractérisation de l'impact des feux anthropiques de la période précolombienne sur la végétation forestière de la Réserve Naturelle des Nouragues en Guyane française par une approche anthracologique

Présentée par Stéphanie BODIN

Le 25 novembre 2019

Sous la direction de Laurent BREMOND et Jean-François MOLINO

Devant le jury composé de

Étienne DAMBRINE, directeur de recherche, INRA	Rapporteur
Isabelle THÉRY-PARISOT, directrice de recherche, CNRS	Rapportrice
Pierre-Olivier ANTOINE, professeur, université de Montpellier	Examinateur
Bernard RIÉRA, chargé de recherche, CNRS	Examinateur
Stéphanie THIÉBAULT, directrice de recherche, CNRS	Examinatrice, présidente du jury
Laurent BREMOND, maître de conférences, EPHE	Directeur de thèse
Jean-François MOLINO, chargé de recherche, IRD	Co-encadrant de thèse

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Résumé

La forêt amazonienne a longtemps été considérée « vierge » de tout impact humain ancien. Pourtant, les preuves contredisant cette idée reçue s'accumulent depuis quelques décennies, parmi lesquelles de vastes étendues de *terra preta*. Ce sont des sols fortement enrichis et très fertiles dont l'origine anthropique est certaine. Ils témoignent de l'impact considérable qu'ont eu les sociétés précolombiennes sur leur milieu. Beaucoup d'études se sont concentrées sur l'Amazonie centrale et occidentale où les zones à *terra preta* sont nombreuses et abritent une végétation très diversifiée. Le plateau des Guyanes n'a pas bénéficié du même intérêt. Pourtant, les indices de l'occupation humaine ancienne sont nombreux et, comme sur les sites à *terra preta*, on trouve en certains endroits de nombreuses espèces utiles, plus abondantes que dans le cas d'une dispersion naturelle. C'est dans ce contexte que s'inscrit cette thèse, qui s'intéresse à l'impact des populations précolombiennes sur la végétation forestière de la Réserve des Nouragues en Guyane française. Ce travail vise à caractériser cet impact grâce à une approche anthracologique – l'identification des charbons de bois, une méthode très peu utilisée dans les milieux tropicaux. De ce fait, une partie importante de la thèse est consacrée à la méthodologie. Dans un premier temps, une clé d'identification spécifiquement adaptée aux caractères anatomiques observables sur les charbons de bois et ciblant les espèces de Guyane a été mise en place afin de faciliter le processus d'identification. Cette clé est téléchargeable en ligne et est éditable, de sorte qu'il est possible d'y ajouter de nouvelles descriptions et de nouveaux taxons. Ensuite, différentes méthodes d'échantillonnage des charbons – sur profils de sol, à la tarière et prélèvements opportunistes sur buttes de déracinement ou lors de creusements – ont été comparées. Les résultats montrent que les deux premières méthodes permettent de récolter la même quantité de charbons mais pas la même diversité taxonomique. Le prélèvement sur un profil de sol permet souvent d'obtenir plus de diversité que les tarières à cause des assemblages souvent monospécifiques fournis par ces dernières. Néanmoins, presque chaque nouvelle tarière permet de récupérer un nouveau taxon, comme le prélèvement opportuniste. Un protocole d'échantillonnage combinant plusieurs fosses, des sondages tarière et des prélèvements opportunistes est donc proposé afin de garantir une meilleure diversité et une meilleure représentativité des assemblages anthracologiques. Enfin, les datations effectuées sur les charbons récoltés au cours de la thèse indiquent que les Nouragues ont connu deux grandes périodes d'occupation s'étendant entre 1300-1000 ans cal BP et 600-400 ans cal BP. Les assemblages anthracologiques montrent que ces occupations ont induit des changements de végétation importants sur certains sites. En effet, sur deux des sites étudiés, la forêt a laissé place à des formations végétales très différentes, dominées par des poacées bambusiformes ou des lianes. Les résultats suggèrent que l'une des formations de bambous pourrait s'être mise en place après l'abandon d'une parcelle de culture semi-permanente, rejoignant ainsi des hypothèses formulées dans des travaux d'écologie historique antérieurs. Les résultats des analyses anthracologiques montrent également la présence d'espèces utiles et de végétation secondarisée, traduisant ainsi l'impact des populations sur le milieu forestier. Enfin, la sélection du bois de feu semble avoir été adaptée en fonction de la végétation locale. Le type d'activité à l'origine de ces changements de végétation reste à définir et la compréhension des sites précolombiens de Guyane française, comme partout ailleurs en Amazonie, devrait être améliorée grâce aux apports complémentaires d'autres disciplines.

Mots clés : Terres noires amazoniennes, Guyane, Anthracologie, Charbon, Période précolombienne, Forêt tropicale

Abstract

The Amazonian forest has long been considered "virgin" from any ancient human impact. However, evidence contradicting this preconceived idea has been accumulating over the past few decades, including vast expanses of *terra preta*. These are soils that are highly enriched in nutrients, very fertile and whose anthropogenic origin is now beyond doubt. They are proof that pre-Columbian societies have had a considerable impact on their environment. Many studies have focused on the central and western Amazon where *terra preta* areas are numerous and host very diversified vegetation. The Guiana Shield has not benefited from the same interest. However, in the Guianan forests, there are many signs of ancient human occupation, including in the vegetation. As on *terra preta* sites, many useful species are found in some places, in greater abundance than can be observed in the case of natural dispersion. It is in this context that this thesis, which focuses on the impact of pre-Columbian populations on the forest vegetation of the Nouragues Reserve in French Guiana, is based. This work seeks to characterize this impact through an anthracological approach - the identification of charcoal, a method rarely used in tropical ecosystems. As a result, a significant part of the thesis is devoted to methodology. As a first step, an identification key specifically adapted to the anatomical characteristics observed on charcoal and targeting Guianan species was implemented to facilitate the identification process. This key is freely downloadable online and is editable, so that new descriptions and taxa can be added. Then, different methods of charcoal sampling - soil profile sampling, auger sampling and opportunistic sampling on uprooting mounds or during digging - were compared. The results show that the first two methods allow to recover the same amount of charcoal but not the same taxonomic diversity. In most of the studied sites, sampling along a soil profile provides more diversity than augers because of the often monospecific assemblages provided by the latter. Nevertheless, almost every new auger sampling allows to recover a new taxon. Opportunistic sampling also increases the assemblage diversity. The combination of the three methods therefore makes it possible to obtain more diversified and more representative assemblages. A sampling protocol combining several pits, augers and opportunistic sampling is proposed to ensure a better representation of anthracological assemblages and to overcome this spatial heterogeneity as much as possible. Finally, the dates carried out on the charcoals collected during the thesis indicate that the Nouragues experienced two main periods of occupation ranging from 1300-1000 cal years BP to 600-400 cal years BP. Anthracological assemblages show that these occupations have induced significant vegetation changes at some sites. Indeed, in two sites, the forest has given way to very different plant formations, dominated by bambusiform poaceae or lianas. The results suggest that one of the bamboo formations may have developed after the abandonment of a semi-permanent cultivation plot, thus joining hypotheses formulated in previous historical ecological studies. The results of anthracological analyses also show the presence of useful and secondary vegetation taxa, thus reflecting the impact of ancient populations on forest environment. Finally, the selection of firewood seems to have been adapted according to the local vegetation. The type of activity that causes these vegetation changes remains to be defined and the understanding of pre-Columbian sites in French Guiana, as elsewhere in the Amazon, should be improved through the complementary contributions of other disciplines.

Keywords: Amazonian dark earths, French Guiana, Anthracology, Charcoal, Pre-Columbian period, Tropical forest

Remerciements

Trois ans de thèse s'achèvent, trois ans qui sont passés trop vite, tant le sujet m'a plu. Mais le sujet n'est qu'un des deux paramètres qui conditionne le bon déroulé d'une thèse, l'autre étant les gens qui nous entourent. Je tiens ici à remercier toutes celles et tous ceux qui m'ont aidée et soutenue au cours de ce marathon. Car oui, la thèse ce n'est tout de même pas une promenade de santé !

Je tiens à remercier en premier lieu mes directeurs, Laurent Bremond et Jean-François Molino. Merci de m'avoir proposé ce sujet, que je n'aurais peut-être pas trouvé toute seule, les voies des LabEx étant parfois impénétrables. Merci d'avoir su m'encadrer alors même que l'anthracologie ne relève pas de vos spécialités, je ne me suis jamais sentie perdue pour autant lors de ces trois ans, bien au contraire. Mention spéciale à Laurent qui me supporte depuis presque 6 ans, puisque qu'avant la thèse on avait travaillé sur trois stages de Master. Merci de m'avoir toujours fait confiance, car comme tu le sais je ne suis pas la mieux placée pour ça !

Je remercie le LabEx CEBA d'avoir financé ma thèse, la joie et le soulagement que j'ai ressentis lorsque j'ai eu la réponse suite à l'audition de thèse ont été intenses !

Merci aux membres de mon comité de thèse pour avoir accepté d'en faire partie et pour m'avoir conseillé : Pierre-Olivier Antoine, Brigitte Meyer-Berthaud et Stéphanie Carrière.

Merci également aux membre de mon jury de thèse pour avoir accepté de rapporter/examiner ma thèse : Etienne Dambrine, Isabelle Théry-Parisot, Stéphanie Thiébault, Pierre-Olivier Antoine et Bernard Riéra.

Un remerciement tout particulier à mes « anthracollègues » : Isabel Figueiral, pour m'avoir formée aux mystères de l'anthracologie et de l'anatomie du bois, chaque anthraco qui est passé par ta formation sera d'accord avec moi pour dire que tu es une formidable formatrice, « notre sainte mère à tous » ! Tes « mais qu'est-ce que c'est que cette merde » et autres « c'est un charbon qui a fait sa petite crise de nerf » sont célèbres outre-Atlantique ! Merci infiniment pour ton soutien, je pense en particulier aux âpres commentaires du reviewer 2 sur mon premier article, quelle épreuve ! Je tiens aussi à remercier chaleureusement Lucie Chabal : merci d'avoir toujours été disponible pour répondre à mes questions, souvent d'ordre méthodologique, j'ai énormément appris grâce à toi. Merci à Philippe Poirier (notre *Pyrus* national) pour sa bonne humeur et ses conseils et à Léonor Liottier avec qui j'ai partagé quelques sessions microscope. Un merci aussi tout particulier à Christophe Vaschalde, cerbère à 4 têtes, couteau suisse, chercheur multi-tâches, avec qui j'ai passé des heures (des jours, des mois…. Deux ans !!!) sur le plateau anthraco. Plus qu'un collègue, un ami ! Je remercie aussi Christophe Tardy, mon prédécesseur, pour m'avoir conseillé et pour avoir répondu à toutes mes questions lors de cette thèse. Merci d'avoir ouvert la voie !

Je remercie aussi Rita Scheel-Ybert pour m'avoir accueillie chez elle lors de mes 10 jours passés à Rio de Janeiro. Merci pour votre accueil chez vous et au sein du Museu Nacional. Merci infiniment pour vos conseils, vos cours et votre formation sur les charbons de bois tropicaux. Ces quelques jours passés à apprendre à vos côtés ont été cruciaux pour ma formation d'anthracologue. Merci à Caroline Bachelet de m'avoir traduit en direct tous les cours en portugais de Rita ! Et enfin merci à Yara Scheel-Ybert, Gaby et Pablo pour leur gentillesse et leur accueil. *Muito obrigado* !

Merci à ceux qui m'ont accueilli dans les xylothèques du Cirad Montpellier et de l'UMR EcoFoG : Patrick Langbour à Montpellier, merci de m'avoir accordé de votre temps et de m'avoir offert les atlas de Pierre Détienne, mes livres de chevet (presque) ; Jacques Beauchêne et Romain Lehnebach à Kourou,

merci de votre accueil et de vos conseils et merci pour le magnifique bois envoyé malheureusement condamné à la carbonisation !

Merci aux (ex-)Amapiens (UMR AMAP) avec qui j'ai partagé quelques verres et une journée des doctorants/non-permanents : Rémi Knaff, Séb Breton, Alain Ibrahim, Mathias Chouet, etc… Un remerciement particulier à Julien Engel, qui m'a présenté l'outil de création de clés taxonomiques Xper^2. Sans toi, mon premier article aurait mis bien plus de temps à voir le jour ! Merci beaucoup !

Un grand merci à tous mes collègues du département Paléoenvironnements de l'ISEM, ceux du bât 21 : le pôle gestion/administration avec un remerciement particulier à Sylvio Rasolonarivo pour les ordres de mission et les états de frais et Séb Picard pour les cafés avec Cécile. Du côté recherche, merci à tous ceux qui font aussi la vie du labo et qui garantissent cette bonne ambiance : Adam Ali, Philippe Poirier, Vincent Girard, Jean-Fred Terral, Allowen Evin, Sébastien Joannin, Charly Favier, Lucie Chabal, Christelle Hély, Odile Peyron, Séverine Fauquette et Agnès Mignot notre directrice chevalière de la table ronde. Au bât 22 : Laure Paradis, Benoît Brossier, Thierry Pastor, Sarah Ivorra, Bertrand Limier, Ilham Bentaleb, Walter Finsinger, Serge Muller, Marie-Pierre Ledru, Isabel Figueiral, Laurent Bouby, Sylvie Rouland et Sandrine Canal. Sarah tu m'avais dit que je faisais partie des meubles, rien ne m'a fait plus plaisir, voilà une belle preuve d'intégration, merci ! Merci aux post-docs et autres jeunes chercheurs Vincent Montade, Vincent Bonhomme (merci pour ton aide sur R !), et en particulier Christophe Vaschalde, Jérôme Ros, Clémence Pagnoux et à ceux qui étaient encore thésards au début de ma thèse et qui ont soutenu depuis : Benjamin Adroit, Cécile Remy, Carole Bastianelli. Cécile, merci pour tes conseils, tes retours d'expérience, tes anecdotes sur la Guyane et d'autres choses que la décence m'interdit de lister ici ! Te voir partir à Albuquerque fut rude pour moi ! Et puis mes compagnons de thèse : Gwenaël Magne, Chéïma Barhoumi, Marion Lestienne (merci beaucoup à toi et à ta famille de m'avoir accueillie à Rennes !), Dorian Gaboriau, Mary Robles et les stagiaires de Master : Marianne, Hanane, Lucas, Boris (merci pour ton aide quand j'avais des questions de stats/de maths !). Merci à tous pour votre bonne humeur et cette convivialité qui perdure après la fin du CBAE !

J'adresse aussi mes remerciements à ceux qui m'ont aidée et accueillie en Guyane : Fred Théveny et Roxane Schaub, « Fred et Rox », merci de m'avoir invité à dîner lors de mes passages express à Cayenne et pour la visite de Cacao ! Merci à ceux qui m'ont accueillie et que j'ai croisé à l'herbier de Cayenne : Sophie Gonzalez, Véronique Bilot-Guérin, Jean-Louis Smock, Chantal Geniez, Piero Delprete et Stéphanie la Martiniquaise qui était de passage, avec qui j'ai bien ri à l'herbier et qui m'a appris ce proverbe créole : « krapon viv lontan » (les peureux vivent longtemps).

Merci à tous ceux qui m'ont accompagné et aidée sur le terrain (mon infinie reconnaissance à ceux qui ont creusé les fosses, m'ont aidé pour les trous de tarière et pour transporter des kilos et des kilos de sédiments à travers la forêt !), les membres du projet LongTIme que j'ai cotoyés, et aussi les membres de la station des Nouragues, pêle-mêle : Christol Docquier, Florian Jeanne, Jean-Louis Smock, Marc-Alexandre Tareau, Michel Rapinski, Mickaël Ayanne, Mélanie Roy and Tanguy Leblanc, Guillaume Odonne, Maxime Réjou-Méchain, Julien Engel, Philippe Gaucher, Jennifer Deville-Chabrolle, Bran Le Plat, Wemo Bétian, Patrick Châtelet, Michel Brossard, Mickaël Mestre, Amandine Courte, Jeanne Brancier, François Lévêque, Sophie Manzi, Renzo Duin, Damien Davy, Kilian Toinaike et Lucien Civette. Merci aussi aux membres du conseil scientifique du projet : Doyle McKey, Stéphen Rostain, William Balée, Pierre Grenand, Michelle Hamblin. J'espère que je n'oublie personne. Enfin merci aux piroguiers qui nous ont conduit jusqu'aux Nouragues sur l'Approuague et l'Arataye, et en particulier à Agassi et Ascencion qui nous accueillaient sur leur dégrad au départ de Régina.

Merci à Patricia Cucchi et à Pierrick Labbé qui m'ont permis d'avoir mes premières expériences d'enseignement à l'université au sein de leurs UE respectives. C'était très enrichissant et ça m'a permis d'avoir une idée de la difficulté du poste de maître de conf'.

Enfin, merci à mes proches qui m'ont toujours soutenue et cru en moi : mes parents, Eddie et Brigitte, ma sœur Cécile et aussi ma cousine Maëva et ma tante Barbara et tous les autres membres de la famille, je ne vous liste pas tous mais votre soutien, bien qu'on ne se voit que très rarement, m'a toujours fait chaud au cœur, les Poitevins, les (nouveaux) Vendéens, les ex-Corses, les Parisiens… vous vous reconnaîtrez ! Une pensée toute particulière à ma chienne, Réglisse, l'incarnation de la perfection canine (en toute objectivité) qui n'est plus là aujourd'hui mais qui m'a accompagné de la 6ème au doctorat, soit 17 ans de scolarité et dont la perte au cours de ma thèse fut comme un coup de massue.

Enfin, je remercie celui qui partage ma vie depuis 10 ans, mon Antoine, qui m'a vue franchir toutes les étapes de la vie universitaire, et qui m'a toujours apporté son soutien, encouragé et cru en moi.

À Réglisse, mon vieux chien qui m'a accompagné de la 6è au doctorat.

(10/10/2000 – 01/06/2017)

Table des matières

Résumé....3
Abstract....4
Remerciements....5
Table des matières....11
Liste des abréviations et acronymes....15
Avant-propos....17
Chapitre I. Introduction générale....19
1. L'Homme en Amazonie....19
1.1 Premiers peuplements et premières traces d'agriculture....19
1.1.1 Bassin amazonien....19
1.1.2 Plateau des Guyanes....20
1.2 L'agriculture en Amazonie à l'époque précolombienne....21
1.2.1 Champs surélevés....21
1.2.2 Agriculture sur várzea....22
1.2.3 Agriculture sur brûlis....23
2. Influence de l'Homme sur son environnement forestier....24
2.1 Terres noires amazoniennes....24
2.2 Influence sur la végétation....26
3. L'anthracologie pour mieux comprendre les patrons d'occupations et les environnements anciens en Amazonie....27
3.1 Caractérisation de la dynamique de la végétation au cours du temps....27
3.2 Détermination des anciens usages d'espèces ligneuses....29
4. Région d'étude : la Réserve des Nouragues en Guyane française....30
4.1 Présentation....30
4.2 Climat....31
4.3 Géologie et pédologie....31
4.4 Végétation....32
4.5 Indices d'occupations humaines anciennes....32
5. Objectifs et démarche....34
Chapitre II. L'anthracologie sous les tropiques : comment les charbons de bois nous aident à mieux comprendre les écosystèmes actuels....35
Anthracology in the tropics: how wood charcoals help us to better understand today ecosystems....36
1. Abstract....37
2. Introduction....37
3. A few case studies....37

4. How to proceed – a methodological overview 38
5. Identification 39
6. Charcoals as chronological markers 40
7. Conclusion 40
8. Bibliography 41
Chapitre III. CharKey : une clé d'identification électronique pour les charbons de bois de Guyane française 45
CharKey: An electronic identification key for wood charcoals of French Guiana 46
1. Abstract 47
2. Introduction 47
3. Construction of the identification 48
3.1 Source data 48
3.2 Key format 48
3.3 Taxonomic spectrum 49
3.4 Charcoal anatomical features 52
3.5 Refined features 52
3.6 Additional features 57
3.7 Non-relevant features 57
3.8 Features to be added in future versions 58
4. How to use the identification key 58
4.1 First view of CharKey through Xper² 58
4.2 Identification process 58
4.3 Qualitative features and discriminant power 59
4.4 Quantitative features and charcoal shrinkage 59
4.5 Expected outcome of the identification 59
5. Application of the identification key 59
6. Conclusion 61
7. Acknowledgements 62
8. References 62
9. Supplementary material: list of taxa 64
Chapitre IV. Évaluation de l'efficacité de trois méthodes d'échantillonnage pour la récupération de charbons de sol dans des sites anthropiques tropicaux 84
Assessment of the efficiency of three sampling methods for the recovery of soil charcoals in tropical anthropogenic sites 85
1. Introduction 86
2. Material and methods 86
2.1 Study area 86

2.2 Sampling methods 87
2.3 Charcoal extraction and identification 88
2.4 Testing the effects of the sampling method, site and sampling depth on charcoal concentration 88
3 Results 89
3.1 Effect of the sampling method 89
3.2 Effect of the site 89
3.3 Effect of the sampling depth 90
3.4 Estimating the minimal sampling effort based on rarefaction curves 91
4 Discussion 94
4.1 Complementarity of the sampling methods 94
4.2 Obtain a representative assemblage in a species-rich area 95
4.3 Proposal for an efficient sampling scheme 95
5 Conclusion 96
6 Acknowledgments 96
7 References 97
8 Supplementary material 99
Chapitre V. Déchiffrer les patrons d'occupation précolombienne de la forêt tropicale de Guyane française par une approche anthracologique 102
Unraveling pre-Columbian occupation patterns in the tropical forest of French Guiana by an anthracological approach 103
1. Abstract 104
2. Introduction 104
3. Material and Methods 105
3.1 Regional setting 105
3.2 Study sites 106
3.3 Soil charcoal sampling 111
3.4 Charcoal extraction and identification 111
3.5 Radiocarbon dating 112
3.6 Data analysis 112
4. Results 112
4.1 Radiocarbon dating 112
4.2 Anthracological data 114
5. Discussion 121
5.1 A bimodal distribution of ages 121
5.2 Vegetation cover and wood selection and uses: assessments from the anthracological record 122

5.3 Bamboo thickets and liana forests as remnants of past human activities?.....123
6. Conclusion.....124
7. Acknowledgements.....125
8. References.....125
9. Supplementary material.....132
Synthèse et discussion.....138
1. Importance de la mise en place d'un outil d'aide à l'identification.....138
2. Comment optimiser l'échantillonnage anthracologique dans le contexte des terres noires amazoniennes et quels sont les biais taphonomiques ?.....139
2.1 Echantillonnage et représentativité dans différents contextes.....139
2.2 L'échantillonnage anthracologique dans le cadre d'un projet pluridisciplinaire.....141
3. Comprendre l'occupation ancienne en forêt : importance de l'interdisciplinarité.....142
3.1 Concordance et complémentarité des données botaniques et anthracologiques.....142
3.2 Éléments de compréhension apportés par la pédologie.....144
3.2.1 Sites 1 et 2.....145
3.2.2 Sites 6 et 7.....146
3.2.3 La montagne couronnée (sites 3 et 8).....146
3.2.4 Les sites côté Inselberg (sites 9 à 12).....147
Conclusion et perspectives.....148
Bibliographie générale.....150
Atlas anthracologique des sites étudiés dans la Réserve des Nouragues.....164
Enrichissement de la collection.....232

Liste des abréviations et acronymes

ADE : Amazonian Dark Earths – Terres noires amazoniennes

ACP : Analyse en Composantes Principales

Aff. : *affinis*

AMAP : botAnique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations

APG : Angiosperm Phylogeny Group

ASM : Archéologie des Sociétés Méditerranéennes

CAH : Classification Ascendante Hiérarchique

Cal yr BP : Calibrated years Before Present – Années calibrées avant le présent

CEBA : Centre d'Études de la Biodiversité Amazonienne

Cf. : *confer*

Cirad : Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement

CNRS : Centre National de la Recherche Scientifique

EcoFoG : Écologie des Forêts de Guyane

EPHE : École Pratique des Hautes Etudes

IAWA : International Association of Wood Anatomists – Association Internationale des Anatomistes du Bois

IFREMER : Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer

INRA : Institut National de la Recherche Agronomique

Inrap : Institut national de recherches archéologiques préventives

IRD : Institut de Recherche pour le Développement

ISEM : Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier

LabEx : Laboratoire d'Excellence

LEEISA : Laboratoire Écologie, Évolution, Interactions des Systèmes Amazoniens

LPWG : Legume Phylogeny Working Group

MEB : Microscope Électronique à Balayage / SEM : Scanning Electron Microscopy

MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle

nMDS : non-metric Multidimensional Scaling - Positionnement multidimensionnel non métrique

PSL : Paris Sciences Lettres

sp. et spp. : *species* et *species plurimae* – espèce, plusieurs espèces

UMR : Unité Mixte de Recherche

Avant-propos

Cette thèse porte sur l'étude de l'impact des occupations humaines précolombiennes sur la végétation de la forêt guyanaise. La détermination de cet impact peut se faire à différents niveaux, spatial et temporel. Au niveau spatial, on détermine si des changements dans la composition de la végétation ont eu lieu, localement, dans différents sites contenant des indices d'activités humaines. Ces vestiges peuvent être archéologiques (terrassements, mobilier lithique, céramique…), botaniques (concentration d'espèces dont on sait qu'elles ont été cultivées, voire domestiquées, et favorisées) ou pédologiques (sols anthropiques contenant des vestiges archéologiques). Au niveau temporel, on estime les périodes d'occupation ou d'utilisation des sites, selon qu'il s'agit de sites d'habitat ou de sites d'exploitation des terres (agriculture, agroforesterie) au moyen de la datation des vestiges contenus dans les sols. L'étude de l'impact humain au cours du temps sur la végétation de sites anciennement anthropisés nécessite l'utilisation d'indicateurs qui se conservent localement et sur de longues périodes, à l'échelle millénaire voire plurimillénaire. Les restes archéobotaniques répondent à ces conditions, et parmi eux sont fréquemment étudiés les carporestes (graines et fruits), les phytolithes (particules de silice contenues dans les plantes), le pollen (mais qui ne se conserve que dans les environnements humides) et les grains d'amidon qu'on peut retrouver sur des outils ou des céramiques alimentaires. Tous ces vestiges archéobotaniques permettent de mieux comprendre les changements de végétation qui ont pu (ou non) s'opérer au cours du temps sous l'influence humaine en les comparant avec la végétation actuelle. Mais parmi ces restes archéobotaniques, les charbons de bois n'ont pas fait l'objet de la même attention, alors que ce sont souvent les restes les plus communs et les plus abondants qu'on peut trouver sur d'anciens sites anthropiques. Dans la grande majorité des études portant sur les sols anthropiques d'Amazonie, ils ne sont utilisés que pour la datation des sites où ils sont trouvés. Cette thèse propose une approche originale en utilisant l'anthracologie, discipline basée sur l'identification des charbons de bois. L'identification des charbons nous renseigne sur les essences ligneuses présentes aux périodes considérées, ces dernières étant déterminées au moyen de la datation des charbons. Comme l'anthracologie n'est que très rarement appliquée dans le contexte de la forêt dense amazonienne, une part importante de la thèse est consacrée à la méthode, pour tenter de poser des jalons pour le développement de cette discipline dans cette région du monde. Le premier chapitre est sous la forme d'une mini-*review* sur l'anthracologie dans les régions tropicales. Le second chapitre est consacré à la mise en place d'une clé d'identification pour les charbons de bois de Guyane française et le troisième à la comparaison de l'efficacité de différents protocoles d'échantillonnage. Enfin, le quatrième chapitre porte sur l'interprétation des résultats issus de l'identification des charbons de bois et sur ce qu'ils nous apprennent sur les impacts anthropiques précolombiens en forêt guyanaise.

Chapitre I. Introduction générale

1. L'Homme en Amazonie

1.1 Premiers peuplements et premières traces d'agriculture

1.1.1 Bassin amazonien

Les premiers vestiges archéologiques avérés en Amazonie remontent au Pléistocène récent, à environ 13 000 ans cal BP[1] (Roosevelt *et al*. 1996; Fiedel 2000) : des peintures, du mobilier lithique ainsi que des restes archéobotaniques et archéozoologiques ont été découverts dans la *Caverna da Pedra Pintada*, près de Monte Alegre en Amazonie brésilienne (Fig. 1). Ces indices correspondent à des populations de chasseurs-cueilleurs. D'autres sites datant de l'Holocène inférieur et remontant jusqu'à *ca*. 9000 ans BP ont été découverts en Amazonie, comme par exemple dans la vallée de l'Orénoque au Venezuela (Barse 1990) ou en Colombie avec le site de *Peña Roja* (Mora 2003). Les sites datant de l'Holocène moyen sont plus abondants. Parmi eux, on trouve les amas coquilliers, ou *sambaquis* en portugais, qui la plupart du temps sont côtiers mais que l'on peut aussi rencontrer le long des fleuves. Dans ces sites ont été découvert des niveaux d'habitat mais certains contenaient aussi des restes funéraires (*e.g.* Gaspar *et al.* 2013). Les *sambaquis* sont pour la plupart datés entre 4000 et 2000 ans BP (Gaspar *et al.* 2008), mais certains remontent à plus de 9000 ans cal BP (Miller 2009; Hilbert *et al*. 2017) et sont associés à des populations de pêcheurs-cueilleurs sédentaires. Des restes archéobotaniques trouvés sur certains sites suggèrent que des plantes étaient également cultivées ou au moins favorisées : des enveloppes de fruits de palmiers, des graines et des tubercules carbonisés comme l'igname (*Dioscorea*) ont été identifiés dans des *sambaquis* du Sud-Est du Brésil, ainsi que des charbons de bois de nombreuses espèces fructifères (Scheel-Ybert 2001; Scheel-Ybert 2013). Très récemment, des phytolithes de riz ont également été découverts dans le *sambaqui* de Monte Castelo (état de Rondônia, Brésil) et datés de *ca*. 4000 ans cal BP (Hilbert *et al.* 2017). La sédentarisation implique l'émergence de nouveaux outils et en particulier la céramique pour la cuisson des aliments. De fait, certaines des plus anciennes céramiques d'Amérique proviennent du *sambaqui* de Taperinha près de Santarém au Brésil et de la *Caverna da Pedra Pintada*, datées de plus de 7000 ans cal BP (Roosevelt *et al*. 1991; 1996). Les plus anciennes traces de plantes cultivées remontent également au début de l'Holocène et sont associées à des niveaux céramiques : des phytolithes de courge, de calebasse et des graines carbonisées de palmier (*Oenocarpus*) ont livré des dates remontant à environ 8000 ans BP dans le site de *Peña Roja* (Piperno & Pearsall 1998; Mora 2003). L'agriculture sur brûlis aurait émergé il y a environ 7000 ans au Panama et vers 6000 ans BP en Colombie (Piperno & Pearsall 1998). En Amazonie orientale, près de Santarem et Monte Alegre, elle pourrait remonter à 3350 BP, voire à 5600 ans BP d'après des phytolithes carbonisés de maïs et des charbons de bois retrouvés dans une carotte lacustre (Piperno & Pearsall 1998). Dans la *Caverna da Pedra Pintada* et dans le bassin de l'Orénoque, des plaques céramiques similaires à celles utilisées pour la cuisson du manioc amer ont été retrouvées dans des niveaux datés de 3800-3600 ans BP, ce qui marquerait le début de l'agriculture sur ces sites (Piperno & Pearsall 1998). D'après les grains d'amidon et les phytolithes, les cultures principales à cette époque auraient été le manioc et le maïs (Piperno & Pearsall 1998; Arroyo-Kalin 2010; Roosevelt 2014).

[1] BP signifie Before Present ou « avant le présent ». Le « présent » renvoie en fait en 1950, date à laquelle les essais nucléaires ont commencé, perturbant la composition atmosphérique en isotopes du carbone utilisés pour la datation. Le suffixe « cal » renvoie aux datations calibrées qui ont été corrigées en tenant compte des fluctuations du ^{14}C dans l'atmosphère au cours du temps. Dans le texte, les dates sont données en « cal BP » ou en « BP » selon ce qui est donné dans les sources citées.



Figure 1 : quelques sites archéologiques amazoniens. Ceux encadrés en rouge sont cités dans le texte. Modifié d'après Roosevelt 2013.

1.1.2 Plateau des Guyanes

Le plateau des Guyanes correspond à la partie de l'Amazonie qui repose sur un socle géologique précambrien (soit vieux d'environ 2 milliards d'années). Il est grossièrement délimité par l'Orénoque au Nord et par l'Amazone et le Rio Negro au Sud (Gibbs & Barron 1993). Il comprend d'Ouest en Est une petite partie de la Colombie, l'est du Venezuela, le Guyana, le Suriname, la Guyane française et une partie du Brésil (Amapá et Nord du Pará).

Les plus anciens vestiges archéologiques du plateau des Guyanes, des pierres taillées, remonteraient à *ca*. 13 000 ans dans le bas Orénoque (Cruxent 1972) et à *ca*. 10 000 ans dans les savanes de Sipaliwini au Suriname[2] (Versteeg 2003). Les premières traces de pêcheurs-cueilleurs dans les Guyanes, avec les fameux *sambaquis*, remontent à plus de 7000 ans côté Guyana (Evans and Meggers 1960; Williams 2003). D'autres, plus récents, sont datés entre 5650 et 3250 BP au niveau de l'embouchure de l'Amazone (Rostain 2008a). Loin de couvrir toute la bande côtière des Guyanes, ceux-ci étaient limités à l'ouest du Guyana, à la rive droite de l'embouchure de l'Amazone et à la côte de l'Etat du Pará au Brésil (Rostain 2008a). Cette répartition serait probablement due aux sédiments charriés par l'Amazone qui empêchent le développement de coquillages le long des côtes du Guyana, du Suriname et de la Guyane française (Rostain 2008a). Ces *sambaquis* correspondaient à des cultures distinctes, différenciées sur la base de leur style céramique. Des céramiques datées de *ca*. 4000 ans BP ont été trouvées dans le site de La Gruta-Ronquín dans le moyen Orénoque au Venezuela (Roosevelt 2014) et dans le site de Kaurikreek au Suriname (Versteeg 1978). En Guyane française, les plus anciennes traces d'occupation humaine remontent à *ca*. 7000 ans cal BP sur le site de Plateau des Mines à Saint-Laurent-du-Maroni (Mestre & Delpech 2008) et à *ca*. 6000 ans BP sur le site Eva2 entre Kourou et Sinnamary (van den Bel *et al*. 2006) (Fig. 2). L'agriculture sur brûlis daterait d'il y a environ 2000 ans BP en Guyane

[2] Cette dernière date est une estimation basée sur une « *comparaison typologique avec du matériel lithique du Venezuela* » (Migeon 2012)

française (Tardy 1998) et la construction des premiers champs surélevés (voir paragraphe suivant) daterait d'il y a environ 1600 ans BP sur la côte du Suriname (Rostain 2008b). Ces champs se retrouvent tout le long de la côte des trois Guyanes (Guyana, Suriname, Guyane française). Les champs surélevés sont adaptés aux conditions humides des savanes côtières, tandis que le brûlis se pratique en forêt.

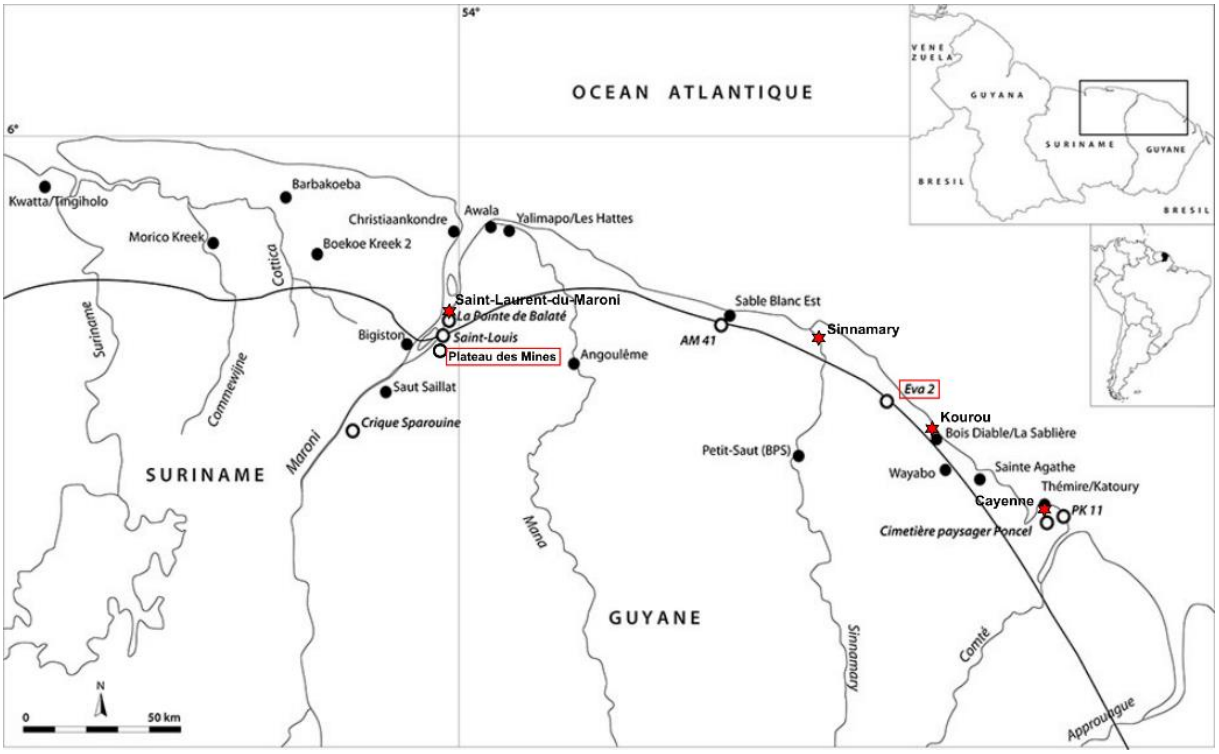


Figure 2 : principaux sites archéologiques connus de la zone côtière de la Guyane et du Suriname. Les deux sites mentionnées dans le texte sont encadrés en rouge. Modifié d'après van den Bel 2018.

1.2 L'agriculture en Amazonie à l'époque précolombienne

Différentes formes d'agriculture étaient pratiquées en Amazonie à l'époque précolombienne, les principales sont ici brièvement présentés en trois grands types : l'agriculture sur champs surélevés, l'agriculture sur *várzea* et l'agriculture sur brûlis.

1.2.1 Champs surélevés

La technique de l'agriculture sur champs surélevés était pratiquée dans des savanes inondables et n'est que très rarement et ponctuellement pratiquée de nos jours. Ainsi, des vestiges de ces buttes agricoles sont encore visibles dans les *llanos* vénézuéliens et boliviens et dans les savanes côtières des Guyanes. Cette méthode, en surélevant les cultures au-dessus du niveau d'inondation, permet d'assurer un bon drainage, mais aussi de concentrer les nutriments au sein des buttes (Fig. 3). L'étude de certains de ces complexes de champs surélevés a permis de déterminer quelles espèces étaient cultivées grâce aux restes archéobotaniques qu'elles contenaient (phytolithes et grains d'amidon). En Guyane française, une étude a ainsi montré que le manioc (*Manihot esculenta*), la courge (*Cucurbita* sp.) et le maïs (*Zea mays*) étaient cultivés (McKey *et al.* 2010).



Figure 3 : champs surélevés près d'Awala, Guyane française (Rostain 2010).

1.2.2 Agriculture sur várzea

Les *várzeas* (en portugais) désignent les plaines alluviales qui sont inondées pendant la saison des pluies. Les fleuves y déposent un limon fertile qui est exploité en saison sèche, lorsque les eaux se retirent, pour cultiver des espèces à croissance rapide comme le maïs, le haricot, l'arachide et la pastèque (Meggers 1971; Denevan 1996). Quand le niveau des eaux remonte et ne permet plus de cultiver, c'est l'agroforesterie et la culture d'espèces à croissance plus lente, telles que le manioc, qui sont à leur tour favorisées sur les berges hors de portée des crues (Fig. 4). Les *várzeas* sont absentes sur le plateau des Guyanes ; elles concernent essentiellement l'Amazone et ses principaux affluents. Ainsi, la technique de l'agriculture sur champs surélevés qui était répandue sur les côtes guyanaises peut être vue comme un équivalent savanicole, puisqu'il y a les mêmes contraintes liées à l'inondation et au drainage.

La *várzea* s'oppose à la *terra firme*, qui correspond aux terres non inondables des interfluves. Ces dernières étaient supposées moins densément peuplées, du fait de la faible fertilité de leur sol et du peu de ressources (y compris animales) qu'on pouvait en tirer (*e.g*. Denevan 1966; Meggers 1971; Roosevelt 2014). Finalement on a considéré que les inondations des *várzeas* constituaient un risque important pour les populations et les cultures et que, par conséquent, la densité de population présente sur les *terra firme* proches des fleuves devait être en réalité plus importante (Denevan 1996). La découverte de sols d'origine anthropique sur de vastes étendues de *terra firme* n'a fait qu'appuyer cette hypothèse (Kern *et al*. 2003).

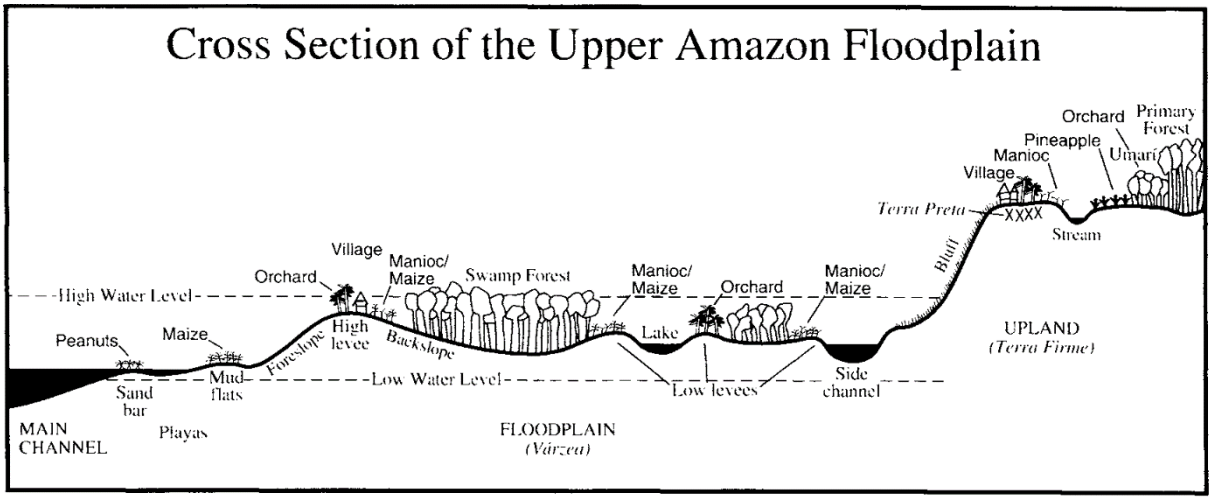


Figure 4 : organisation de l'agriculture sur várzea *(Denevan 1996 adapté de Coomes 1992).*

1.2.3 Agriculture sur brûlis

L'agriculture pratiquée sur la *terra firme* amazonienne devait donc s'accommoder au mieux de sols pauvres et peu fertiles. L'augmentation de la fertilité des sols se fait au moyen du brûlis : les arbres de la parcelle choisie sont coupés, laissés à sécher puis brûlés (Fig. 5). Les nutriments des plantes contenus dans les cendres tels que le phosphore, le magnésium et le potassium sont relâchés dans le sol et son pH devient moins acide (Fearnside 1985). Les charbons créés par le brûlis, une fois incorporés au sol, permettent grâce à leur porosité de maintenir ces éléments qui s'insèrent dans leurs anfractuosités, évitant ainsi leur lessivage lors des pluies. Après quelques années, environ 1-3 ans (Gély 1984; Fearnside 1985; Arroyo-Kalin 2012), la parcelle cultivée commence à être envahie par les adventices et les prédateurs des cultures et le sol s'appauvrit de nouveau. Il faut alors le laisser se « reposer » pendant des périodes de jachère qui peuvent être courtes ou au contraire durer plusieurs dizaines d'années (Fearnside 1985; Arroyo-Kalin 2012). Dans le premier cas, la parcelle n'est pas abandonnée et les adventices sont simplement brûlées, ce qui permet de ré-amender le sol, avant d'amorcer une nouvelle mise en culture. Il est aussi possible de continuer à exploiter certaines jachères par le biais des arbres fruitiers qui y sont présents et qui continuent à produire (Arroyo-Kalin 2012). Dans le second cas, il faut recommencer un brûlis sur une autre parcelle. C'est de cet état de fait que vient le nom d'agriculture *itinérante* sur brûlis. Denevan (1992) a fait remarquer que compte tenu des outils disponibles avant l'invasion européenne, l'agriculture sur brûlis devait être beaucoup moins intensive qu'elle ne l'est actuellement. Les peuples amazoniens précolombiens ne disposaient pas d'outils en fer mais en pierre, les premiers ayant été importés par les colons européens. L'effort pour abattre les arbres et sarcler une jachère devait donc être beaucoup plus important. Par conséquent, les temps de jachère devaient être courts et c'est un modèle d'agriculture semi-permanente, et non itinérante, qui aurait été dominant (Denevan 1992). C'est ce type d'agriculture qui aurait conduit à la formation des terres noires amazoniennes.



Figure 5 : abattis wayãpi, Trois-Sauts, Guyane française (Bahuchet and Betsch 2012).

2. Influence de l'Homme sur son environnement forestier

2.1 Terres noires amazoniennes

Les terres noires amazoniennes, communément dénommées *Amazonian Dark Earths* (ADE) dans la littérature scientifique, sont des sols qui ont été modifiés sur le long terme suite à l'action de l'Homme. Ces sols diffèrent des sols naturels tropicaux (latosols), de couleur rouge-orangé, avant tout par leur couleur brune à noire (Fig. 6). Outre leur couleur, leur composition chimique est aussi très particulière. Les ADE sont riches en matière organique (C organique), en nutriments (P, N, Ca, Mg, K, Zn), en charbons de bois, en tessons de poterie, et en micro-restes animaux (Sombroek 1966; Woods & McCann 1999; da Costa & Kern 1999; Lima *et al*. 2002; Lehmann *et al*. 2003; Costa *et al*. 2013). Les grandes quantités de matière organique présentes dans les ADE assurent une meilleure capacité d'échange cationique et donc une meilleure rétention des nutriments pour les plantes (Lehmann *et al.* 2003; Falcão *et al.* 2009). La rétention des nutriments est également assurée par la structure poreuse des charbons, dont la quantité peut-être 70 fois supérieure dans les ADE que dans les latosols (Glaser *et al.* 2001). Les excréments d'origine animale, y compris humaine, sont riches en P et N, tandis que les restes animaux (os et arêtes) sont riches en P et Ca (Glaser 2007). Le pH des ADE est aussi moins acide que celui des latosols, ce qui réduit la solubilité de l'aluminium et donc limite sa toxicité pour les plantes (Falcão *et al.* 2009). Tous ces paramètres biologico-chimiques confèrent aux ADE une fertilité sans commune mesure avec les latosols tropicaux qui sont au contraire très pauvres, et ce, principalement à cause du rapide *turnover* de la matière organique et des fortes pluies qui lessivent les sols. Même après des siècles d'abandon et après des années de mises en culture par des paysans actuels, les ADE conservent leurs propriétés et auraient même la capacité de se régénérer puisque qu'elles finissent par retrouver leur fertilité initiale après une période de jachère (Woods & McCann 1999). S'il est communément admis que les ADE sont d'origine anthropique, on ne sait pas si leur formation est intentionnelle ou non, *i.e*. si elles ont volontairement été enrichies dans le but de fertiliser ou si elles résultent simplement de l'accumulation de déchets au fil du temps. Glaser & Birk (2012) ont proposé une origine mixte, à la fois intentionnelle et non-intentionnelle, mais Myers (2004) a observé que les villages actuels sont maintenus propres et que les places, les chemins et le pourtour des maisons est régulièrement balayé et que par conséquent il est très peu probable que la *terra preta*

se soit formée par accumulation des déchets lors de l'occupation d'un village. Elle aurait donc été formée intentionnellement, une fois le village abandonné seulement, pour fertiliser un sol sur lequel auraient été plantés des potagers (Myers 2004). L'origine des ADE fait l'objet d'un riche débat scientifique.



Figure 6 : terra preta *à gauche et sol tropical naturel à droite (Glaser et al. 2001).*

La plupart des ADE sont datées de 500 à 2500 ans BP (Neves *et al.* 2003; 2004) mais d'autres remonteraient à près de 5000 ans BP (Miller 2009). Le temps de formation des *terras pretas* a été estimé d'après les datations radiocarbones de charbons contenus dans ces sols. Ainsi, Neves *et al.* (2004) ont déduit que les temps de formation étaient relativement courts et nécessitaient environ 1 siècle, avec des variations selon les sites, et que cette formation pouvait résulter d'occupations continues ou épisodiques.

Certains sites à ADE dépassent les 100 ha (*e.g.* Woods & McCann 1999), mais la plupart couvrent moins de 2 ha (Kern *et al.* 2003). Leur profondeur (horizon A) est la plupart du temps comprise entre 30 et 60 cm et excède rarement 90 cm (Kern *et al.* 2003). D'après Woods & McCann (1999), il n'y a pas de relation entre profondeur et durée d'occupation, la profondeur des ADE dépendrait plutôt de paramètres pédologiques et géomorphologiques.

Les terres noires amazoniennes sont souvent distinguées en deux grandes catégories : les *terras pretas* et les *terras mulatas*. Sombroek (1966) fut le premier à proposer cette distinction en attribuant comme origine un sol d'habitat pour les premières et un sol ayant supporté une agriculture semi-permanente pour les secondes. Les *terras mulatas* couvrent des surfaces plus étendues que les *terras pretas* et se situent souvent en périphérie de ces dernières. Elles sont plus claires, contiennent peu ou pas de céramique et ont des teneurs en Ca et P beaucoup moins élevées que les *terras pretas* puisqu'elles sont même similaires à celles des latosols (Woods & McCann 1999; Kämpf *et al*. 2003). En revanche, les *terras mulatas* sont plus riches en matière organique que les *terras pretas* (Woods & McCann 1999). Cette dichotomie entre *terras pretas* et *terras mulatas* est remise en question par certains auteurs, qui avancent que les ADE ne devraient pas être vus d'une manière aussi catégorisée mais plutôt comme un gradient, ou un continuum, de types de sols anthropisés (Fraser *et al.* 2011).

En Guyane française, nous n'avons que très peu de données sur les ADE. A notre connaissance, la seule étude comparative est celle de Brancier *et al.* (2014) sur des anthrosols du site de Chemin-Saint-Louis près de Saint-Laurent-du-Maroni et d'un site à fossé près de Régina. Cette étude préliminaire, basée sur la micromorphologie, a conclu que ces sols anthropiques se rapprochent davantage des *terras mulatas* que des *terras pretas*, mais en restent néanmoins distincts. Les sites présentant ces anthrosols sont datés entre 650 et 2500 ans cal BP à Chemin-Saint-Louis et entre 850 et 1450 ans cal BP sur le site à fossé. D'autres anthrosols fouillés avant la construction du barrage de Petit-Saut près de Sinnamary sont datés de *ca*. 500 à 1500 ans cal BP (Tardy 1998; Vacher *et al*. 1998).

2.2 Influence sur la végétation

Les propriétés exceptionnelles des ADE sont connues et exploitées aujourd'hui. Certains les extraient et les vendent (Hiraoka *et al.* 2003), d'autres en bénéficient sur place. Par exemple, les *caboclos* de la région du Tapajós, qui connaissent bien les ADE et leurs bénéfices, plantent leurs cultures sur ces terres qu'ils savent fertiles et dont ils repèrent l'emplacement à la végétation particulière qui les recouvre (Woods & McCann 1999; German 2003; Fraser 2010) :

« *[…] les résidents locaux reconnaissent une structure de la végétation distincte sur la terra preta. Ceci inclut une canopée plus basse, un sous-bois dense (Woods & McCann 1999), une circonférence moyenne des arbres matures plus faible (German 2001) et un plus grand pourcentage de lianes et de végétation épineuse (German, données non publiées).* » (German 2003).

Les *caboclos* expliquent aussi que les zones à ADE sont riches en gibier, qui est attiré par les arbres fruitiers (German 2003). Les différentes espèces qui poussent sur les *terras pretas* sont également indicatrices de l'emplacement de ces sites. Ce sont des espèces soit cultivées, soit domestiquées, soit favorisées par l'Homme. Clement *et al.* (2003) ont défini 4 grands types d'espèces indicatrices : celles qu'on retrouve *uniquement* sur les ADE ; celles qu'on retrouve hors de leur aire de répartition naturelle ; celles qu'on retrouve hors de leur habitat typique (mais pas forcément hors de leur aire de répartition naturelle) et enfin celles qu'on retrouve avec une plus forte densité, dominance ou fréquence sur les ADE qu'ailleurs. Cette dernière catégorie est la plus étudiée (*e.g.* Balée 1989; 2010; 2013). Parmi les espèces d'arbres indicatrices des ADE, on trouve par exemple le noyer du Brésil (*Bertholletia excelsa* Bonpl., Lecythidaceae), le mombin (*Spondias mombin* L., Anacardiaceae), le papayer (*Carica papaya* L., Caricaceae), le cacao et le cupuaçu (*Theobroma cacao* L. et *T. grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) K.Schum., Malvaceae) ou encore le fromager (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn., Malvaceae). Chez les palmiers (Arecaceae), on trouve par exemple le comou (*Oenocarpus bacaba* Mart.), le maripa (*Attalea maripa* (Aubl.) Mart.), et plusieurs espèces d'*Astrocaryum* (Balée 1989; Woods & McCann 1999; Clement *et al*. 2003; German 2003; Junqueira *et al*. 2010; 2011). A cette courte liste, loin d'être exhaustive, s'ajoutent plusieurs espèces de graminées (*e.g.* la canne flèche *Gynerium sagittatum* (Aubl.) P.Beauv., Poaceae) et de lianes (*e.g*. *Passiflora edulis* Sims, Passifloraceae) (Clement *et al.* 2003). Junqueira *et al.* (2010) ont montré que la densité et la richesse des espèces ligneuses domestiquées était en effet plus grande sur les *terras pretas* que sur les sols non anthropisés.

La présence de ces espèces témoigne donc d'une augmentation de l'agrobiodiversité et est indicatrice de l'utilisation passée des terres et de la gestion des ressources végétales. L'ampleur de cet impact humain sur les communautés végétales a été estimé par Levis *et al.* (2017) : dans l'ensemble du bassin Amazonien, les espèces domestiquées ont 5 fois plus de chances d'être hyper-dominantes que les espèces non domestiquées, et leur répartition s'étend à tout le bassin Amazonien, avec toutefois une plus grande richesse et une plus grande abondance près des sites archéologiques. Mais l'étendue de l'impact des peuplements amérindiens anciens sur la végétation fait l'objet d'un important débat : certains pensent qu'une grande partie de l'Amazonie a été impactée (*e.g*. Balée 1993; 2013; Erickson

2008; Levis *et al*. 2012; 2017; Clement *et al*. 2015) mais d'autres avancent que cet impact est hétérogène et donc doit être plus nuancé (McMichael *et al*. 2011; 2012; 2015; Barlow *et al*. 2012; Piperno *et al*. 2015; 2019).

Les restes archéobotaniques retrouvés dans certains sites anthropisés nous renseignent également sur la gestion de la végétation par le passé. L'étude des phytolithes, des pollens et des macro-restes (essentiellement des graines) ont montré que la courge (*Cucurbita* spp.), la calebasse (*Lagenaria siceraria* (Molina) Standl.), le topinambour (*Calathea allouia* (Aubl.) Lindl.), le manioc (*Manihot esculenta* Crantz), le cajou (*Anacardium occidentale* L.), le maïs (*Zea mays* L.), la patate douce (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) et plusieurs espèces de palmiers (*Astrocaryum* spp., *Attalea* spp., *Oenocarpus* spp., *Mauritia* spp.) étaient cultivés en différents endroits de l'Amazonie (Herrera *et al.* 1992; Piperno & Pearsall 1998; Mora 2003; Bozarth *et al*. 2009; McMichael *et al*. 2015).

Certaines espèces présentes actuellement dans des sites anthropisés peuvent avoir perduré après l'abandon de ces derniers, mais d'autres ont pu avoir été cultivées ou favorisées plus récemment (Clement *et al.* 2003). Seule l'étude des restes archéobotaniques de ces sites permettra de trancher, mais malheureusement, de tels travaux sont encore peu nombreux. Parmi les plus rares sont les études anthracologiques, basées sur l'identification des charbons de bois qui sont par ailleurs l'un des « ingrédients » clés des ADE. De telles études apportent de précieuses informations sur les environnements passés, les changements de végétation au cours du temps, la gestion de la ressource forestière et l'utilisation des bois qu'ont pu avoir les anciennes populations.

3. L'anthracologie pour mieux comprendre les patrons d'occupations et les environnements anciens en Amazonie

L'anthracologie s'est développée en Amazonie depuis la fin des années 1990 et en particulier au Brésil avec les travaux de Rita Scheel-Ybert. Depuis, diverses études ont permis de déterminer la dynamique de la végétation au cours de l'Holocène, liée ou non aux activités humaines, et de mieux comprendre la gestion de la ressource ligneuse par les populations anciennes.

3.1 Caractérisation de la dynamique de la végétation au cours du temps

Des changements ou une stabilité de la végétation ont pu être mis en évidence grâce à l'identification de charbons de bois contenus dans des sols hors contexte archéologique (pédoanthracologie) ou au contraire dans des sites archéologiques. L'anthracologie, par le biais de l'identification de taxons couplée aux datations radiocarbones, permet de déterminer les grands types de végétation en place au cours du temps à une échelle locale (Ohlson & Tryterud 2000), ce qui est un paramètre important lorsque l'on cherche à comprendre la gestion de la ressource ligneuse par les populations anciennes ou l'impact humain sur un environnement dans un site précis.

La pédoanthracologie est très peu appliquée en Amazonie et en Amérique du Sud en général. Parmi ces rares études, citons par exemple celle de Di Pasquale *et al.* (2008) dans les Andes équatoriennes, celle de Scheel-Ybert *et al.* (2003) au Brésil et celle de Tardy (1998) en Guyane française. Les études associées à des sites archéologiques sont plus nombreuses, quoiqu'encore trop restreintes compte tenu des informations qu'elles fournissent sur la compréhension des relations Hommes-milieux.

Notons que la reconstruction paléoenvironnementale à partir de charbons provenant de sites archéologiques est possible à condition de choisir le bon dépôt et d'avoir un échantillonnage suffisant. Les foyers domestiques sont à éviter puisqu'ils peuvent contenir une diversité de taxons plus ou moins grande qui peut ne correspondre qu'à leur dernière utilisation (*e.g.* Badal Garcia 1992; Chabal 1992).

En revanche, les charbons dispersés dans le sol, qui proviennent des vidanges de foyers successifs et d'autres activités domestiques sur le long terme enregistrent une diversité taxonomique bien meilleure et plus représentative de la végétation passée (*e.g.* Badal Garcia 1992; Chabal 1992). De ce fait, les charbons dispersés sont utilisés pour la reconstruction paléoenvironnementale, alors que les charbons déposés dans des faits archéologiques particuliers comme les trous de poteau ou les foyers funéraires sont plus à même d'apporter des informations sur les usages et la paléoethnobotanique (*e.g.* Beauclair *et al.* 2009; Scheel-Ybert *et al.* 2014).

Sur le littoral brésilien, l'étude de charbons de bois provenant de *sambaquis* de l'état de Rio de Janeiro a permis de conclure à la stabilité de la végétation de *restinga* tout au long de la seconde moitié de l'Holocène et de rapporter cette stabilité environnementale à celle des pêcheurs-cueilleurs-chasseurs qui ont subsisté pendant cette longue période (Scheel-Ybert 2000; 2001b; Scheel-Ybert & Gaspar 2014). Une conclusion similaire tirée de l'étude d'un autre site côtier (Scheel-Ybert & Dias 2007) a permis de suggérer que la *restinga* est relativement stable en dépit de variations climatiques mises en évidence dans ces mêmes régions (phases sèches/humides) et que la gestion de la ressource ligneuse par les pêcheurs-cueilleurs-chasseurs était durable.

En Amazonie centrale, une étude anthracologique menée sur un profil de sol de plus d'1 m de profondeur et contenant des couches à *terra mulata* et à *terra preta* sur le site d'Hatahara a montré que des taxons de végétation secondarisée sont parmi les plus dominants, et ce dans chaque couche, suggérant ainsi une influence constante de l'Homme sur l'environnement (Fernandes Caromano *et al.* 2013). Cette étude a aussi montré, d'après les taxons identifiés, que les bois étaient prélevés aussi bien dans la *várzea* que sur la *terra firme*, où se trouve le site.

En Guyane française, la thèse de Christophe Tardy (1998) a permis de mettre en évidence de nombreuses phases de paléoincendies tout au long de l'Holocène. Compte tenu de la rareté des indices archéologiques disponibles remontant à plus de 2000 ans en Guyane, notamment en forêt, Tardy a suggéré que seuls les incendies postérieurs à cette date seraient d'origine anthropique, et liés à la pratique du brûlis, tandis que ceux plus anciens seraient naturels. Mais cette conclusion devrait peut-être être relativisée par le faible nombre de fouilles et de prospections dans la zone forestière. Les incendies naturels s'étant produits en Guyane seraient liés à des épisodes secs liés à des périodes plus froides et/ou à des épisodes ENSO[3] intenses. L'identification des charbons de sol de la Réserve des Nouragues, au centre-est de la Guyane, a permis de montrer que la forêt a connu des phases de régression et d'expansion liées aux alternances de périodes sèches et humides au cours de l'Holocène mais qu'elle s'est globalement maintenue. La présence de patches de végétation singuliers (forêts de lianes et formations à bambous) inclus dans cette forêt dense a néanmoins attiré l'attention et soulevé la question de leur origine (climatique, anthropique ou édaphique). Les formations à bambous, connues en Guyane sous le nom de cambrouses, sont en général dominées par une seule espèce de Poaceae, qui est soit un vrai bambou (*Guadua macrostachya* Rupr., Bambusoideae) soit un pseudo-bambou (*Lasiacis ligulata* Hitchc. & Chase, Panicoideae) (de Granville 1990). L'absence de canopée fait que ces cambrouses sont très facilement repérables en vue aérienne (Fig. 7). La présence de charbons de taxons de forêt dense présents dans les sols d'une cambrouse et d'une forêt de liane aux Nouragues, associée à des indices d'occupation ancienne dans la forêt proche a permis d'appuyer l'hypothèse d'une origine anthropique pour ces deux types de végétation (au moins pour certains sites), soutenant ainsi des hypothèses formulées auparavant en Guyane et en Amazonie (Sombroek 1966; Gasc & Sastre 1978; Balée 1989). L'identification de charbons provenant de sites contenant des artefacts archéologiques aux Nouragues a également permis de mettre en évidence la mise en place

[3] ENSO = El Niño Southern Oscillation. Phénomène climatique à l'origine de périodes très sèches.

d'une végétation plus ouverte et secondarisée à l'échelle locale, pendant une période d'occupation s'étendant de 1300 à 1000 ans BP environ, montrant là encore l'influence de l'Homme sur son environnement (Tardy 1998).



Figure 7 : une cambrouse aux Nouragues (http://www.nouragues.fr/la-reserve-naturelle-des-nouragues/presentation/les-milieu/#!prettyPhoto).

3.2 Détermination des anciens usages d'espèces ligneuses

L'anthracologie permet d'avancer des hypothèses sur les usages du bois par les populations anciennes. Quand des espèces connues aujourd'hui pour avoir un bois utilisé en artisanat, en construction, pour le feu (pour la cuisson des aliments ou des poteries par exemple), en médecine ou pour des usages rituels sont fréquentes dans un assemblage anthracologique, c'est qu'elles ont peut-être été sélectionnées (dans le sens d'un ramassage préférentiel). Néanmoins il faut être prudent lorsque l'on fait des analogies avec les usages chez les peuples autochtones actuels, puisque les traditions entre peuples d'une part et au cours du temps d'autre part peuvent être très différentes.

L'anthracologie a permis de préciser certains usages et modes de vie des pêcheurs-cueilleurs qui vivaient dans les *sambaquis*. Alors qu'on pensait que ces peuples se nourrissaient principalement des ressources issues de la pêche et de la collecte de coquillages, l'anthracologie a montré, grâce à l'identification de charbons de bois d'arbres fruitiers couplée à l'identification de graines carbonisées, que les ressources végétales étaient aussi importantes dans le régime alimentaire de ces anciennes populations (Scheel-Ybert 2001).

Si la dominance de certains taxons dans le cortège anthracologique peut être rapportée à un choix sélectif pour du bois de feu dans certains cas (Scheel-Ybert 2000; Fernandes Caromano *et al*. 2013; Scheel-Ybert *et al*. 2014; Bachelet & Scheel-Ybert 2017), la présence de taxons dont les usages sont tout autres dans les assemblages de charbons pose parfois plus de questions. Ainsi, il peut paraître surprenant de trouver des charbons de bois d'espèces qui produisent des fruits comestibles ou qui sont utilisés dans la médecine traditionnelle. Mais comme bien souvent les espèces ont des usages multiples, leur présence dans les assemblages est interprétée comme étant due à la carbonisation de chutes de bois suite à diverses utilisations.

L'observation des charbons au microscope lors de leur identification a aussi permis d'affirmer que le bois récolté était vraisemblablement du bois mort, d'après les traces de détériorations pré-carbonisation comme les trous creusés par les insectes (Scheel-Ybert 2000; 2001b; Scheel-Ybert & Dias 2007). Il est en effet plus facile de faire brûler un bois mort, donc relativement sec (étant donné les conditions humides de la forêt tropicale), qu'un bois fraîchement abattu. Actuellement, le brûlis est d'ailleurs initié pendant ou à la fin de la saison sèche, quand le bois coupé en début de saison a eu le temps de sécher (Grenand and Haxaire 1977; Gély 1984). Le bois de feu utilisé à des fins domestiques est principalement du bois mort récolté dans ces abattis (Grenand and Haxaire 1977).

L'anthracologie est donc une méthode d'investigation archéobotanique riche en indices sur les paléoenvironnements, les usages, la gestion des ressources et les relations directes entre l'Homme et son environnement en général. Pourtant, l'usage des charbons de bois dans les recherches archéologiques ou paléoenvironnementales est encore trop souvent limité uniquement à la datation radiocarbone. La voie ouverte par Christophe Tardy dans l'anthracologie guyanaise s'est montrée prometteuse. La présence de niveaux de charbons dans la Réserve des Nouragues dans des sols parfois sombres rappelant les ADE et pouvant contenir de grandes quantités de tessons de poterie, le tout associé à la proximité de nombreuses espèces utiles dans les peuplements végétaux, nous a poussé à entamer une nouvelle recherche basée sur l'identification des charbons de bois pour mieux comprendre les patrons d'occupation humaine ancienne dans cette région guyanaise.

4. Région d'étude : la Réserve des Nouragues en Guyane française

4.1 Présentation

La Réserve Naturelle des Nouragues, créée en 1995, est située au centre-est de la Guyane et couvre une superficie de plus de 100 000 ha parmi lesquels 9500 sont consacrés à la recherche scientifique (Fig. 8). La station de recherche, installée en 1986 par des chercheurs du CNRS, du MNHN et de l'IRD, et aujourd'hui gérée par le CNRS, comporte deux camps de base implantés chacun à environ 6 km de distance (Charles-Dominique 2001) : le camp Saut Pararé (4°02' N - 52°41'W), à l'aval des rapides du même nom sur la rivière Arataye, et le camp Inselberg (4°05' N - 52°41'W), au pied de l'inselberg granitique des Nouragues qui culmine à plus de 430 m.

La réserve n'est plus habitée depuis le début du XVIIIè siècle, lorsque les populations amérindiennes Norak, ou Nouragues – dont la réserve tire son nom – ont commencé à décliner (Grenand 1979). Depuis lors, les seules perturbations humaines ayant eu lieu sont liées à des activités commerciales menées dans la première moitié du XXè siècle, telles que l'orpaillage et l'exploitation du balata (*Manilkara bidentata* (A.DC.) A.Chev.) et du bois de rose (*Aniba rosaeodora* Ducke) (http://www.nouragues.fr/histoire/). Ainsi, du fait de l'absence d'occupation humaine continue depuis près de 3 siècles, la réserve de Nouragues est un endroit idéal pour étudier l'impact des anciennes populations amérindiennes sur la forêt.

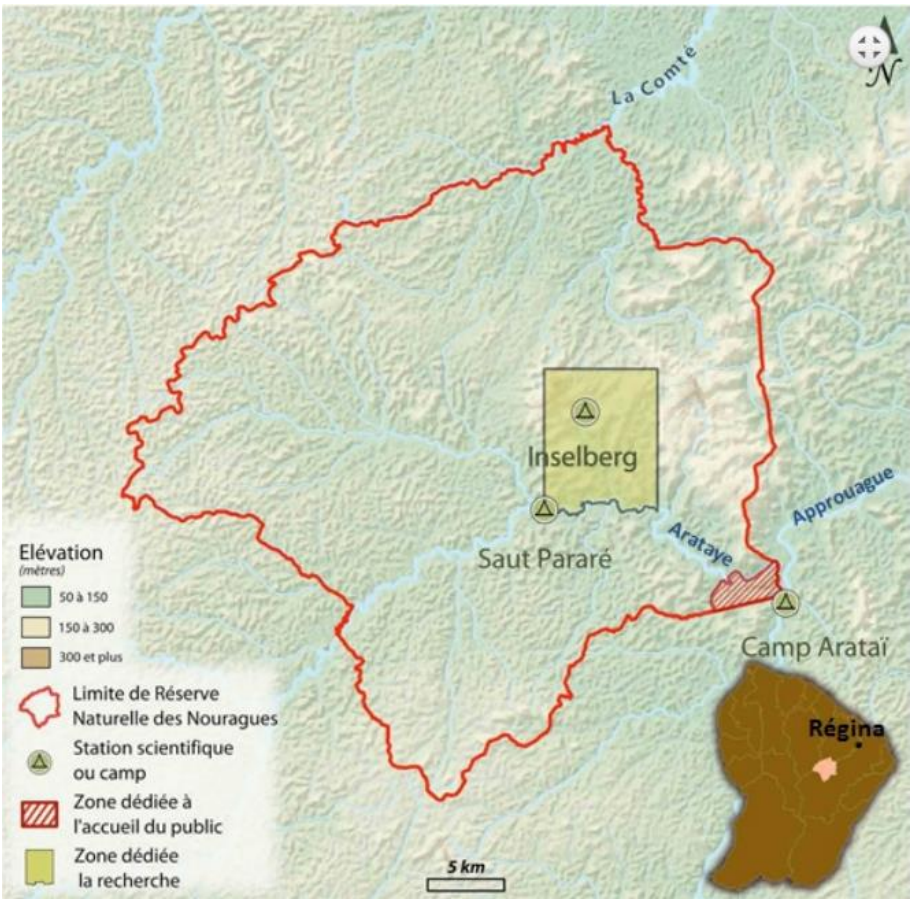


Figure 8 : La Réserve et la station de recherche des Nouragues en Guyane française (http://www.nouragues.fr/la-reserve-naturelle-des-nouragues/presentation/les-nouragues/#!prettyPhoto).

4.2 Climat

Le climat guyanais est tropical humide. L'alternance des saisons sèches et humides est régie par les oscillations de la zone intertropicale de convergence (ZIC) : de fin novembre à août, lorsque la ZIC se déplace sur la Guyane, c'est la saison des pluies ; le retour à la saison sèche est marqué par le déplacement de la ZIC vers les petites Antilles au Nord (Grimaldi & Riéra 2001). La saison des pluies est coupée par une petite saison sèche, ou « petit été de mars », qui est dû à une oscillation de la ZIC vers l'équateur (Grimaldi & Riéra 2001). Les précipitations annuelles moyennes sont de 2990 mm et la température moyenne annuelle est de 26.3°C (mesures effectuées entre 1987 et 1996, Grimaldi & Riéra 2001).

4.3 Géologie et pédologie

La station de recherche des Nouragues fait partie du massif des Montagnes Balenfois. Elle repose sur un socle précambrien, formé il y a environ 2 milliards d'années, connu sous le nom de bouclier guyanais (Grimaldi & Riéra 2001). Au sein même des Nouragues, les deux principaux substrats géologiques sont séparés par la crique Nouragues, qui passe au pied de l'inselberg et se situe à l'emplacement d'une faille. Du côté de l'inselberg, le substrat rocheux est composé de granites caraïbes ; de l'autre, il est composé de roches volcaniques des séries Paramaca (Grimaldi & Riéra 2001). Ce socle précambrien très ancien est entrecoupé de dykes de dolérite plus récents (permo-triassiques, soit environ 250 Ma) qui, lorsqu'ils sont traversés par des cours d'eau, sont responsables de la formation de rapides, appelés sauts en Guyane.

Les sols sur la série Paramaca, qui supportent une bonne partie des forêts de la station des Nouragues, sont des ferralsols acides, de texture argileuse, riches en nodules ferrugineux et à drainage vertical profond grâce à leur structure micro-agrégée (Grimaldi & Riéra 2001).

4.4 Végétation

En Guyane, la forêt couvre 90% du territoire (Aubréville 1961). Malgré son apparente homogénéité, la forêt guyanaise est constitué d'une multitude d'habitats avec chacun ses espèces dominantes et/ou représentatives (Guitet *et al.* 2015). Parmi les grands types de végétation des Nouragues sont présentes : les forêts hautes, les forêts basses, les cambrouses dominées par *Guadua macrostachya* Rupr. ou *Lasiacis ligulata* Hitchc. & Chase, les forêts de lianes, les pinotières des bas-fonds dominées par le palmier pinot *Euterpe oleracea* Mart. et les savanes-roches de l'inselberg (Fig. 9). Deux grands massifs forestiers sont distingués aux Nouragues : Saut Pararé et Inselberg. A Saut Pararé, sur 6 ha inventoriés, 46 familles ont été recensées (pour un dbh[4] > 10 cm) : la plus représentée est celle des Burseraceae, puis viennent les Meliaceae, Sapotaceae, Lecythidaceae, Myristicaceae et Euphorbiaceae (Poncy *et al.* 2001). Côté inselberg, sur une surface de 7 ha inventoriés, 58 familles ont été identifiées. La plus représentée est celle des Leguminosae, suivie des Sapotaceae et des Lecythidaceae (pour un dbh > 10 cm, Poncy *et al.* 2001). Cette différence de composition floristique pourrait être due à divers facteurs, en particulier pédologiques (Sabatier & Prévost 1990).



Figure 9 : deux types de végétation particuliers des Nouragues. À gauche, une cambrouse à Lasiacis *côté Saut Pararé ; à droite, une forêt de lianes côté Inselberg (photos S. Bodin).*

4.5 Indices d'occupations humaines anciennes

Dès la création de la station de recherche, des indices d'occupation humaine ancienne ont été découverts aux Nouragues. Des tessons de poterie qui se trouvaient à l'emplacement même de la construction des carbets ont été datés de 1000 ans BP (Charles-Dominique 2001). Depuis, des tessons ont aussi été trouvés en de nombreux endroits de la forêt des Nouragues, notamment sur des buttes de déracinement d'arbres. Les charbons de bois sont également présents dans le sol, en quantité plus ou moins abondante selon les endroits. Quand ils sont associés aux fragments de céramique, dans des sols bien plus sombres que ne l'est un ferralsol typique, on pense tout de suite que ces charbons ont

[4] dbh = diameter at breast height, ou diamètre à hauteur de poitrine (1,30 m du sol).

pu être produits par des feux anthropiques et que l'on se trouve en présence d'anthrosols, tels ceux connus dans le reste de l'Amazonie. Si on se concentre sur la végétation, on s'aperçoit que la présence de ces sols s'accompagne bien souvent d'une quantité notable de palmiers à fruits comestibles. Ainsi, certaines zones se révèlent particulièrement riches en *Astrocaryum paramaca* Mart. et *A. sciophilum* (Miq.) Pulle, en patawas (*Oenocarpus bataua* Mart.) et en comous (*Oenocarpus bacaba* Mart.). Certains arbres, rares en forêt, attirent également l'attention par leur simple présence, comme le mombin (*Spondias mombin* L.), dont les fruits sont toujours très appréciés et qui est un indicateur d'anthropisation (Hoff & Cremers 2005; Balée 2013). Mais certains indices d'occupation humaine ancienne sont encore plus frappants : en Guyane, plusieurs dizaines de montagnes couronnées ont été repérés grâce à l'imagerie LiDAR aéroportée[5] (Sabatier *et al.* 2017). Les montagnes couronnées désignent en Guyane des collines dont le sommet est entouré d'un fossé, et dont l'origine anthropique est certaine (Abonnenc 1952). A partir des images LiDAR, des modèles numériques de terrain sont extraits, ce qui permet de mettre en évidence ces fossés (Fig. 10). Aux Nouragues, deux structures à fossé ont ainsi été détectées : la première est une montagne couronnée à proprement parler, située près du camp Saut Pararé ; la seconde est un fossé circulaire située sur un plateau, près du camp Inselberg. Tous ces indices nous montrent que la forêt « primaire » des Nouragues ne l'est pas réellement : elle a connu par le passé des occupations, des pratiques d'utilisation des terres ou de gestion des ressources végétales. C'est cette coévolution Hommes-milieux qu'étudie l'écologie historique (Balée 1994; 2013; Erickson 2003; 2008). Cette discipline est en plein essor en Amazonie centrale et occidentale, mais le plateau des Guyanes est encore largement ignoré. C'est suite au constat que les forêts de Guyane ont aussi leur part d'histoire anthropique qu'a été monté le projet LongTIme, financé par le LabEx CEBA, qui vise à comprendre l'impact des occupations amérindiennes anciennes sur les forêts de Guyane française. C'est dans le cadre de ce projet multidisciplinaire que s'inscrit cette thèse, où l'anthracologie est chargée d'apporter sa contribution à la compréhension de ces impacts humains anciens.

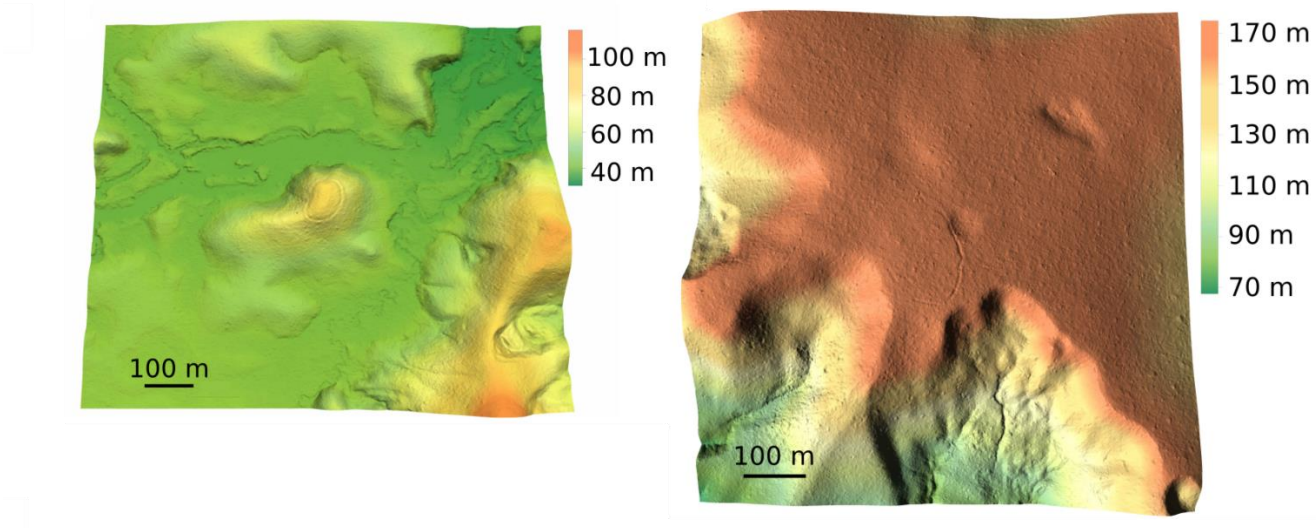


Figure 10 : sites à fossé aux Nouragues. À gauche, la montagne couronnée près du camp Saut Pararé ; à droite, un fossé ovoïde sur un plateau près du camp Inselberg (J.-F. Molino, IRD/CNES/CEBA).

[5] LiDAR : Light Detection And Ranging. Appareil qui émet un faisceau lumineux (laser) et permet d'estimer la distance d'un objet en recevant l'écho du faisceau projeté.

5. Objectifs et démarche

L'objectif de cette thèse est de caractériser l'impact qu'ont eu les populations anciennes des Nouragues sur les communautés végétales actuelles et de déterminer les périodes d'occupation de ces populations grâce à la datation et à l'identification de charbons de bois. La datation au ^{14}C a pour but de nous révéler à quelle(s) période(s) les différents sites étudiés ont été occupés et si ces occupations ont été ponctuelles ou au contraire répétées. L'identification des charbons de bois doit nous permettre de déterminer si la composition floristique de chacun de ces sites était similaire ou non à celle que l'on observe aujourd'hui, et donc si les populations anciennes ont induit des changements de végétation au cours du temps.

La thèse s'articule autour d'un chapitre de livre à paraître et de trois articles (Fig. 11). Le chapitre de livre est une mini-*review* sur l'anthracologie focalisée sur les régions tropicales.

Le premier article est consacré à la description de la mise en place d'une clé d'identification électronique spécialement conçue pour l'analyse anthracologique. Cet outil s'est avéré indispensable pour pouvoir identifier le plus efficacement et le plus rapidement possible les charbons de bois issus d'un milieu aussi riche en espèces que la forêt guyanaise.

Le second article, en préparation, vise à comparer l'efficacité de différentes méthodes de prélèvement sur le terrain. Cet article a pour but d'aider à optimiser l'échantillonnage pour obtenir les assemblages anthracologiques les plus riches possibles, dans un souci de représentativité par rapport aux végétations passées et actuelles.

Le troisième article présente les résultats des datations et de l'identification des charbons de bois de l'ensemble des sites étudiés. Des hypothèses sont émises quant à la fonction des sites les plus riches en charbons et quant à l'origine de certaines formations végétales particulières : les cambrouses et les forêts de lianes. Les résultats des datations sont mis en regard avec les périodes d'occupations connues sur d'autres sites guyanais et d'Amazonie.

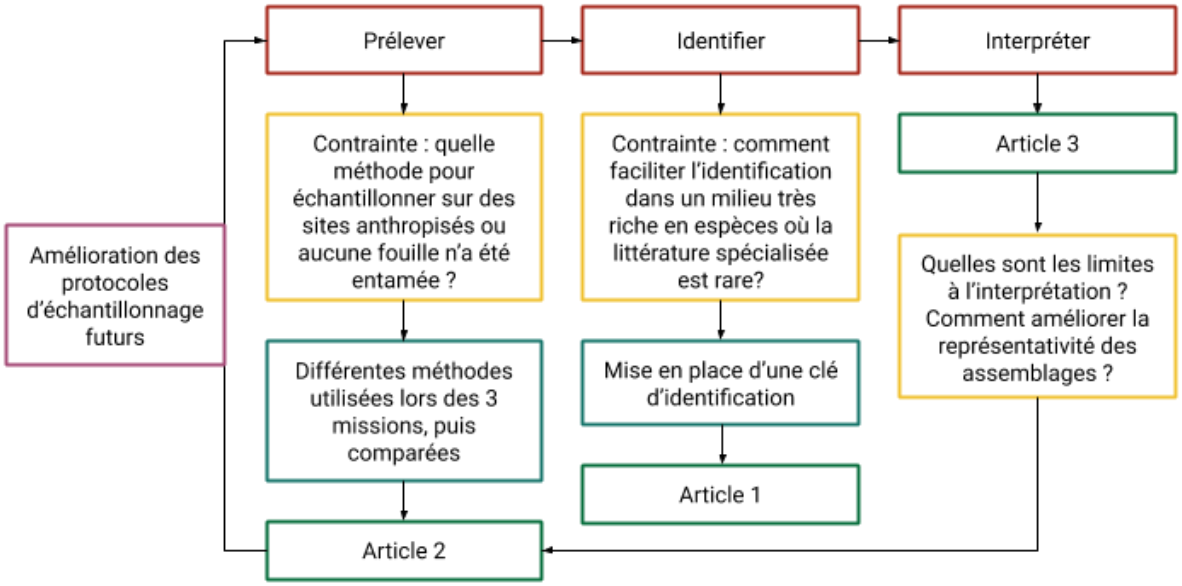


Figure 11 : démarche scientifique relative aux trois articles de la thèse.

Chapitre II. L'anthracologie sous les tropiques : comment les charbons de bois nous aident à mieux comprendre les écosystèmes actuels

Ce chapitre de thèse correspond à un chapitre de livre à paraître aux éditions Routledge. Le livre sera intitulé *Methods in historical ecology, insights from the Neotropics* (Odonne et Molino, Eds.) et regroupera des contributions sur les méthodes utilisées dans les différentes disciplines impliquées dans les projets d'écologie historique, et notamment LongTIme. Ici, nous définissions brièvement l'anthracologie et présentons ses principales applications. Quelques exemples d'études réalisées en milieu tropical sud-américain et africain sont donnés. Nous exposons également quelques exemples de protocoles d'échantillonnage ayant été appliqués en contexte de forêt dense humide et mettons en regard certains aspects méthodologiques selon leur terrain d'application, tropical ou tempéré/méditerranéen.

Anthracology in the tropics: how wood charcoals help us to better understand today ecosystems

Stéphanie C. Bodin[1,2], Julie Morin-Rivat[3], Laurent Bremond[1,4], Rita Scheel-Ybert[5], Christophe Tardy[6] and Christophe Vaschalde[7]

[1]ISEM, Université Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

[2]AMAP, IRD, CIRAD, CNRS, INRA, Université Montpellier, Montpellier, France

[3]Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Canada

[4]École Pratique des Hautes Études, PSL University, Paris, France

[5]Programa de Pós-Graduação em Arqueologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brazil

[6]INRAP, DIR Méditerranée, Km Delta, 30000 Nîmes, France

[7]ASM Archéologie des Sociétés Méditerranéennes, UMR 5140, Université Paul-Valéry Montpellier, CNRS, MCC

Chapitre 10 *In:* G. Odonne and J.-F. Molino (eds.). *Methods in Historical Ecology - Insights from the Neotropics*. London: Taylor & Francis. *accepté.*

1. Abstract

Known as anthracology, the study and identification of buried wood charcoal helps to reconstruct past environments and landscapes, as well as wood and land uses. The chronology of fires and human activities can be assessed by the radiocarbon dating of charcoal pieces. Born in Europe, anthracology is knowing an increasing development in the tropics for the last twenty years. This chapter first presents some reference studies and then focuses on the methodology used in tropical environments, which still needs to be improved. The sampling methods are a key issue, as the chosen sampling design may have a direct impact on the representativeness of the charcoal assemblages. Here we give some examples of the methods used for the recovery of soil charcoals in tropical dense forests in Central Africa and South America. We also recall the main tools available for charcoal identification developed by specialists for these areas where the species diversity makes the identification process challenging.

2. Introduction

Anthracology is literally the study of wood charcoals. More precisely, it is dedicated to the identification and interpretation of wood charcoal macroremains. This term should be preferred to "charcoal analysis", which also includes the quantification of sedimentary (micro)charcoals used for the reconstruction of past fire regimes (*e.g.* Power *et al*. 2008). Anthracologists do not seek to reconstruct fire events, but rather, in archaeological contexts, vegetation and/or wood use by past societies.

Charcoals are the remnants of incomplete combustion of lignified plant material (wood) that has burned under anoxic conditions. This charring process preserves most of the wood anatomical structures, including vessels, parenchyma and fibres. They display various patterns, the combination of which is characteristic of genera and species, thus allowing to ascribe a particular piece of wood charcoal to a particular taxon.

When charcoals are uncovered from natural soils, *i.e.* out of archaeological contexts, their study is called pedoanthracology and charcoals are mainly used to reconstruct vegetation changes and treeline dynamics (*e.g.* Touflan *et al*. 2010).

Wood charcoal is ubiquitous and, as such, represents one of the most common archaeobotanical remain (Asouti & Austin 2005). The identification of fragments found in archaeological sites provides much information on the gathering and selection of wood and on its uses. As such, they reflect the species burnt to achieve different purposes, *e.g.* domestic, agricultural, funerary, building, etc. Their long-term accumulation in the soils of archaeological sites gives a fairly good picture of the surrounding vegetation at the time, particularly in temperate zones (Chabal *et al*. 1999). In addition, the chronology of the studied sites can be inferred from the radiometric dating of charcoal pieces. When charcoal dating covers a long time span, the taxa recovered in assemblages allow to reconstruct vegetation changes, which can be natural or due to woodland management.

3. A few case studies

Anthracology has undergone great development in temperate countries, especially since the work of Vernet (1973) and of subsequent generations of researchers trained in Montpellier, France. Since then, anthracology has increasingly proven its reliability in reconstructing past landscapes and vegetation use (*e.g.* Asouti & Austin 2005). Anthracological studies are now being applied to various environments, including in the tropics. In tropical Central Africa, charcoals have been used to detect natural fires and to reconstruct vegetation changes (*e.g.* Hubau *et al*. 2013), or to confirm the existence

of cultivated slash-and-burn fields related to villages (Morin-Rivat *et al*. 2016). In tropical South America – and particularly in Brazil, anthracological studies have been increasingly developed since the 1990s. They have been used to infer climate-related vegetation changes (*e.g.* Scheel-Ybert *et al.* 2003) and to investigate wood gathering and selection for ritual or domestic purposes (*e.g*. Beauclair *et al.* 2009; Scheel-Ybert *et al.* 2014). The discipline is also being developed in Oceania. It has, for instance, highlighted forest management in pre-colonial Kanak sites in New Caledonia (Dotte-Sarout 2017) or firewood use by late Holocene Aboriginal people in Australia (King & Dotte-Sarout 2018). However, to date, charcoals from tropical Asia remain poorly studied.

4. How to proceed – a methodological overview

There is no standard sampling protocol for tropical areas, let alone tropical rainforests. Despite the obvious interest of working on archaeological sites already identified and excavated (presence of black soils or shards of pottery, as well as living useful plants), tropical anthracologists often have to look elsewhere, as such sites are still rare. They must therefore explore potentially interesting sites in a pedo-anthracological way. The sampling mainly depends on logistical and contextual constraints: topography, vegetation and soil types, which define field accessibility and the difficulty of digging.

The size of the sampling plot and the sampling method are determined by the aim of the study and by soil type (Feiss *et al.* 2017). While sampling along transects across ecotones is suitable for assessing treeline dynamics, a one-hectare plot is more reliable for a palaeoenvironmental reconstruction (as for forest inventories). Prospecting can be done by digging small test-pits, as illustrated in Fig. 1 (Morin-Rivat *et al*. 2016), to assess the distribution and amount of charcoal pieces. The distribution of pits on the study area may be systematic or guided by previous observations or analyses, such as geomagnetic surveys. The latter are very helpful for detecting soil horizons that have been fire-heated and thus to reveal charcoal-rich deposits (*e.g.* Hounslow & Chepstow-Lusty 2002 and chapters 5 and 7). Pits provide a very local record of the burnt vegetation, and may lead to a species-poor charcoal assemblage, even in tropical rainforests. As their digging takes a lot of energy and time, it is not feasible to multiply them on a given site. Auger sampling is a good alternative to increase the species richness or the number of fragments in charcoal-poor deposits, and to cover larger sampling areas (Feiss *et al*. 2017).

Water-sieving the soil samples allows to reveal charcoal fragments. Identification is possible with charcoal pieces ≥ 0.5 mm, although a minimum size of 4 mm is more suitable to observe enough diagnostic anatomical features (Chabal *et al*. 1999), especially in tropical areas (Scheel-Ybert 2001). Nevertheless, 2- or 3-mm mesh sieves can be used if charcoal is not abundant in the deposits, or if larger fragments are rare. After sieving, charcoal fragments are air-dried, away from direct sunlight to prevent them from bursting.

The validity of any interpretation of the assemblage strongly depends on the number of charcoal fragments identified. Building a saturation curve during sample analysis is recommended, by ranking taxa according to their corresponding number of charcoals (Chabal *et al*. 1999). Depending on the taxonomic diversity and spatial extent of the sample, this saturation curve reaches a plateau more or less quickly beyond a certain number of charcoal fragments per sample (Badal Garcia 1992). The latter value is a good compromise which ensures that the sampling is sufficiently representative while limiting the time and effort required for analyses. In temperate areas, this figure is about 300 charcoal fragments per sampling level (Chabal *et al*. 1999), whereas in tropical areas Scheel-Ybert (2002) showed that about 200 to 300 fragments may be sufficient.

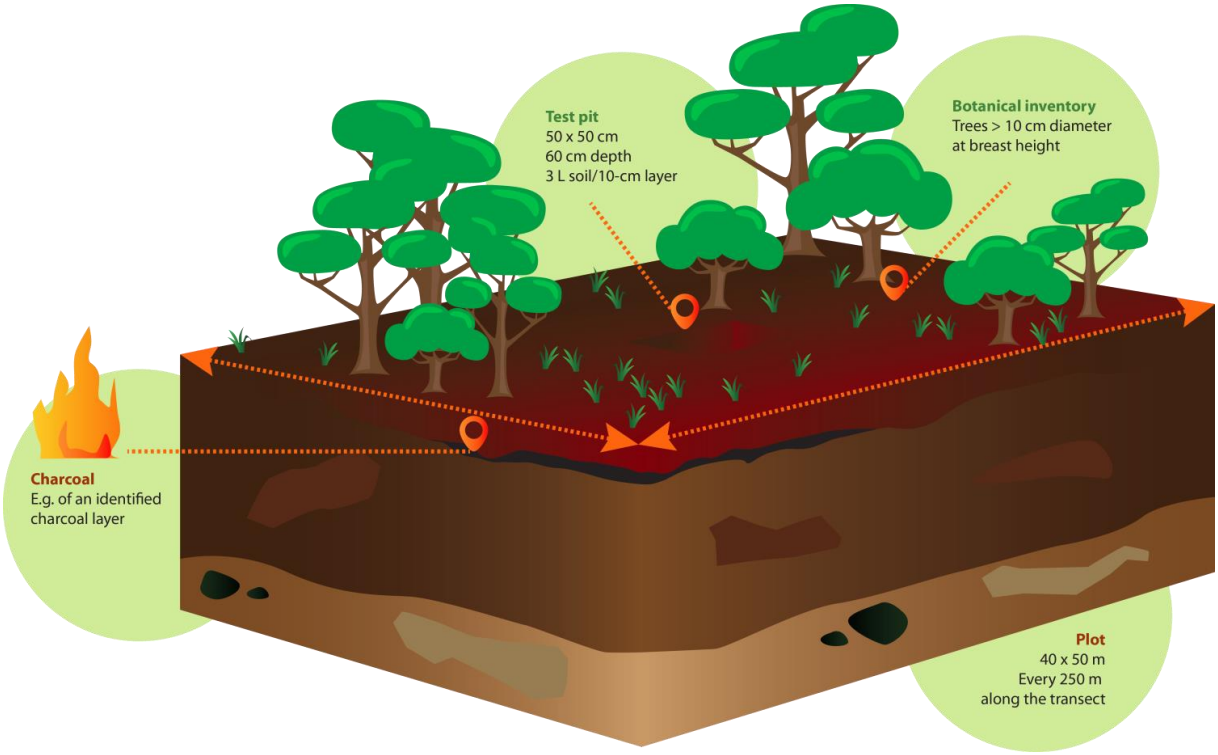


Figure 1. Example of a sampling design using test-pits (after Morin-Rivat *et al.* 2016; CAD: J. Morin-Rivat).

5. Identification

Preparation of wood charcoal for identification simply consists of breaking charcoal pieces by hand, following the three anatomical sections of the wood: transverse (which provides up to 70% of the anatomical information), longitudinal tangential and longitudinal radial (Fig. 2). Description of the anatomical features is then made under a reflected-light microscope using dark and bright fields. Ideally, chemical treatments should be avoided to prevent any problem with ^{14}C dating and because they can dissolve silica bodies, which can be a diagnostic feature. Identification is carried out by comparing the unknown charcoal fragment with wood or charcoal atlases and guidebooks (*e.g.* Détienne & Jacquet 1983, Scheel-Ybert & Gonçalves 2017), or using computer-aided identification tools (*e.g.* Wheeler 2011, Hubau *et al*. 2012, Bodin *et al*. 2019), wood thin sections (*e.g*. Hubau *et al*. 2012) or charcoal reference collections (Scheel-Ybert 2016). In most cases, the charring process has little impact on wood anatomy, leaving the main features recognizable and/or measurable during observation. Radial cracks (*e.g.* Théry-Parisot & Henry 2012) and vitrification (McParland *et al*. 2010) are the main structural modifications that may occur during charring. If these deformations are not too important (few cracks and incomplete vitrification), then charcoals can still be identified.

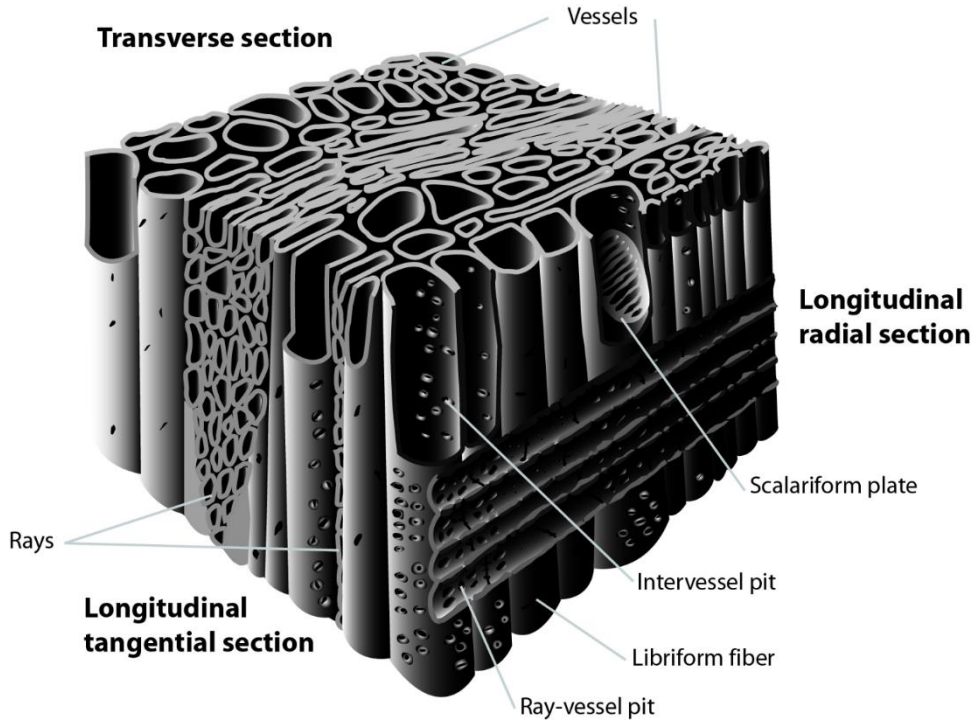


Figure 2. Charcoal fragment observed according to the three anatomical sections: transverse, longitudinal tangential and longitudinal radial (CAD: J. Morin-Rivat).

Of the numerous tropical tree species, many share similar wood anatomy. Most of the time, the identification of tropical charcoal is restricted to the family level only, as many families are anatomically homogeneous (*e.g.* Sapotaceae), but groups or types can sometimes be distinguished (*e.g.* within the large family Leguminosae). Identification at the genus level is possible when the family is anatomically heterogeneous or when it includes a single (tree) genus (*e.g.* Goupiaceae, Huaceae, Dichapetalaceae, Irvingiaceae). Recent studies have focused on means to facilitate identification in species-rich areas. In Africa, Hubau *et al*. (2012) elaborated a protocol to help identify and discriminate charcoal types from the Mayumbe forest. Höhn & Neumann (2018) also stressed the importance of naming charcoal types for interpretation.

6. Charcoals as chronological markers

Wood charcoal is commonly used as a chronological marker because it can be dated by the radiocarbon method. Nevertheless, the fragments to be dated should be chosen with care. To avoid taking into account the age of the old wood itself (Gavin 2001; Morin-Rivat *et al*. 2016), charcoals must come from twigs or from the most external growth-rings of larger fragments. Indeed, the ^{14}C age obtained from a charcoal does not correspond to the date of burning, but to the date on which the wood was formed from atmospheric carbon. Thus, if the dating comes from an inner growth-ring, it may be several decades, or even centuries older than the most external growth-ring. This can be avoided in temperate woods, where the growth-rings are easily remarkable, but it is more difficult with tropical woods were they are less visible (Tarelkin *et al*. 2016).

7. Conclusion

Anthracology has proved its reliability in helping to understand how today's ecosystems have become what they are. It is complementary to other bio-indicators used for palaeoenvironmental reconstruction, such as pollen and phytoliths (*e.g.* Robin *et al*. 2012) or to isotopic analyses (Scheel-

Ybert *et al*. 2003). Anthracology only gives an image of burnt vegetation, but it often allows a more precise local-scale reconstruction of past woody landscapes than other proxies, which is particularly valuable in species-rich areas such as the tropics. In Amazonia, hundreds of hectares of *terra preta* are enriched with charcoal (Glaser & Birk 2012). There is no doubt that in-depth anthracological studies of these anthropogenic soils will bring insight on their formation and on the societies that produced them.

8. Bibliography

Asouti E, Austin P (2005) Reconstructing woodland vegetation and its exploitation by past societies, based on the analysis and interpretation of archaeological wood charcoal macro-remains. Environmental Archaeology 10:1–18

Badal Garcia E (1992) L'anthracologie préhistorique: à propos de certains problèmes méthodologiques. Bulletin de la société botanique de France Actualités Botaniques 139:167–189

Beauclair M, Scheel-Ybert R, Bianchini GF, Buarque A (2009) Fire and ritual: bark hearths in South-American Tupiguarani mortuary rites. Journal of Archaeological Science 36:1409–1415

Bodin SC, Scheel-Ybert R, Beauchêne J, Molino J-F, Bremond L (2019) CharKey: An electronic identification key for wood charcoals of French Guiana. IAWA Journal 40:75–91

Chabal L, Fabre L, Terral JF, Théry-Parisot I (1999) L'anthracologie. In: La botanique. Errance, Paris, pp 43–104

de Lafontaine G, Payette S (2012) Long-term fire and forest history of subalpine balsam fir (*Abies balsamea*) and white spruce (*Picea glauca*) stands in eastern Canada inferred from soil charcoal analysis. The Holocene 22:191–201 . doi: 10.1177/0959683611414931

Détienne P, Jacquet P (1983) Atlas d'identification des bois de l'Amazonie et des régions voisines. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-Sur-Marne

Dotte-Sarout E (2017) Evidence of forest management and arboriculture from wood charcoal data: an anthracological case study from two New Caledonia Kanak pre-colonial sites. Vegetation History and Archaeobotany 26:195–211

Feiss T, Horen H, Brasseur B, Lenoir J, Buridant J, Decocq G (2017) Optimal sampling design and minimal effort for soil charcoal analyses considering the soil type and forest history. Vegetation History and Archaeobotany 26:627–637

Gavin DG (2001) Estimation of inbuilt age in radiocarbon ages of soil charcoal for fire history studies. Radiocarbon 43:27–44

Glaser B, Birk JJ (2012) State of the scientific knowledge on properties and genesis of Anthropogenic Dark Earths in Central Amazonia (terra preta de Índio). Geochimica et Cosmochimica Acta 82:39–51 . doi: 10.1016/j.gca.2010.11.029

Hart TB, Hart JA, Dechamps R, Fournier M, Ataholo M (1996) Changes in forest composition over the last 4000 years in the Ituri basin, Zaire. In: The biodiversity of African plants. Springer, pp 545–560

Höhn A, Neumann K (2018) Charcoal identification in a species-rich environment: The example of Dibamba, Cameroon. IAWA Journal 39:87–113 . doi: 10.1163/22941932-20170195

Hounslow MW, Chepstow-Lusty A (2002) Magnetic properties of charcoal rich deposits associated with a Roman bath-house, Butrint (Southern Albania). Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C 27:1333–1341 . doi: 10.1016/S1474-7065(02)00120-1

Hubau W, Van den Bulcke J, Kitin P, Mees F, Baert G, Verschuren D, Nsenga L, Van Acker J, Beeckman H (2013) Ancient charcoal as a natural archive for paleofire regime and vegetation change in the Mayumbe, Democratic Republic of the Congo. Quaternary Research 80:326–340

Hubau W, Van den Bulcke J, Kitin P, Mees F, Van Acker J, Beeckman H (2012) Charcoal identification in species-rich biomes: A protocol for Central Africa optimised for the Mayumbe forest. Review of Palaeobotany and Palynology 171:164–178

King F, Dotte-Sarout E (2018) Wood charcoal analysis in tropical rainforest: a pilot study identifying firewood used at toxic nut processing sites in northeast Queensland, Australia. Vegetation History and Archaeobotany 1–23

McParland LC, Collinson ME, Scott AC, Campbell G, Veal R (2010) Is vitrification in charcoal a result of high temperature burning of wood? Journal of Archaeological Science 37:2679–2687

Metcalfe CR, Chalk L (1950) Anatomy of the Dicotyledons. At The Clarendon Press, Oxford; London

Morin-Rivat J, Biwolé A, Gorel A-P, Vleminckx J, Gillet J-F, Bourland N, Hardy OJ, Smith AL, Daïnou K, Dedry L, Beeckman H, Doucet J-L (2016) High spatial resolution of late-Holocene human activities in the moist forests of central Africa using soil charcoal and charred botanical remains. The Holocene 26:1954–1967 . doi: 10.1177/0959683616646184

Power MJ, Marlon J, Ortiz N, Bartlein PJ, Harrison SP, Mayle FE, Ballouche A, Bradshaw RH, Carcaillet C, Cordova C (2008) Changes in fire regimes since the Last Glacial Maximum: an assessment based on a global synthesis and analysis of charcoal data. Climate dynamics 30:887–907

Robin V, Rickert B-H, Nadeau M-J, Nelle O (2012) Assessing Holocene vegetation and fire history by a multiproxy approach: the case of Stodthagen Forest (Northern Germany). The Holocene 22:337–346

Scheel-Ybert R (2001) Man and vegetation in southeastern Brazil during the late Holocene. Journal of Archaeological Science 28:471–480

Scheel-Ybert R (2002) Evaluation of sample reliability in extant and fossil assemblages. Bar International Series 1063:9–16

Scheel-Ybert R (2016) Charcoal collections of the world. IAWA Journal 37:489–505

Scheel-Ybert R, Beauclair M, Buarque A (2014) The forest people: landscape and firewood use in the Araruama region, southeastern Brazil, during the late Holocene. Vegetation History and Archaeobotany 23:97–111 . doi: 10.1007/s00334-013-0397-z

Scheel-Ybert R, Gonçalves TAP (2017) Primeiro Atlas Antracológico de Espécies Brasileiras/First Anthracological Atlas of Brazilian Species. Museu Nacional, Rio de Janeiro

Scheel-Ybert R, Gouveia SEM, Pessenda LCR, Aravena R, Coutinho LM, Boulet R (2003) Holocene palaeoenvironmental evolution in the São Paulo State (Brazil), based on anthracology and soil δ13C analysis. The Holocene 13:73–81 . doi: 10.1191/0959683603hl596rp

Tarelkin Y, Delvaux C, De Ridder M, El Berkani T, De Cannière C, Beeckman H (2016) Growth-ring distinctness and boundary anatomy variability in tropical trees. IAWA Journal 37:275–S7

Théry-Parisot I, Henry A (2012) Seasoned or green? Radial cracks analysis as a method for identifying the use of green wood as fuel in archaeological charcoal. Journal of Archaeological Science 39:381–388

Touflan P, Talon B, Walsh K (2010) Soil charcoal analysis: a reliable tool for spatially precise studies of past forest dynamics: a case study in the French southern Alps. The Holocene 20:45–52 . doi: 10.1177/0959683609348900

Vernet JL (1973) Etude sur l'histoire de la végétation du sud-est de la France au Quaternaire, d'après les charbons de bois principalement. Université des sciences et techniques, Laboratoire de paléobotanique

Wheeler EA (2011) Inside wood–a web resource for hardwood anatomy. IAWA Journal 32:199–211

Chapitre III. CharKey : une clé d'identification électronique pour les charbons de bois de Guyane française

L'anthracologie étant une discipline pionnière en Guyane française, l'identification des charbons de bois s'y avère très difficile. Ceci est vrai pour toutes les zones à forte diversité végétale ligneuse puisque bien souvent, l'anatomie des bois est très homogène, en particulier au sein d'une même famille. Cet article présente l'élaboration d'une clé d'identification spécialement adaptée aux charbons de bois de Guyane française. Seuls les caractères anatomiques pertinents pour l'identification des charbons ont été retenus, afin de faciliter et d'optimiser le processus d'identification. La clé consiste en une base de données établie sous MS-Excel™ contenant en lignes les taxons décrits et en colonnes les descripteurs anatomiques, importée en format .csv dans le logiciel libre Xper² (Ung *et al*. 2010), qui fournit l'interface graphique. Les définitions des caractères anatomiques et les photos de charbons prises au microscope électronique à balayage qui les illustrent ont été directement insérées via l'interface du logiciel. La mise en place de la clé s'appuie essentiellement sur les descriptions anatomiques du manuel d'identification des bois de Guyane française par Pierre Détienne, Paulette Jacquet et Alain Mariaux (1982). Les critères anatomiques ont été mis en conformité avec la liste des caractéristiques microscopiques pour l'identification des bois de feuillus de l'IAWA[6] (Wheeler *et al.* 1989), la référence mondiale. Les descriptions anatomiques présentes dans la clé ne concernent que des espèces présentes en Guyane française, autochtones pour la très grande majorité et quelques rares espèces introduites ou cultivées, selon la mise à jour (non publiée) de la liste des espèces d'arbres de la Guyane française par Molino *et al.* (2009).

[6] IAWA : International Association of Wood Anatomists

CharKey: An electronic identification key for wood charcoals of French Guiana

Stéphanie C. Bodin[1], Rita Scheel-Ybert[2], Jacques Beauchêne[3], Jean-François Molino[4], and Laurent Bremond[1,5]

[1]ISEM, Université Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

[2]Programa de Pós-Graduação em Arqueologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brazil

[3]CIRAD, UMR ECOFOG, F-97387, Kourou, Guyane, France

[4]AMAP, IRD, CIRAD, CNRS, INRA, Université Montpellier, Montpellier, France

[5]École Pratique des Hautes Études, PSL Research University, Paris, France

Article publié dans *IAWA Journal*

Citation :

Bodin SC, Scheel-Ybert R, Beauchêne J, Molino J-F, Bremond L (2019) CharKey: An electronic identification key for wood charcoals of French Guiana. IAWA J 40:75–91. DOI 10.1163/22941932-40190227

1. Abstract

Tropical tree floras are highly diverse and many genera and species share similar anatomical patterns, making the identification of tropical wood charcoal very difficult. Appropriate tools to characterize charcoal anatomy are thus needed to facilitate and improve identification in such species-rich areas.

This paper presents the first computer-aided identification key designed for charcoals from French Guiana, based on the wood anatomy of 507 species belonging to 274 genera and 71 families, which covers respectively 28%, 67% and 86% of the tree species, genera and families currently listed in this part of Amazonia. Species of the same genus are recorded together except those described under a synonym genus in Détienne *et al*. (1982) that were kept separately. As a result, the key contains 289 'items' and mostly aims to identify charcoals at the genus level. It records 26 anatomical features leading to 112 feature states, almost all of which are illustrated by SEM photographs of charcoal. The descriptions were mostly taken from Détienne *et al*.'s guidebook on tropical woods of French Guiana (1982) and follow the IAWA list of microscopic features for hardwood identification (Wheeler *et al*. 1989). Some adjustments were made to a few features and those that are unrelated to charcoal identification were excluded. The whole tool, named CharKey, contains the key itself and the associated database including photographs. It can be downloaded on Figshare at https://figshare.com/s/d7d40060b53d2ad60389 (doi: 10.6084/m9.figshare.6396005). CharKey is accessible using the free software Xper², specifically conceived for taxonomic description and computer aided-identification.

Keywords: Charcoal anatomy, anthracology, Xper², tropical flora, computer-aided identification.

2. Introduction

Anthracology, the science dedicated to the study of carbonized wood, is a powerful method to reconstruct past vegetation (*e.g.* Heinz & Thiébault 1998; Talon *et al*. 1998; Scheel-Ybert *et al*. 2003; Touflan *et al*. 2010) or to infer past fire-related human activities (*e.g.* Bal *et al*. 2010; Morin-Rivat *et al*. 2014; Scheel-Ybert *et al*. 2014). As such, anthracology plays a major role in paleoecological and archeological studies. It is mostly based on the identification of wood charcoal found in natural sediments or in archeological contexts. Although anthracology has been widely used in temperate regions since the 1970s, studies in tropical areas are more recent and far less numerous (for a review see Scheel-Ybert & Gonçalves 2017). As a result, descriptions of charcoal anatomy as well as studies aiming to improve identification in areas of extreme diversity are still scarce (*e.g.* Hubau *et al*. 2012; Hubau *et al*. 2013; Scheel-Ybert & Gonçalves 2017; Höhn & Neumann 2018). In tropical South America, anthracological studies have mostly been conducted in Brazil by Rita Scheel-Ybert since the late 1990s while other parts of Amazonia, including the Guiana Shield where endemism is present, remain poorly studied. To our knowledge, no anthracological studies have been conducted in the Guianas since the pioneer work of Christophe Tardy in French Guiana twenty years ago. Hence, there is a need to improve charcoal identification in this species-rich area.

Since most of the anatomical characteristics of wood are preserved after carbonization and most can be used for charcoal identification, Neotropical anthracologists usually rely on wood anatomy atlases (Détienne & Jacquet 1983) or identification guidebooks (Dechamps 1979, 1980, 1985). But because of the high species diversity of tropical tree flora, and the similarity of anatomical patterns among species of the same genus and even among genera of the same family, computer-aided keys are undoubtedly much more efficient than atlases. In this sense, the InsideWood online database (2004- onwards; Wheeler 2011), which contains over 1,600 anatomical descriptions and images of taxa occurring in tropical South America, is an important identification tool for neotropical anthracologists. However, despite its usefulness for anthracology, InsideWood includes several features that are difficult to

observe or absent from charcoal. Some microscopic features become less visible (*e.g.* vestured and bordered pits, tanniferous tubes or the number of bars in scalariform perforation plates) because of carbonization or taphonomy (Hubau *et al*. 2012); macroscopic, mechanical and organoleptic characteristics can no longer be perceived and measurements of quantitative features may substantially differ from those made in wood. In addition to these issues, InsideWood uses the broadly defined geographic features of the IAWA Hardwood list, *e.g.* Feature 186, Tropical South America, which includes many species not present everywhere within tropical South America. Checking which species actually occur in a given area and sorting relevant features when identifying an unknown sample can make the identification process very time consuming. As such, when research is conducted in targeted geographical areas, local keys that focus only on the features that are useful for anthracology can simplify and speed up the identification process.

Ideally, charcoal identification keys should be directly generated from anthracological atlases and collections rather than from descriptions of wood, but describing and databasing all the taxa included in such collections is extremely time consuming (Dotte-Sarout 2011). As a matter of fact, the first neotropical anthracological atlas was only published recently (Scheel-Ybert & Gonçalves 2017). Along with – and based on – such fundamental works, computer-aided identification keys dedicated to charcoal will help improve anthracological studies.

Here we present the first computer-aided identification key dedicated to wood charcoal in French Guiana. It is based on anatomical descriptions of 507 species recorded under 274 genera and covering 71 families, representing respectively 28%, 67% and 86% of the tree species, genera and families currently listed in this region (Molino *et al*. 2009; Molino *et al*. unpublished data). The selected features mostly follow the IAWA list of microscopic features for hardwood identification (Wheeler *et al*. 1989) and nearly all are illustrated with photographs of charcoal using a SEM at the Electron and Analytical Microscopy Platform, University of Montpellier (France).

3. Construction of the identification

3.1 Source data

The key is primarily based on anatomical features described in the guidebook on Guianan woods by Détienne *et al*. (1982). When the species descriptions in the guidebook were incomplete, the missing information was taken from the more general atlas on Amazonian woods by Détienne & Jacquet (1983) and from the InsideWood online database (2004-onwards; Wheeler 2011). Lastly, unknown information symbolized in InsideWood by a question mark was provided by two different charcoal reference collections: a large one from Brazil, assembled by Rita Scheel-Ybert and a more restricted Guianan collection first assembled by Christophe Tardy. Both belong to the largest wood charcoal collection of the world (Scheel-Ybert 2016), located at the Institut des Sciences de l'Evolution (Montpellier, France). The Guianan collection is now being enriched with new species, notably by charring wood samples provided by the Wood Sciences Laboratory of UMR ECOFOG (Kourou, French Guiana).

3.2 Key format

The key is first built as a matrix with species/genera in horizontal rows and anatomical features in columns. Since most wood anatomical characters are preserved during carbonization, the majority of IAWA features were included in the key. Nevertheless, some features were set aside or refined depending on their relevance for charcoal identification (see Charcoal anatomical features section). Eighty percent of the features are illustrated by SEM photographs: most are of charcoals from the Guianan collection and the remaining photos show either specimens from the Brazilian collection or

are archeological material. In this first version of the key, we aimed to illustrate the maximum possible number of features, and nearly all are illustrated by at least one photo. More will be added in the next version for better representativeness of the taxa described.

The whole tool, named CharKey, contains the key itself and the related database, including the photographs. It was designed and must be accessed with Xper², a free software specifically conceived for taxonomic description and computer-aided identification (Ung *et al*. 2010). Several versions of Xper² (Windows, Linux, MacOS) are available at

http://www.infosyslab.fr/?q=en/resources/software/xper2.

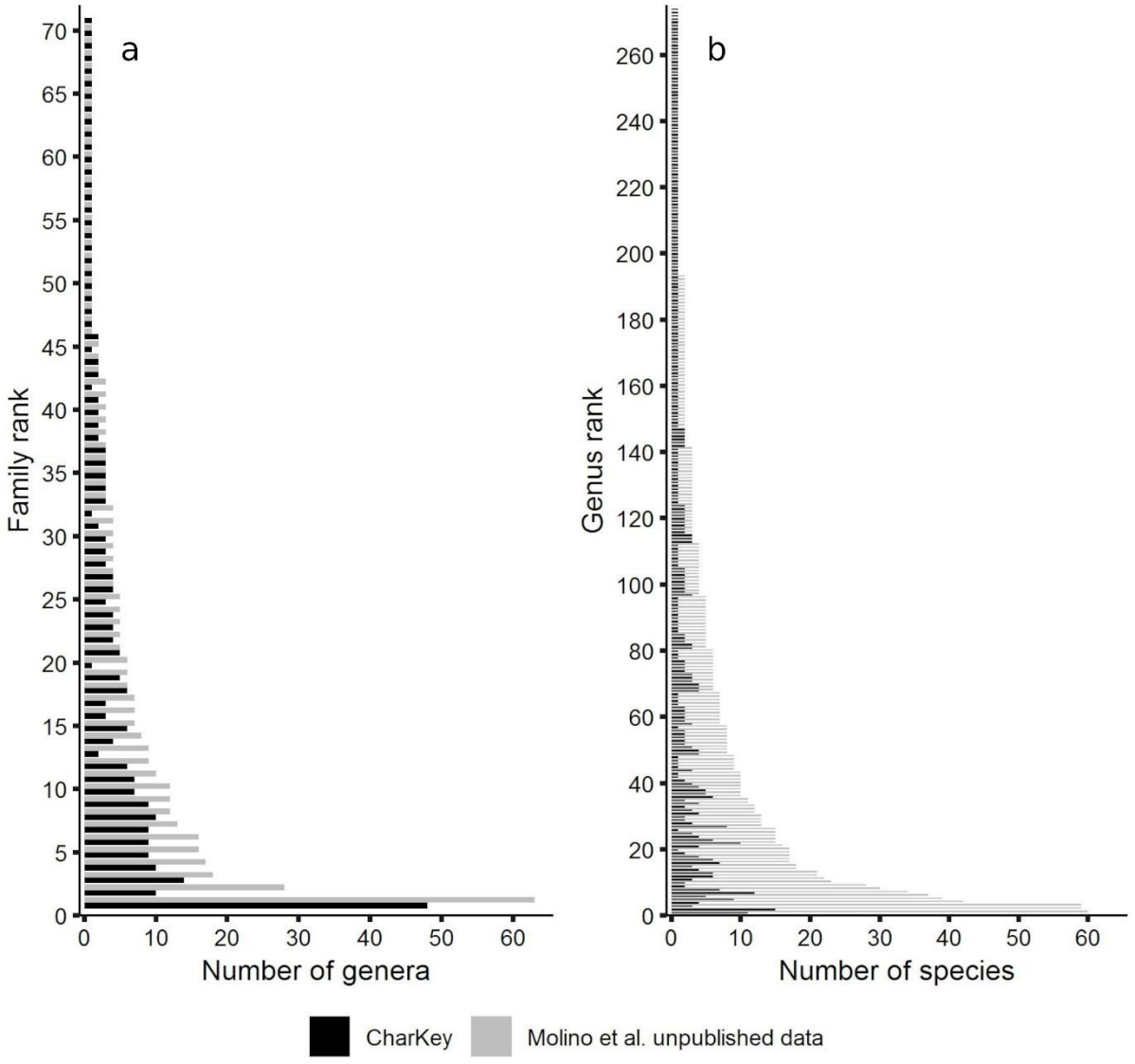


Figure 1. – a: Number of genera per family in CharKey compared with the updated checklist of Molino *et al*. (unpublished data). Menispermaceae (rank 71) are not in the checklist because they do not reach a dbh ≥ 10 cm. – b: The genera absent from the checklist, corresponding to ranks 271 to 274, are *Artocarpus*, *Gmelina* (both introduced), *Abuta* and *Machaerium* (lianas with a dbh < 10 cm). The detailed lists of genera and species with their ranking can be found in the Supplementary Material.

3.3 Taxonomic spectrum

The list of species included in CharKey is presented in Supplementary Material. In addition to those described in Détienne *et al*. (1982), this list includes 37 species described only in Détienne & Jacquet

(1983) which are amongst the 1,700 native tree species of French Guiana (Molino *et al*. 2009). Furthermore, we have also added 8 species included in our reference collection which were not described in the references cited. The classification of families follows the Angiosperm Phylogeny Group (2016); that of Leguminosae (Fabaceae) follows that of the Legume Phylogeny Working Group (LPWG 2017). The genera and species taxonomy and nomenclature was updated to match the most recent accepted revisions of families and genera (Molino *et al*. 2009). The key contains no double entries under different synonyms. Species described in Détienne et al. (1982) that are not present in French Guiana (either native or introduced) were left out. Among the 507 species included in CharKey, about 2% are endemic to French Guiana and 16% are endemic to the Guiana Shield, which includes the Guianas (Guyana, French Guiana and Suriname) and adjacent parts of Venezuela, Brazil and Colombia.

The number of genera per family described in CharKey compared with what is currently known in French Guiana (Molino *et al*. unpublished data) is given by Figure 1a. The Leguminosae family has the highest number of genera (63) of which 48 are described in CharKey. In contrast, 25 of the 71 families are represented by a single genus. Figure 1b gives the number of species per genus: 29% of the genera in French Guiana are represented by a single species (Molino *et al*. unpublished data) and the average is about 6 species per genus. The richest genera (> 50 species) are *Pouteria*, Sapotaceae (60 species), *Inga,* Leguminosae (59 species) and *Eugenia*, Myrtaceae (59 species).

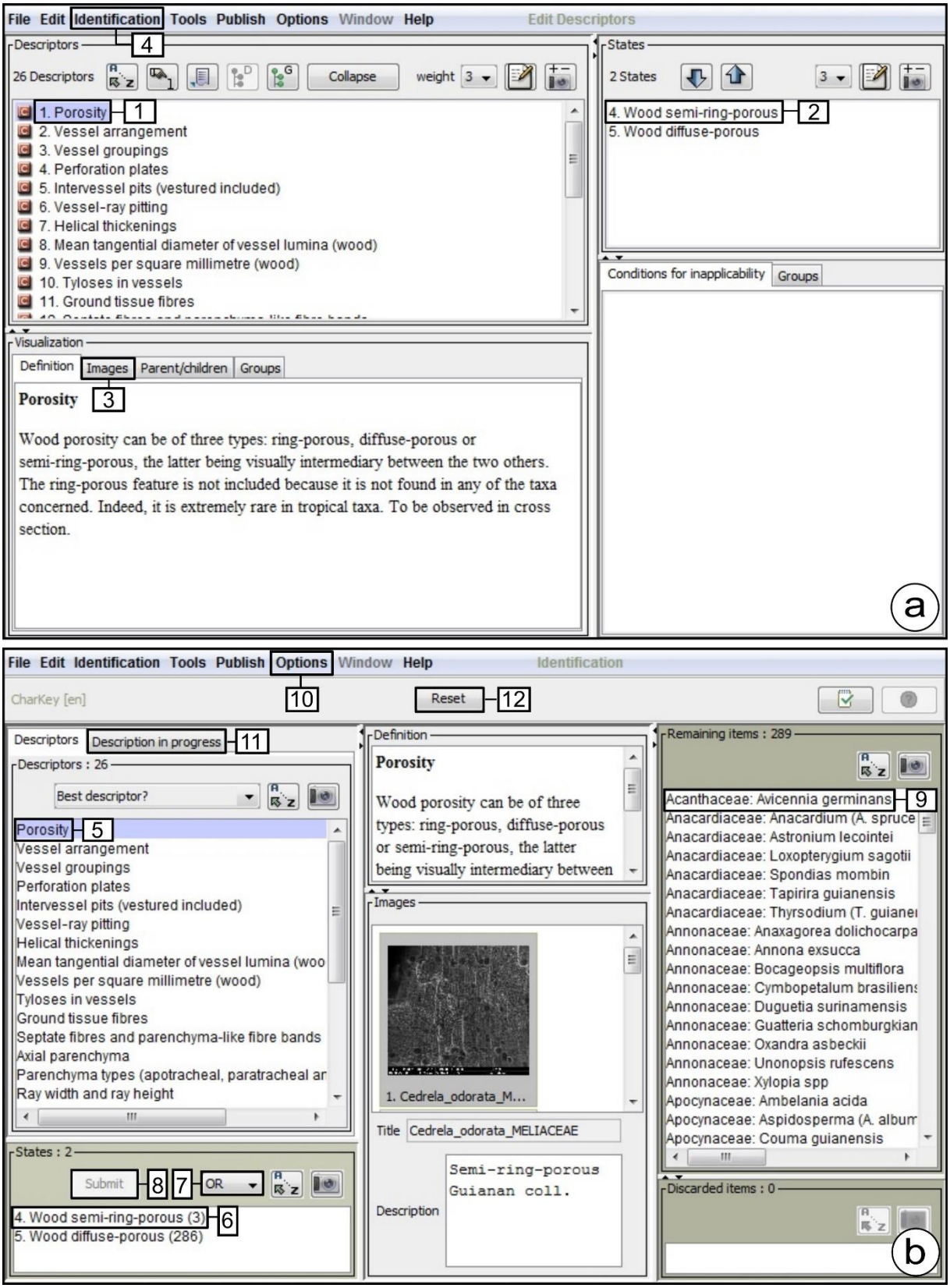


Figure 2. – a: Appearance of CharKey under Xper² when launched. When the user clicks on a descriptor (1) its states appear in the top right window and its definition in the bottom left window. The pictures illustrating each state can be seen by clicking on one of them (2), then on the "Image" tab (3). To start the identification process, click on "identification" in the tool bar at the top of the screen (4). – b: Identification window. To start the process, select a descriptor (5) and at least one state (6). Note that

the logical operator can be chosen (7). When the user clicks on “submit” (8), the list of taxa corresponding to the selected features appears in the top right window. Click on one of them (9) to see the list of species in each genus present in French Guiana. Throughout the process, the mismatch threshold can be changed in the options (10) and the selected features can be seen and removed one by one by clicking on the “Description in progress” tab (11). The current search can be closed and a new identification started by pressing the “Reset” button (12).

3.4 Charcoal anatomical features

A total of 26 anatomical features (referred to as “descriptors” in Xper²) are recorded in CharKey, leading to 112 feature states (hereafter “states”, like in Xper²). Most of the descriptors and their states were taken from the IAWA list of microscopic features for hardwood identification (Wheeler et al. 1989); some were left out or refined depending on the peculiarities of charcoal (Table 1).

3.5 Refined features

Charcoal has fewer diagnostic features than wood, which makes identification even harder. Therefore, when possible, the remaining observable features need to be made more specific in order to improve identification and to avoid long lists of taxa at the end of the identification process. In CharKey, three IAWA features were refined. Feature 97 (ray width 1 to 3 cells) was split into three states (97a, 97b and 97c) corresponding to different ray width: 1-seriate, 2-seriate or 3-seriate. If an unknown charcoal has mostly 2-seriate rays, this means all taxa that usually have 1- or 3-seriate rays can be excluded. If the unknown charcoal presents a combination of 1- to 3-seriate rays, then the different states can be simply selected together. In the same way, feature 98 (larger rays commonly 4- to 10-seriate) was split into states 98a and 98b, “larger rays commonly 4-seriate” and “larger rays commonly 5- to 10-seriate”. Finally, feature 7 (vessels in diagonal and/or radial pattern) was split into 7a and 7b, corresponding respectively to vessels in diagonal pattern and vessels in radial pattern.

Table 1. List of features included in CharKey. Features 7, 97 and 98 were refined to better target the identification results. The three supplementary features are the presence of helical thickenings in axial parenchyma (observed in Chrysobalanaceae), multiseriate rays with long uniseriate marginal rows and crystals in included phloem. – Note: IAWA features regarding crystals are simplified because their specific location is not usually mentioned in the literature.

IAWA code	Feature
	Porosity
4	Wood semi-ring-porous
5	Wood diffuse-porous
	Vessel arrangement
6	Vessels in tangential bands
7a	Vessels in diagonal pattern
7b	Vessels in radial pattern
8	Vessels in dendritic pattern
	Disseminated
	Vessel groupings

IAWA code	Feature
9	Vessels exclusively solitary (90% or more)
10	Vessels in radial multiples of 4 or more common
11	Vessel clusters common
	Solitary or not
	Perforation plates
13	Simple perforation plates
14	Scalariform perforation plates
19	Reticulate, foraminate, and/or other types of multiple perforation plates
	Intervessel pits (vestured included)
20	Intervessel pits scalariform
21	Intervessel pits opposite
22	Intervessel pits alternate
29	Vestured pits
	Vessel–ray pitting
30	Vessel–ray pits with distinct borders; similar to intervessel pits in size and shape throughout the ray cell
31	Vessel–ray pits with much reduced borders to apparently simple: pits rounded or angular
32	Vessel–ray pits with much reduced borders to apparently simple: pits horizontal (scalariform, gash-like) to vertical (palisade)
33	Vessel–ray pits of two distinct sizes or types in the same ray cell
34	Vessel–ray pits unilaterally compound and coarse (over 10 µm)
35	Vessel–ray pits restricted to marginal rows
	Helical thickenings
36	Helical thickenings in vessel elements present
	Helical thickenings in axial parenchyma present
	Unspecified or absent
	Mean tangential diameter of vessel lumina (wood)
40	≤ 50 µm
41	50–100 µm
42	100–200 µm

IAWA code	Feature
43	≥ 200 µm
45	Vessels of two distinct diameter classes, wood not ring-porous
	Vessels per square millimetre (wood)
46	≤ 5 vessels per square millimetre
47	5–20 vessels per square millimetre
48	20–40 vessels per square millimetre
49	40–100 vessels per square millimetre
50	≥ 100 vessels per square millimetre
	Tyloses in vessels
56	Tyloses common
	Rare or absent
	Ground tissue fibres
61	Fibres with simple to minutely bordered pits
62	Fibres with distinctly bordered pits
63	Fibre pits common in both radial and tangential walls
	Septate fibres and parenchyma-like fibre bands
65	Septate fibres present
66	Non-septate fibres present
67	Parenchyma-like fibre bands alternating with ordinary fibres
	Axial parenchyma
75	Axial parenchyma absent or extremely rare
	Present
	Parenchyma types (apotracheal, paratracheal and banded included)
76	Axial parenchyma diffuse
77	Axial parenchyma diffuse-in-aggregates
78	Axial parenchyma scanty paratracheal
79	Axial parenchyma vasicentric
81	Axial parenchyma lozenge-aliform
82	Axial parenchyma winged-aliform

IAWA code	Feature
83	Axial parenchyma confluent
84	Axial parenchyma unilateral paratracheal
85	Axial parenchyma bands more than three cells wide
86	Axial parenchyma in narrow bands or lines up to three cells wide
87	Axial parenchyma reticulate
88	Axial parenchyma scalariform
89	Axial parenchyma in marginal or in seemingly marginal bands
	Ray width and ray height
96	Rays exclusively uniseriate
97a	Rays commonly 1-seriate
97b	Rays commonly 2-seriate
97c	Rays commonly 3-seriate
98a	Larger rays commonly 4-seriate
98b	Larger rays commonly 5- to 10-seriate
99	Larger rays commonly > 10-seriate
100	Rays with multiseriate portion(s) as wide as uniseriate portions
102	Ray height > 1 mm
103	Rays of two distinct sizes
	Multiseriate rays with long uniseriate marginal rows
	Present
	Unspecified or absent
	Rays: cellular composition
104	All ray cells procumbent
105	All ray cells upright and /or square
106	Body ray cells procumbent with one row of upright and/or square marginal cells
107	Body ray cells procumbent with mostly 2– 4 rows of upright and/or square marginal
108	Body ray cells procumbent with over 4 rows of upright and/or square marginal cells
109	Rays with procumbent, square and upright cells mixed throughout the ray
	Sheath cells and tile cells

IAWA code	Feature
110	Sheath cells
111	Tile cells
	Unspecified or absent
	Rays per millimetre (wood)
114	≤ 4/ mm
115	4–12/mm
116	≥ 12/mm
	Storied structure
118	All rays storied
119	Low rays storied, high rays non-storied
120	Axial parenchyma and/or vessel elements storied
121	Fibres storied
122	Rays and/or axial elements irregularly storied
	Unspecified or absent
	Oil and mucilage cells
124	Oil and/or mucilage cells associated with ray parenchyma
125	Oil and/or mucilage cells associated with axial parenchyma
126	Oil and/or mucilage cells present among fibres
	Unspecified or absent
	Intercellular canals
127	Axial canals in long tangential lines
128	Axial canals in short tangential lines
130	Radial canals
	Unspecified or absent
	Tubes / tubules
132	Laticifers or tanniniferous tubes
	Unspecified or absent
	Cambial variants
133	Included phloem, concentric

IAWA code	Feature
134	Included phloem, diffuse
	Unspecified or absent
	Crystals location
	Rays
	Parenchyma
	Fibres
	Included phloem
	Unspecified or absent
	Silica location
160	Silica bodies in ray cells
161	Silica bodies in axial parenchyma cells
162	Silica bodies in fibres
	Unspecified or absent

3.6 Additional features

A feature related to the appearance of the ray, as seen in tangential section, was added on the basis of the photographs in Détienne & Jacquet (1983) to help discriminate between taxa: the presence of multiseriate rays with long uniseriate marginal rows. It includes heterogeneous and homogeneous rays and partly corresponds to the "heterogeneous type I" of Kribs (1935). Another supplementary feature is the presence of helical thickenings in the axial parenchyma, which were described in several genera of the Chrysobalanaceae (Ter Welle 1975; Détienne *et al*. 1982). In the same way, the presence of crystals in the included phloem of some species (*Antonia ovata*, *Strychnos glabra* and *Mouriri* spp.) led us to add another state to the descriptor "crystal location".

3.7 Non-relevant features

Features that are not useful for charcoal identification were not included in the key. Some anatomical features usually visible in wood may be not visible in charcoal as a result of carbonization. This includes deposits in vessels and features concerning color, density or smell. This also includes features that require maceration of the wood such as mean vessel element length, mean fiber length and vitreous silica. We also excluded features that are usually hard to see (vascular tracheids and the exact location of helical thickenings in vessels) or hard to count (the number of cells per parenchyma strand and the number of bars in scalariform perforation plates) in charcoal, especially in archeological material. Finally, charcoal shrinkage during carbonization can alter the outline of the vessel and the shape of alternate pits, so we did not include these features in CharKey.

3.8 Features to be added in future versions

Some features were not included in the present version because information was lacking for many species, but will be included in future versions. These features are thickness of the fiber wall, the number of ray tiers per axial millimeter and the types of crystals (druses, raphids, etc.). Finally, the size of intervessel pits will be added using measurements made on pit aperture, because the pit chamber is usually not visible on charcoal, maybe as a result of carbonization as suggested by Gonçalves et al. (2012).

4. How to use the identification key

4.1 First view of CharKey through Xper²

When the key is opened, the list of 26 descriptors appears in the top left window (Fig. 2a) (the descriptor indexes are generated automatically by Xper² and are not linked with the IAWA code). When clicking on a descriptor (1), its states appear in the top right window and its definition in the bottom left window. (The state codes are those of IAWA). If the feature has poor diagnostic power, this is specified in the definition window. When clicking on a state (2), the corresponding definition appears in the bottom left window and the associated pictures can be seen by clicking on the "Images" tab (3). To start an identification, the user has to click on "Identification" in the tool bar (4).

4.2 Identification process

The descriptors appear on the left, just above their different states with the number of corresponding taxa (« items » in Xper²) in brackets (Fig. 2b). When clicking on a descriptor (5) or on a state (6), its definition and related images appear in the middle windows. To select several states, "ctrl" must be pressed. The user can choose the logical operator by clicking in the drop-down menu in the states window (7). We strongly advise to only use "OR" (default) or "AND" and to avoid using "NOT" because this could eliminate taxa by mistake. The genera recorded in CharKey contain specific variability: this means that, if a feature or a state is excluded during the identification process, it may exclude a genus including a matching species. For instance, if the user excludes feature state 32, then the genus *Lecythis* and all its species will be discarded, even those that do not present this feature state. The exclusion of features should only be used as a last step, to help discriminate the remaining items or when the absence is obvious (*e.g.* absence of included phloem). The user should also be careful not to exclude features such as radial canals or scalariform perforation plates which may be missing from small fragments. When the states are selected, the "Submit" button must be pressed (8) to refresh the list of corresponding items. The window on the right lists all the taxa included in the key: 274 genera plus species that were recorded independently of their genus because they were described under a synonym genus in Détienne *et al*. (1982) (see Supplementary Material for the revised nomenclature), giving 289 items. The user can see the list of species present in French Guiana for each genus by clicking on an item (9): the information will appear in the definition window, thereby allowing to assess the degree of uncertainty when identifying a genus. The habit and the relative abundance of the species described in CharKey are indicated in the Supplementary Material, giving a hint about which species are more likely to match the unknown sample. The discarded ones will appear in the bottom right window. When the selected states are common, the list of remaining taxa may be long. In these cases, the only way to move forward in the identification process is to switch to atlases and reference collections, which are irreplaceable resources. If the results do not match the sample observed, the number of permitted mismatches can be modified by clicking on "Options" (10), then "Identification" and "Mismatch threshold". The selected states can be seen and removed one by one throughout the identification process by clicking on the "Description in progress" tab (11). Finally, the "Reset" button (12) allows to clear all windows and start a new identification.

4.3 Qualitative features and discriminant power

To avoid misidentification, tyloses, silica and crystals should only be considered as diagnostic features when they are very abundant. In some woods, helical thickenings can also be observed even though previous descriptions fail to mention them. For example, Scheel-Ybert & Gonçalves (2017) describe the presence of helical thickenings in *Tapirira* (Anacardiaceae), whereas this feature is not mentioned in this genus by Détienne *et al*. (1982) or by Détienne & Jacquet (1983). The presence or absence of helical thickenings is a very useful diagnostic feature when identifying wood of temperate species; however, their relevance to tropical wood identification may be subject to debate (Baas 1973; Ter Welle 1975). For now, these features should only be considered as supporting information and consequently should not be given undue importance at the beginning of the identification process.

4.4 Quantitative features and charcoal shrinkage

Some quantitative features have to be considered with care because charring causes shrinkage, especially in the tangential direction due to the anisotropic behavior of charcoal (McGinnes Jr *et al*. 1971; Beall *et al*. 1974; Prior & Gasson 1993). The impact of charring is particularly clear in the tangential diameter of vessel lumina, which is significantly reduced (Prior & Gasson 1993; Gonçalves *et al*. 2012), especially in grouped vessels (Prior & Gasson 1993). Although these studies found no statistical evidence for an effect of carbonization, either in the number of vessels per square millimeter, or in the number of rays per millimeter, such an effect cannot be excluded. It should therefore be kept in mind that a measurement made on charcoal can fall into one of the lower or higher categories when selecting states of the three quantitative features “tangential diameter of vessel lumina”, “vessels per square millimeter” and “rays per millimeter”, which were measured on wood.

4.5 Expected outcome of the identification

Anatomical descriptions were mostly recorded in CharKey at the genus level, because identification at the species level is rare, especially in the tropics. At the same time, some families are anatomically homogeneous, which means it is very difficult to even distinguish between genera based on wood anatomy. The level at which identification is possible has therefore to be taken into consideration. Like in Détienne *et al.* (1982), the descriptions of genera known in French Guiana are recorded separately in the key. However, it should be kept in mind that it may be risky to try to identify a specimen to the genus level if it belongs to one of the following families or subfamilies: Anacardiaceae/Burseraceae *pro parte*, Annonaceae, Bombacoideae *pro parte*, Chrysobalanaceae, Combretaceae, Humiriaceae, Lauraceae, Lecythidaceae *pro parte*, Leguminosae *pro parte*, Melastomataceae *pro parte*, Moraceae *pro parte*, Myrtaceae and Sapotaceae. The user can check which feature could help to distinguish a genus by selecting all the items proposed as results, by right-clicking and selecting “comparison”. This opens a window in which the discriminant features appear in blue. It is up to the user to decide whether the proposed features are really discriminant or not. For example, it may be not advisable to distinguish one genus from another on the basis of the “presence of tyloses”, as explained in the “Qualitative features and discriminant power” section above. Nevertheless, identification at the species level is sometimes possible, for example, when a family is represented by a single species (*e.g. Goupia glabra*, Goupiaceae or *Hernandia guianensis*, Hernandiaceae) or when a species within a genus is distinct from the others (*e.g. Eugenia patrisii*, Myrtaceae).

5. Application of the identification key

CharKey aims to make the identification process faster and easier for charcoal found in French Guiana. As its database is local, the outputs proposed by the key will only contain taxa that are actually present in French Guiana, whereas InsideWood gives outputs for the whole of “tropical South America”. The

list of taxa covering this area includes very many species that are not present in French Guiana, which consequently requires the user to check their geographical distribution. This can be a quite laborious process, especially if the unknown sample belongs to a huge anatomically homogeneous family like the Leguminosae. As an illustration, we took a charcoal from the Guianan reference collection belonging to this family: *Recordoxylon speciosum* (Fig. 3) and compared the outputs given by InsideWood and CharKey. The features used in the search with InsideWood are 13p 22p 29p 30p 40a 49a 50a 75a 80p 83p 97p 104p 186p and those used with CharKey are, in order: “Vessel arrangement: Diffuse”; “Vessel groupings: Solitary or not”; “Axial parenchyma: Present”; “Parenchyma types: 81 OR 82 OR 83”; “Rays: cellular composition: 104”; “Vessel-ray pitting: 30”; “Intervessel pits: 22 AND 29”; “Ray width and ray height: 97b”; “Multiseriate rays with long uniseriate marginal rows: Present”. With InsideWood, *Recordoxylon speciosum* appears in the search results among 93 descriptions covering 50 genera (accessed on August 29, 2018). Among these, there are 56 descriptions of species not present in French Guiana. With CharKey, it appears in a more restricted list of 10 items covering 9 genera. States 97b and “Multiseriate rays with long uniseriate marginal rows: Present” each make it possible to discard 14 items, thereby revealing their usefulness in the efficiency of the key. By focusing only on local species, the key allows the user to directly compare results with a reference collection and atlases without sorting them according to species distribution.

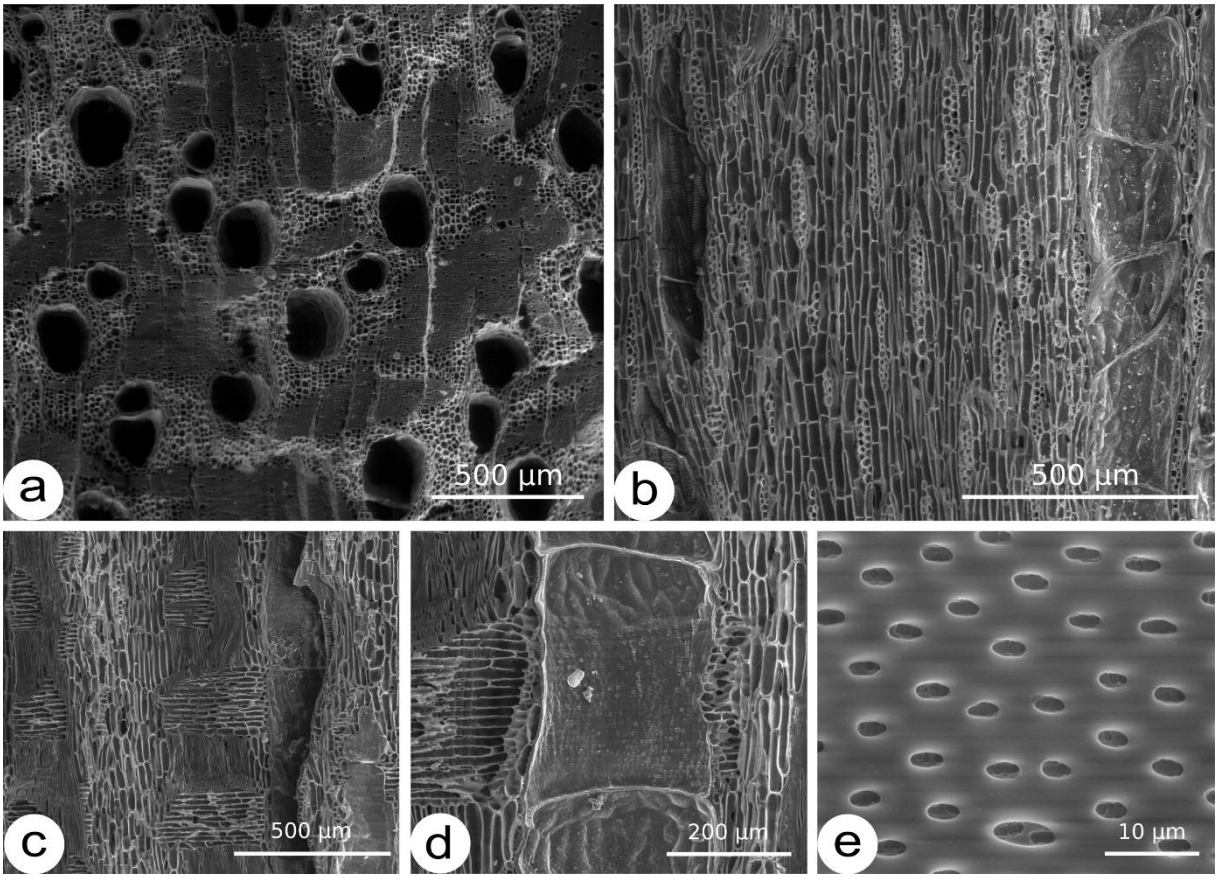


Figure 3. Transverse (a), tangential longitudinal (b, e) and radial longitudinal (c, d) sections of *Recordoxylon speciosum* (Caesalpinioideae). – a: Parenchyma mostly aliform and confluent. – b: 2-seriate rays, some of which have uniseriate marginal portions (arrows). – c: Homogeneous rays. – d: Vessel-ray pits similar to intervessel pits in shape and size. – e: Intervessel pits vestured.

Nevertheless, even if the unknown sample is present in French Guiana, we still recommend comparing the results with InsideWood, especially with taxa for which identification is problematic. If the outputs are different, a misidentification will be avoided. This could be the case if the sample to be identified is not yet described in this version of CharKey. For instance, the Bixaceae family is absent in this version. We compared the results in CharKey and in InsideWood using the example of *Bixa orellana*, a cultivated

species introduced in French Guiana (Fig. 4). The 32 results given by InsideWood (search criteria 9a 13p 22p 30p 40a 43a 46a 76p 77p 97p 104a 105a 118p 186p with 1 allowable mismatch) include *Bixa orellana* (accessed on August 29, 2018) whereas CharKey cannot give correct results. Depending on the order in which the search criteria were selected, the search will end either by a list that obviously does not include the species to be identified or by no results at all. For instance, if the first three search criteria are (in order): "Vessel arrangement: Diffuse"; "Vessel groupings: Solitary or not" and "Storied structure: 119 AND 120", the key will propose five items belonging to Malvaceae. After comparison with a reference collection or atlases, the user will see that these species do not match the "unknown" sample. That is why, in the case of doubt, using another identification tool like InsideWood to compare results is highly recommended. For now, 12 Guianan woody families have no representatives in CharKey and about 30% of the species described in it have no anatomical description in InsideWood or are only represented by pictures. Both identification tools will be further enriched with descriptions of more Guianan wood.

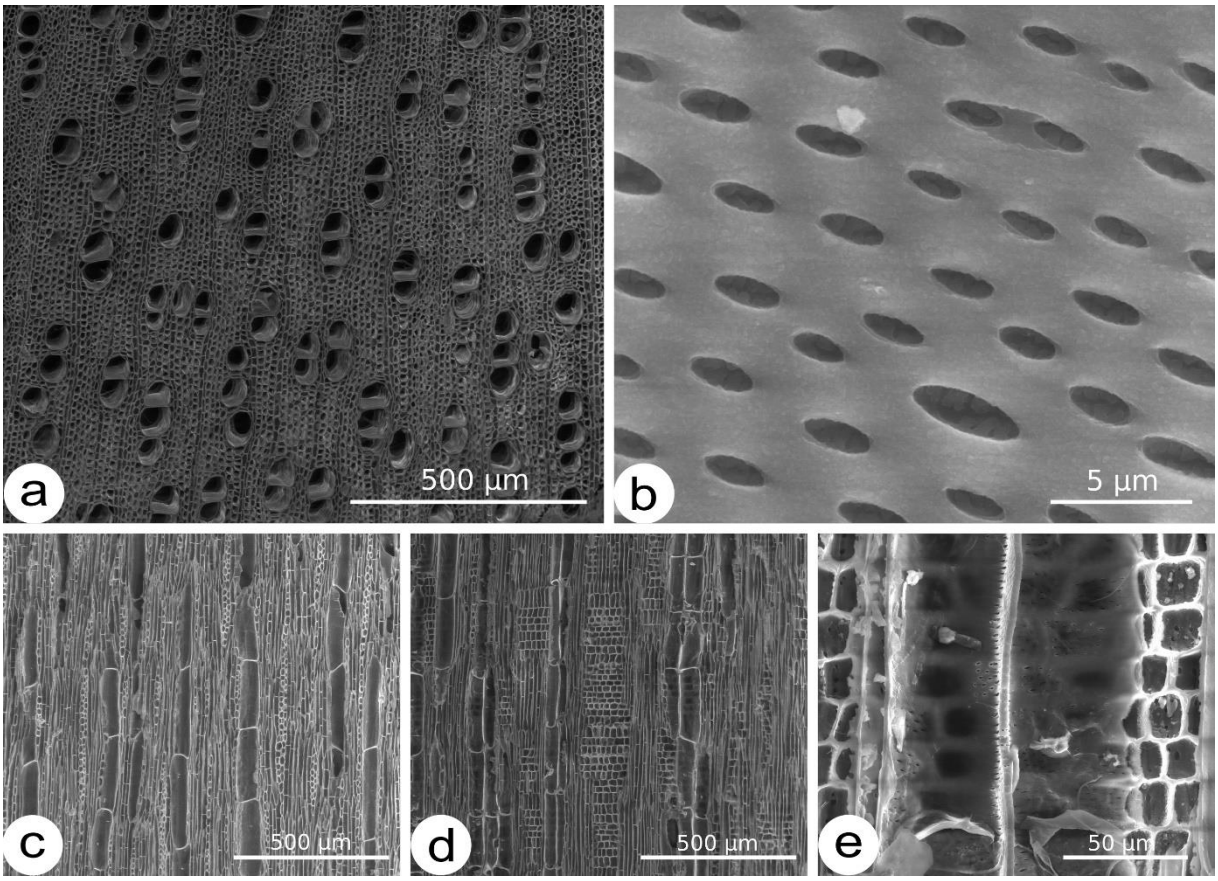


Figure 4. Transverse (a), tangential longitudinal (b, c) and radial longitudinal (d, e) sections of *Bixa orellana* (Bixaceae). – a: Parenchyma diffuse-in-aggregates. – b: Intervessel pits vestured. – c: 2-seriate rays with low rays and parenchyma storied. – d: Heterogeneous rays. – e: Vessel-ray pits similar to intervessel pits in shape and size.

6. Conclusion

CharKey is the first step in the making of a larger identification key for Guianan wood charcoals. Its purpose is to make identifications faster and easier. It cannot – and is not intended to – replace atlases and reference collections. CharKey is a complementary tool to be used as a first step in the identification process, as it guides users through the reference species under consideration. Knowing the diversity of the Guianan woody flora, this key will save time. Although it is not exhaustive, CharKey already covers the majority of woody families known in French Guiana. It will be further improved with

the addition of new native species along with introduced and cultivated species. More anatomical features will also be added or refined to improve charcoal identification. This will be possible through the study of quantitative features on charcoal specimens from the reference collection as already carried out by Scheel-Ybert & Gonçalves (2017) with Brazilian species. Lastly, new photographs will be included to illustrate species present in CharKey as well as the anatomical diversity that can be found at genus – and even at species – level.

7. Acknowledgements

CharKey is a case study of the LongTIme project. We acknowledge an *Investissement d'Avenir* grant from the *Agence Nationale de la Recherche* (CEBA: ANR-10-LABX-25-01). We thank Julien Engel for his advice on the use of Xper², Isabel Figueiral for useful feedback on previous versions of the manuscript and during the elaboration of the key, Patrick Langbour for his help on anatomical issues, Antoine Affouard for rapidly resizing photographs with no loss in quality and Christophe Tardy for enthusiastic comments on the key project.

8. References

APG. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Bot. J. Linn. Soc. 181: 1–20. https://doi.org/10.1111/boj.12385.

Baas P. 1973. The wood anatomical range in Ilex (Aquifoliaceae). Blumea 21: 193–258.

Bal M-C, Rendu C, Ruas M-P, Campmajo P. 2010. Paleosol charcoal: Reconstructing vegetation history in relation to agro-pastoral activities since the Neolithic. A case study in the Eastern French Pyrenees. J. Archaeol. Sci. 37: 1785–1797. http://dx.doi.org/10.1016/j.jas.2010.01.035.

Beall FC, Blankenhorn PR, Moore GR. 1974. Carbonized wood-physical properties and use as an SEM preparation. Wood Sci. 6: 212–19.

Dechamps R. 1979. Étude anatomique de bois d'Amérique du Sud. Volume I. Acanthaceae à Lecythidaceae. Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren.

Dechamps R. 1980. Étude anatomique de bois d'Amérique du Sud. Volume II. Leguminosae. Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren.

Dechamps R. 1985. Étude anatomique de bois d'Amérique du Sud. Volume III. Linaceae à Zygophyllaceae. Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren.

Détienne P, Jacquet P. 1983. Atlas d'identification des bois de l'Amazonie et des régions voisines. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-Sur-Marne.

Détienne P, Jacquet P, Mariaux A. 1982. Manuel d'identification des bois tropicaux. Tome 3: Guyane française. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-Sur-Marne.

Dotte-Sarout E. 2011. Evaluating methods and results for the application of anthracology to high diversity and high endemism environments: Case study in the Tiwaka Valley, north-eastern Grande Terre of New Caledonia. SAGVNTVM Extra 11: 41–42.

Gonçalves TAP, Marcati CR, Scheel-Ybert R. 2012. The effect of carbonization on wood structure of Dalbergia violacea, Stryphnodendron polyphyllum, Tapirira guianensis, Vochysia tucanorum, and Pouteria torta from the Brazilian cerrado. IAWA J. 33: 73–90. DOI: 10.1163/22941932-90000081.

Heinz C, Thiébault S. 1998. Characterization and Palaeoecological Significance of Archaeological Charcoal Assemblages during Late and Post-Glacial Phases in Southern France. Quat. Res. 50: 56–68. doi: 0033-5894/98.

Höhn A, Neumann K. 2018. Charcoal identification in a species-rich environment: The example of Dibamba, Cameroon. IAWA J. 39: 87–113. DOI 10.1163/22941932-20170195.

Hubau W, Bulcke JV den, Kitin P, Brabant L, Acker JV, Beeckman H. 2013. Complementary Imaging Techniques for Charcoal Examination and Identification. IAWA J. 34: 147–168. DOI 10.1163/22941932-00000013.

Hubau W, Van den Bulcke J, Kitin P, Mees F, Van Acker J, Beeckman H. 2012. Charcoal identification in species-rich biomes: A protocol for Central Africa optimised for the Mayumbe forest. Rev. Palaeobot. Palynol. 171: 164–178. doi: 10.1016/j.revpalbo.2011.11.002.

InsideWood. 2004-onwards. Published on the Internet. http://insidewood.lib.ncsu.edu/search [accessed in 2018].

Kribs DA. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. Bot. Gaz. 96: 547–557. https://doi.org/10.1086/334500.

LPWG. 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. Taxon 66: 44–77. https://doi.org/10.12705/661.3.

McGinnes Jr EA, Kandeel SA, Szopa PS. 1971. Some Structural Changes Observed in the Transformation of Wood into Charcoal. Wood Fiber 3: 77–83.

Molino JF, Sabatier D, Prévost MF, Frame D, Gonzalez S, Bilot-Guérin V. 2009. Etablissement d'une liste des espèces d'arbres de la Guyane française. IRD Cayenne.

Morin-Rivat J, Fayolle A, Gillet J-F, Bourland N, Gourlet-Fleury S, Oslisly R, Bremond L, Bentaleb I, Beeckman H, Doucet J-L. 2014. New Evidence of Human Activities During the Holocene in the Lowland Forests of the Northern Congo Basin. Radiocarbon 56: 209–220. DOI: 10.2458/56.16485.

Prior J, Gasson P. 1993. Anatomical changes on charring six African hardwoods. IAWA J. 14: 77–86. DOI: 10.1163/22941932-90000579.

Scheel-Ybert R. 2016. Charcoal collections of the world. IAWA J. 37: 489–505. DOI: 10.1163/22941932-20160148.

Scheel-Ybert R, Beauclair M, Buarque A. 2014. The forest people: landscape and firewood use in the Araruama region, southeastern Brazil, during the late Holocene. Veg. Hist. Archaeobotany 23: 97–111. https://doi.org/10.1007/s00334-013-0397-z.

Scheel-Ybert R, Gonçalves TAP. 2017. Primeiro Atlas Antracológico de Espécies Brasileiras/First Anthracological Atlas of Brazilian Species. Museu Nacional, Rio de Janeiro.

Scheel-Ybert R, Gouveia SEM, Pessenda LCR, Aravena R, Coutinho LM, Boulet R. 2003. Holocene palaeoenvironmental evolution in the São Paulo State (Brazil), based on anthracology and soil δ13C analysis. The Holocene 13: 73–81. DOI: 10.1191/0959683603hl596rp.

Talon B, Carcaillet C, Thinon M. 1998. Études pédoanthracologiques des variations de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocene dans les alpes françaises. Géographie Phys. Quat. 52: 195. DOI: 10.7202/004875ar.

Ter Welle BJH. 1975. Spiral thickenings in the axial parenchyma of Chrysobalanaceae. Acta Bot. Neerlandica 24: 397–405. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1975.tb01030.x.

Touflan P, Talon B, Walsh K. 2010. Soil charcoal analysis: a reliable tool for spatially precise studies of past forest dynamics: a case study in the French southern Alps. The Holocene 20: 45–52. DOI: 10.1177/0959683609348900.

Ung V, Dubus G, Zaragüeta-Bagils R, Vignes-Lebbe R. 2010. Xper2: introducing e-taxonomy. Bioinformatics 26: 703–704. DOI:10.1093/bioinformatics/btp715.

Wheeler EA. 2011. Inside wood–a web resource for hardwood anatomy. IAWA J. 32: 199–211. DOI: 10.1163/22941932-90000051.

Wheeler EA, Baas P, Gasson PE. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bull. 10. https://doi.org/10.1002/fedr.19901011106.

9. Supplementary material: list of taxa

List of taxa included in CharKey. A total of 503 of the 507 species are indigenous, 4 are introduced. Of the indigenous species 81 are endemic to the Guiana Shield including 8 that are endemic to French Guiana. Note: 17 species from the ancient nomenclature are actually duplicates because of synonymy.

(*): cultivated; (**): introduced Asian species.

(!): not a synonymy. It is the correct identification for all herbarium specimens from French Guiana formerly classified under the name in Détienne *et al*. (1982). The latter name is valid but not present in FG.

The 6 columns from left to right:

- Family and species names. Nomenclature in Détienne et al. (1982).
- Updated nomenclature.
- Indigenous taxa, yes or no.
- Endemic taxa, yes or no. – (GS) = Guiana Shield, (FG) = French Guiana.
- Habit and abundance.
- Reference collection numbers not described in the references cited.

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Acanthaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Avicennia germinans (L.) L.					
Anacardiaceae		Yes	No	Forest tree, rare	
Anacardium giganteum W.Hancock ex Engl.					
Anacardium occidentale L.		No (*)	No		
Anacardium spruceanum Benth. ex Engl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Astronium lecointei Ducke		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Loxopterygium sagotii Hook.f.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Spondias mombin L.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Tapirira guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, common	
Thyrsodium guianense Sagot ex Marchand		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Thyrsodium paraense Huber	*Thyrsodium spruceanum* Benth.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Annonaceae		Yes	No	Forest tree, common	
Anaxagorea dolichocarpa Sprague & Sandwith					
Bocageopsis multiflora (Mart.) R.E.Fr.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Cymbopetalum brasiliense (Vell.) Benth. ex Baill.		Yes	No	Forest treelet, common	
Duguetia surinamensis R.E.Fr.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Guatteria schomburgkiana Mart.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Oxandra asbeckii (Pulle) R.E.Fr.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, common	
Rollinia exsucca (DC.) A.DC.	*Annona exsucca* DC.	Yes	No	Forest tree, common	
Unonopsis rufescens (Baill.) R.E.Fr.		Yes	No	Forest tree, common	
Xylopia aromatica (Lam.) Mart.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Xylopia discreta (L.f.) Sprague & Hutch.		Yes	No	Forest tree, rare	
Xylopia frutescens Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Xylopia longifolia (Sagot) R.E.Fr.	*Xylopia cayennensis* Maas	Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Xylopia nitida Dunal		Yes	No	Forest tree, common	
Xylopia surinamensis R.E.Fr.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Apocynaceae		Yes	No	Forest tree, common	
Ambelania acida Aubl.					
Anartia attenuata Miers Markgr.	*Tabernaemontana attenuata* (Miers) Urb.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Aspidosperma album (Vahl) Benoist ex Pichon		Yes	No	Forest tree, rather common	
Aspidosperma marcgravianum Woodson		Yes	No	Forest tree, rather common	
Aspidosperma oblongum A.DC.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Couma guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, common	

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Geissospermum sericeum Miers		Yes	No	Forest tree, rather common	
Himatanthus articulatus (Vahl) Woodson		Yes	No	Forest tree, rather common	
Himatanthus bracteatus (A.DC.) Woodson		Yes	No	Forest tree, rather common	
	Lacmellea sp.	Yes	No		1754 2440 (FG)
Macoubea guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Parahancornia amapa (Huber) Ducke	*Parahancornia fasciculata* (Poir.) Benoist	Yes	No	Forest tree, rather common	
Aquifoliaceae	*Ilex* sp.	Yes	No		
Ilex jenmanii Loes.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Araliaceae	*Schefflera morototoni* (Aubl.) Maguire, Steyerm. & Frodin	Yes	No	Forest tree, rather common	
Didymopanax morototoni (Aubl.) Decne. & Planch.					
Schefflera paraensis Huber ex Ducke	*Schefflera decaphylla* (Seem.) Harms	Yes	No	Forest tree, rather common	
Bignoniaceae		Yes	No	Forest tree, common	
Jacaranda copaia (Aubl.) D.Don					
Tabebuia capitata (Bureau & K.Schum.) Sandwith	*Handroanthus capitatus* (Bureau & K.Schum.) Mattos	Yes	No	Forest tree, rather common	
Tabebuia insignis (Miq.) Sandwith		Yes	No	Forest tree, rather common	
Tabebuia serratifolia (Vahl) G.Nicholson	*Handroanthus serratifolius* (Vahl) S.O.Grose	Yes	No	Forest tree, rather common	
Tabebuia aquatilis (E.Mey.) Sprague & Sandwith	*Tabebuia fluviatilis* (Aubl.) DC.	Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Boraginaceae		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Cordia hirta I.M.Johnst.					
Cordia sagotii I.M.Johnston	*Cordia sagotii* I.M.Johnst.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Cordia tetrandra Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Burseraceae	*Dacryodes* sp.	Yes	No		
Hemicrepidospermum rhoifolium (Benth.) Swart	*Crepidospermum rhoifolium* (Benth.) Triana & Planch.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Protium aracouchini (Aubl.) Marchand		Yes	No	Forest tree, rather common	
Protium cf. *polybotryum* (Turcz.) Engl.		Yes	No		
Protium crassifolium Engl.	*Protium giganteum* Engl. var. *crassifolium* (Engl.) Daly	Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Protium heptaphyllum (Aubl.) Marchand		Yes	No	Forest tree, common	
Protium insigne (Triana & Planch.) Engl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Protium neglectum Swart	*Protium tenuifolium* (Engl.) Engl.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Protium trifoliolatum Engl.		Yes	No	Forest tree, common	
Tetragastris altissima (Aubl.) Swart		Yes	No	Forest tree, common	
Tetragastris hostmannii (Engl.) Kuntze		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Tetragastris panamensis (Engl.) Kuntze		Yes	No	Forest tree, common	
Trattinnickia burserifolia Mart.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Trattinnickia demerarae Sandwith		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Trattinnickia rhoifolia Willd.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Calophyllaceae		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Calophyllum brasiliense Cambess.					
Caraipa densifolia Mart.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Caraipa punctulata Ducke		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Mahurea palustris Aubl.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Cannabaceae		Yes	No	Forest tree, common	
Trema micrantha (L.) Blume					
Capparaceae	*Neocalyptrocalyx maroniensis* (Benoist) Cornejo & Iltis	Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Capparis maroniensis Benoist					
Caryocaraceae	*Caryocar glabrum* (Aubl.) Pers.	Yes	No	Forest tree, common	
Caryocar glabrum (Aubl.) A.DC.					
Caryocar microcarpum Ducke		Yes	No	Forest tree, rather common	
Celastraceae		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Maytenus myrsinoides Reissek					
Chrysobalanaceae		Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Acioa guianensis Aubl.					
Chrysobalanus icaco L.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Couepia glandulosa Miq.	*Couepia guianensis* Aubl. subsp. *glandulosa* (Miq.) Prance	Yes	Yes (FG)	Forest tree, rather common	
Couepia guianensis Aubl.		Yes	Yes (FG)	Forest tree, rather common	
Couepia parillo DC.	*Gaulettia parillo* (DC.) Sothers & Prance	Yes	No	Forest tree, rather common	1664 (FG)
Hirtella bicornis Mart. & Zucc.		Yes	No	Forest tree, common	
Hirtella glandulosa Spreng.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Licania apetala E.Mey.	*Leptobalanus apetalus* (E.Mey.) Sothers & Prance	Yes	No	Forest tree, rather common	
Licania canescens Benoist		Yes	No	Forest tree, common	
Licania davillifolia Benoist		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Licania elliptica Standl.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Licania heteromorpha Benth.	*Hymenopus heteromorphus* (Benth.) Sothers & Prance	Yes	No	Forest tree, common	
Licania hypoleuca Benth.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Licania incana Aubl.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Licania irwinii Prance		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Licania kunthiana Hook.f.		Yes	No	Forest tree, rather common	

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Licania licaniiflora Sagot	*Parinariopsis licaniiflora* (Sagot) Sothers & Prance	Yes	No	Forest tree, rather common	
Licania macrophylla Benth.	*Hymenopus macrophyllus* (Benth.) Sothers & Prance	Yes	No	Forest tree, rather common	
Licania majuscula Sagot		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Licania membranacea Sagot ex Laness.		Yes	No	Forest tree, common	
Licania micrantha Miq.		Yes	No	Forest tree, common	
Licania octandra (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) Kuntze	*Leptobalanus octandrus* (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) Sothers & Prance	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Licania ovalifolia Kleinhoonte		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Licania robusta Sagot		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rare	
Parinari campestris Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Parinari excelsa Sabine		Yes	No	Forest tree, rather common	
Parinari montana Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Clusiaceae		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Clusia fockeana Miq.					
	Clusia minor L.	Yes	No	Forest hemiepiphyte, rather common	34b (11) (FG)
	Clusia nemorosa G.Mey.	Yes	No	Forest hemiepiphyte, common	30b (91) (FG)
Moronobea coccinea Aubl.		Yes	No	Forest tree, common	
Platonia insignis Mart.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Rheedia benthamiana Planch. & Triana	*Garcinia benthamiana* (Planch. & Triana) Pipoly	Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Rheedia kappleri Eyma	*Garcinia madruno* (Kunth) Hammel	Yes	No	Forest tree, rather common	
Symphonia globulifera L.f.		Yes	No	Forest tree, common	
Tovomita carinata Eyma		Yes	No	Forest tree, rare	
Tovomita choisyana Planch. & Triana	*Tovomita longifolia* (Rich.) Hochr.	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Combretaceae	*Buchenavia tetraphylla* (Aubl.) R.A.Howard	Yes	No	Forest tree, rather common	
Buchenavia capitata (Vahl) Eichler					
Laguncularia racemosa (L.) C.F.Gaertn.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Terminalia amazonia (J.F.Gmel.) Exell		Yes	No	Forest tree, rather common	
Terminalia dichotoma G.Mey.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Terminalia guyanensis Eichler		Yes	No	Forest tree, rather common	
Dichapetalaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Tapura capitulifera Baill.					
Tapura guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, common	
Dilleniaceae		Yes	No	Forest liana, rather common	
Curatella americana L.					

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Ebenaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Diospyros carbonaria Benoist					
Diospyros guianensis (Aubl.) Gürke		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Diospyros melinonii (Hiern) A.C.Sm.	*Diospyros capreifolia* Mart. ex Hiern	Yes	No	Forest tree, rather common	
Elaeocarpaceae		Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Sloanea echinocarpa Uittien					
Sloanea eichleri K.Schum.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Sloanea grandiflora Sm.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Sloanea guianensis (Aubl.) Benth.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Erythroxylaceae		Yes	No	Forest tree, rare	
Erythroxylum amazonicum Peyr.					
Erythroxylum citrifolium A.St.-Hil.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Erythroxylum kapplerianum Peyr.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Erythroxylum paraense Peyr.	*Erythroxylum citrifolium* A.St.-Hil.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Erythroxylum squamatum Sw.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Euphorbiaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Alchornea triplinervia (Spreng.) Müll.Arg.					
Alchorneopsis trimera Lanj.	*Alchorneopsis floribunda* (Benth.) Müll.Arg.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Aparisthmium cordatum (A.Juss.) Baill.		Yes	No	Forest tree, common	
Caryodendron amazonicum Ducke		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Conceveiba guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, common	
Croton matourensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Glycydendron amazonicum Ducke		Yes	No	Forest tree, rather common	
Hevea guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Hura crepitans L.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Mabea piriri Aubl.		Yes	No	Forest tree, common	
Maprounea guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, common	
Micrandra elata (Didr.) Müll.Arg.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Sagotia racemosa Baill.		Yes	No	Forest tree, common	
Sapium aubletianum (Müll.Arg.) Huber	*Sapium glandulosum* (L.) Morong	Yes	No	Forest tree, rather common	
Sapium klotzschianum (Müll.Arg.) Huber	*Sapium glandulosum* (L.) Morong	Yes	No	Forest tree, rather common	
Goupiaceae		Yes	No	Forest tree, common	
Goupia glabra Aubl.					
Hernandiaceae	*Hernandia guianensis* Aubl.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Hernandia sonora L.					

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Humiriaceae		Yes	No	Forest tree, common	
Humiria balsamifera Aubl.					
Sacoglottis cydonioides Cuatrec.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Sacoglottis guianensis Benth.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Vantanea parviflora Lam.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Hypericaceae		Yes	No	Forest tree, common	
Vismia cayennensis (Jacq.) Pers.					
Vismia guianensis (Aubl.) Choisy		Yes	No	Forest tree, common	
Lacistemataceae		Yes	No	Forest tree, common	
Lacistema aggregatum (P.J.Bergius) Rusby					
Lamiaceae	*Gmelina arborea* Roxb. ex Sm.	No (**)	No		873 (FG)
Vitex orinocensis Kunth		Yes	No	Forest tree, rare	
Lauraceae		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rare	
Aiouea impressa (Meisn.) Kosterm.					
Aniba hostmanniana (Nees) Mez		Yes	No	Forest tree, rather common	
Aniba parviflora (Meisn.) Mez		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Aniba rosodora Ducke		Yes	No	Forest tree, rather common	
Aniba terminalis Ducke		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Endlicheria endlicheriopsis (Mez) Kosterm.	*Ocotea endlicheriopsis* Mez	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Endlicheria multiflora (Miq.) Mez	*Endlicheria melinonii* Benoist (!)	Yes	No	Forest tree, rather common	
Licaria cannella (Meisn.) Kosterm.		Yes	No	Forest tree, common	
Licaria cayennensis (Meisn.) Kosterm.	*Licaria cannella* (Meisn.) Kosterm.	Yes	No	Forest tree, common	
Licaria chrysophylla (Meisn.) Kosterm.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Licaria polyphylla (Nees) Kosterm.		Yes	No	Forest tree, rare	
Licaria rigida (Meisn.) Kosterm.	*Licaria chrysophylla* (Meisn.) Kosterm.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Licaria wilhelminensis C. K. Allen	*Licaria subbullata* Kosterm.	Yes	Yes (GS)	Forest tree, rare	
Mezilaurus itauba (Meisn.) Taub. ex Mez		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Nectandra grandis (Mez) Kosterm.	*Rhodostemonodaphne grandis* (Mez) Rohwer	Yes	No	Forest tree, rather common	
Nectandra pisi Miq.	*Nectandra globosa* (Aubl.) Mez	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Ocotea globifera Mez	*Ocotea splendens* (Meisn.) Baill.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Ocotea guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Ocotea nigra Benoist		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Ocotea oblonga (Meisn.) Mez		Yes	No	Forest tree, rather common	
Ocotea petalanthera (Meisn.) Mez	*Ocotea cinerea* van der Werff (!)	Yes	No	Forest tree, rather common	

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Ocotea puberula (Rich.) Nees		Yes	No	Forest tree, rather common	
Ocotea rubra Mez	*Sextonia rubra* (Mez) van der Werff	Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Ocotea schomburgkiana (Nees) Mez		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Ocotea wachenheimii Benoist	*Ocotea floribunda* (Sw.) Mez	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Lecythidaceae	*Couratari multiflora* (Sm.) Eyma	Yes	No	Forest tree, common	
Couratari fagifolia (Miq. ex O.Berg) Eyma *Couratari guianensis* Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Couratari multiflora (Sm.) Eyma		Yes	No	Forest tree, common	
Couratari pulchra Sandwith	*Couratari guianensis* Aubl.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Couratari stellata A.C.Sm.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Couroupita guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Eschweilera amara (Aubl.) Nied.	*Lecythis idatimon* Aubl.	Yes	No	Forest tree, common	
Eschweilera chartacea (O.Berg) Eyma	*Lecythis chartacea* O.Berg	Yes	No	Forest tree, rather common	
Eschweilera congestiflora (Benoist) Eyma		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Eschweilera corrugata (Poit.) Miers	*Lecythis corrugata* Poit.	Yes	Yes (GS)	Forest tree, common	
Eschweilera jucunda (Benoist) R.Knuth	*Eschweilera sagotiana* Miers	Yes	No	Forest tree, common	
Eschweilera longipes (Poit.) Miers	*Eschweilera pedicellata* (Rich.) S.A.Mori	Yes	No	Forest tree, common	
Eschweilera odora (Poepp. ex O.Berg) Miers	*Eschweilera coriacea* (DC.) S.A.Mori	Yes	No	Forest tree, common	
Eschweilera ovalis R.Knuth	*Lecythis persistens* Sagot subsp. *persistens*	Yes	Yes (GS)	Forest tree, common	
Eschweilera poiteaui (O.Berg) Nied.	*Lecythis poiteaui* O.Berg	Yes	No	Forest tree, common	
Eschweilera retroflexa (Benoist) R.Knuth	*Eschweilera coriacea* (DC.) S.A.Mori	Yes	No	Forest tree, common	
Eschweilera sagotiana Miers		Yes	No	Forest tree, common	
Eschweilera simiorum (Benoist) Eyma		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Eschweilera subglandulosa (Steud. ex O.Berg) Miers		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Gustavia augusta L.		Yes	No	Forest tree, common	
Gustavia hexapetala (Aubl.) Sm.		Yes	No	Forest tree, common	
Lecythis davisii Sandw. var. *gracilipes* Eyma	*Lecythis zabucajo* Aubl.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Lecythis davisii Sandwith	*Lecythis zabucajo* Aubl.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Leguminosae-Caesalpinioideae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Batesia floribunda Spruce ex Benth. *Cassia fastuosa* Willd. ex Benth.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Cassia sagotiana Benth.	*Cassia spruceana* Benth.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Cassia spruceana Benth.		Yes	No	Forest tree, rather common	

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Dimorphandra hohenkerkii Sprague & Sandwith	*Dimorphandra polyandra* Benoist	Yes	No	Forest tree, rather common	
Dimorphandra pullei Amshoff		Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Dinizia excelsa Ducke		Yes	No	Forest tree, rare	
Recordoxylon speciosum (Benoist) Gazel ex Barneby		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Sclerolobium albiflorum Benoist	*Tachigali paraënsis* (Huber) Barneby	Yes	No	Forest tree, rather common	
Sclerolobium guianense Benth.	*Tachigali guianensis* (Benth.) Zarucchi & Herend.	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Sclerolobium melinonii Harms	*Tachigali melinonii* (Harms) Zarucchi & Herend.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Sclerolobium micropetalum Ducke	*Tachigali micropetala* (Ducke) Zarucchi & Pipoly	Yes	No	Forest tree, rare	
Tachigali paniculata Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Vouacapoua americana Aubl.		Yes	No	Forest tree, common	
Leguminosae-Caesalpinioideae (mimosoid clade)		Yes	No	Forest tree, common	
Abarema jupunba (Willd.) Britton & Killip					
Anadenanthera peregrina (L.) Speg.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Arthrosamanea corymbosa (Rich.) Kleinhoonte	*Hydrochorea corymbosa* (Rich.) Barneby & J.W.Grimes	Yes	No	Forest tree, rather common	
Enterolobium schomburgkii (Benth.) Benth.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Inga acrocephala Steud.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Inga alba (Sw.) Willd.		Yes	No	Forest tree, common	
Inga bourgoni (Aubl.) DC.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Inga capitata Desv.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Inga coriacea (Pers.) Desv.	*Inga sertulifera* DC.	Yes	No	Forest tree, common	
Inga edulis Mart.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Inga heterophylla Willd.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Inga lateriflora Miq.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Inga leiocalycina Benth.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Inga meissneriana Miq.	*Inga vera* Willd. subsp. *affinis* (DC.) T.D.Penn.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Inga nobilis Willd.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Inga pezizifera Benth.		Yes	No	Forest tree, common	
Inga rubiginosa (Rich.) DC.		Yes	No	Forest tree, common	
Inga splendens Willd.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Inga strigillosa Spruce ex Benth.	*Inga punctata* Willd.	Yes	No	Forest tree, uncommon	

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Macrosamanea pedicellaris (DC.) Kleinhoonte	*Albizia pedicellaris* (DC.) L.Rico	Yes	No	Forest tree, rather common	
Marmaroxylon racemosum (Ducke) Killip	*Zygia racemosa* (Ducke) Barneby & J.W.Grimes	Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Newtonia suaveolens (Miq.) Brenan	*Pseudopiptadenia psilostachya* (DC.) G.P.Lewis & M.P.Lima	Yes	No	Forest tree, rather common	
Parkia nitida Miq.		Yes	No	Forest tree, common	
Parkia pendula (Willd.) Benth. ex Walp.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Parkia ulei (Harms) Kuhlm. var. *surinamensis* Kleinhoonte		Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Parkia velutina Benoist		Yes	No	Forest tree, rather common	
Pentaclethra macroloba (Willd.) Kuntze		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Stryphnodendron guianense (Aubl.) Benth.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Stryphnodendron polystachium (Miq.) Kleinhoonte	*Stryphnodendron polystachyum* (Miq.) Kleinhoonte	Yes	No	Forest tree, rather common	
Zygia cauliflora (Willd.) Killip	*Zygia cataractae* (Kunth) L.Rico	Yes	No	Forest tree, rather common	
Leguminosae-Detarioideae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Copaifera guyanensis Desf.					
Crudia aromatica (Aubl.) Willd.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Cynometra hostmanniana Tul.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Cynometra parvifolia Tul.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Elizabetha paraensis Ducke		Yes	No	Forest tree, rare	
Eperua falcata Aubl.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, common	
Eperua grandiflora (Aubl.) Benth.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, common	
Eperua jenmanii Oliv.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rare	
Eperua rubiginosa Miq.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, common	
Hymenaea courbaril L.		Yes	No	Forest tree, common	
Macrolobium acaciifolium (Benth.) Benth.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Macrolobium angustifolium (Benth.) R.S.Cowan		Yes	No	Forest tree, rare	
Macrolobium bifolium (Aubl.) Pers.		Yes	No	Forest tree, common	
Peltogyne paniculata Benth.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Peltogyne venosa (Vahl) Benth.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Leguminosae-Dialioideae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Dialium guianense (Aubl.) Sandwith					
Dicorynia guianensis Amshoff		Yes	Yes (GS)	Forest tree, common	
Martiodendron parviflorum (Amshoff) R.Koeppen		Yes	No	Forest tree, rather common	
Leguminosae-Papilionoideae		Yes	Yes (FG)	Forest tree, rather common	
Alexa wachenheimii Benoist					

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Andira coriacea Pulle		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Andira inermis (W.Wright) DC.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Andira surinamensis (Bondt) Splitg. ex Pulle		Yes	No	Forest tree, rather common	
Bocoa prouacensis Aubl.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, common	
Clathrotropis brachypetala (Tul.) Kleinhoonte		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Diplotropis purpurea (Rich.) Amshoff		Yes	No	Forest tree, rather common	
Dipteryx odorata (Aubl.) Willd.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Dipteryx oppositifolia (Aubl.) Willd.	*Taralea oppositifolia* Aubl.	Yes	No	Forest tree, common	
Dipteryx punctata (S.F.Blake) Amshoff		Yes	No	Forest tree, rather common	
Dussia discolor Benth.	*Dussia discolor* (Benth.) Amshoff	Yes	No	Forest tree, rather common	
Erythrina glauca Willd.	*Erythrina fusca* Lour.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Hymenolobium flavum Kleinhoonte		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Hymenolobium petraeum Ducke		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Lonchocarpus hedyosmus Miq.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Machaerium lunatum (L.) Ducke		Yes	No	Forest liana, rather common	
Ormosia cinerea Benoist		Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Ormosia coccinea (Aubl.) Jacks.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Ormosia costulata (Miq.) Kleinhoonte		Yes	No	Forest tree, rare	
Ormosia coutinhoi Ducke		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Ormosia flava (Ducke) Rudd		Yes	No	Forest tree, rather common	
Ormosia lignivalvis Rudd.	*Ormosia lignivalvis* Rudd	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Ormosia melanocarpa Kleinhoonte		Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Ormosia nobilis Tul.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Ormosia paraensis Ducke		Yes	No	Forest tree, rather common	
Ormosia stipularis Ducke		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Platymiscium trinitatis Benth.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Platymiscium ulei Harms	*Platymiscium pinnatum* (Jacq.) Dugand var. *ulei* (Harms) Klitg.	Yes	No	Forest tree, rare	
Poecilanthe hostmannii (Benth.) Amshoff	*Limadendron hostmannii* (Benth.) Meireles & A.M.G.Azevedo	Yes	No	Forest tree, common	
Pterocarpus officinalis Jacq.		Yes	No	Forest tree, common	
Pterocarpus rohrii Vahl		Yes	No	Forest tree, rather common	
Swartzia arborescens (Aubl.) Pittier		Yes	No	Forest tree, common	

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Swartzia bannia Sandwith		Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Swartzia benthamiana Miq.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Swartzia leblondii R.S.Cowan	*Swartzia guianensis* (Aubl.) Urb.	Yes	Yes (FG)	Forest tree, rather common	
Swartzia oblanceolata Sandwith		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Swartzia panacoco (Aubl.) R.S.Cowan		Yes	No	Forest tree, common	
Swartzia remiger Amshoff	*Swartzia polyphylla* DC.	Yes	No	Forest tree, common	
Vatairea guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Vatairea paraensis Ducke		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Zollernia paraensis Huber		Yes	No	Forest tree, rare	
Linaceae		Yes	No	Forest tree, common	
Hebepetalum humiriifolium (Planch.) Benth.	*Roucheria* sp.	Yes	No		
Loganiaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Antonia ovata Pohl					
Strychnos glabra Sagot ex Progel		Yes	No	Forest liana, uncommon	
Malpighiaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Byrsonima aerugo Sagot					
Byrsonima coriacea (Sw.) DC.	*Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth	Yes	No	Treelet, common in savannas	
Byrsonima crassifolia (L.) Kunth		Yes	No	Treelet, common in savannas	
Byrsonima densa (Poir.) DC.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Byrsonima obversa Miq.	*Byrsonima laevigata* (Poir.) DC.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Byrsonima rugosa Benth.	*Byrsonima stipulacea* A.Juss.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Byrsonima stipulacea A.Juss.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Spachea elegans (G.Mey.) A.Juss.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Malvaceae-Bombacoideae	*Pachira macrocalyx* (Ducke) Fern.Alonso	Yes	No	Forest tree, rare	
Bombacopsis macrocalyx (Ducke) A.Robyns					
Bombacopsis nervosa (Uittien) A.Robyns	*Pachira nervosa* (Uittien) Fern.Alonso	Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Catostemma fragrans Benth.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Ceiba pentandra (L.) Gaertn.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Eriotheca globosa (Aubl.) A.Robyns		Yes	No	Forest tree, rather common	
Eriotheca surinamensis (Uittien) A.Robyns		Yes	No	Forest tree, rather common	
Pachira aquatica Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Pachira insignis (Sw.) Sw. ex Savign.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Quararibea guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, common	

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Malvaceae-Sterculioideae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Guazuma ulmifolia Lam.					
Sterculia pruriens (Aubl.) K.Schum.		Yes	No	Forest tree, common	
Theobroma subincanum Mart.	*Theobroma guianense* (Aubl.) J.F.Gmel.	Yes	No	Forest tree, common	
Malvaceae-Tilioideae	*Apeiba petoumo* Aubl.	Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Apeiba echinata Gaertn.					
Apeiba glabra Aubl.		Yes	No	Forest tree, common	
Lueheopsis rugosa (Pulle) Burret		Yes	No	Forest tree, rather common	
Melastomataceae		Yes	No	Forest tree, common	
Bellucia grossularioides (L.) Triana					
Henriettea multiflora Naudin		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Henriettella caudata Gleason	*Henriettea caudata* (Gleason) Penneys, Michelang., Judd & Almeda	Yes	No	Forest tree, rare	
Loreya arborescens (Aubl.) DC.	*Bellucia arborescens* (Aubl.) Baill.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Loreya mespiloides Miq.	*Bellucia mespiloides* (Miq.) J.F.Macbr.	Yes	No	Forest tree, common	
Miconia lepidota DC.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Miconia mucronata (Desr.) Naudin	*Miconia holosericea* (L.) DC.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Miconia pteropoda Benth.	*Miconia prasina* (Sw.) DC.	Yes	No	Forest tree, common	
Miconia surinamensis Gleason	*Miconia poeppigii* Triana	Yes	No	Forest tree, rather common	
Miconia tomentosa (Rich.) D. Don ex DC.	*Miconia tomentosa* (Rich.) D.Don ex DC.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Mouriri angulicosta Morley		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Mouriri crassifolia Sagot		Yes	Yes (GS)	Forest tree, common	
Mouriri dumetosa Cogn.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Mouriri huberi Cogn.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Mouriri nigra (DC.) Morley		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Mouriri sagotiana Triana		Yes	No	Forest tree, rather common	
Meliaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Carapa guianensis Aubl.					
Carapa procera DC.	*Carapa surinamensis* Miq.	Yes	No	Forest tree, common	
Cedrela odorata L.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Cedrela guianensis A.Juss.	*Cedrela odorata* L.	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Guarea aff. *richardiana* A.Juss.	*Guarea pubescens* (Rich.) A.Juss. subsp. *pubescens*	Yes	No	Forest tree, common	
Guarea gomma Pulle		Yes	No	Forest tree, rather common	
Guarea guidonia (L.) Sleumer		Yes	No	Forest tree, rather common	
Trichilia roraimana C.DC.	*Trichilia micrantha* Benth.	Yes	No	Forest tree, rather common	

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Trichilia subsessilifolia C.DC.	*Trichilia schomburgkii* C.DC.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Menispermaceae		Yes	No	Forest liana, uncommon	
Abuta rufescens Aubl.					
Metteniusaceae		Yes	No	Forest tree, common	
Dendrobangia boliviana Rusby					
Emmotum fagifolium Desv. ex Ham.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Poraqueiba guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, common	
Moraceae		No (**)	No		
Artocarpus altilis (Parkinson ex F.A.Zorn) Fosberg					
Bagassa guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Bagassa tiliifolia (Desf.) Benoist	*Bagassa guianensis* Aubl.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Brosimum guianense (Aubl.) Huber		Yes	No	Forest tree, common	
Brosimum parinarioides Ducke		Yes	No	Forest tree, rather common	
Brosimum rubescens Taub.		Yes	No	Forest tree, common	
Brosimum utile (Kunth) Oken		Yes	No	Forest tree, rather common	
Ficus anguina Benoist	*Ficus nymphaeifolia* Mill.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Ficus pertusa L.f.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Helicostylis pedunculata Benoist		Yes	No	Forest tree, rather common	
Maquira guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Perebea mollis (Poepp. & Endl.) Huber	*Perebea rubra* (Trécul) C.C.Berg (!)	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Pseudolmedia laevis (Ruiz & Pav.) J.F.Macbr.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Pseudolmedia sagotii Benoist	*Pseudolmedia laevis* (Ruiz & Pav.) J.F.Macbr.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Trymatococcus amazonicus Poepp. & Endl.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Myristicaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Iryanthera hostmannii (Benth.) Warb.					
Iryanthera sagotiana (Benth.) Warb.		Yes	No	Forest tree, common	
Osteophloeum platyspermum (Spruce ex A.DC.) Warb.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Virola melinonii (Benoist) A.C.Sm.	*Virola michelii* Heckel	Yes	No	Forest tree, common	
Virola sebifera Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Virola surinamensis (Rol. ex Rottb.) Warb.		Yes	No	Forest tree, common	
Myrtaceae	*Calycolpus goetheanus* (DC.) O.Berg	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Calycolpus glaber (Benth.) O.Berg					
Calyptranthes speciosa Sagot		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Campomanesia grandiflora (Aubl.) Sagot		Yes	No	Forest tree, rather common	
Eugenia biflora (L.) DC.		Yes	No	Forest tree, rather common	

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Eugenia patrisii Vahl		Yes	No	Forest tree, common	
Eugenia wullschlaegeliana Amshoff		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Marlierea montana (Aubl.) Amshoff		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Myrcia amazonica DC.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Myrcia berberis DC.	*Myrcia fallax* (Rich.) DC.	Yes	No	Forest tree, common	
Myrcia pyrifolia (Desv. ex Ham.) Nied.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Myrciaria floribunda (H.West ex Willd.) O.Berg		Yes	No	Forest tree, common	
Nyctaginaceae		Yes	No		
Neea cf. *floribunda* Poepp. & Endl.					
Neea ovalifolia Spruce ex J.A.Schmidt		Yes	No	Forest tree, rather common	
Ochnaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Elvasia elvasioides (Planch.) Gilg					
Lacunaria crenata (Tul.) A.C.Sm.		Yes	No	Forest tree, common	
Ouratea decagyna Maguire		Yes	Yes (GS)	Forest treelet, uncommon	
Ouratea surinamensis (Planch.) Wehlb.	*Ouratea cardiosperma* (DC.) Engl.	Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Touroulia guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Olacaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Chaunochiton kappleri (Sagot ex Engl.) Ducke					
Dulacia guianensis (Engl.) Kuntze		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Minquartia guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, common	
Ptychopetalum olacoides Benth.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Opiliaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Agonandra silvatica Ducke					
Pentaphylacaceae		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Ternstroemia dentata (Aubl.) Sw.					
Peraceae		Yes	No	Forest tree, common	
Chaetocarpus schomburgkianus (Kuntze) Pax & K.Hoffm.					
Pera bicolor (Klotzsch) Müll.Arg.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Pera glabrata (Schott) Poepp. ex Baill.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Pogonophora schomburgkiana Miers ex Benth.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Phyllanthaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Amanoa guianensis Aubl.					
Hieronmyma laxiflora (Tul.) Müll.Arg.	*Hieronyma alchorneoides* Allemão	Yes	No	Forest tree, rather common	
	Phyllanthus sp.	Yes	No		39a (60) (FG)
Richeria grandis Vahl		Yes	No	Forest tree, rather common	
Polygonaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Coccoloba mollis Casar.					

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Triplaris surinamensis Cham.	*Triplaris weigeltiana* (Rchb.) Kuntze	Yes	No	Forest tree, rather common	
Primulaceae	*Cybianthus fulvopulverulentus* (Mez) G.Agostini subsp. *magnoliifolius* (Mez) Pipoly	Yes	No	Forest tree, rather common	
Conomorpha magnoliifolia Mez					
Rapanea guianensis Aubl.	*Myrsine guianensis* (Aubl.) Kuntze	Yes	No	Forest tree, rather common	
Proteaceae		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Euplassa pinnata (Lam.) I.M.Johnst.					
Panopsis sessilifolia (Rich.) Sandwith		Yes	No	Forest tree, rather common	
Roupala montana Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Putranjivaceae		Yes	No	Forest tree, common	
Drypetes variabilis Uittien					
Rhizophoraceae		Yes	No	Forest tree, common	
Cassipourea guianensis Aubl.					
Rhizophora mangle L.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Rhizophora racemosa G.Mey.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Rosaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Prunus myrtifolia (L.) Urb.					
Rubiaceae		Yes	No	Forest tree, common	
Amaioua guianensis Aubl.					
Capirona surinamensis Bremek.	*Capirona decorticans* Spruce	Yes	No	Forest tree, rather common	
Chimarrhis turbinata DC.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Coussarea surinamensis Bremek.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rare	
Duroia aquatica (Aubl.) Bremek.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, common	
Duroia eriopila L.f.		Yes	No	Forest tree, common	
Genipa americana L.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Isertia coccinea (Aubl.) Vahl	*Isertia coccinea* (Aubl.) J.F.Gmel.	Yes	No	Forest tree, common	
Palicourea guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, common	
Posoqueria latifolia (Rudge) Schult.		Yes	No	Forest tree, common	
Stachyarrhena aff. *acuminata* Standl.		Yes	No		
Rutaceae	*Esenbeckia* sp.	Yes	No		24b (74) (FG)
Zanthoxylum hermaphroditum Willd.	*Zanthoxylum pentandrum* (Aubl.) R.A.Howard	Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Zanthoxylum rhoifolium Lam.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Salicaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Casearia arborea (Rich.) Urb.					
Casearia grandiflora Cambess.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Casearia guianensis (Aubl.) Urb.		Yes	No	Forest tree, rather common	

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Casearia javitensis Kunth		Yes	No	Forest tree, rather common	
Casearia negrensis Eichler		Yes	No	Forest tree, rather common	
Casearia sylvestris Sw.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Homalium racemosum Jacq.		Yes	No	Forest tree, rare	
Laetia procera (Poepp.) Eichler		Yes	No	Forest tree, common	
Laetia casearioides Sagot ex Bentham	*Laetia procera* (Poepp.) Eichler	Yes	No	Forest tree, common	
Sapindaceae	*Allophylus edulis* (A.St.-Hil., A.Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl.	Yes	No	Forest tree, uncommon	IPT 734 (Brazil)
Cupania scrobiculata Rich.		Yes	No	Forest tree, common	
Matayba guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Matayba inelegans Radlk.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Matayba opaca Radlk.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Talisia megaphylla Sagot ex Radlk.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Talisia microphylla Uittien		Yes	No	Forest tree, rather common	
Talisia pedicellaris Radlk.	*Melicoccus pedicellaris* (Radlk.) Acev.-Rodr.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Talisia squarrosa Radlk.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Talisia sylvatica (Aubl.) Radlk.		Yes	No	Forest tree, common	
Toulicia pulvinata Radlk.	*Toulicia guianensis* Aubl.	Yes	No	Forest tree, rare	
Vouarana guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Sapotaceae	*Chrysophyllum pomiferum* (Eyma) T.D.Penn.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Achrouteria pomifera Eyma					
Ecclinusa guianensis Eyma		Yes	No	Forest tree, rather common	
Franchetella gongrijpii (Eyma) Aubrév.	*Pouteria gonggrijpii* Eyma	Yes	No	Forest tree, common	
Labatia macrocarpa Mart.	*Pouteria macrocarpa* (Mart.) D.Dietr.	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Manilkara bidentata (A.DC.) A.Chev.		Yes	No	Forest tree, common	
Micropholis chrysophylloides Pierre	*Micropholis guyanensis* (A.DC.) Pierre subsp. *guyanensis*	Yes	No	Forest tree, common	
Micropholis guyanensis (A.DC.) Pierre		Yes	No	Forest tree, common	
Micropholis melinoniana Pierre		Yes	No	Forest tree, rather common	
Micropholis venulosa (Mart. & Eichler) Pierre		Yes	No	Forest tree, common	
Nemaluma engleri (Eyma) Aubrév. & Pellegr.	*Pouteria engleri* Eyma	Yes	No	Forest tree, rather common	
Neopometia ptychandra (Eyma) Aubrév.	*Pradosia ptychandra* (Eyma) T.D.Penn.	Yes	Yes (GS)	Forest tree, common	
Neoxythece cladantha (Sandwith) Aubrév.	*Pouteria cladantha* Sandwith	Yes	No	Forest tree, uncommon	

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Neoxythece robusta (Mart. & Eichler ex Miq.) Aubrév. & Pellegr.	*Pouteria cuspidata* (A.DC.) Baehni subsp. *robusta* (Mart. & Eichler) T.D.Penn.	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Podoluma benai Aubrév. & Pellegr.	*Pouteria benai* (Aubrév. & Pellegr.) T.D.Penn.	Yes	Yes (FG)	Forest tree, uncommon	
Pouteria benoistii Aubrév.	*Pouteria hispida* Eyma	Yes	No	Forest tree, rather common	
Pouteria guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Pouteria melanopoda Eyma		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Pradosia surinamensis (Eyma) T.D.Penn.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Prieurella cuneifolia (Rudge) Pierre ex Aubrév.	*Chrysophyllum cuneifolium* (Rudge) A.DC.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Prieurella prieurii (A.DC.) Aubrév.	*Chrysophyllum prieurii* A.DC.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Ragala sanguinolenta Pierre	*Chrysophyllum sanguinolentum* (Pierre) Baehni	Yes	No	Forest tree, common	
Richardella rivicoa (C.F.Gaertn.) Pierre	*Pouteria macrophylla* (Lam.) Eyma	Yes	No	Forest tree, rather common	
Sandwithiodoxa egregia (Sandwith) Aubrév. & Pellegr.	*Pouteria egregia* Sandwith	Yes	No	Forest tree, rather common	
Simaroubaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Simaba cedron Planch.					
Simaba multiflora A.Juss.	*Simaba orinocensis* Kunth	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Simarouba amara Aubl.		Yes	No	Forest tree, common	
Siparunaceae		Yes	No	Forest tree, common	
Siparuna cuspidata (Tul.) A.DC.					
Siparuna decipiens (Tul.) A.DC.		Yes	No	Forest tree, common	
Stemonuraceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Discophora guianensis Miers					
Styracaceae		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Styrax guyanensis A.DC.					
Theaceae	*Gordonia fruticosa* (Schrad.) H.Keng	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Laplacea fruticosa (Schrad.) Kobuski					
Laplacea semiserrata Cambess.	*Gordonia fruticosa* (Schrad.) H.Keng	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Ulmaceae		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Ampelocera edentula Kuhlm.					
Urticaceae		Yes	No	Forest tree, common	
Cecropia obtusa Trécul					
Cecropia sciadophylla Mart.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Coussapoa asperifolia Trécul		Yes	No	Forest tree, rather common	
Coussapoa cornifolia Standl.	*Coussapoa parvifolia* Standl.	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Pourouma aspera Trécul	*Pourouma bicolor* Mart.	Yes	No	Forest tree, rather common	
Pourouma cf. *villosa* Trécul		Yes	No		

Family / Nomenclature in Détienne et al. (1982)	Updated nomenclature	Indigenous	Endemic	Habit and Abundance	Ref. coll. no.
Pourouma laevis Benoist	*Pourouma villosa* Trécul	Yes	No	Forest tree, rather common	
Pourouma maroniensis Benoist	*Pourouma tomentosa* Mart. ex Miq. subsp. *maroniensis* (Benoist) C.C.Berg & Heusden	Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Verbenaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Citharexylum macrophyllum Poir.					
Violaceae		Yes	No	Forest tree, rather common	
Leonia glycycarpa Ruiz & Pav.					
Paypayrola guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, common	
Rinorea flavescens (Aubl.) Kuntze		Yes	No	Forest tree, rather common	
Rinorea paniculata (Mart.) Kuntze		Yes	No	Forest tree, uncommon	
Rinorea pubiflora (Benth.) Sprague & Sandwith		Yes	No	Forest tree, common	
Vochysiaceae		Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Erisma nitidum DC.					
Erisma uncinatum Warm.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Qualea caerulea Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Qualea dinizii Ducke		Yes	No	Forest tree, rare	
Qualea rosea Aubl.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, common	
Qualea tricolor Benoist		Yes	Yes (FG)	Forest tree, rare	
Ruizterania albiflora (Warm.) Marc.-Berti		Yes	No	Forest tree, rather common	
Vochysia cayennensis Warm.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Vochysia densiflora Spruce	*Vochysia densiflora* Spruce ex Warm.	Yes	No	Forest tree, uncommon	
Vochysia guianensis Aubl.		Yes	No	Forest tree, rather common	
Vochysia neyratii Normand		Yes	Yes (FG)	Forest tree, rather common	
Vochysia speciosa Warm.		Yes	Yes (FG)	Forest tree, uncommon	
Vochysia surinamensis Stafleu		Yes	Yes (GS)	Forest tree, rather common	
Vochysia tetraphylla (G.Mey.) DC.		Yes	Yes (GS)	Forest tree, uncommon	
Vochysia tomentosa (G.Mey.) DC.		Yes	No	Forest tree, rather common	

Chapitre IV. Évaluation de l'efficacité de trois méthodes d'échantillonnage pour la récupération de charbons de sol dans des sites anthropiques tropicaux

L'une des questions que nous nous sommes posées au cours de cette thèse était de savoir comment obtenir les assemblages anthracologiques les plus représentatifs possibles. Lors de la première campagne de terrain, nous avons suivi le protocole proposé par Rita Scheel-Ybert en contexte tropical, à savoir de prélever 10 kg de sédiment par couches superficielles de 10 cm le long d'un profil de sol (Scheel-Ybert *et al.* 2003; Scheel-Ybert 2004). Suite aux analyses anthracologiques réalisées en laboratoire, nous nous sommes rendu compte que nous n'atteignions jamais de stabilisation dans nos courbes effort-rendement, qui consistent à représenter le nombre de taxons nouvellement identifiés en fonction du nombre de charbons analysés. Nous avons donc testé une autre méthode d'échantillonnage lors de la deuxième et de la troisième campagne : l'échantillonnage à la tarière. Cette méthode devait nous permettre *a priori* d'obtenir une plus grande diversité taxonomique puisqu'elle est spatialement étendue et de récupérer autant de charbons qu'avec les fosses. Les résultats d'analyses statistiques préliminaires décrites dans cet article nous montrent qu'il n'y a effectivement pas de différence dans les concentrations de charbons obtenues avec les deux méthodes. En revanche, les courbes de raréfaction construites pour chaque méthode nous montrent que les fosses nous fournissent une meilleure diversité taxonomique que les sondages tarières. Les deux méthodes se révèlent néanmoins complémentaires, car chacune d'elle permet de retrouver des taxons différents. La troisième méthode discutée dans l'article est le prélèvement opportuniste de charbons, dans le déblai lors du creusement des fosses ou sur buttes de déracinement. Cette méthode ne peut pas remplacer les méthodes de creusement à cause des défauts qui lui sont propres (prélèvement des plus gros fragments, absence d'information sur la profondeur d'enfouissement des charbons). En revanche, la rapidité de sa mise en œuvre peut être utilisée pour prospecter un site avant tout creusement. De plus, elle permet de récolter de nouveaux taxons et donc peut être utilisée comme un complément pour augmenter la diversité taxonomique des assemblages. Les sondages tarières peuvent également être utilisés pour prospecter un site afin d'avoir une idée de sa richesse en charbons et de leur profondeur d'enfouissement : nos résultats montrent qu'aux Nouragues, les charbons tendent à être plus abondants entre 10 et 20 cm de profondeur. Enfin, cette étude montre qu'il est difficile de définir un effort d'échantillonage minimum, *i.e*. un nombre minimal de charbons à prélever pour obtenir une stabilisation de la courbe de raréfaction (ou de la courbe effort-rendement) puisque ce chiffre dépend fortement du site étudié. D'autres facteurs tels que les caractéristiques pédologiques (par exemple le pH) peuvent également être liés à la concentration de charbon dans un sol (Rebollo *et al*. 2008 ; Braadbart *et al*. 2009). Ces paramètres pédologiques seront pris en compte dans un modèle qu'il nous reste encore à ajuster.

Assessment of the efficiency of three sampling methods for the recovery of soil charcoals in tropical anthropogenic sites

Stéphanie C. Bodin[1,2], Thomas Feiss[3], Jean-François Molino[2], and Laurent Bremond[1,4]

[1]ISEM, Université Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

[2]AMAP, IRD, CIRAD, CNRS, INRA, Université Montpellier, Montpellier, France

[3]UMR SILVA, INRA, Champenoux, France

[4]École Pratique des Hautes Études, PSL University, Paris, France

In preparation

1. Introduction

Anthracology and pedoanthracology are sister disciplines which are used for the reconstruction of past ligneous vegetation through the identification of wood charcoal. The former is in close relation with archaeology since wood charcoals are sampled in known archaeological contexts (*e.g.* Chabal 1997; Heinz & Thiébault 1998; Dotte-Sarout 2017; Bachelet & Scheel-Ybert 2017), whilst the latter deals with soil charcoals not associated to archaeological units (*e.g.* Thinon 1978; Carcaillet & Thinon 1996; Scheel-Ybert *et al*. 2003; Di Pasquale *et al.* 2008; Talon 2010; Touflan *et al*. 2010; Nelle *et al*. 2013). The reliability of anthracological assemblages to reconstruct past ligneous environments has been demonstrated and the representativeness of these assemblages was the core of an abundant literature (*e.g.* Badal Garcia 1992; Chabal *et al*. 1999; Scheel-Ybert 2002; Théry-Parisot *et al*. 2010; Chrzazvez *et al*. 2014; Dotte-Sarout *et al*. 2015). Nevertheless, studies focusing on the efficiency of the sampling protocols are nearly inexistent, although this is a central issue concerning the representativeness of pedoanthracological assemblages. While anthracological sampling protocols 'guided' by the presence of archaeological deposits have been optimized (Chabal *et al*. 1999), pedoanthracological sampling schemes vary greatly among specialists and, to our knowledge, only one study has addressed this issue (Feiss *et al*. 2017). Two methods can be used for the systematic sampling of soil charcoals: pit sampling and auger sampling. The first one, which is the most used, consists in sampling soil volumes (usually 10 L or 10 kg) along a soil profile in layers respecting the pedological horizons (*e.g.* Carcaillet & Thinon 1996; Dutoit *et al*. 2009; Feiss *et al*. 2017) or in artificial layers of about 10 cm in the tropics where soils horizons (oxisols) are less distinct (*e.g.* Scheel-Ybert *et al*. 2003; Hubau *et al*. 2012; Fernandes Caromano *et al.* 2013; Morin-Rivat *et al*. 2014; 2016; Dotte-Sarout *et al*. 2015). The dimensions of the pits vary among the studies and can take the form of large trenches of 1 x 2 m wide (Scheel-Ybert *et al*. 2003; Di Pasquale *et al*. 2008) or small test-pits (Morin-Rivat *et al.* 2016). The second method is rarely used alone, *i.e.* without the pit sampling method (Talon *et al*. 2005; Vleminckx *et al.* 2014; Feiss *et al*. 2017) and is often restricted to prospection, *i.e.* to assess the depth of charcoal layers and the abundance of charcoals, which helps to determine the location for digging a pit (*e.g.* Tardy 1998; Hubau *et al*. 2012; Bourland *et al*. 2015; Dotte-Sarout & Kahn 2017) or to complete a pit sampling in the deepest layers (Scheel-Ybert *et al.* 2003). Here again, the number of auger cores and the sampling design differ greatly depending on the environment and the aim of the study. In tropical regions, it is particularly important to develop effective sampling methods because field access is often difficult and environmental constraints are high, therefore sites cannot be easily revisited to complete an insufficient sampling.

In this paper, we compare the efficiency of three sampling methods in a tropical environment, in the same line of the comparative study by Feiss *et al.* (2017) in a temperate environment. The methods compared in this study are: the auger sampling, the pit sampling (digging methods) and the opportunistic handpicking of charcoals during excavations or on tree uprooting mounds. This latter method can be used to prospect sites of interest (Tardy 1998) and as such, it is interesting to estimate its potential in terms of taxonomic cover.

We address the following questions: 1) is one of the two digging methods more efficient than the other for the recovery of soil charcoals? 2) do site and sampling depth have an effect on the amount of charcoals retrieved with each of the digging methods? 3) does any of the three methods yield assemblages with better taxonomic richness? 4) do they require the same sampling effort?

2. Material and methods

2.1 Study area

The fieldwork took place in the Nouragues Natural Reserve, central French Guiana, in 12 sites located near the two base camps 'Saut Pararé' (4°02' N - 52°41'W) and 'Inselberg' (4°05' N - 52°41'W) (Fig. 1). The prospected sites displayed different patterns of past human occupation in terms of vegetation structure and composition and in terms of archaeological evidences (earthworks, potsherds associated with charcoals, dark earths). Sites 1 and 5 are in *Lasiacis* thickets, site 9 is in a liana forest, site 7 is at the limit between a *Lasiacis* thicket and a liana patch and the remaining sites are under forest cover. Site 3 corresponds to a circular anthropogenic ditch circling a hilltop, a type of archaeological earthwork common in French Guiana. Table 1 summarizes the main features of the sites.

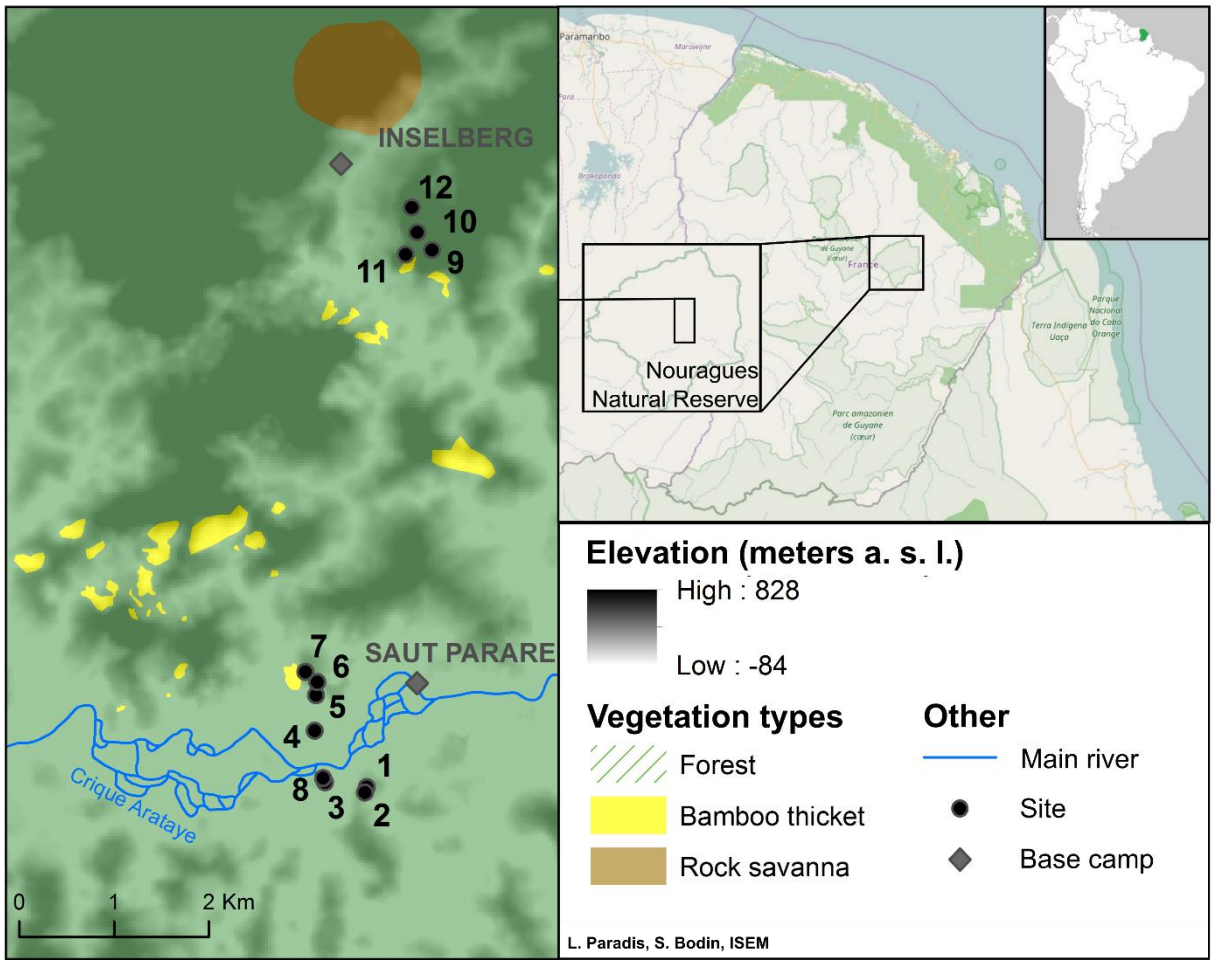


Figure 1: location of the study sites.

2.2 Sampling methods

The different sampling methods applied for each site are indicated in Table 1. In sites 1 to 9, we dug 80 x 80 cm pits where we collected 10 kg of soil in each 10-cm depth layer along a soil profile. We also collected charcoal fragments by hand in the soil excavated during the digging process. Second, in sites where charcoals were rather abundant in the pit, we sampled with a soil auger in a 1-ha surface, centered on the pit, except for site 3 where we sampled at several points in the ditch. The objective with auger cores was to cover a larger surface area to better catch the taxonomic diversity at the stand scale. The sampling depth depended on the depth of the bedrock and on the type of soil: when the soil became red, charcoals were rare or absent, so we did not go any further. For lack of time, the pits at sites 10 to 12 were not sampled, nor were sites 11 and 12 sampled with soil auger. Finally, on sites 9 to 12 we looked for charcoals on all tree uprooting mounds present in the 1-ha surface centered on the pit. This last method was chosen because it is a quick way to have a qualitative information on the sites we did not have time to fully investigate. For sites 1 to 8, searching for charcoals in soil excavated

during the digging of the pit is considered to be similar as searching on an uprooting mound because it is opportunistic.

Table 1: history and main vegetation type of the sites investigated and number of samples for each sampling method applied.

Site	History	Vegetation	Number of pit profile samples (each 10-cm depth)	Number of auger cores (max. depth in cm)	Number of tree uprooting mounds/Excavated pit soil
1	Anthropized	*Lasiacis* thicket	6	20 (80)	0/1
2	Anthropized	Forest	3	26 (90)	0/1
3	Anthropized	Forest	6	16 (130)	0/1
4	Non-anthropized	Forest	5	0	0/0
5	Non-anthropized	*Lasiacis* thicket	4	0	0/0
6	Non-anthropized	Forest	5	23 (60)	0/1
7	Anthropized	*Lasiacis* thicket/liana forest	5	0	0/1
8	Anthropized	Forest	4	6 (80)	0/1
9	Anthropized	Liana forest	7	17 (60)	7/0
10	Non-anthropized	Forest	-	16 (60)	10/0
11	Anthropized	Forest	-	-	14/0
12	Non-anthropized	Forest	-	-	3/0

2.3 Charcoal extraction and identification

Soil samples from pit profiles and auger cores were water-sieved in the field to recover charcoal fragments in a 4-mm mesh, a suitable size for charcoal identification, especially in tropical areas (Chabal *et al*. 1999; Scheel-Ybert 2001). Charcoals were identified with the help of an electronic identification key (Bodin *et al*. 2019), the InsideWood online database (Wheeler 2011), specialized literature (Détienne *et al*. 1982; Détienne & Jacquet 1983; Scheel-Ybert & Gonçalves 2017) and reference collections of charred wood from Brazil and French Guiana (Scheel-Ybert 2016).

2.4 Testing the effects of the sampling method, site and sampling depth on charcoal concentration

The sites considered for statistical analysis were those containing enough charcoals and which were sampled with the same methods, *i.e.* sites 1, 2, 3, 6, 8 and 9.

We expressed the charcoal concentration as the total number of charcoal pieces per litre of sieved sediment (from pits and augers) to allow for comparison between all sites.

We tested the effect of the sampling method (pit *vs*. auger cores), on charcoal concentration using a Wilcoxon test. We compared the two methods at the same sampling depths.

We tested the effect of site and of sampling depth on charcoal concentration using a Kruskal-Wallis test. Again, comparisons were made at the same depths.

We then tested these effects for each sampling method separately using a Friedman test with a block on the sampling depth when testing the effect of the site and a block on the site when testing the effect of the sampling depth, to control these sources of variability.

We used the Conover post-hoc test when the Kruskal-Wallis and the Friedman tests were significant to determine which sites and sampling depths actually differed. These analyses and the following were performed with R version 3.5.0 (R Core Team 2018).

Determining the minimal sampling effort required to obtain a representative assemblage

To determine the minimal number of charcoal fragments and the minimal number of auger cores required to obtain a representative assemblage of the floristic diversity, we followed the procedure described in Chao *et al.* (2014). We constructed the individual-based rarefaction curves of the richest sites (*i.e.* 1, 2, 3, 9) for each sampling method and the sample-based rarefaction curves using the iNEXT function from the iNEXT package (Hsieh *et al*. 2016). The individual-based curves represent the number of taxa as a function of the number of identifiable charcoal fragments (*i.e.* excluding unidentifiable ones) whilst the sample-based curves represent the number of taxa as a function of the number of sampling units, here defined as the number of auger cores. The minimal sampling effort is determined as the minimal number of charcoal fragments or auger cores required to reach the asymptote, which corresponds to the predicted diversity. The securely identified taxa were merged with their 'cf.' analogous before building the curves (*e.g*. 'taxon A' was merged with 'cf. taxon A').

Finally, we computed the number of taxa recovered exclusively by each sampling method in these sites to assess the complementarity of the methods.

3. Results

The number of charcoals and identifiable taxa retrieved from each site with each sampling methods are given in the SI (SI. 1 and 2).

3.5 Effect of the sampling method

Due to the high variability of charcoal concentrations among sites, the results are hereafter given as median ± standard error. We found no difference in the charcoal concentration between pits and auger cores: 1.10 ± 1.01 *vs*. 1.41 ± 0.66 charcoals/L (Fig. 2; Wilcoxon test: p-value = 0.9876).

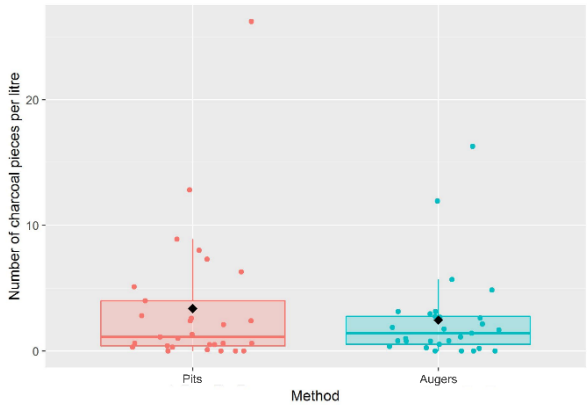


Figure 2: Charcoal concentrations of the pit and the auger sampling methods. The means are represented by the black diamonds.

3.6 Effect of the site

Fig. 3a shows the distribution of the charcoal concentration for each site, considering together the pit and the auger sampling methods. Only sites 2 and 8 show significant differences, with site 2 having a higher charcoal concentration than site 8 (SI. 3; Kruskal-Wallis test: p-value = 0.009617). Other differences appeared when we considered the auger and the pit sampling methods independently,

though much more tenuous with the latter (Friedman test: p-values = 0.002539 and 0.04773, respectively). The pits from sites 1, 2 and 3 had a higher charcoal concentration than site 6 and 8, and site 9 had a higher charcoal concentration than site 6 (Fig. 3b; SI. 3). The auger cores from site 2 were richer in charcoals than those from sites 1, 6, 8 and 9 and those of site 3 were richer than those of site 8 (Fig. 3c; SI. 3).

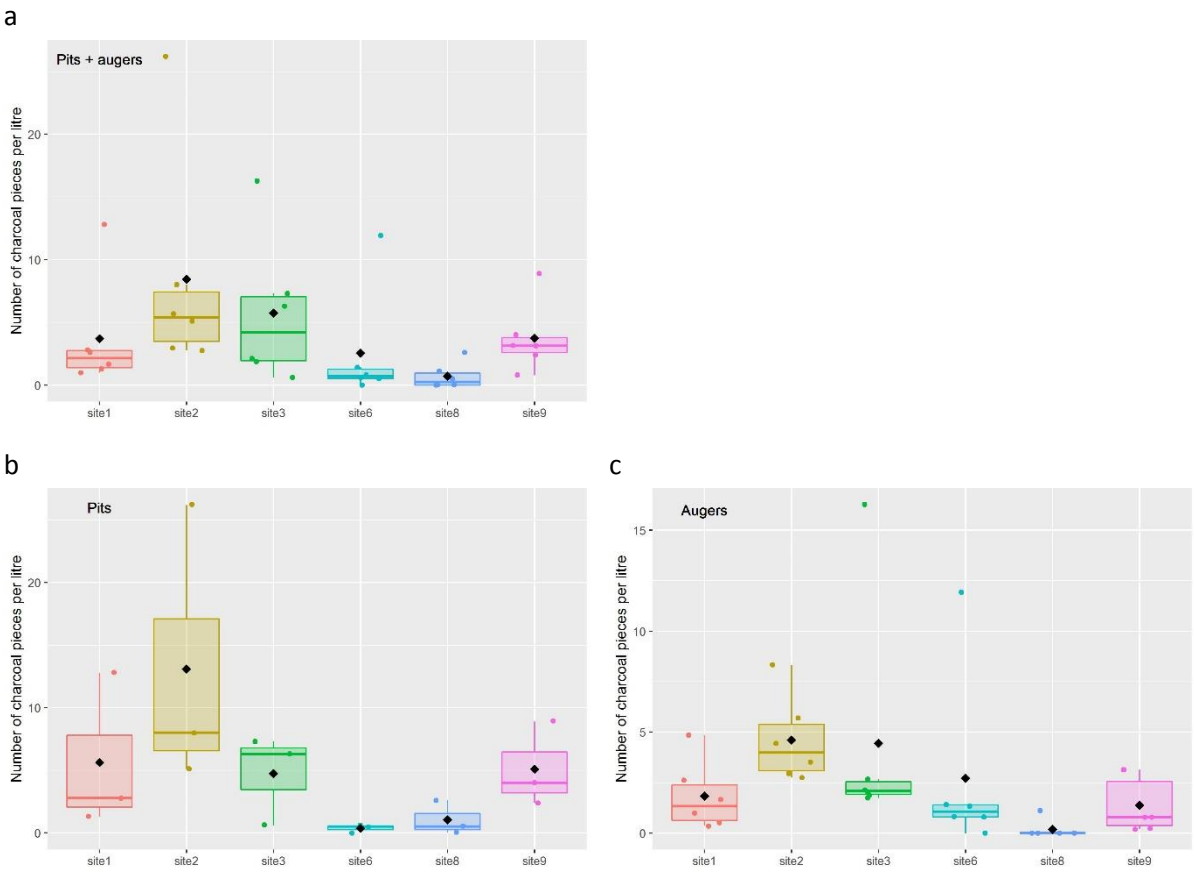


Figure 3: charcoal concentrations the sites investigated with **a** the pit and auger sampling methods; **b** the pit sampling method and **c** the auger sampling method. The means are represented by the black diamonds.

3.7 Effect of the sampling depth

We found no significant differences in charcoal concentrations between sampling depths when considering the two sampling methods together (Fig. 4a, Kruskal-Wallis test: p-value = 0.1029 and SI. 4), or separately (Fig. 4b and c, Friedman test: p-values = 0.5134 and 0.2095, respectively and SI. 4). Nevertheless, the level “10-20 cm” tends to be richer in charcoals fragments than the other levels with a higher median, whatever the sampling method under consideration.

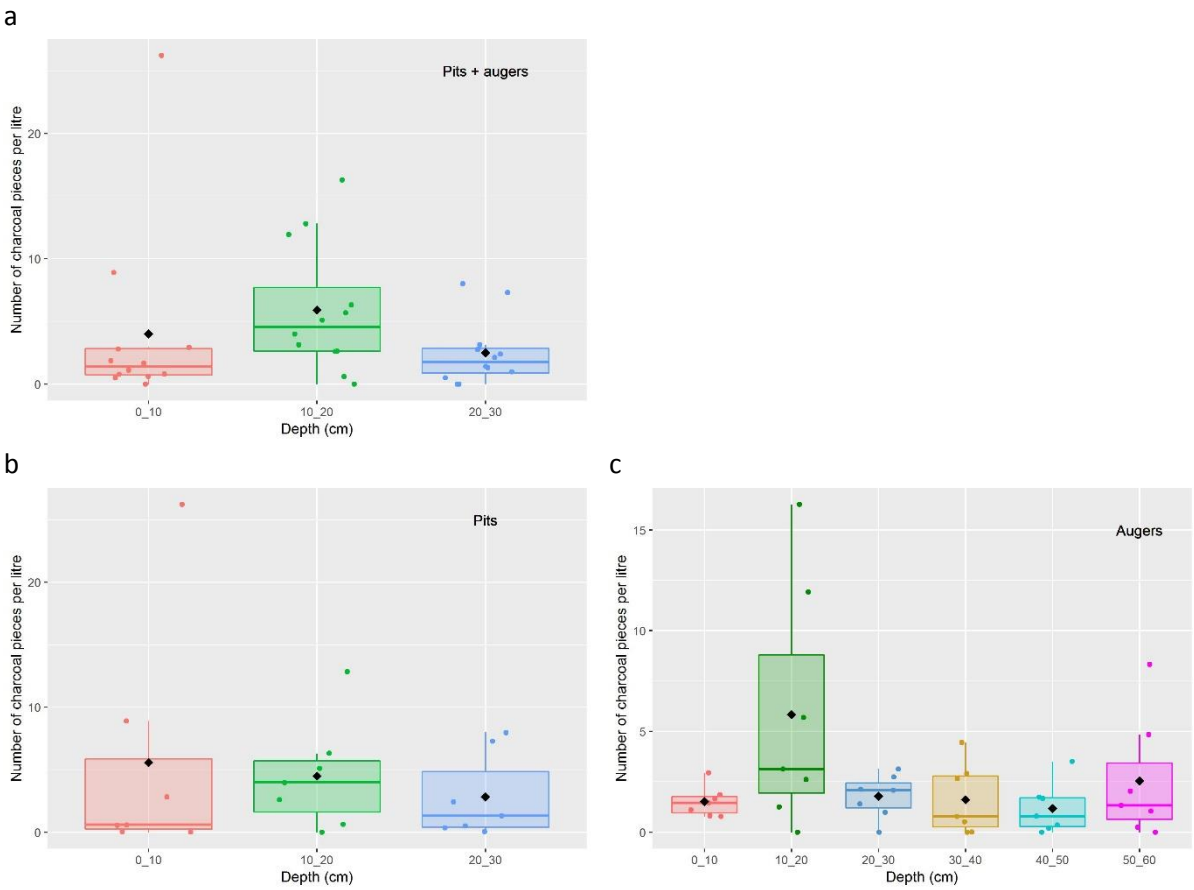


Figure 4: charcoal concentrations in different sampling levels, for **a** pit and auger sampling methods together; **b** pit sampling method alone; **c** auger sampling method alone. Black diamonds are the means.

3.8 Estimating the minimal sampling effort based on rarefaction curves

The observed and predicted diversities and the sampling effort required to reach the predicted diversity for each site are summarized in Table 3. The individual- and sample-based rarefaction curves are presented in Fig. 5. The percentage of the total number of taxa exclusively recovered by each sampling method is presented in Fig. 6.

Table 3: outputs from the individual- and sample-based rarefaction curves for each of the three sampling methods per site: observed diversity, estimated asymptote with standard error (s. e.), predicted diversity and sampling effort

		Individual-based					Sample-based				
Site	Method	Obs. diversity	Estim. asympt.	s. e.	Pred. diversity	Sampling effort (nb of charcoals) *	Obs. diversity	Estim. asympt.	s. e.	Pred. diversity	Sampling effort (nb of auger cores)*
1	Exc. soil	17	41.615	23.873	41	657	__	__	__	__	__
	Pit	26	36.062	8.965	36	1073	__	__	__	__	__
	Augers	13	17.327	4.636	17	76	13	18.819	5.799	18	54
	All	39	52.944	9.863	52	926	__	__	__	__	__
2	Exc. soil	5	5.992	2.183	5	131	__	__	__	__	__
	Pit	10	30.942	17.198	30	3733	__	__	__	__	__
	Augers	16	40.173	30.699	40	1356	16	50.615	32.142	50	331
	All	26	123.828	111.3666	123	19544	__	__	__	__	__
3	Exc. soil	10	12.213	3.345	12	165	__	__	__	__	__
	Pit	20	30.057	8.961	30	1017	__	__	__	__	__

Site	Method	Individual-based					Sample-based				
		Obs. diversity	Estim. asympt.	s. e.	Pred. diversity	Sampling effort (nb of charcoals) *	Obs. diversity	Estim. asympt.	s. e.	Pred. diversity	Sampling effort (nb of auger cores)*
9	Augers	14	18.127	4.840	18	409	14	37.438	22.756	37	168
	All	30	38.615	6.798	38	968	—	—	—	—	—
	Mounds	8	11.765	5.002	11	44	8	—	—	—	—
	Pit	25	55.055	28.464	55	2826	—	—	—	—	—
	Augers	14	21.875	7.999	21	99	14	25.765	10.086	25	74
	All	43	68.657	16.071	68	1192	—	—	—	—	—

*based on the integer part of the estimated asymptote, *i.e.* the predicted diversity.

Overall, the pit method recovered more taxa (81) than the auger method (57). The excavated soil/mound method (thereafter exc. soil/mound method) recovered less taxa (42), but with a higher variability among sites.

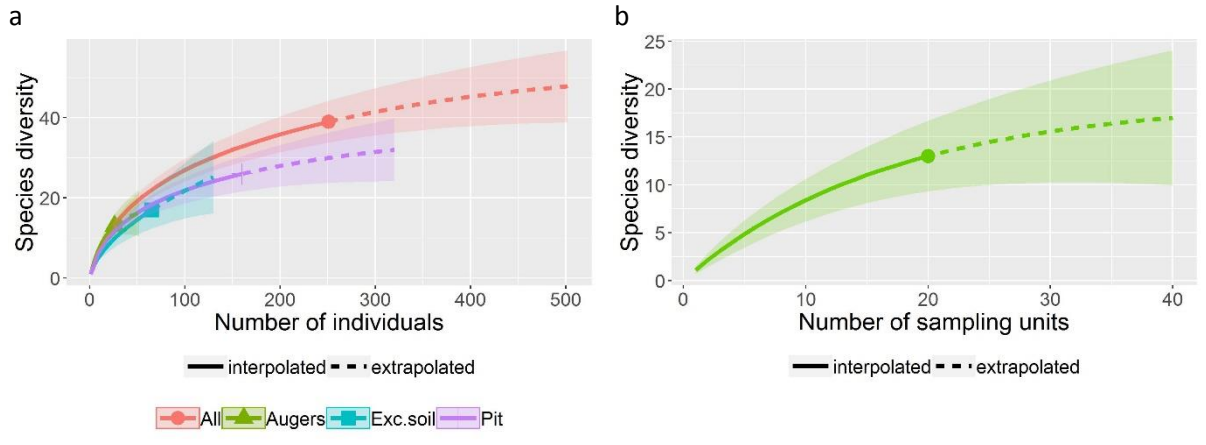
At sites 1, 3 and 9, the augers presented a lower observed diversity than pits (13 *vs*. 26, 14 *vs*. 20 and 14 *vs.* 25, respectively). Only the augers of sites 2 presented a higher observed diversity than the pit (16 *vs.* 10).

At sites 2, 3 and 9, the exc. soil/mound method presented a lower observed diversity (5, 10 and 8, respectively) compared to the other methods. At site 1, the observed diversity from the excavated soil was lower than in the pit (17 *vs.* 26) but higher than in the augers (17 *vs.* 13).

The sampling effort estimated to reach a plateau varied greatly depending on site and sampling method. We only reached a plateau with the excavated soil from site 2 with a very low diversity of 5 taxa for a sampling effort of 131 charcoals. The estimated sampling effort varied from 1017 to 3733 charcoals with the pit method, from 76 to 1356 charcoals with the auger method and from 44 to 657 with the exc. soil/mound method.

Even when considering all the methods together, *i.e.* a higher number of charcoals, we did not reach an asymptote.

The sampled-based curves gave sometimes a much higher predicted diversity than the individual-based curves: 50 *vs*. 40 for site 2 and 37 *vs*. 18 for site 3 with the auger method. Consequently, this led to a very high estimated sampling effort of 331 auger cores for site 2 and 168 auger cores for site 3. The sampled-based curves of sites 1 and 9 presented a predicted diversity closer to that of the individual-based curves: 18 *vs*. 17 for site 1 and 25 *vs*. 21 for site 9. The estimated sampling effort for these two sites were consequently much lower than for sites 2 and 3 with 54 auger cores for site 1 and 74 auger cores for site 9.



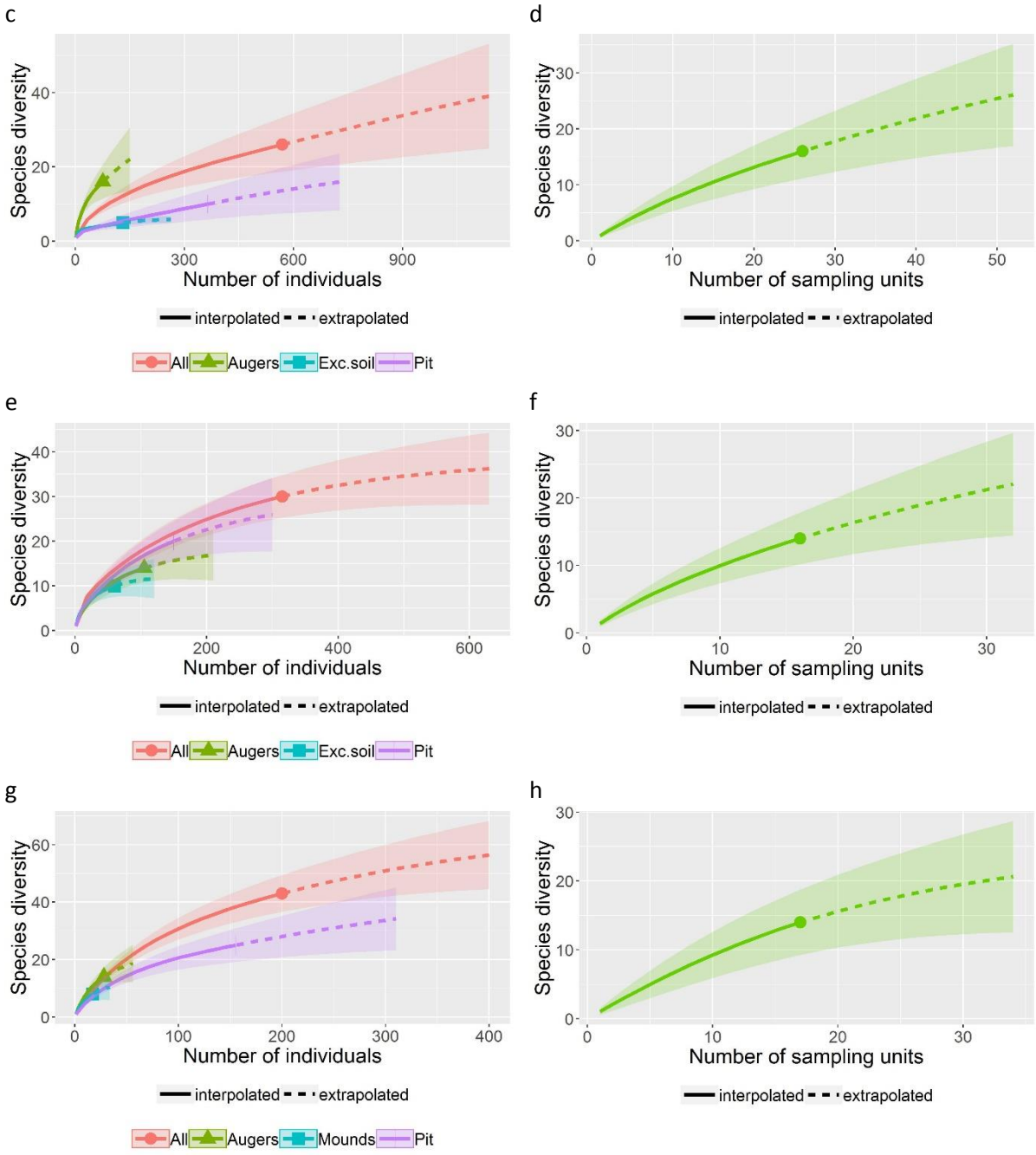


Figure 5: rarefaction curves and their 95% confidence interval for the charcoal richest sites 1, 2, 3, and 9 according to each sampling method and to all methods together ("All"). Left panel: individual-based rarefaction curves; right panel: sample-based rarefaction curves (a sampling unit = an auger core). **a**, **b** site 1; **c**, **d** site 2; **e**, **f** site 3; **g**, **h** site 9.

Between 5 and 15 % of the taxa recovered in each site were only found thanks to the exc. soil/mounds method. In sites 1, 2 and 3, 30 to 40% of the taxa were only found in the pit and 18 to 21% were only found in the auger cores. Site 2 shows a different pattern with 50% of the taxa found only in the auger cores and 23% found only in the pit.

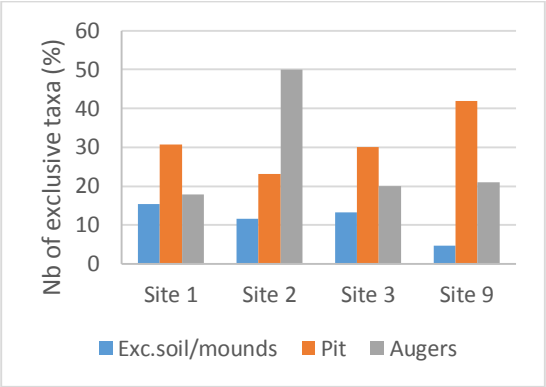


Figure 6: Percentage of the total number of taxa recovered exclusively with a sampling method in sites 1, 2, 3 and 9.

4. Discussion

4.5 Complementarity of the sampling methods

The observed diversity was lower with the auger method than with the pit method in three sites out of four. The presence of very few taxa in most of the auger cores could explain this difference. Indeed, we noticed during charcoal identification that many of the auger cores contained either a single charcoal and consequently a single taxon or a majority of charcoals belonging to the same taxon. This is probably due to the small soil surface covered by an auger core, which increases the probability of sampling a single individual (*e.g.* a piece of trunk). Therefore, despite a better spatial coverage, the fact that we get few taxa in each auger core did not help to have a higher taxonomic richness than with pits. Only the augers from site 2 allowed to recover a better observed diversity. In this site, the pit assemblage was dominated by two taxa counting together for 97% of the charcoal pieces. In this case, the spatially extended coverage of the augers allowed to better catch the taxonomic diversity: 50% of the taxa found in this site were exclusive to the augers (Fig. 6). In the other sites, the auger method also allowed to recover new taxa that we had not found in the pits. In sites 1, 3 and 9, between 18 and 21 % of the taxa were found exclusively in the augers. The exc. soil/mound method also allowed to discover new taxa that we did not recovered with the two other methods. This opportunistic method is not intended to replace the two others because of the bias induced by a naked-eye collect. However, our results show that it can be used additively to obtain a supplementary qualitative information. The variability of the observed diversity obtained with this method depends on the presence of monospecific lenses. In site 2, we reached an asymptote because of a high amount of charcoal fragments from the same individual (probably a piece of trunk or branch). In site 9, we obtained a lower observed diversity than with the excavated soils from site 1 and 3 despite a better spatial coverage (7 sampled mounds) because of the overrepresentation of some taxa.

These results suggest that these three methods are complementary. With the pit method, which is a very local sampling point, there is a risk to dig at the location of a monospecific lens of charcoal which can correspond to a same individual (cf. site 2). In this case, a broader spatial sampling is required to overcome the overrepresentation issue. Even if the auger cores are often monospecific and contain few charcoals, they allow to recover different taxa with nearly each new core. In site 1, 54 % of the taxa recovered in augers cores were found only once (*i.e.* in only one core) and this reaches 75 % in site 2 and 71 % in sites 3 and 9. In sites 2 and 3, characterized by many rare taxa, this conducted to a high predicted diversity and a high estimated sampling effort (sample-based curves) because each new auger core is likely to contain a new taxon. Collecting charcoals on mounds can also allow to increase the taxonomic diversity of a charcoal assemblage in a site but one has to be careful not to pick only the largest charcoal fragments which can come from the same burnt individual.

4.6 Obtain a representative assemblage in a species-rich area

The minimal sampling effort estimated from our data is very high, exceeding 1000 charcoals with the pit method and even 3000 when there is an overrepresentation of some taxa (site 2). With the auger method, 76 to more than 1300 charcoal pieces and 54 to more than 300 auger cores would be required to reach a hypothetic plateau depending on taxonomic richness and monospecific concentrations of charcoals. Most of these estimated minimal sampling efforts are not realistic, both in terms of number of charcoals and number of auger cores, because of the time it would require to drill and to sieve large amounts of sediments. Even when considering the three methods together, which can be considered as a greater sampling effort because it multiplies the number of charcoals, the curves did not reach an asymptote (Fig. 5). As a matter of fact, increasing the sampling effort again and again would lead to discover new taxa and would only push back the hypothetical asymptote (predicted diversity).

Therefore, is seems unrealistic to try to get a stabilization of the rarefaction curves whatever the sampling method under consideration. The sampling effort should just be high enough to get the highest number of charcoals which would allow to get the best taxonomic diversity. This can be achieved by combining the pit and the auger sampling methods, which can allow to overcome their respective biases (monospecific auger cores, spatially limited pits). If we cannot estimate a minimal sampling effort based on the extrapolation of rarefaction curves, then how can we proceed?

The fact that a plateau is not reached has already been observed in anthracology in Brazilian coastal environments (Scheel-Ybert 2002) and in tropical forests of New Caledonia (Dotte-Sarout *et al.* 2015). In these cases, the construction of a Gini-Lorenz curve, which represents the cumulative frequencies of taxa as a function of the relative taxa rank, is an alternative to assess the representativeness of an anthracological assemblage (Chabal *et al.* 1999; Scheel-Ybert 2002). The intersection between the curve and the second diagonal gives the Gini-Lorenz index which is typically comprised between 28:72 and 22:78 in tropical environments (estimations based on floristic surveys, Scheel-Ybert 2002). An index of 22:78 means that 22 % of the taxa are represented in 78 % of the sampled individuals. When the Gini-Lorenz index of an anthracological assemblage falls within this range, the latter can be considered as representative of the past floristic diversity, even if no conclusive plateau was reached with rarefaction or accumulation curves. Therefore, the Gini-Lorenz index may be a good way to assess the representativeness of anthracological assemblages from French Guianan forests as well, and the minimal sampling effort may be estimated as the one required to obtain typical tropical indexes. According to Scheel-Ybert (2002), this minimal sampling effort would be of 200-300 charcoal fragments per sampling level.

4.7 Proposal for an efficient sampling scheme

How could we optimize the sampling protocol to get the best taxonomic diversity? According to our results, the charcoal concentration is equivalent between the pit and the auger sampling methods for a same volume of soil sampled (Wilcoxon test). Therefore, both are equally efficient for the recovery of soil charcoals. Nevertheless, our results also show that the two methods should be used together to overcome their respective bias and to get the best picture of the past diversity on a study site.

The number of pits or auger cores can be adjusted according to the charcoal richness of a site. Among the 6 sites compared on the basis of their charcoal concentration, we saw that some are significantly richer. In these sites, it is worthy to increase the sampling effort to get high diversity assemblages, but in the poorest sites, the effort should be adapted to not lose too much time digging for feeble amounts of charcoals. This is much convenient to have an idea of the charcoal richness of a site before starting systematic digging methods, knowing that, according to our experience in the Nouragues forest, drilling 20 auger cores of 60 cm depth in a 1-ha area takes about 10 hours and digging and sampling

an 80 x 80 cm pit takes *ca*. 4 hours (with two persons digging). To quickly assess the charcoal richness of a site before starting any excavation, prospections can be made thanks to small test-pits (Morin-Rivat *et al*. 2016), auger cores (Feiss *et al*. 2017) and investigation of tree uprooting mounds if they are abundant in the site of interest. The latter method is the fastest to have a glimpse of charcoal distribution: we estimated that about 3 hours are needed to prospect about ten uprooted mounds in a 1-ha area.

We found no statistical evidence to differentiate charcoal richness from sampling levels, but we expect this could be due to our low number of replicates. Our results show that the soil layer between 10 and 20 cm-depth tends to be richer. A quick prospection with auger cores can allow to assess the depth of charcoal levels. In our case, focusing on these charcoal-rich levels during sampling and not digging too deep would have saved time to make some additional auger cores at the most interesting sampling depths.

Depending on the time available for fieldwork and site accessibility, a sampling scheme could be to dig 3 to 5 pits in a site. One pit can be large enough to allow pedological description (*e.g*. 80 x 80 cm) and the others can be smaller (*e.g*. 30 x 30 cm). Multiplying the number of pits would allow to overcome spatial heterogeneity issues, as several studies have shown that charcoals deposit heterogeneously (*e.g*. Ohlson & Tryterud 2000; Eckmeier *et al*. 2007; Touflan & Talon 2009; Vleminckx *et al.* 2014). If logistical restrictions prevent the digging of several pits, then each profile of a same pit can be searched for charcoals to increase the number of samples. Then the sampling can be completed by drilling auger cores on a grid superimposed on pits, the spatial coverage of which may depend on the size of the site, its topography or possibly be adapted to match that of an existing floristic survey (generally 1 ha for tree inventory plots). As recommended by Feiss *et al*. (2017), the auger cores should be sufficiently spaced, *i.e*. a few meters, to avoid spatial autocorrelation. The number of auger cores can be adapted to vegetation constraints and accessibility (especially in tropical forests). It may also be adjusted according to the volume of soil collected from pits for comparison purposes, as both methods are equally efficient for charcoal recovery.

5. Conclusion

Our study showed that the two digging methods that we compared – pit and auger sampling – each have their biases, so it can be problematic, at least in highly diverse tropical environments, to choose only one of the two. Digging a single pit can be risky, because it may contain an assemblage in which a few taxa are over-represented, an issue than can only be detected after the identification phase in the lab. However, we found that auger cores contained fewer taxa than pits despite a higher sampling coverage, as many cores were monospecific. Nevertheless, our results showed that the two methods are complementary because they allowed to collect different taxa. We therefore suggest combining the two methods to get as diverse anthracological assemblages as possible, by digging several pits to overcome spatial heterogeneity issues and by drilling cores to increase taxonomic diversity. The third method investigated in this paper, which is the opportunistic harvesting of charcoals during digging or on uprooted tree mounds, can also be used to increase the pool of taxa in the anthracological record. This is also a very quick method which gives an insight into the charcoal richness of a site, which can be helpful to adjust the sampling effort with the two digging methods.

6. Acknowledgments

This study is part of the LongTIme project (Long Term Impact of ancient Amerindian settlements on Guianese forests). We acknowledge an *Investissement d'Avenir* grant from the *Agence Nationale de la Recherche* (CEBA: ANR-10-LABX-25-01). We are grateful to all the people who helped during the three fieldwork campaigns: Christol Docquier, Florian Jeanne, Guillaume Odonne, Jean-Louis Smock, Marc-

Alexandre Tareau, Michel Rapinski, Mickaël Ayanne, Mélanie Roy and Tanguy Leblanc. We also thank Laure Paradis for the help for the realization of Fig. 1 and Boris Flotterer, Charly Favier, Gilles le Moguédec and Vincent Bonhomme for their helpful advices on the analyses conducted in this paper.

7. References

Bachelet C, Scheel-Ybert R (2017) Landscape and firewood selection in the Santa Elina rock shelter (Mato Grosso, Brazil) during the Holocene. Quat Int 431:52–60 . doi: 10.1016/j.quaint.2015.12.019

Badal Garcia E (1992) L'anthracologie préhistorique: à propos de certains problèmes méthodologiques. Bull Société Bot Fr Actual Bot 139:167–189

Bodin SC, Scheel-Ybert R, Beauchêne J, Molino J-F, Bremond L (2019) CharKey: An electronic identification key for wood charcoals of French Guiana. IAWA J 40:75–91

Bourland N, Cerisier F, Daïnou K, Smith AL, Hubau W, Beeckman H, Brostaux Y, Fayolle A, Biwolé AB, Fétéké F, Gillet J-F, Morin-Rivat J, Lejeune P, Tiba EN, Van Acker J, Doucet J-L (2015) How Tightly Linked Are Pericopsis elata (Fabaceae) Patches to Anthropogenic Disturbances in Southeastern Cameroon? Forests 6:293–310 . doi: 10.3390/f6020293

Carcaillet C, Thinon M (1996) Pedoanthracological contribution to the study of the evolution of the upper treeline in the Maurienne Valley (North French Alps): methodology and preliminary data. Rev Palaeobot Palynol 91:399–416

Chabal L (1997) Forêts et sociétés en Languedoc (Néolithique final, Antiquité tardive) : l'anthracologie, méthode et paléoécologie, Editions de la Maison des Sciences de l'Homme. Editions de la Maison des Sciences de l'Homme

Chabal L, Fabre L, Terral JF, Théry-Parisot I (1999) L'anthracologie. In: La botanique. Errance, Paris, pp 43–104

Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. Ecol Monogr 84:45–67 . doi: 10.1890/13-0133.1

Chrzazvez J, Théry-Parisot I, Fiorucci G, Terral J-F, Thibaut B (2014) Impact of post-depositional processes on charcoal fragmentation and archaeobotanical implications: experimental approach combining charcoal analysis and biomechanics. J Archaeol Sci 44:30–42 . doi: 10.1016/j.jas.2014.01.006

Détienne P, Jacquet P (1983) Atlas d'identification des bois de l'Amazonie et des régions voisines. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-Sur-Marne

Détienne P, Jacquet P, Mariaux A (1982) Manuel d'identification des bois tropicaux. Tome 3 : Guyane française. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-Sur-Marne

Di Pasquale G, Marziano M, Impagliazzo S, Lubritto C, De Natale A, Bader MY (2008) The Holocene treeline in the northern Andes (Ecuador): first evidence from soil charcoal. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 259:17–34

Dotte-Sarout E (2017) Evidence of forest management and arboriculture from wood charcoal data: an anthracological case study from two New Caledonia Kanak pre-colonial sites. Veg Hist Archaeobotany 26:195–211

Dotte-Sarout E, Carah X, Byrne C (2015) Not just carbon: assessment and prospects for the application of anthracology in Oceania: Not just carbon. Archaeol Ocean 50:1–22 . doi: 10.1002/arco.5041

Dotte-Sarout E, Kahn JG (2017) Ancient woodlands of Polynesia: A pilot anthracological study on Maupiti Island, French Polynesia. Quat Int 457:6–28 . doi: 10.1016/j.quaint.2016.10.032

Dutoit T, Thinon M, Talon B, Buisson E, Alard D (2009) Sampling soil wood charcoals at a high spatial resolution: a new methodology to investigate the origin of grassland plant communities: Sampling soil wood charcoals at a high spatial resolution. J Veg Sci 20:349–358 . doi: 10.1111/j.1654-1103.2009.05403.x

Eckmeier E, Rösch M, Ehrmann O, Schmidt MWI, Schier W, Gerlach R (2007) Conversion of biomass to charcoal and the carbon mass balance from a slash-and-burn experiment in a temperate deciduous forest. The Holocene 17:539–542 . doi: 10.1177/0959683607077041

Feiss T, Horen H, Brasseur B, Lenoir J, Buridant J, Decocq G (2017) Optimal sampling design and minimal effort for soil charcoal analyses considering the soil type and forest history. Veg Hist Archaeobotany 26:627–637

Fernandes Caromano C, Cascon LM, Neves EG, Scheel-Ybert R (2013) Revealing Fires and Rich Diets: Macro- and Micro-archaeobotanical Analysis at the Hatahara Site, Central Amazonia. Tipití J Soc Anthropol Lowl S Am 11:40–51

Heinz C, Thiébault S (1998) Characterization and Palaeoecological Significance of Archaeological Charcoal Assemblages during Late and Post-Glacial Phases in Southern France. Quat Res 50:56–68 . doi: 10.1006/qres.1998.1978

Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016) iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). Methods Ecol Evol 7:1451–1456 . doi: 10.1111/2041-210X.12613

Hubau W, Van den Bulcke J, Kitin P, Mees F, Van Acker J, Beeckman H (2012) Charcoal identification in species-rich biomes: A protocol for Central Africa optimised for the Mayumbe forest. Rev Palaeobot Palynol 171:164–178

Morin-Rivat J, Biwolé A, Gorel A-P, Vleminckx J, Gillet J-F, Bourland N, Hardy OJ, Smith AL, Daïnou K, Dedry L, Beeckman H, Doucet J-L (2016) High spatial resolution of late-Holocene human activities in the moist forests of central Africa using soil charcoal and charred botanical remains. The Holocene 26:1954–1967 . doi: 10.1177/0959683616646184

Morin-Rivat J, Fayolle A, Gillet J-F, Bourland N, Gourlet-Fleury S, Oslisly R, Bremond L, Bentaleb I, Beeckman H, Doucet J-L (2014) New Evidence of Human Activities During the Holocene in the Lowland Forests of the Northern Congo Basin. Radiocarbon 56:209–220 . doi: 10.2458/56.16485

Nelle O, Robin V, Talon B (2013) Pedoanthracology: Analysing soil charcoal to study Holocene palaeoenvironments. Quat Int 289:1–4 . doi: 10.1016/j.quaint.2012.11.024

Ohlson M, Tryterud E (2000) Interpretation of the charcoal record in forest soils: forest fires and their production and deposition of macroscopic charcoal. The Holocene 10:519–525

R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Scheel-Ybert R (2001) Man and Vegetation in Southeastern Brazil during the Late Holocene. J Archaeol Sci 28:471–480 . doi: 10.1006/jasc.2000.0577

Scheel-Ybert R (2016) Charcoal collections of the world. IAWA J 37:489–505

Scheel-Ybert R (2002) Evaluation of sample reliability in extant and fossil assemblages. Bar Int Ser 1063:9–16

Scheel-Ybert R, Gonçalves TAP (2017) Primeiro Atlas Antracológico de Espécies Brasileiras/First Anthracological Atlas of Brazilian Species. Museu Nacional, Rio de Janeiro

Scheel-Ybert R, Gouveia SEM, Pessenda LCR, Aravena R, Coutinho LM, Boulet R (2003) Holocene palaeoenvironmental evolution in the São Paulo State (Brazil), based on anthracology and soil δ13C analysis. The Holocene 13:73–81 . doi: 10.1191/0959683603hl596rp

Talon B (2010) Reconstruction of Holocene high-altitude vegetation cover in the French southern Alps: evidence from soil charcoal. The Holocene 20:35–44

Talon B, Payette S, Filion L, Delwaide A (2005) Reconstruction of the long-term fire history of an old-growth deciduous forest in Southern Québec, Canada, from charred wood in mineral soils. Quat Res 64:36–43 . doi: 10.1016/j.yqres.2005.03.003

Tardy C (1998) Paléoincendies naturels, feux anthropiques et environnements forestiers de Guyane Française du tardiglaciaire à l'holocène récent : Approches chronologique et anthracologique. PhD Thesis, Université Montpellier 2

Théry-Parisot I, Chabal L, Chrzavzez J (2010) Anthracology and taphonomy, from wood gathering to charcoal analysis. A review of the taphonomic processes modifying charcoal assemblages, in archaeological contexts. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 291:142–153 . doi: 10.1016/j.palaeo.2009.09.016

Thinon M (1978) pedoanthracologie: une nouvelle methode d'analyse phytochronologique depuis le neolithique. Comptes Rendus Hebd Seances Ser Sci Nat

Touflan P, Talon B (2009) Spatial reliability of soil charcoal analysis: The case of subalpine forest soils. Écoscience 16:23–27 . doi: 10.2980/16-1-3177

Touflan P, Talon B, Walsh K (2010) Soil charcoal analysis: a reliable tool for spatially precise studies of past forest dynamics: a case study in the French southern Alps. The Holocene 20:45–52 . doi: 10.1177/0959683609348900

Vleminckx J, Morin-Rivat J, Biwolé AB, Daïnou K, Gillet J-F, Doucet J-L, Drouet T, Hardy OJ (2014) Soil Charcoal to Assess the Impacts of Past Human Disturbances on Tropical Forests. PLoS ONE 9:e108121 . doi: 10.1371/journal.pone.0108121

Wheeler EA (2011) Inside wood–a web resource for hardwood anatomy. IAWA J 32:199–211

8. Supplementary material

SI.1: charcoal concentration and number of identifiable taxa recovered in each site investigated with the pit and the auger sampling methods, with respect to the sampling depths and to the volume of soil sampled

		Pits			Auger cores		
Site	Depth (cm)	Vol. (L)	Charcoal concentration (nb_{tot}/L)	Nb of identifiable taxa	Vol. (L)	Charcoal concentration (nb_{tot}/L)	Nb of identifiable taxa
1	10	10	2,8	10	4,2	1,66666667	2

		Pits			Auger cores		
Site	Depth (cm)	Vol. (L)	Charcoal concentration (nb_{tot}/L)	Nb of identifiable taxa	Vol. (L)	Charcoal concentration (nb_{tot}/L)	Nb of identifiable taxa
	20	10	12,8	22	4,2	2,61904762	6
	30	10	1,3	9	4,05	0,98765432	4
	40	10	0,6	5	3,9	0,51282051	1
	50	10	1,1	4	2,85	0,35087719	0
	60	10	0,4	2	1,65	4,84848485	4
2	10	10	26,2	3	5,1	2,94117647	3
	20	10	5,1	8	5,1	5,68627451	7
	30	10	8	2	5,1	2,74509804	5
	40	-	-	-	4,95	4,44444444	7
	50	-	-	-	2,85	3,50877193	5
	60	-	-	-	0,6	8,33333333	1
3	10	10	0,6	4	3,75	1,86666667	1
	20	10	6,3	12	3,75	16,2666667	4
	30	10	7,3	10	3,75	2,13333333	4
	40	10	2,4	4	3,75	2,66666667	5
	50	10	0,3	3	3,45	1,73913043	4
	60	-	-	-	3,45	2,02898551	2
6	10	10	0	0	4,95	0,80808081	2
	20	10	0,6	3	4,95	11,9191919	6
	30	10	0,5	3	4,95	1,41414141	2
	40	10	0	0	4,05	0	0
	50	10	0	0	3,75	0,8	1
	60	-	-	-	1,5	1,33333333	1
7	10	10	0	0	-	-	-
	20	10	0	0	-	-	-
	30	10	0,3	3	-	-	-
	40	10	0	0	-	-	-
	50	10	0,4	2	-	-	-
8	10	10	0,5	3	0,9	1,11111111	1
	20	10	2,6	7	0,9	0	0
	30	10	0	0	0,9	0	0
	40	10	0,1	1	0,9	0	0
	50	-	-	-	0,9	0	0
	60	-	-	-	0,75	0	0
9	10	10	8,9	11	5,1	0,78431373	2
	20	10	4	12	5,1	3,1372549	4
	30	10	2,4	7	5,1	3,1372549	9
	40	10	2,1	5	5,1	0,78431373	2
	50	10	1	5	5,1	0,19607843	1
	60	10	0,3	2	4,2	0,23809524	0
10	10	-	-	-	4,8	1,45833333	1
	20	-	-	-	4,8	1,25	6
	30	-	-	-	4,8	2,08333333	6
	40	-	-	-	4,8	2,91666667	3

		Pits			Auger cores		
Site	Depth (cm)	Vol. (L)	Charcoal concentration (nb_{tot}/L)	Nb of identifiable taxa	Vol. (L)	Charcoal concentration (nb_{tot}/L)	Nb of identifiable taxa
	50	-	-	-	4,8	1,66666667	2
	60	-	-	-	4,8	1,04166667	2

SI.2: number of charcoals and number of identifiable taxa recovered in excavated pit soils and tree uprooting mounds

Site	Type of sampled feature	Total nb of charcoals	Nb of identifiable taxa
Site 1	Excavated soil	67	18
Site 2	Excavated soil	163	5
Site 3	Excavated soil	67	10
Site 6	Excavated soil	7	1
Site 7	Excavated soil	1	1
Site 8	Excavated soil	11	5
Site 9	Mounds (x7)	23	8
Site 10	Mounds (x10)	63	7
Site 11	Mounds (x14)	60	15
Site 12	Mounds (x3)	52	3

SI.3: charcoal concentrations (median ± se) considering the pit and auger sampling methods together and separately. The letters indicate the significant differences according to the Conover post-hoc test ($p<0.05$)

Site	Pit and augers	Pit	Augers
1	2.14 ± 1.84^{ab}	2.80 ± 3.61^{a}	1.33 ± 0.69^{bc}
2	5.39 ± 3.64^{a}	8.00 ± 6.60^{a}	3.98 ± 0.87^{a}
3	4.22 ± 2.37^{ab}	6.30 ± 2.09^{a}	2.08 ± 2.37^{ab}
6	0.70 ± 1.89^{ab}	0.50 ± 0.19^{b}	1.07 ± 1.85^{bc}
8	0.25 ± 0.42^{b}	0.50 ± 0.80^{bc}	0.00 ± 0.19^{c}
9	3.14 ± 1.12^{ab}	4.00 ± 1.96^{ac}	0.78 ± 0.57^{bc}

SI.4: charcoal concentrations (median ± se) of sites 1, 2, 3, 6, 8 and 9 in each sampling depth considering the pit and auger sampling methods together and separately

Sampling depth (cm)	Pit and augers	Pit	Augers
0-10	1.39 ± 2.13	0.60 ± 3.64	1.46 ± 0.28
10-20	4.55 ± 1.48	4.00 ± 1.63	3.14 ± 2.28
20-30	1.77 ± 0.76	1.30 ± 1.28	2.08 ± 0.41
30-40	--	--	0.78 ± 0.65
40-50	--	--	0.80 ± 0.47
50-60	--	--	1.33 ± 1.14

Chapitre V. Déchiffrer les patrons d'occupation précolombienne de la forêt tropicale de Guyane française par une approche anthracologique

L'ensemble des datations obtenues pour chacun des sites étudiés au cours de cette thèse et dans le cadre du projet LongTIme est présenté dans cet article. Ces datations mettent en évidence deux périodes d'occupation humaine, la première entre *ca*. 1300 et 1000 ans cal BP et la seconde entre *ca*. 600 et 400 ans cal BP. La présence de taxons pionniers et héliophiles dans les cortèges anthracologiques suggère qu'une végétation secondarisée était en place sur certains sites lors de la seconde période d'occupation (la plus récente), conséquence de l'impact de l'Homme sur son milieu. Certaines espèces ont pû être favorisées par ces anciennes populations : nous avons retrouvé des charbons de taxons utiles dans les assemblages anthracologiques, dont certains sont actuellement absents des sites étudiés. C'est le cas de *Spondias mombin*, un arbre fruitier aujourd'hui rare aux Nouragues. Nos résultats suggèrent aussi que les bois prélevés à des fins domestiques (bois de feu) ou artisanales ont pu être sélectionnés selon leur abondance : les cortèges anthracologiques semblent pouvoir se distinguer en deux groupes correspondant aux deux grands massifs étudiés, Saut Pararé et Inselberg, dont les compositions floristiques diffèrent. Les résultats anthracologiques révèlent enfin que certains des sites présentant des végétations particulières (cambrouses et forêts de lianes) étaient sous un couvert forestier qui a été brûlé lors des occupations, ce qui montre qu'au moins certains de ces patches de végétation ont une origine anthropique, comme cela avait été suggéré auparavant. Il est possible que le développement de ces végétations dépende du type d'occupation des sites concernés. Ces types d'occupations ne pourront être définis qu'à la lumière de l'archéologie.

Unraveling pre-Columbian occupation patterns in the tropical forest of French Guiana by an anthracological approach

Stéphanie C. Bodin[1,2], Jean-François Molino[2], Guillaume Odonne[3] and Laurent Bremond[1,4]

[1]ISEM, Université Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

[2]AMAP, IRD, CIRAD, CNRS, INRA, Université Montpellier, Montpellier, France

[3]LEEISA (Laboratoire Ecologie, Evolution, Interactions des Systèmes Amazoniens), CNRS, Université de Guyane, IFREMER, 97300 Cayenne, French Guiana

[4]École Pratique des Hautes Études, PSL University, Paris, France

Article soumis[7] dans *Vegetation History and Archaeobotany*

[7] L'article a été accepté après corrections dans le laps de temps entre le dépôt du présent manuscrit et la soutenance. Ici figure la version avant acceptation qui a été rapportée/examinée par le jury.

1. Abstract

In Amazonia, a growing body of studies has shown that the rainforest was affected in many parts during the pre-Columbian times, inducing changes in its floristic composition. The northern part of Amazonia, and in particular the Guiana Shield, is much less studied, although past human occupations have also been documented in this region. Therefore, the actual impact of pre-Columbian societies on Guianan forests is still poorly known. Here we explore 12 sites in the dense forest of Nouragues, central French Guiana, ranging from *a priori* non-anthropogenic to clearly anthropogenic, through an anthracological approach. Soil charcoals were radiocarbon dated to assess the chronology of the past human occupations, and identified to determine shifts in vegetation cover. Our results show that two main periods of occupation can be distinguished on several sites in the Nouragues area: a first one between *ca*. 1000 and 1300 cal. B.P. and a second one between *ca*. 400 and 600 cal. B.P. Charcoal identification reveals the presence of a secondary vegetation during this most recent period of occupation, as evidenced by the presence of pioneer and heliophilic taxa, suggesting that human activities induced and favored this kind of vegetation. The presence of valuable wood and edible species in the anthracological record could reflect a selective exploitation of the former around dwelling areas and a concentration of the latter within anthropogenic sites. As evidenced by our anthracological results, all sites were once under forest cover, including those that are now covered by bamboos or pseudo-bamboos or by liana forests. We therefore suggest that the type of human activity (*e.g*. dwelling or agriculture) may have had different impacts on the structure and composition of subsequent vegetation.

Keywords: Charcoal; Anthracology; *Lasiacis* thicket; Liana forest; Amazonia; Pre-Columbian occupation; Historical ecology

2. Introduction

The Amazonian rainforest has long been described as pristine but a growing body of studies supports the hypothesis that, in many places, it has been strongly influenced by pre-Columbian land management (*e.g.* Balée 1993; 2013; Clement *et al.* 2015; Denevan 1992; Heckenberger *et al.* 2003; 2007; Levis *et al.* 2012; 2017; Odonne *et al.* 2019; Posey 1985). Nevertheless, the findings of some investigators suggest that such an impact cannot be extrapolated to the whole Amazon basin (Barlow *et al.* 2012; McMichael *et al.* 2012; Piperno *et al.* 2015; 2019). While the debate persists on the extent to which the Amazonian forest has been modified by pre-Columbian societies, there are many clues of their presence, land use and resource management throughout this vast region. The most obvious are archaeological artifacts such as geoglyphs and earthworks (de Souza *et al.* 2018; Heckenberger and Neves 2009; Rostain 2008a), but also the abundance of domesticated species in the present-day landscape (Balée 1994; Erickson and Balée 2006; Clement *et al.* 2010; 2015; Levis *et al.* 2017) and in the archaeobotanical archives (*e.g.* Piperno and Pearsall 1998; Oliver 2008). Anthropogenic soils are also. The brown to black soils enriched in charcoals and potsherds found along riverine bluffs of the Amazon and its tributaries also attest to these ancient activities. Called Amazonian Dark Earths (ADE) or *terra preta* (Glaser and Birk 2012; Kern *et al.* 2003; McMichael *et al.* 2014), these soils contain large amounts of organic matter and associated nutrients that give them a much higher chemical fertility than tropical Ferralsols (Glaser and Birk 2012). ADEs are associated with anthropogenic secondary forests, with a higher density of domesticated species (German 2003; Junqueira *et al.* 2010; Woods and McCann 1999), smaller mature trees (German 2001 cited in German 2003), a lower canopy and a more closed understory (Woods and McCann 1999) than those on non-anthropogenic soils.

If studies on pre-Columbian occupation have flourished in central and western Amazonia, the northern part, and particularly the Guiana Shield is far less investigated, though also hosting vestiges of these ancient societies. The best known are the raised savannah fields of the coastal zone (Iriarte *et al.* 2010;

2012; McKey *et al.* 2010; Rostain 2008a), which has been studied more by archaeologists than the dense forests of the hinterland. However, archaeological surveys and excavations in the forest have revealed pre-Columbian sites, some of which are unique to the Guianas: these are peculiar ditched sites, whose ditch surrounds the top of a hill. They are mainly known in French Guiana where they are called "*montagnes couronnées*" (Abonnenc 1952): in this region, the LiDAR imagery allowed to discover dozens of such sites in the dense forest. The function of these sites remains to be determined; they could correspond to defensive places (Rostain 1994 cited in Rostain 2008) or to ceremonial areas (Versteeg 2003). To date, only a few have been the subject of archaeological excavations (Mazière and Mazière 1994; Mestre *et al.* 2013; Versteeg 2003). In addition to these peculiar earthworks, there are also in FG small patches of bamboos or liana forest that are included in the forest (Bongers *et al.* 2013; de Granville 1990; Gasc and Sastre 1978; Sabatier and Prévost 1989). Some are associated with dark soils enriched in potsherds and charcoal, but it is not certain that all have an anthropogenic origin.

In this paper, we aim to determine how pre-Columbian occupations have influenced the present-day vegetation of the Nouragues Natural Reserve in French Guiana through an anthracological approach, which is quite new in this region. We address this issue with the following questions: what is the chronology of human occupations? Are burnt taxa still present today or has the vegetation changed? Do they correspond to a dense or open forest, with pioneer or mature forest species? To answer these questions, we collected and identified charcoal assemblages from soil in twelve sites distributed under different vegetation cover, including pseudo-bamboo thickets and liana forests, each presenting different levels of past human disturbance, from apparently non-anthropized to clearly human impacted, as evidenced by the presence of earthworks, archaeological artifacts, soil analyses, and the abundance of domesticated tree species. Occupancy periods are determined by radiocarbon dating of charcoal.

3. Material and Methods

3.1 Regional setting

The study was done in the Nouragues Natural Reserve, central French Guiana, near the two base camps 'Saut Pararé' (4°02' N - 52°41'W) and 'Inselberg' (4°05' N - 52°41'W) (Fig. 1). The Reserve is free of long term human occupation since the early 18th century, when the Nouragues (or Norak) Amerindian populations began to decline (Grenand 2006). Since then, only limited commercial activities were carried out in the first half of the 20th century, with gold panning and the exploitation of balata (*Manilkara bidentata)* and rosewood (*Aniba rosaeodora*). Hence, the Nouragues Reserve is an ideal place to study the impact of ancient human disturbances on the forest.

The climate is tropical humid (from "Af" to "Am" in Köppen-Geiger classification, Peel *et al.* 2007) with a mean annual rainfall of 2990 mm and a mean annual temperature of 26.3°C (Grimaldi and Riéra 2001). The main dry season extends roughly from September to November and the little dry season usually occurs in March. The Reserve includes different types of vegetation: high and low forests, bamboo or pseudo-bamboo thickets dominated by *Guadua sp.* or *Lasiacis ligulata*, liana forests patches, swamp forests dominated by the palm *Euterpe oleracea* and rock savannas on the inselberg. The most dominant families are Burseraceae, Meliaceae, Sapotaceae, Lecythidaceae, Myristicaceae and Euphorbiaceae in the Saut Pararé area and Leguminosae, Sapotaceae and Lecythidaceae in the Inselberg area (for a dbh ≥ 10 cm, Poncy *et al.* 2001). Several studies have shown that edaphic factors, in particular the drainage conditions, but also the disturbance regime (Molino and Sabatier 2001) play a significant role in the floristic composition of the forests of French Guiana at a local scale (Lescure and Boulet 1985; Pélissier *et al.* 2001; Sabatier *et al.* 1997).

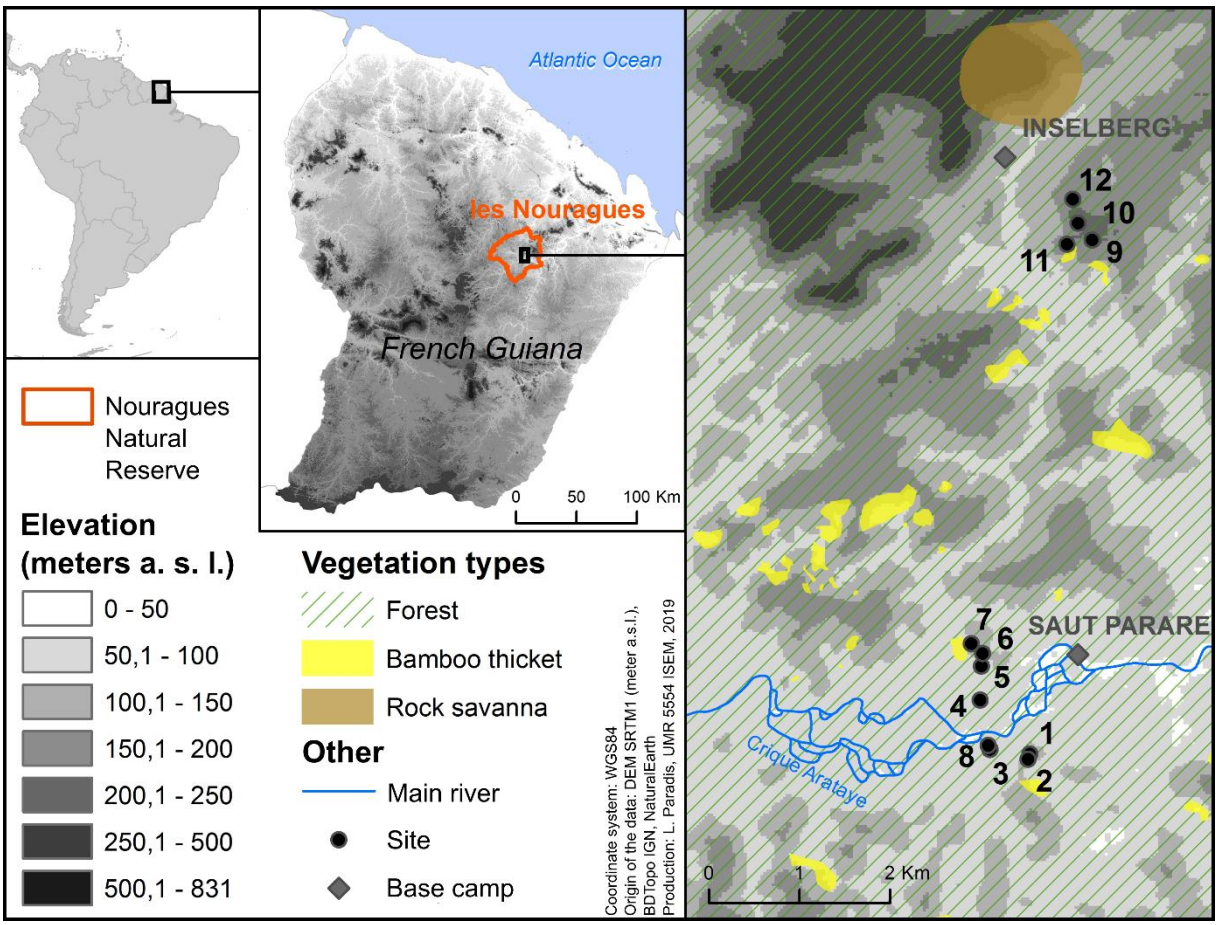


Figure 1 Location of the study sites

3.2 Study sites

We investigated 12 sites, supposed to reflect qualitatively and quantitatively different modalities of pre-Columbian occupations, distributed under different types of vegetation: high to low canopy forests with dense or sparse understory, hosting few or many edible palms which are anthropogenic markers (*e.g*. Balée 2013), pseudo-bamboo thickets dominated by *Lasiacis* and liana forests. Each site presented different types of soil color (from brown, yellow to red) and texture, the soils of the Inselberg area being more clayey than those of the Saut Pararé surroundings (88.6 ± 3.4% clay *vs*. 61.4 ± 12.5% respectively). The sites differed in the amounts of potsherds and charcoals, some of them lacking anthropogenic artefacts. Among these sites, we investigated two earthworks detected by airborne LiDAR: a 'ring-ditched hill' (*i.e.* a hilltop surrounded by a ditch) and another circular ditched site located on a plateau (Fig. 2). Table 1 sums up the sites features.

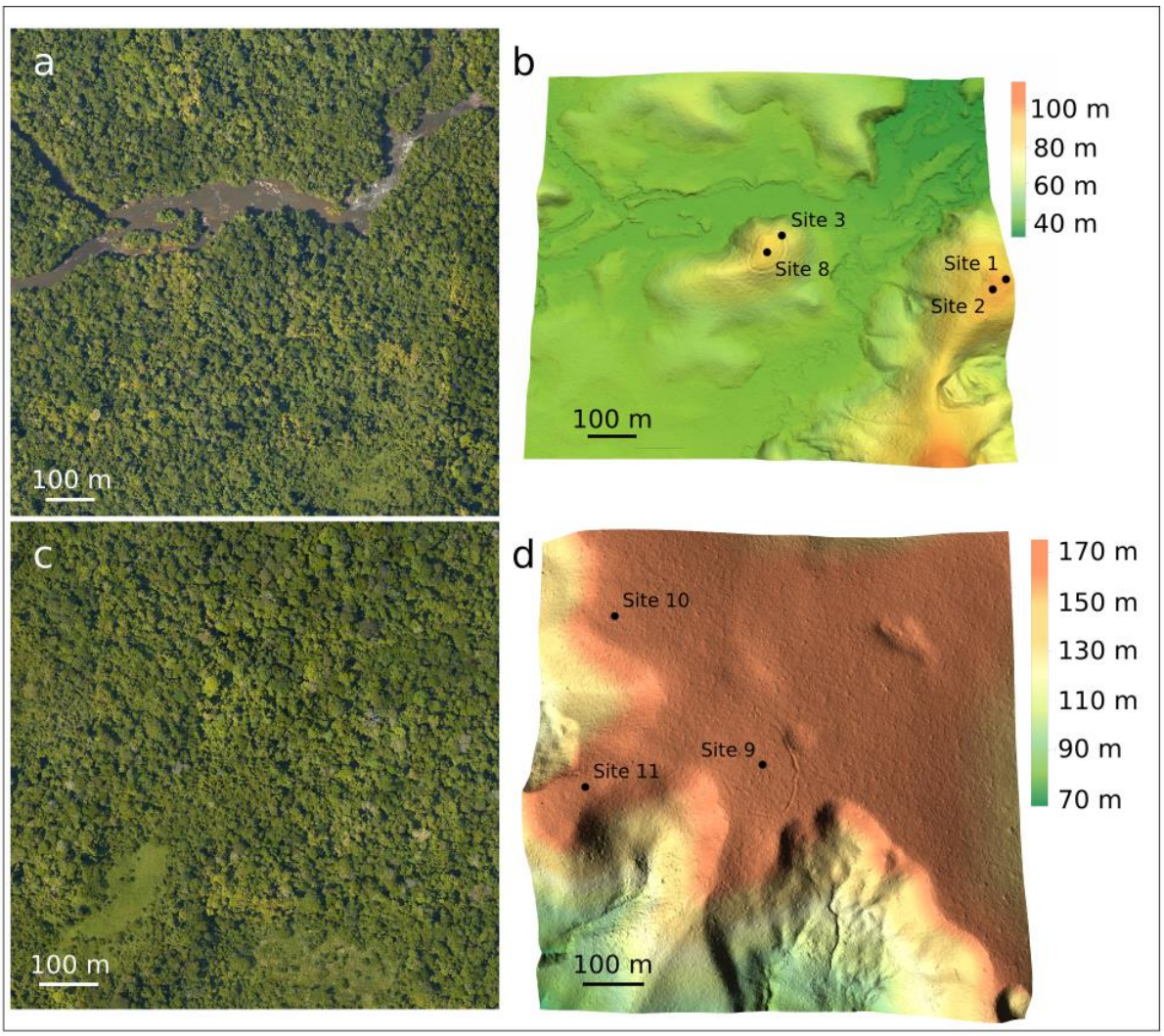


Figure 2 a Vegetation cover centered on the crowned mountain. A bamboo thicket is visible at the bottom right corner of the picture (canopy-free area); **b** Digital elevation model of the crowned mountain. The ditch appears as a circular ring (site 3) around the hilltop (site 8); **c** Vegetation cover centered on the ditched site near the Inselberg station. Two bamboo thickets are visible at the bottom of the picture; **d** Digital elevation model of the ditched site near the Inselberg station (site 9). The ditch appears on the edge of the plateau. J.-F. Molino, IRD/CNES/CEBA

Sites 1 to 8 are located in the Saut Pararé area and sites 9 to 12 are in the Inselberg area (Fig. 1). Sites 1 and 2 are on the same hilltop, the first being in a *Lasiacis ligulata* thicket and the second 60 meters aside under forest cover. On the ring-ditched hill, site 3 corresponds to the 'ditch' itself which has presumably been filled with soil material from the hill top, forming a flattened surface and site 8 corresponds to the hilltop. The crowned mountain is covered by a forest dominated by the edible palm *Oenocarpus bataua*. Site 4 is located on an alluvial terrace, in an apparently undisturbed forest. Site 5 is on a steep slope in a pseudo-bamboo thicket dominated by *Lasiacis ligulata* and *Heliconia bihai*. Sites 6 and 7 are situated on opposite sides of the same hill: the first is under a high canopy forest and the second is at the transition between a liana forest and a *Lasiacis* thicket. On the Inselberg side, sites 9 to 12 are located on the '*Grand Plateau*', south-east of the basecamp. Site 9 corresponds to another ditched site, covered by a liana forest and sites 10, 11 and 12 are all situated under forest cover.

Among these sites, sites 1, 2, 3, 7, 8, 9 and 11 are supposed to have been occupied by pre-Columbian people because of the presence of earthworks, useful tree species in abundance - particularly edible palms, or potsherds associated with charcoals. In contrast, sites 4, 5, 6, 10 and 12 lack the

anthropogenic markers listed above. Floristic surveys conducted on 1-ha plots in each forested site revealed that the anthropogenic ones (sites 2, 7, 8, 11) tend to host more trees ≥ 10 cm dbh than *a priori* low- to non-anthropogenic ones (sites 4, 6, 10 and 12): 555.5 ± 71.7 *vs*. 506.3 ± 26.9 in average, respectively and that they also tend to host more species: 112.8 ± 8.6 *vs*. 103.5 ± 8.2 in average, respectively. We cannot infer the anthropogenic nature of a site solely based on the soil color (Table 1): the dark color may be due to the large amount of humified organic matter and C present in the soil.

Table 1 Main features of the 12 sites investigated, with their botanical and archaeological characteristics

Site	Coordinates	Botanical plot (1ha)	Nb of identified species (1ha)	Nb of families (1ha)	Total nb of individuals ≥ 10 cm d.b.h. (1ha)	Dominant/Most abundant species (1ha)	Dominant/Most abundant family (1ha)	Vegetation type	Potsherds	Charcoals	Anthropogenic	Topography and associated earthwork	Soil clay content ($g.kg^{-1}$ soil)	Soil color, from the surface to the deep layers
1	4.02832; -52.67785	--	--	--	--	*Lasiacis ligulata*	Poaceae	*Lasiacis* thicket	Present	Present	Yes	Plateau	650 - 790	Dark brown – yellowish red
2	4.02778; -52.67803	LTN1	116	38	544	*Pouteria gongrijpii* (8.46%)	Meliaceae (17.10%)	Middle-high to high canopy forest with *Astrocaryum paramaca* in the understory	Present	Present	Yes	Plateau	610 - 690	Dark brow – strong brown
3	4.02877; -52.68182	--	--	--	--	--	--	--	Present	Present	Yes	Filled ditch of the ring-ditched hill	610 - 780	Yellowish red – red
4	4.03365; -52.6828	LTN2	93	42	487	*Eschweilera coriacea* (3.29%)	Leguminosae (18.07%)	Middle-high to high canopy forest	Unobserved	Unobserved	No	Plateau, alluvial terrace	450 - 680	Reddish brown – strong brown
5	4.03705; -52.68267	--	--	--	--	*Lasiacis/Heliconia*	Poaceae/Heliconiaceae	*Lasiacis/Heliconia* thicket	Unobserved	Unobserved	No	Steep slope	350 - 450	Dark brown – strong brown
6	4.0383; -52.68255	NPA2	109	34	546	*Tetragastris altissima* (7.33%)	Burseraceae (17.03%)	High canopy forest, sparse understory	Unobserved	Present	No	Gentle slope	300 - 600	Yellowish brown – strong brown
7	4.03927; -52.68368	NPA4	119	43	628	*Iryanthera sagotiana* (3.34%)	Burseraceae (9.71%)	Liana forest/*Lasiacis* thicket, with *Oenocarpus* spp. nearby	Present	Present	Yes	Steep slope	650 - 800	Very dark brown – dark reddish brown
8	4.01726; -52.40909	LTN3	100	39	589	*Oenocarpus bataua* (7.47%)	Meliaceae (12.9%)	Middle-high to high canopy forest with *Oenocarpus bataua*	Present, intact urn-like ceramics	Present	Yes	Hilltop of the ring-ditched hill	700 - 720	Dark brown – red
9	4.07942; -52.67168	--	--	--	--	--	--	Liana forest with a low and discontinuous canopy	Present	Present	Yes	Circular ditch on a plateau	850 - 940	Brown – yellowish brown
10	4.08133; -52.6731	LTN4	111	40	493	*Qualea rosea* (8.52%)	Leguminosae (13.18%)	Middle-high canopy forest	Unobserved	Present	No	Plateau	890 - 930	Dark yellowish brown – brownish yellow

Site	Coordinates	Botanical plot (1ha)	Nb of identified species (1ha)	Nb of families (1ha)	Total nb of individuals ≥ 10 cm d.b.h. (1ha)	Dominant/Most abundant species (1ha)	Dominant/Most abundant family (1ha)	Vegetation type	Potsherds	Charcoals	Anthropogenic	Topography and associated earthwork	Soil clay content ($g.kg^{-1}$ soil)	Soil color, from the surface to the deep layers
11	4.07898; -52.67417	LTN6	116	40	461	*Oenocarpus bataua* (5.21%)	Leguminosae (13.45%)	High canopy forest, sparse understory, *Oenocarpus bacaba, O. bataua*	Present (few)	Present	Yes	Plateau	850 - 920	Dark yellowish brown – brownish yellow
12	4.08347; -52.67375	LTN5	101	37	499	*Qualea rosea* (4.81%)	Lecythidaceae (12.83%)	High canopy forest with *Astrocaryum sciophilum*	Unobserved	Present	No	Plateau	810 - 850	Dark yellowish brown – brownish yellow

3.3 Soil charcoal sampling

We used different sampling methods for the recovery of soil charcoal during three fieldwork campaigns. The methods applied for each site are indicated in Table 2. First, 80 x 80 cm pits were dug in all sites for pedological, micromorphological and anthracological analyses. In sites 1-9, we collected 10 kg of soil in each 10-cm depth layers along the pit soil profile. We also collected charcoal fragments in the soil excavated during the digging process. Second, in sites where charcoals were rather abundant in the pit, we sampled with a soil auger in a 1-ha surface, centered on the pit, except for site 3 where we sampled at several points in the ditch. The objective was to cover a larger surface area to better catch the taxonomic diversity at the stand scale. The sampling depth depended on the depth of the bedrock and on the type of soil: when the soil became red, charcoals were rare or absent, so we did not go any further. For lack of time, the pits at sites 10 to 12 were not sampled, and sites 11 and 12 were not sampled with soil auger. Finally, on sites 9 to 12 we looked for charcoals on all tree uprooting mounds present in the 1-ha surface centered on the pit. The latter method was chosen because it is a quick way to get qualitative information on the sites that we did not have time to fully investigate. For sites 1 to 8, searching for charcoals in soil excavated during the digging of the pit is considered to be similar as searching on an uprooting mound because vertical distribution is lost. Note that there has been no archaeological excavation, so charcoals cannot be associated with archaeological artifacts or stratification.

Table 2 Number of soil samples searched for charcoals in the 12 study sites, using three complementary methods

Site	Number of pit profile samples (each 10-cm depth)	Number of auger cores (max. depth in cm)	Number of tree uprooting mounds/Excavated pit soil
1	6	20 (80)	0/1
2	3	26 (90)	0/1
3	6	16 (130)	0/1
4	5	0	0/1
5	4	0	0/1
6	5	23 (60)	0/1
7	5	0	0/1
8	4	6 (80)	0/1
9	7	17 (60)	7/0
10	-	16 (60)	10/0
11	-	-	14/0
12	-	-	3/0

3.4 Charcoal extraction and identification

Pit profile samples and auger cores were water-sieved to recover charcoal fragments in a 4-mm mesh. This size has been estimated as the optimal minimum for anatomical identification of both temperate and tropical taxa (Chabal *et al*. 1999; Scheel-Ybert 2001). The charcoal fragments were then air-dried away from direct sunlight to prevent them from bursting. In the lab, charcoal fragments were broken by hand and the anatomy was observed with a reflected light dark field/bright field microscope. Identification was performed with the help of an electronic identification key (Bodin *et al.* 2019), the

InsideWood online database (Wheeler 2011), wood anatomy atlases (Détienne *et al.* 1982; Détienne and Jacquet 1983; Scheel-Ybert and Gonçalves 2017) and reference collections of charred wood from Brazil and French Guiana (Scheel-Ybert 2016). Anthracological diagrams were constructed with the Excel macro ACACIA (Nourissier & Nocus, unpublished) and SEM photographs were taken at the Electron and Analytical Microscopy plateform of the University of Montpellier.

3.5 Radiocarbon dating

Identified charcoal fragments were used for dating. Only fragments belonging to strictly different taxa (and when possible, belonging to the most abundant taxa) were selected to avoid dating the same individual (Carcaillet and Talon 1996). Following this recommendation, each 10-cm layer was dated when possible. The dating was performed at the Poznań radiocarbon laboratory (Poland). The calibration was done using the IntCal13 calibration curve (Reimer *et al.* 2013) with the OxCal 4.3 program (Bronk Ramsey 2009). To determine if there were several periods of occupations and if they were contemporaneous among sites, we performed kernel densities by using the mean calibrated ages with the *geom_density* function from the *ggplot2* package (Wickham 2016). We also ran the function with calibrated dates from other sites from French Guiana (van den Bel 2015 and references therein) and from other parts of Amazonia (Carson *et al.* 2014; Heckenberger *et al.* 1999; 2003; McMichael *et al.* 2011; 2012; Neves *et al.* 2004; Schaan *et al.* 2012) to compare our distributions with those from archaeological sites studied in previous works.

3.6 Data analysis

We used the Gini-Lorenz index to infer the representativeness of the charcoal assemblages (Chabal 1997; Scheel-Ybert 2002). The Gini-Lorenz curve is obtained by plotting the cumulated taxa frequencies as a function of the taxa ranking percentage. The index is then given by the intersection between the curve and the second diagonal. In the tropics, a representative assemblage is characterized by an index of about 25:75 which means that 25% of the taxa are represented in 75% of the charcoal fragments, until 30:70 (Dotte-Sarout 2017; Scheel-Ybert 2002). On the contrary, when the index goes beyond 30:70 (*i.e.* when it goes towards 40:60), the assemblage reflects an insufficient sampling and a poor representativeness (Scheel-Ybert 2002). If some of our assemblages were charcoal-rich, others were very poor. Hence, due to the feeble and uneven number of charcoal pieces in our sites, we analysed the charcoal assemblages as presence/absence data. To determine if there were site-taxa association patterns, we performed a non-metric multidimensional scaling (nMDS) with the *metaMDS* function from the *vegan* package (Oksanen *et al.* 2019) using the Morisita-Horn index, which handles different sample sizes. The analyses were performed with R version 3.5.0 (R Core Team 2018).

4. Results

4.1 Radiocarbon dating

The ^{14}C dates and their corresponding calibrated ages are available in the ESM. Fig. 3 shows that there is a relatively good age-depth relationship despite some inversions. Most of the dates range between *ca.* 300 and 2000 cal B.P. Site 10 displays two dates around 2500 cal B.P. and only sites 2 and 3 contained very old charcoals compared to the rest of the dataset, dated to *ca.* 8000 and 6400 cal B.P., respectively. Fig. 4 displays the distribution of all the mean calibrated dates. Over the last 2000 years, our dates form a bimodal curve and seem to be divided into two main periods: a first one between *ca.* 1000 and 1300 cal B.P. and a second one between *ca.* 400 and 600 cal B.P. (dashed box). Site 11 and 12 each present a single date included in this 1700-year temporal window, hence they were not drawn by the *geom_density* function. Site 7 shows a different tendency with two dates comprised between *ca.* 1700 and 1800 cal B.P.

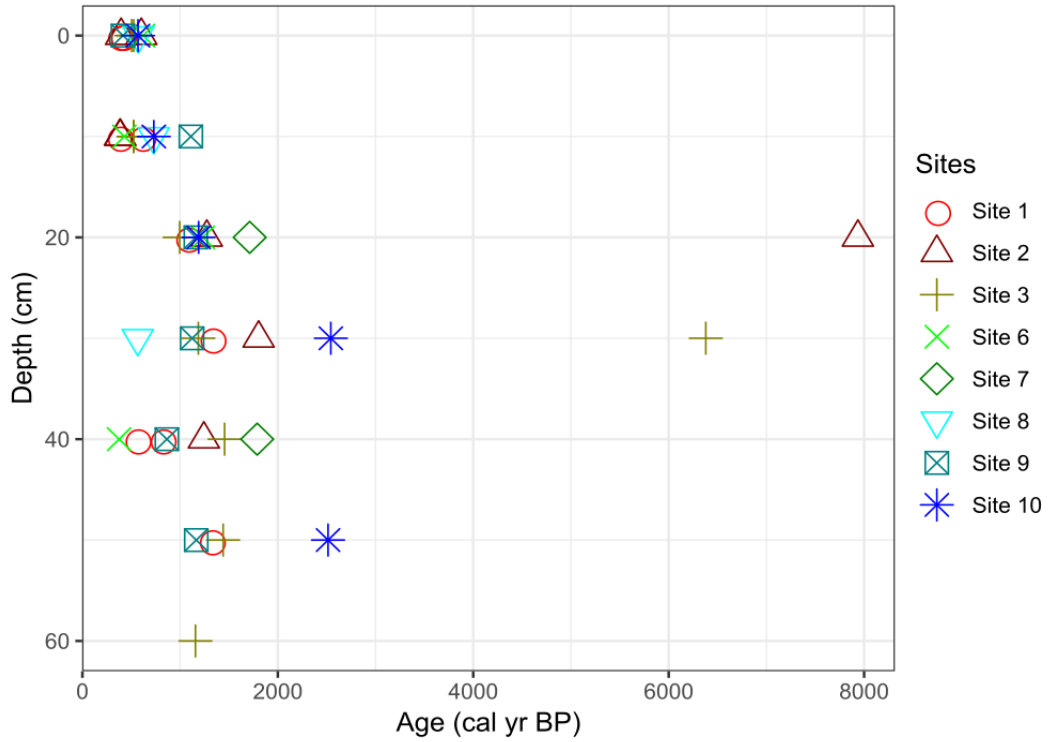


Figure 3 Age-depth relationship for each of the study sites. The dates from sites 11 and 12 are not represented because charcoals were collected on tree uprooting mounds

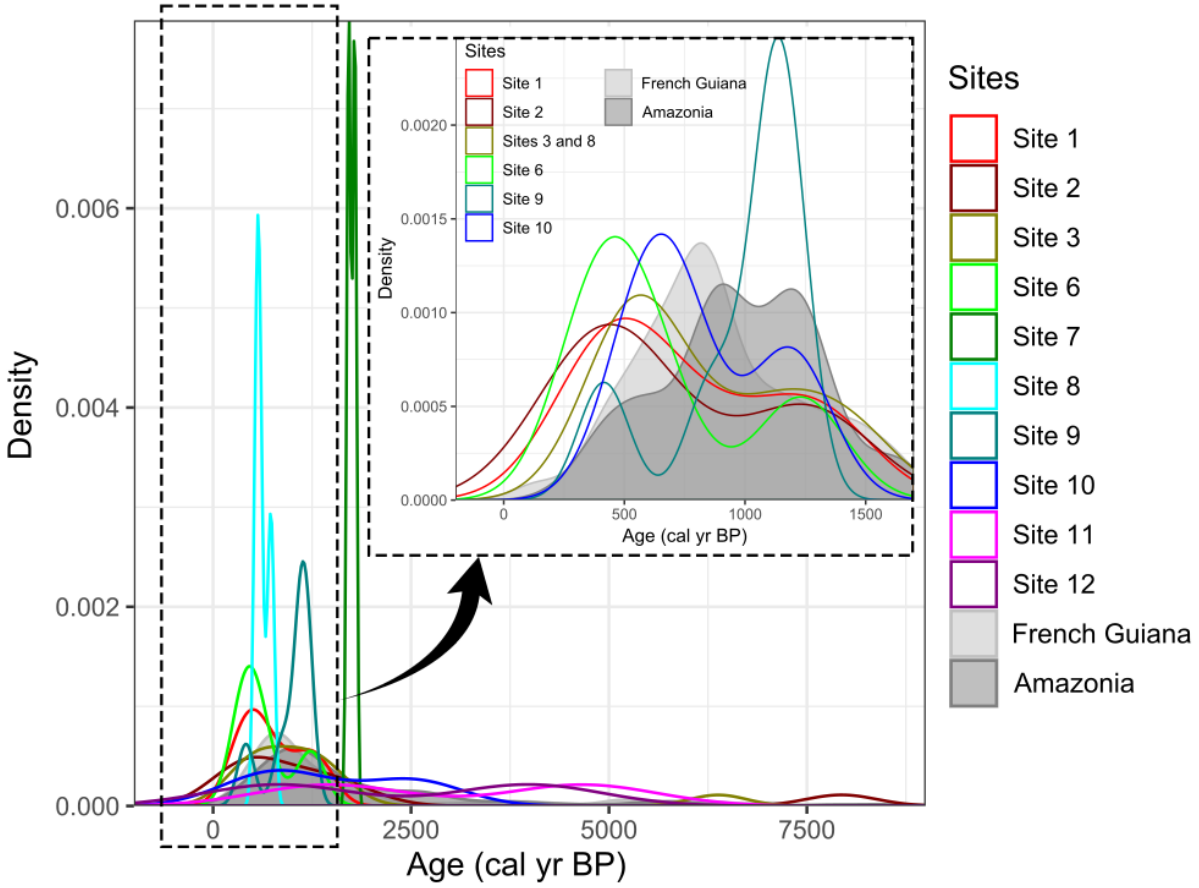


Figure 4 Kernel densities of the mean calibrated dates per site with regard to pools of calibrated dates from other sites in French Guiana and in the rest of Amazonia. The dotted box shows the most recent dates in a 1700-year temporal window to better visualize their distribution in this range of time. The

dates of sites 3 and 8 were pooled together in the dashed box to better see the distribution of the dates from the crowned mountain as a whole

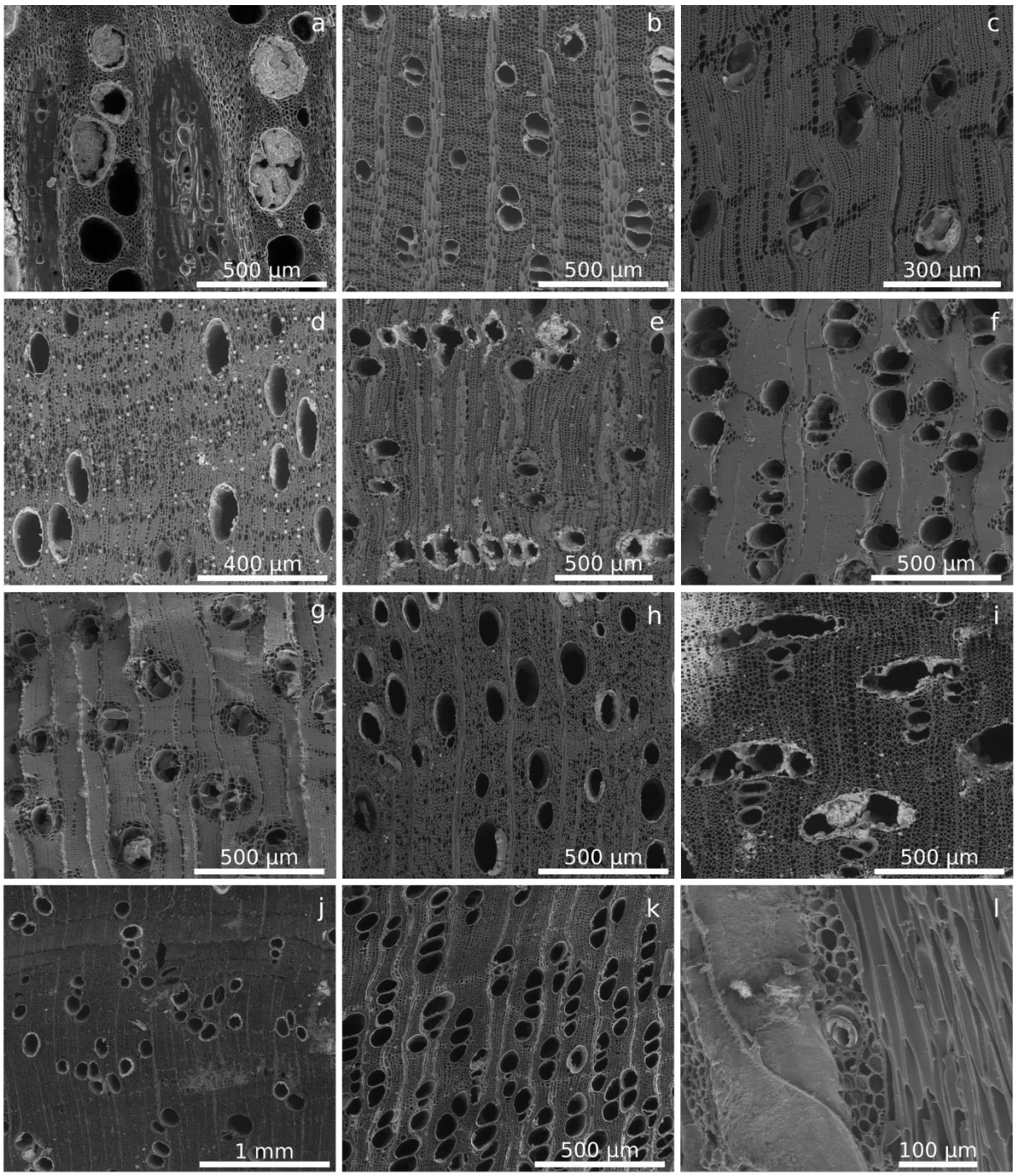
4.2 Anthracological data

The total number of identifiable taxa (*i.e.* including indeterminate and charcoal types) and the total number of charcoal pieces analyzed (*i.e.* including the indeterminable ones) for each site are summarized in Table 3. Following Dotte-Sarout (2017), we considered that "[the number of] *identifiable taxa records the number of securely differentiated taxa, hence when some fragments were tentatively identified as confer to a previously securely identified taxon in the same assemblage (mainly due to difficulty in observation of specific features on some fragments) these were not counted as two different taxa*". This was the case for instance for *Goupia glabra* and "cf*. Goupia glabra*". As expected, the poorest sites in terms of taxonomic diversity are those with the lowest number of charcoal fragments. Indeed, there is a positive relationship between the total number of charcoal fragments and the number of identifiable taxa (Spearman test: rho=0.830303, p-value=0.005557). Some of the identified taxa are presented in Plate 1.

Table 3 Number of identifiable taxa and total number of analyzed charcoal fragments in each of the study sites

	Saut Pararé								**Inselberg**			
Site	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Number of identifiable taxa	39	26	30	_	_	11	5	9	43	18	15	3
Total number of charcoal fragments	290	652	350	_	_	93	6	47	253	113	60	52

Plate 1 Transverse (a to k) and longitudinal tangential (l) sections of some of the identified taxa in scanning electron microscopy; **a** vitrified *Abuta rufescens* (F11C3L-3); **b** Annonaceae (F1-0-28); **c** *Brosimum* (F11C8L-4); **d** Chrysobalanaceae (F1-10-18); **e** *Eperua* cf. *falcata* (F11C1J-1); **f** vitrified *Handroanthus capitatus/serratifolius* (F2-0-129); **g** Lauraceae 1 (F2-10-32); **h** Myrtaceae 1 (F1Bulk-22); **i** *Neea* (F2T34-10-2); **j** *Vismia* (F9T13-20-3); **k** *Zanthoxylum* (F1-10-94); **l** radial canal of *Spondias mombin* (F2-10-26)



The anthracological diagrams of the richest sites in term of charcoal diversity (1, 2, 3 and 9) are shown in Fig. 5 to 8. The others are provided in the ESM. The taxa are represented as presence/absence because of the low representativeness of the assemblages (see next paragraph).

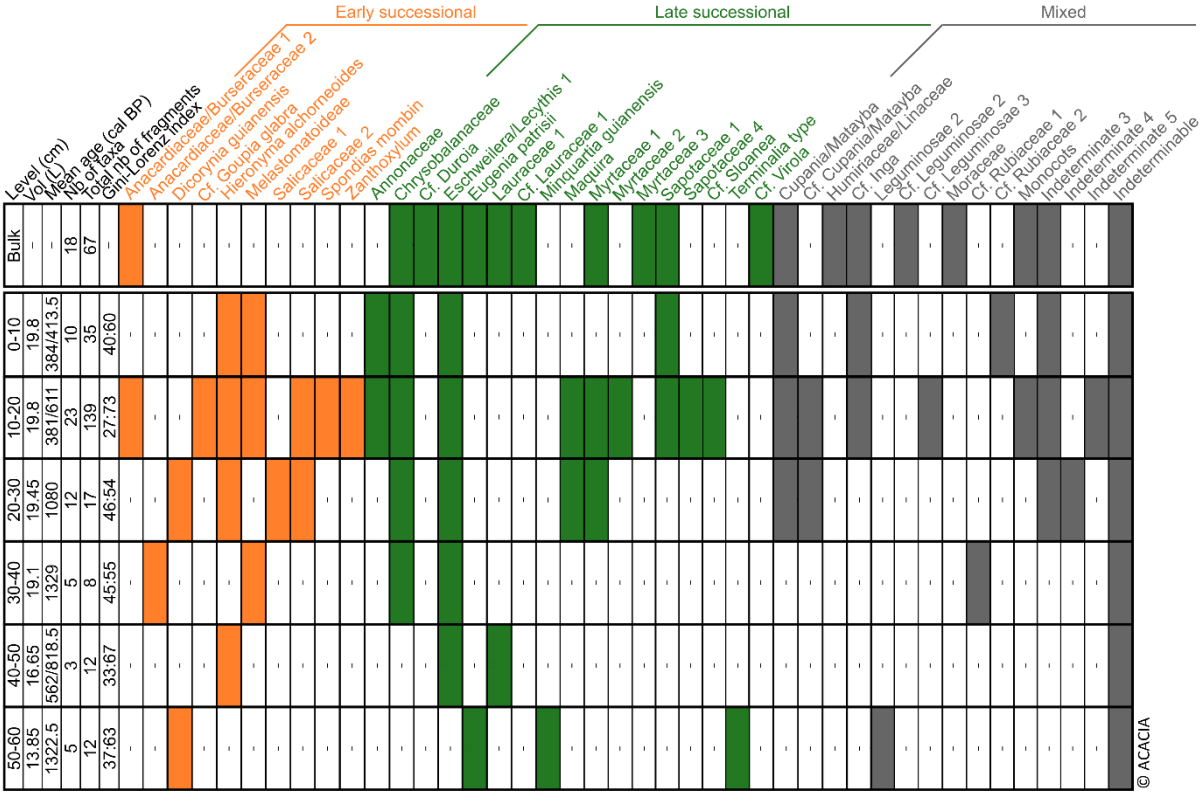


Figure 5 Anthracological diagram of site 1. The taxa are represented as presence/absence (non-white cells). Charcoals from the pit and auger samplings are pooled with respect to their sampling level, *i.e.* 0-10 cm, 10-20 cm and so on. The “Bulk” part refers to the charcoal pieces picked by hand during the digging of the pit

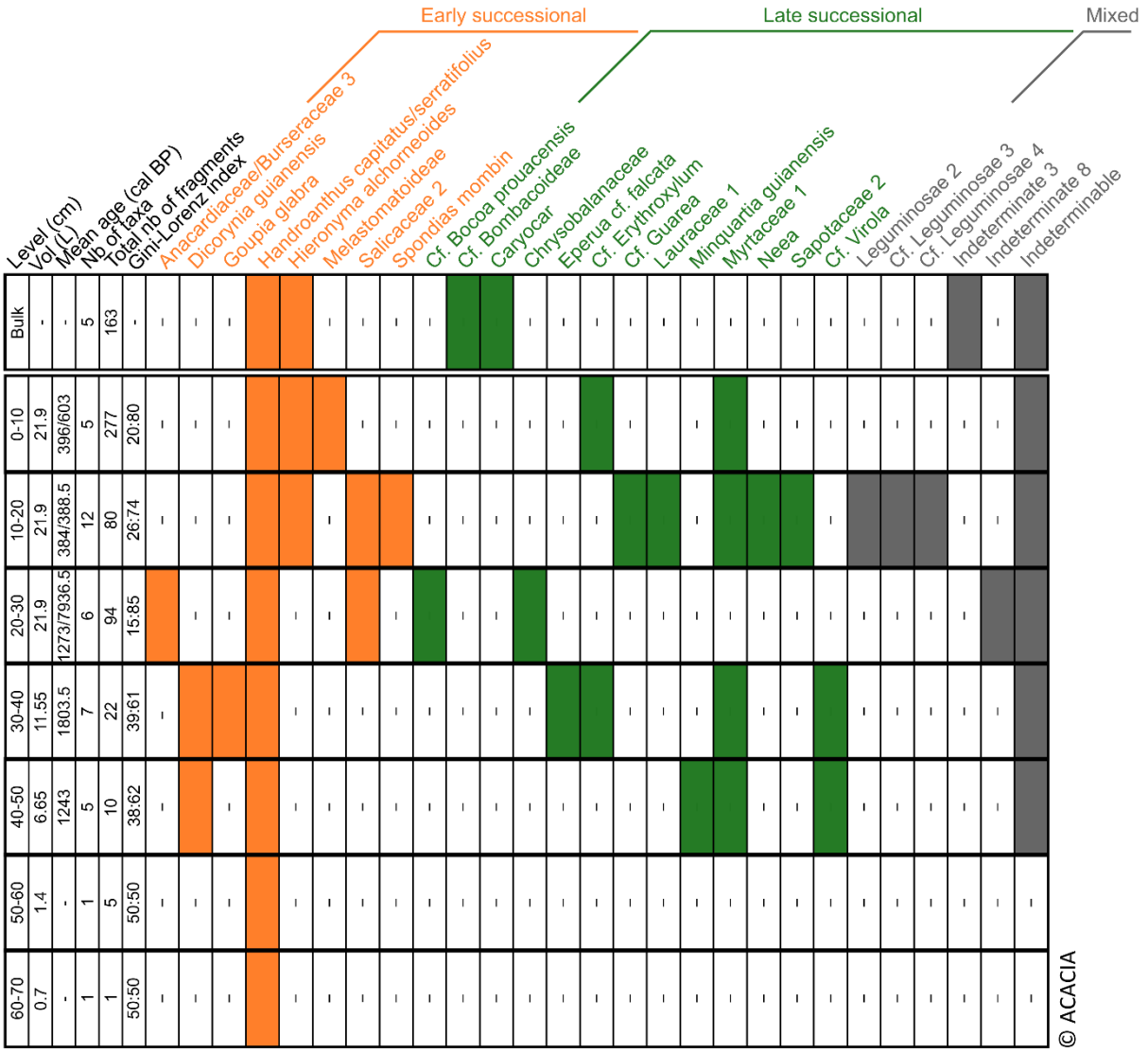


Figure 6 Anthracological diagram of site 2. The taxa are represented as presence/absence (non-white cells). Charcoals from the pit and auger samplings are pooled with respect to their sampling level, *i.e.* 0-10 cm, 10-20 cm and so on. The "Bulk" part refers to the charcoal pieces picked by hand during the digging of the pit

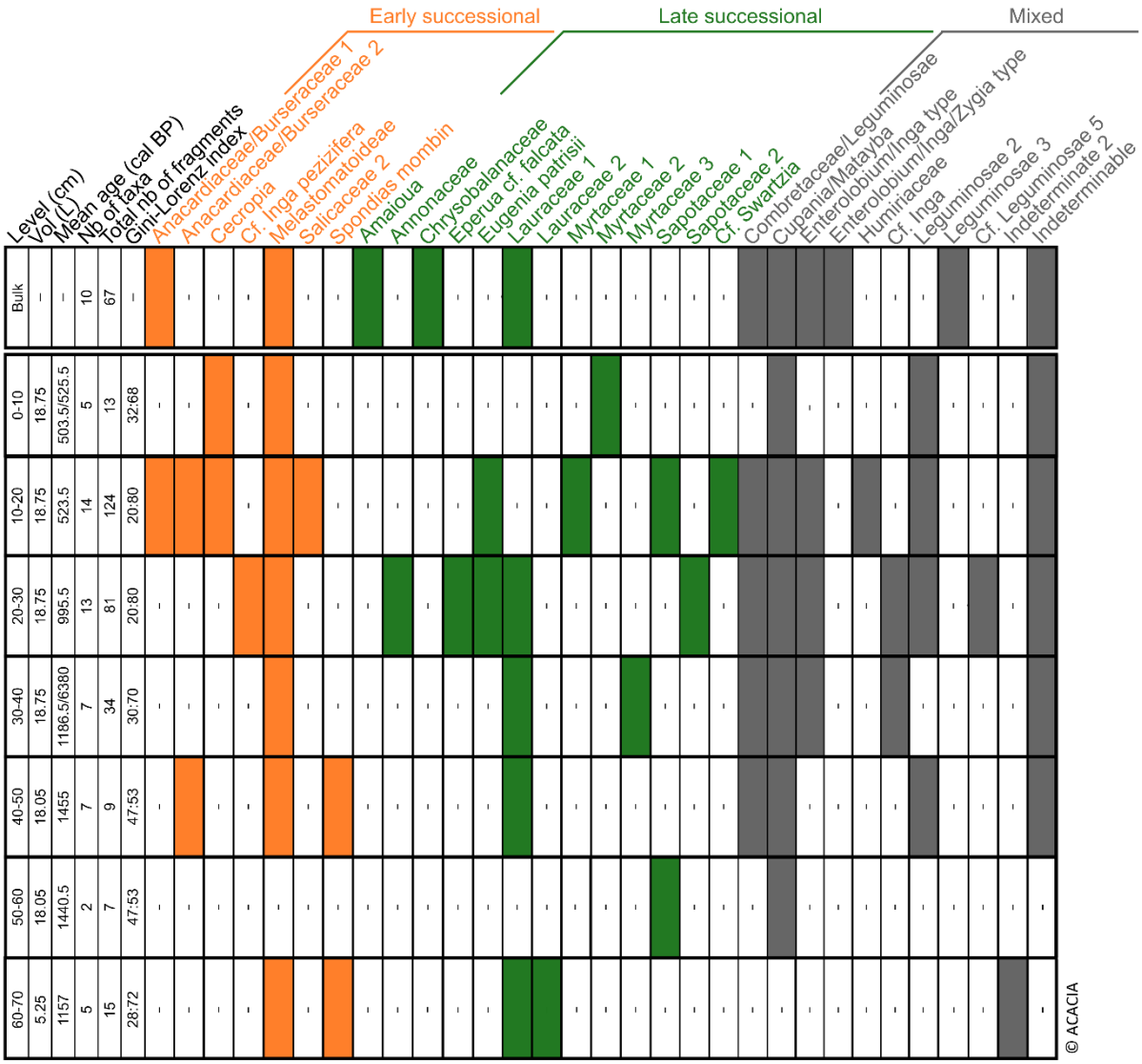


Figure 7 Anthracological diagram of site 3. The taxa are represented as presence/absence (non-white cells). Charcoals from the pit and auger samplings are pooled with respect to their sampling level, *i.e.* 0-10 cm, 10-20 cm and so on. The “Bulk” part refers to the charcoal pieces picked by hand during the digging of the pit



Figure 8 Anthracological diagram of site 9. The taxa are represented as presence/absence (non-white cells). Charcoals from the pit and auger samplings are pooled with respect to their sampling level, *i.e.* 0-10 cm, 10-20 cm and so on. The "Mounds" part refers to the charcoal pieces picked by hand on tree uprooting mounds

The richest levels were always those between 0 and 30 cm depth; below this depth, charcoals became rare in all sites. We calculated the Gini-Lorenz index for each of the sampling levels (Fig. 5-8 and Fig. 9). As expected, the deepest and/or poorest levels displayed low indices (around 30:70 and beyond). Only two levels presented a satisfactory index: the first is level '10-20 cm' of site 1, containing 23 taxa and 139 charcoal pieces, which has an index of 27:73; the second is level '10-20 cm' of site 2, containing 12 taxa and 80 charcoal pieces, with an index of 26:74. Other levels, sometimes richer in charcoal fragments, displayed higher indexes. Each time, this was linked to the overrepresentation of one or more taxa. One striking example is the level '0-10 cm' of site 2, containing 5 taxa and 277 charcoal pieces, with an index of 20:80. In this assemblage, *Hieronyma alchorneoides* accounted for 208 fragments. In the same way, the level '0-10 cm' of site 9, containing 13 taxa and 93 charcoal pieces, had an index of 15:85 (the *Enterolobium*/*Inga* type accounted for 72 fragments). Lastly, the two levels '10-20 cm' and '20-30 cm' of site 3, containing 14 taxa and 124 charcoal pieces for the first one and 13 taxa and 81 charcoal pieces for the second, displayed both an index of 20:80, again linked to the overrepresentation of some taxa. The levels '10-20 cm' of sites 1 and 2 are the most informative, but still, they do not contain enough charcoal fragments to be considered from a quantitative point of view. For this reason, we chose to represent the assemblages of these levels as presence/absence in the diagrams.

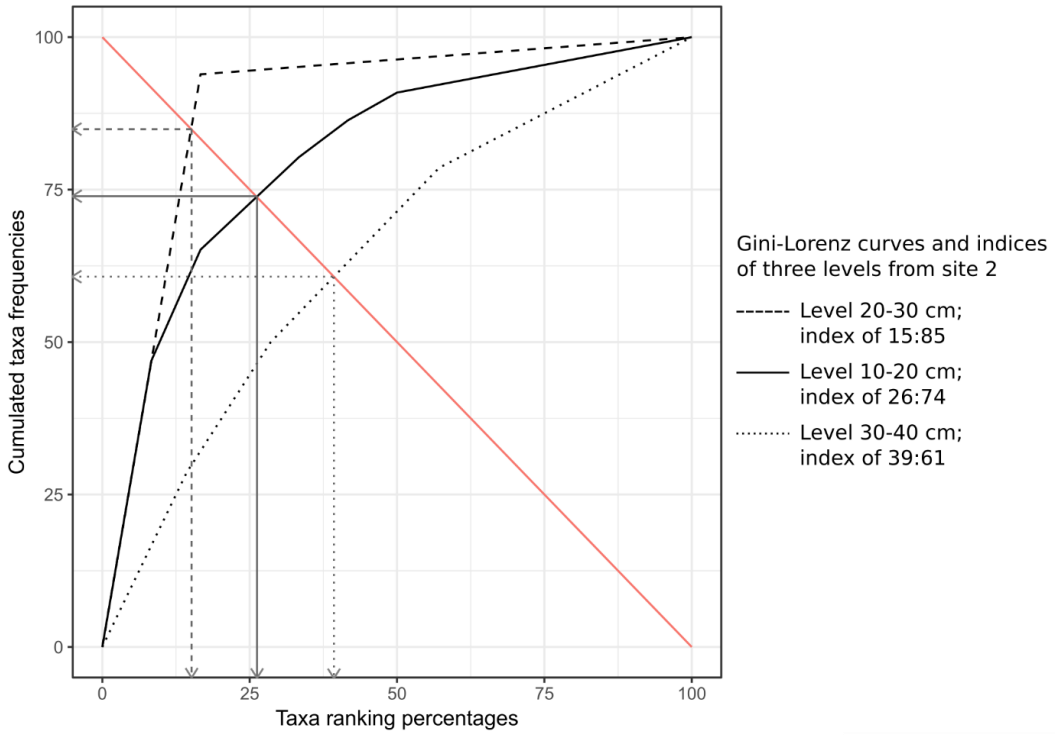


Figure 9 Examples of Gini-Lorenz curves for three sampling levels (*i.e.* anthracological assemblages) of site 2. The intersection between the curves and the second diagonal, in red, give the Gini-Lorenz index for each of the sampling levels. The level "10-20 cm" (solid line) displays an index of 26:74, which means that 26% of the taxa represent 74% of the charcoal pieces. An assemblage with an index close to 25:75 is considered to be fairly representative of the past vegetation. The level "20-30 m" (dashed line) has an index of 15:85, which is due to the overrepresentation of some taxa. The level "30-40 cm" (dotted line) has an index of 39:61, which reflects an insufficient sampling

The results of the nMDS are shown in Fig. 10. The sites seem to be ordinated in two distinct groups following their geographical location with those from Saut Pararé on one side and those from Inselberg on the other side. This partitioning is even more clear when excluding the charcoal-poorest sites 7 and 12 which are likely to behave as outliers (Fig. 10b).

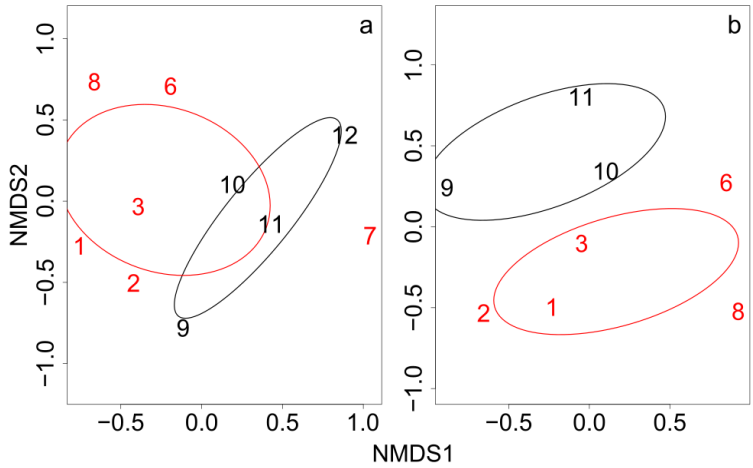


Figure 10 Non-metric multidimensional scaling of the charcoal assemblages: the sites of Saut Pararé are in red, those of Inselberg are in black; **a** considering all the sites (stress = 0.1041393); **b** excluding the charcoal-poorest sites 7 and 12 (stress = 0.08401693)

5. Discussion

5.1 A bimodal distribution of ages

In most of our sites, *i.e.* sites 1, 2, 3, 6, 9 and 10, we observe a bimodal distribution of the calibrated dates. We consider the dates from site 8 as part of the most recent mode of site 3, because they belong to the same entity, that is the ring-ditched hill. Considering periods arbitrarily separated by at least 100 years without a date, we obtain two main periods in which 66,7 % of our calibrated dates are distributed: 39,2 % range between *ca.* 400 and 600 cal B.P. and 27.5 % range between *ca.* 900 and 1400 cal B.P. The dates of this latter phase correspond to a period of human occupation formerly identified in the Nouragues area by Tardy (1998) between *ca*. 1300 and 1000 B.P. The most recent dates probably correspond to the occupation by the Norak (or their immediate ancestors), since they disappeared from the area only 100 to 150 years later. The modes are quite consistent between the sites, suggesting two periods of human occupation over the whole Nouragues area, and the reuse/reoccupation of the anthropogenic sites. Interestingly, such bimodality is often observed in archaeological sites in French Guiana showing the repetitiveness of the occupations (*e.g.* Mestre and Delpech 2008; Mestre *et al.* 2013; van den Bel 2015). Our dates are also consistent with those from other pre-Columbian sites from French Guiana (McKey *et al.* 2010; Mestre *et al.* 2013; van den Bel 2015 and references therein) or from elsewhere in Amazonia (*e.g.* Heckenberger *et al.* 1999; Heckenberger *et al.* 2003; Neves *et al.* 2004; McMichael *et al.* 2011; McMichael *et al.* 2012; Schaan *et al.* 2012) which for the most span the last 2500 years, hence reinforcing the assumption of the anthropogenic origin of the fires (McMichael and Bush 2019).

The fact that the bimodality is also observed for site 6 is quite surprising, as it does not show much signs of past human occupation (no potsherds, high canopy forest, sparse understory, rarity of domesticated tree species). But its location may give an explanation: sites 6 and 7 are located on opposite slopes of the same hill, which was once occupied as evidenced by the presence of a piece of ceramic cassava dish on the hilltop, the “dark soil” in site 7 full of ceramic remains and the abundance of edible palms. It is unlikely that site 6 have received charcoals by colluvium or as dump material from the hilltop because of the distance of several hundreds of meters from site 7 and because the age-depth relationship remains coherent. Although it seems clear that it was subjected to some kind of clearing and burning, the lack of archaeological evidence suggests that it was neither for dwelling nor for permanent agriculture. In the absence of other indications, we can only hypothesize that it was used for temporary agriculture, *i.e.* without the intense soil modifications that led to the formation of ADEs

On the other hand, we cannot be sure that the two oldest dates from sites 2 and 3, *ca*. 8000 and 6000 cal B.P. respectively, relate to natural fires. Archaeological evidences older than 2000 B.P. are scarce in French Guiana, and particularly in the dense forests of the interior which are much less investigated (*e.g*. Jérémie and Mestre 1997; Mazière and Mazière 1994; Mestre *et al.* 2013). This is why charcoals older than 2000 BP recovered from forest soils without archaeological remains are often attributed to natural fires (Charles-Dominique *et al.* 1998; Tardy 1998; Tardy *et al.* 2000). Indeed, our two oldest dates coincide with palaeofires recorded between 10000 and 8000 B.P. and between 6000 and 4000 B.P. in French Guiana (Tardy 1998; Tardy *et al.* 2000). However, archaeological excavations on coastal sites revealed human occupations dating back up to the archaic age, *ca*. 6000 cal B.P. on the *Eva 2* site (van den Bel *et al.* 2006 cited in van den Bel 2015) and *ca.* 7000 cal BP on a preceramic site at *Plateau des Mines* (Mestre and Delpech 2008), thereby showing that at least one of our oldest dates (*ca.* 6000 cal B.P., site 3) is not incompatible with ancient pre-Columbian settlements.

The consistent age-depth relationship of our charcoal data suggests that the soil was not much mixed or reworked in depth after the first periods of occupation. For site 2, this means that the presence of

our oldest charcoal material in the 20 cm depth layer is probably due to natural pedoturbation (Carcaillet and Talon 1996; Théry-Parisot *et al.* 2010), as the location of the site on a hilltop excludes colluvium. On the contrary, the oldest charcoals found at 30 cm depth on site 3 may be due either to bioturbation or to colluvium from the hilltop. Another source of pedoturbation are the tree windfalls which are common in the Nouragues forest. When trees are uprooted, this can cause the mixing of soil charcoals.

5.2 Vegetation cover and wood selection and uses: assessments from the anthracological record

First of all, it is important to stress that given the low taxonomic diversity found in our charcoals, the assemblages cannot be considered representative of the past floristic diversity of the sites. Therefore, our anthracological spectra are discussed below from a qualitative point of view. It is challenging to determine whether the taxa identified from charcoal reflect a secondary or a mature forest because of some uncertainties: many of the identifications are restricted to the family level or are defined as charcoal types. Nevertheless, some taxa are of particular interest for palaeoenvironmental interpretation, when they are associated within the same sampling level. The most important are pioneer (either short- or long-lived) and heliophilic taxa. In addition, the usefulness of some taxa can provide insights into past human occupation.

The upper levels corresponding to the second period of occupation, roughly between *ca.* 400 and 600 cal B.P., were more enriched in charcoals than the deepest levels corresponding to the first period of occupation between *ca.* 1000 and 1300 cal B.P. As a result, an interpretation of these older deposits is tricky, but the anthracological records from the most recent period of occupation give interesting insights. The fruit tree *Spondias mombin* (hog plum), which is an important anthropogenic marker (*e.g*. Balée 2013; Hoff and Cremers 2005), was found in sites 1, 2, 3 and 9. It is dated to *ca.* 384 cal B.P. on site 2 and was found in the upper soil layers (between 0 and 30 cm) on sites 1 and 9. The consistency of the age-depth relationship suggests that the presence of this species in these layers corresponds to the second period of occupation. *Goupia glabra*, a (long-lived) pioneer, was found in the same layer as *Spondias mombin* in site 1 and *Cecropia* (short-lived pioneers), dated to *ca.* 525.5 cal B.P., was found in site 3. These taxa were found in association with other pioneer or heliophilic taxa that are Melastomatoideae in site 1, 2 and 3 or *Hieronyma alchorneoides* in site 1, 2 and 9. This could support the hypothesis that a secondary vegetation was present on these sites or in their vicinities during these periods. These dates are consistent with events of forest openings evidenced by the analysis of seeds and pollens in the Nouragues reserve by Charles-Dominique *et al.* (1998) and Ledru (2001). Hence, the secondary vegetation could have been already present prior to the human settlements but it is also very likely that the human activities induced or at least favored and kept going this kind of vegetation as hypothesized before (Charles-Dominique *et al.* 1998; Ledru 2001; Tardy *et al.* 2000). The notable consistency of the two main periods of occupation evidenced in our study with those of the forest openings in the Nouragues described by Charles-Dominique *et al.* (1998) and Ledru (2001) are in favor of this hypothesis.

This study does not allow us to know whether the charcoal we recovered was intentionally produced and then incorporated into the soil, or whether it resulted from clearing fires, or both. Nevertheless, we have found several taxa that are used for construction, crafts or as firewood by present-day Amerindian populations of French Guiana (Odonne *et al.* 2019). For example, *Cupania/Matayba* is the most frequent taxon in our charcoal assemblages: it was found in 7.16% of the sampling points, *i.e.* auger cores, pits or uprooting mounds (Saut Pararé area: 170 sampling points; Inselberg area: 109 sampling points). Some *Cupania* and *Matayba* species such as *Cupania scrobiculata* or *Matayba inelegans* are used as firewood by some present-day Amerindian populations of French Guiana but also as timbers or for craft (Odonne *et al.* 2019). For the Teko, one of the six indigenous peoples of

French Guiana, the presence of *Cupania scrobiculata* also guarantees a good soil for a slash-and-burn culture (Damien Davy, pers. com.). Other taxa found in our charcoal records give valuable wood such as *Dicorynia guianensis*, *Goupia glabra* and *Hieronyma alchorneoides* or edible fruits such as *Spondias mombin*, *Caryocar* and *Eugenia patrisii* which are anthropogenic markers. The presence of valuable wood in the charcoal assemblages could be explained if it results from the production of charcoal from the residues of the felling of such species or from the dispersal of waste material used as fuel in a domestic context, as suggested by Scheel-Ybert *et al.* (2014) who also found useful species in their charcoal record. The latter explanation could stand as well for the presence of edible species in the assemblages, as it is the case nowadays with *Spondias mombin* and *Eugenia patrisii* (Pierre Grenand, pers. com.).

The most frequent taxa in our assemblages do not necessarily match those of the floristic inventories. For example, the Meliaceae, which is the most abundant family in the Saut Pararé area, is nearly absent from the charcoal record. On the other hand, we found charcoal remains of *Spondias mombin* in four sites whereas this species is quite rare in the present-day vegetation. The fact that the relative abundances of charcoal taxa differ from those in the current flora, in addition with the presence of useful taxa, could reflect the selection of some species for charcoal production, as suggested above. Archaeological studies of the investigated sites are needed to further discuss this hypothesis. But wood preferences could have depended on the vegetation composition as well. This is suggested by the pattern of anthracological assemblages (see Fig. 10b), which is consistent with what is observed in the present-day vegetation. There is indeed a difference in the floristic composition between the two areas, particularly with regard to the dominant families (Poncy *et al.* 2001). Obviously, these ordinations should be seen as trends emerging from exploratory anthracological results. More representative assemblages are required to confirm this pattern.

Overall, what emerges from our anthracological results is that the majority of our sites were forested before the arrival of these human groups. Of those that have been clearly occupied, almost all are forested again, except sites 1 and 9, which are now covered with *Lasiacis ligulata* and lianas, respectively. How to explain these different trajectories?

5.3 Bamboo thickets and liana forests as remnants of past human activities?

The origin of bamboo patches *sensu lato* (*i.e* either *Lasiacis*- or *Guadua*-dominated) occurring in the forests of French Guiana is not known but an anthropogenic origin is suggested (Gasc and Sastre 1978; Tardy 1998). In site 1, the presence of potsherds, the dark-brown color of the soil and our anthracological data are in favor of this anthropogenic hypothesis. Charcoal assemblages of site 1 gave forest taxa, contrasting with the current *Lasiacis*-dominated vegetation. The ^{14}C dates show that this *Lasiacis* patch is no older than *ca.* 300-400 cal B.P. and therefore that it established after the human occupation. Only considering the pit, that is to say a single sampling point, we found nearly 40 taxa. The location of the site on a hilltop excludes the incoming of charcoal by colluvium. This suggests that there was a spreading of charcoals coming from a great number of taxa in this site. This could correspond to the slashing and the burning prior to cultivation or to a random gathering of firewood in a domestic context (Fernandes Caromano *et al.* 2013; Scheel-Ybert *et al.* 2014). On the contrary, natural fires tend to produce taxonomically poor charcoal levels (Scheel-Ybert *et al.* 2003; Scheel-Ybert 2004) and monospecific charcoal lenses (Tardy 1998). Furthermore, *Lasiacis ligulata* has been cited as an invasive species of slash-and-burn cultures in French Guiana (Gély 1984) and several species of *Lasiacis* have been observed in secondary vegetation plots growing after cultivation in a tropical evergreen forest in Mexico (Castro-Luna *et al.* 2011). For all these reasons, we suggest that this bamboo patch may have been a permanent agricultural plot settled after deforestation and burning, and then probably enriched several times with charcoal.

On the other hand, we found no potsherds nor charcoal fragments in site 5, which is also under a *Lasiacis* thicket. Hence, whereas some bamboo thickets may result from fallows or burning practices as suggested by our results from site 1 and by other scholars previously (Balée 1989; Sombroek 1966), others may have developed as a result of natural disturbances or advantageous edaphic, topographic or climatic conditions. Thus, edaphic and topographic factors, such as a landslide, are probably at the origin of the bamboo patch of site 5 which is situated on a steep slope, as it is often observed in French Guiana (de Granville 1990; Sabatier and Prévost 1989).

This assumption makes probably sense for another peculiar vegetation type found in Amazonia which is the liana forest. Just as bamboos, lianas take advantage of disturbances to spread out and prevent forest regeneration (Tymen *et al.* 2016). Balée & Campbell (1990) suggested that liana forests may be "recovering from past disturbance, very likely fire" and may be the remnants of past cultures (see also Balée 2013). Site 9, now covered by a dense liana forest, is undoubtedly anthropogenic, as evidenced by the presence of a circular ditch and potsherds in the soil. As in site 1, we found many charcoal taxa of which 25 were found in the pit alone, their dates ranging from *ca.* 1240 to 320 cal B.P. These taxa reflect a dense forest cover contrasting with the current liana dominance, meaning that these would have settled afterwards. Interestingly, Tardy (1998) also found forest taxa in the charcoal assemblage coming from another liana forest in the Inselberg area, dated to 1063-799 cal B.P., which corresponds to the chronology of site 9.

The anthracological results of site 9 make it comparable to site 1: in both cases, we observe a contemporary "loss of diversity" subsequent to a human disturbance, with the transition from a dense forest to a bamboo thicket in one case and to a liana forest in the other in the same period, starting from *ca*. 300-400 cal B.P. For now, the anthracological study does not allow to infer the type of occupation or land use on the anthropogenic sites, and our results coming from a single liana forest (site 7 being too charcoal-poor) cannot be generalized to all the liana patches. The fact that sites 1 and 9 are now covered respectively by *Lasiacis* and lianas, but also that some sites are still under forest cover following a human occupation, such as the ring-ditched hill, may result from different utilizations of the sites. It has been suggested that the type of anthrosol may reflect the type of occupation: the black, ceramic-enriched *terra preta* is associated to ancient villages whereas the brownish, ceramic-poor *terra mulata* is associated to ancient cultivated areas (*e.g.* Glaser 2007; Sombroek 1966; Sombroek *et al.* 2002; Woods and McCann 1999). In French Guiana, anthrosols are not as dark and thick as the *terra preta* found in many Brazilian locations: a preliminary micromorphological study by Brancier *et al.* (2014) revealed that their structure and content are closer to the *terra mulata*, yet still different. Therefore, French Guiana dark soils may be part of a continuum between *terra preta* and *terra mulata*, as proposed by Fraser *et al.* (2011) and anthrosols should not be categorized in such a dichotomous way. Hence, it remains difficult to assess to which kind of occupation the anthrosols of French Guiana under forest cover may be attributed.

6. Conclusion

These first anthracological results have revealed that pre-Columbian human activities impacted the vegetation in several sites. For instance, indicator species such as *Spondias mombin* or *Caryocar* found in the charcoal records are key markers of past human occupation. The radiocarbon dating of charcoals indicate two main periods of occupation between *ca*. 400 and 600 cal B.P. and between *ca*. 1000 and 1300 cal B.P. These dating also show that at least some *Lasiacis* thickets and liana patches developed consequently to settlements or land management and that important shifts in the forested vegetation can occur as a consequence of past human occupation. Other sites, clearly anthropogenic, such as the ring-ditched hill, did not experienced such profound vegetation change. This suggests that the change in the vegetation structure, the composition and the resilience of the forest may depend on the type of activity (dwelling, ceremonial, agricultural or else). Therefore, we now need a clarification on the

function of the most meaningful sites of our study (ditched sites, dark-earthed sites) which could only come from archaeological appraisal and complementary archaeobotanical (such as carpology) and paleoecological (such as pollens, phytoliths or carbon isotopic analyses) investigations. As Mayle and Iriarte (2012) have emphasized, only such an integrative approach will help us to better understand the pre-contact forests of Amazonia.

7. Acknowledgements

This study is part of the LongTIme project (Long Term Impact of ancient Amerindian settlements on Guianese forests). We acknowledge an *Investissement d'Avenir* grant from the *Agence Nationale de la Recherche* (CEBA: ANR-10-LABX-25-01). We are very grateful to all the people who helped on the field with the digging and the carrying of large amount of sediment across the forest: Christol Docquier, Florian Jeanne, Jean-Louis Smock, Marc-Alexandre Tareau, Michel Rapinski, Mickaël Ayanne, Mélanie Roy and Tanguy Leblanc. We also thank Laure Paradis for the realization of Fig. 1, Maxime Réjou-Méchain for discussions on multivariate analyses and Michel Brossard, Mickaël Mestre and Damien Davy for their helpful comments on a previous version of the manuscript. Finally, we thank Frédéric Fernandez from the Analytical Microscopy Platform of the University of Montpellier for the SEM pictures and Tomasz Goslar from the Poznań Radiocarbon laboratory.

We thank the Nouragues Nature Reserve and the Nouragues research field station (managed by CNRS). The latter benefits from "Investissement d'Avenir" grants managed by Agence Nationale de la Recherche (AnaEE France ANR-11-INBS-0001; Labex CEBA ANR-10-LABX-25-01).

8. References

Abonnenc E (1952) Inventaire et distribution des sites archéologiques en Guyane française. J Société Américanistes 41:43–62

Balée W (1993) Indigenous Transformation of Amazonian Forests : An Example from Maranhão, Brazil. L'Homme 33:231–254 . doi: 10.3406/hom.1993.369639

Balée W (2013) Cultural Forests of the Amazon: A Historical Ecology of People and Their Landscapes. University of Alabama Press

Balée W (1989) The culture of Amazonian forests. In: Advances in economic botany. New York: New York Botanical Garden, pp 1–21

Balée W, Campbell DG (1990) Evidence for the Successional Status of Liana Forest (Xingu River Basin, Amazonian Brazil). Biotropica 22:36–47 . doi: 10.2307/2388717

Balée WL (1994) Footprints of the forest: Ka'apor ethnobotany - the historical ecology of plant utilization by an Amazonian people. Columbia University Press

Barlow J, Gardner TA, Lees AC, Parry L, Peres CA (2012) How pristine are tropical forests? An ecological perspective on the pre-Columbian human footprint in Amazonia and implications for contemporary conservation. Biol Conserv 151:45–49 . doi: 10.1016/j.biocon.2011.10.013

Bodin SC, Scheel-Ybert R, Beauchêne J, Molino J-F, Bremond L (2019) CharKey: An electronic identification key for wood charcoals of French Guiana. IAWA J 40:75–91

Bongers F, Charles-Dominique P, Forget P-M, Théry M (2013) Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest. Springer Science & Business Media

Brancier J, Cammas C, Todisco D, Fouache E (2014) A Micromorphological Assessment of Anthropogenic Features in Pre-Columbian French Guiana Dark Soils (FGDS): First Results. Z Für Geomorphol Suppl Issues 58:109–139 . doi: DOI: 10.1127/0372-8854/2014/S-00159

Bronk Ramsey C (2009) Bayesian Analysis of Radiocarbon Dates. Radiocarbon 51:337–360 . doi: 10.1017/S0033822200033865

Carcaillet C, Talon B (1996) Aspects taphonomiques de la stratigraphie et de la datation de charbons de bois dans les sols : exemple de quelques sols des Alpes. Géographie Phys Quat 50:233–244 . doi: 10.7202/033091ar

Carson JF, Whitney BS, Mayle FE, Iriarte J, Prümers H, Soto JD, Watling J (2014) Environmental impact of geometric earthwork construction in pre-Columbian Amazonia. Proc Natl Acad Sci 111:10497–10502 . doi: 10.1073/pnas.1321770111

Castro-Luna A, Castillo-Campos G, Sosa V (2011) Effects of selective logging and shifting cultivation on the structure and diversity of a tropical evergreen forest in south-eastern Mexico. J Trop For Sci 23:17–34

Chabal L (1997) Forêts et sociétés en Languedoc (Néolithique final, Antiquité tardive) : l'anthracologie, méthode et paléoécologie, Editions de la Maison des Sciences de l'Homme. Editions de la Maison des Sciences de l'Homme

Chabal L, Fabre L, Terral JF, Théry-Parisot I (1999) L'anthracologie. In: La botanique. Errance, Paris, pp 43–104

Charles-Dominique P, Blanc P, Larpin D, Ledru M-P, Riéra B, Sarthou C, Servant M, Tardy C (1998) Forest perturbations and biodiversity during the last ten thousand years in French Guiana. Acta Oecologica 19:295–302 . doi: 10.1016/S1146-609X(98)80033-7

Clement CR, De Cristo-Araújo M, Coppens D'Eeckenbrugge G, Alves Pereira A, Picanço-Rodrigues D (2010) Origin and Domestication of Native Amazonian Crops. Diversity 2:72–106 . doi: 10.3390/d2010072

Clement CR, Denevan WM, Heckenberger MJ, Junqueira AB, Neves EG, Teixeira WG, Woods WI (2015) The domestication of Amazonia before European conquest. Proc R Soc B Biol Sci 282:20150813 . doi: 10.1098/rspb.2015.0813

de Granville J-J (1990) Les formations végétales primaires de la zone intérieure de Guyane. ORSTOM

de Souza JG, Schaan DP, Robinson M, Barbosa AD, Aragão LEOC, Marimon BH, Marimon BS, da Silva IB, Khan SS, Nakahara FR, Iriarte J (2018) Pre-Columbian earth-builders settled along the entire southern rim of the Amazon. Nat Commun 9:1125

Denevan WM (1992) The Pristine Myth: The Landscape of the Americas in 1492. Ann Assoc Am Geogr 82:369–385

Détienne P, Jacquet P (1983) Atlas d'identification des bois de l'Amazonie et des régions voisines. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-Sur-Marne

Détienne P, Jacquet P, Mariaux A (1982) Manuel d'identification des bois tropicaux. Tome 3: Guyane française. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-Sur-Marne

Dotte-Sarout E (2017) Evidence of forest management and arboriculture from wood charcoal data: an anthracological case study from two New Caledonia Kanak pre-colonial sites. Veg Hist Archaeobotany 26:195–211

Erickson CL, Balée WL (2006) Time and Complexity in Historical Ecology: Studies in the Neotropical Lowlands. Columbia University Press, New York Chichester, West Sussex

Fernandes Caromano C, Cascon LM, Neves EG, Scheel-Ybert R (2013) Revealing Fires and Rich Diets: Macro- and Micro-archaeobotanical Analysis at the Hatahara Site, Central Amazonia. Tipití J Soc Anthropol Lowl S Am 11:40–51

Fraser J, Teixeira W, Falcão N, Woods W, Lehmann J, Junqueira AB (2011) Anthropogenic soils in the Central Amazon: from categories to a continuum. Area 43:264–273 . doi: 10.1111/j.1475-4762.2011.00999.x

Gasc J-P, Sastre C (1978) Les formations ouvertes à graminées bambusiformes (Cambrouzes) sont-elles en Guyane française le signe d'un ancien peuplement humain ? pp 97–103

Gély A (1984) L'agriculture sur brûlis chez quelques communautés d'amérindiens et de noirs réfugiés de Guyane française. J Agric Tradit Bot Appliquée 31:43–70 . doi: 10.3406/jatba.1984.3912

German L (2003) Ethnoscientific Understandings of Amazonian Dark Earths. In: Lehmann J, Kern DC, Glaser B, Wodos WI (eds) Amazonian Dark Earths: Origin Properties Management. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 179–201

German L (2001) The dynamics of terra preta: An integrated study of human-environmental interactions in a nutrient-poor Amazonian ecosystem. Unpublished Ph.D. thesis, University of Georgia

Glaser B (2007) Prehistorically modified soils of central Amazonia: a model for sustainable agriculture in the twenty-first century. Philos Trans R Soc B Biol Sci 362:187–196 . doi: 10.1098/rstb.2006.1978

Glaser B, Birk JJ (2012) State of the scientific knowledge on properties and genesis of Anthropogenic Dark Earths in Central Amazonia (terra preta de Índio). Geochim Cosmochim Acta 82:39–51 . doi: 10.1016/j.gca.2010.11.029

Grenand P (2006) Que sont devenus les Amérindiens de l'Approuague ? Réflexions autour d'une histoire peu documentée. In: L'histoire de la Guyane, depuis les civilisations amérindiennes : Actes du Colloque International d'Histoire, Matoury: Ibis Rouge. Fouk, M.L. & Zonzon, J. (eds.), Cayenne, pp 105–126

Grenand P (1979) Histoire des Amérindiens. In: Atlas des D. O. M. La Guyane. pp 3–4

Grimaldi M, Riéra B (2001) Geography and Climate. In: Nouragues. Springer, Dordrecht, pp 9–18

Heckenberger M, Neves EG (2009) Amazonian Archaeology. Annu Rev Anthropol 38:251–266 . doi: 10.1146/annurev-anthro-091908-164310

Heckenberger MJ, Kuikuro A, Kuikuro UT, Russell JC, Schmidt M, Fausto C, Franchetto B (2003) Amazonia 1492: Pristine Forest or Cultural Parkland? Science 301:1710–1714 . doi: 10.1126/science.1086112

Heckenberger MJ, Petersen JB, Neves EG (1999) Village Size and Permanence in Amazonia: Two Archaeological Examples from Brazil. Lat Am Antiq 10:353–376 . doi: 10.2307/971962

Heckenberger MJ, Russell JC, Toney JR, Schmidt MJ (2007) The legacy of cultural landscapes in the Brazilian Amazon: implications for biodiversity. Philos Trans R Soc B Biol Sci 362:197–208

Hoff M, Cremers G (2005) Le jardin guyanais : inventaire des plantes cultivées et des adventices des jardins de Guyane française. J Bot Société Bot Fr 29:3–40

Iriarte J, Glaser B, Watling J, Wainwright A, Birk JJ, Renard D, Rostain S, McKey D (2010) Late Holocene Neotropical agricultural landscapes: phytolith and stable carbon isotope analysis of raised fields from French Guianan coastal savannahs. J Archaeol Sci 37:2984–2994 . doi: 10.1016/j.jas.2010.06.016

Iriarte J, Power MJ, Rostain S, Mayle FE, Jones H, Watling J, Whitney BS, McKey DB (2012) Fire-free land use in pre-1492 Amazonian savannas. Proc Natl Acad Sci 109:6473–6478 . doi: 10.1073/pnas.1201461109

Jérémie S, Mestre M (1997) Présentation de la prospection achéologique réalisée sur le tracé de la future RN2, entre Regina et St Georges de l'Oyapock (Guyane française). J Société Américanistes 83:271–277

Junqueira AB, Shepard GH, Clement CR (2010) Secondary forests on anthropogenic soils in Brazilian Amazonia conserve agrobiodiversity. Biodivers Conserv 19:1933–1961 . doi: 10.1007/s10531-010-9813-1

Kern DC, D'aquino G, Rodrigues TE, Frazao FJL, Sombroek W, Myers TP, Neves EG (2003) Distribution of Amazonian Dark Earths in the Brazilian Amazon. In: Lehmann J, Kern DC, Glaser B, Woods WI (eds) Amazonian Dark Earths: Origin Properties Management. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 51–75

Ledru M-P (2001) Late Holocene rainforest disturbance in French Guiana. Rev Palaeobot Palynol 115:161–170 . doi: 10.1016/S0034-6667(01)00068-9

Lescure J-P, Boulet R (1985) Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. Biotropica 17:155–164

Levis C, Costa FRC, Bongers F, Peña-Claros M, Clement CR, Junqueira AB, Neves EG, Tamanaha EK, Figueiredo FOG, Salomão RP, Castilho CV, Magnusson WE, Phillips OL, Guevara JE, Sabatier D, Molino J-F, López DC, Mendoza AM, Pitman NCA, Duque A, Vargas PN, Zartman CE, Vasquez R, Andrade A, Camargo JL, Feldpausch TR, Laurance SGW, Laurance WF, Killeen TJ, Nascimento HEM, Montero JC, Mostacedo B, Amaral IL, Vieira ICG, Brienen R, Castellanos H, Terborgh J, Carim M de JV, Guimarães JR da S, Coelho L de S, Matos FD de A, Wittmann F, Mogollón HF, Damasco G, Dávila N, García-Villacorta R, Coronado ENH, Emilio T, Filho D de AL, Schietti J, Souza P, Targhetta N, Comiskey JA, Marimon BS, Marimon B-H, Neill D, Alonso A, Arroyo L, Carvalho FA, Souza FC de, Dallmeier F, Pansonato MP, Duivenvoorden JF, Fine PVA, Stevenson PR, Araujo-Murakami A, C GAA, Baraloto C, Amaral DD do, Engel J, Henkel TW, Maas P, Petronelli P, Revilla JDC, Stropp J, Daly D, Gribel R, Paredes MR, Silveira M, Thomas-Caesar R, Baker TR, Silva NF da, Ferreira LV, Peres CA, Silman MR, Cerón C, Valverde FC, Fiore AD, Jimenez EM, Mora MCP, Toledo M, Barbosa EM, Bonates LC de M, Arboleda NC, Farias E de S, Fuentes A, Guillaumet J-L, Jørgensen PM, Malhi Y, Miranda IP de A, Phillips JF, Prieto A, Rudas A, Ruschel AR, Silva N, Hildebrand P von, Vos VA, Zent EL, Zent S, Cintra BBL, Nascimento MT, Oliveira AA, Ramirez-Angulo H, Ramos JF, Rivas G, Schöngart J, Sierra R, Tirado M, Heijden G van der, Torre EV, Wang O, Young KR, Baider C, Cano A, Farfan-Rios W, Ferreira C, Hoffman B, Mendoza C, Mesones I, Torres-Lezama A, Medina MNU, Andel TR van, Villarroel D, Zagt R, Alexiades MN, Balslev H, Garcia-Cabrera K, Gonzales T, Hernandez L, Huamantupa-Chuquimaco I, Manzatto AG, Milliken W, Cuenca WP, Pansini S, Pauletto D, Arevalo FR, Reis NFC, Sampaio AF, Giraldo

LEU, Sandoval EHV, Gamarra LV, Vela CIA, Steege H ter (2017) Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. Science 355:925–931 . doi: 10.1126/science.aal0157

Levis C, Souza PF de, Schietti J, Emilio T, Pinto JLP da V, Clement CR, Costa FRC (2012) Historical Human Footprint on Modern Tree Species Composition in the Purus-Madeira Interfluve, Central Amazonia. PLOS ONE 7:e48559 . doi: 10.1371/journal.pone.0048559

Mazière M, Mazière G (1994) L'archéologie amérindienne en Guyane. Etat actuel de la recherche. Bull Société Préhistorique Fr 91:333–341 . doi: 10.3406/bspf.1994.9742

McKey D, Rostain S, Iriarte J, Glaser B, Birk JJ, Holst I, Renard D (2010) Pre-Columbian agricultural landscapes, ecosystem engineers, and self-organized patchiness in Amazonia. Proc Natl Acad Sci 107:7823–7828 . doi: 10.1073/pnas.0908925107

McMichael CH, Bush MB, Piperno DR, Silman MR, Zimmerman AR, Anderson C (2011) Spatial and temporal scales of pre-Columbian disturbance associated with western Amazonian lakes. The Holocene 22:131–141 . doi: 10.1177/0959683611414932

McMichael CH, Piperno DR, Bush MB, Silman MR, Zimmerman AR, Raczka MF, Lobato LC (2012) Sparse Pre-Columbian Human Habitation in Western Amazonia. Science 336:1429–1431 . doi: 10.1126/science.1219982

McMichael CNH, Bush MB (2019) Spatiotemporal patterns of pre-Columbian people in Amazonia. Quat Res 1–17 . doi: 10.1017/qua.2018.152

McMichael CNH, Palace MW, Bush M. B. MB, Braswell B., Hagen S., Neves E. G., Silman M. R., Tamanaha E. K., Czarnecki C. (2014) Predicting pre-Columbian anthropogenic soils in Amazonia. Proc R Soc B Biol Sci 281:20132475 . doi: 10.1098/rspb.2013.2475

Mestre M, Delpech S (2008) Saint-Laurent du Maroni. «Plateau des Mines». Rapport de Fouille. INRAP, Cayenne

Mestre M, Delpech S, Hildebrand M (2013) Yaou. Rapport de diagnostic. Inrap, Service Régional de l'Archéologie, Cayenne

Molino J-F, Sabatier D (2001) Tree Diversity in Tropical Rain Forests: A Validation of the Intermediate Disturbance Hypothesis. Science 294:1702–1704

Neves EG, Petersen JB, Bartone RN, Heckenberger MJ (2004) The Timing of Terra Preta Formation in the Central Amazon: Archaeological Data from Three Sites. In: Glaser B, Woods WI (eds) Amazonian Dark Earths: Explorations in Space and Time. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp 125–134

Odonne G, Bel M van den, Burst M, Brunaux O, Bruno M, Dambrine E, Davy D, Desprez M, Engel J, Ferry B, Freycon V, Grenand P, Jérémie S, Mestre M, Molino J-F, Petronelli P, Sabatier D, Hérault B (2019) Long-term influence of early human occupations on current forests of the Guiana Shield. Ecology 0:e02806 . doi: 10.1002/ecy.2806

Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2019) vegan: Community Ecology Package

Oliver JR (2008) The Archaeology of Agriculture in Ancient Amazonia. In: Silverman H, Isbell WH (eds) The Handbook of South American Archaeology. Springer, New York, pp 185–216

Peel MC, Finlayson BL, Mcmahon TA (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrol Earth Syst Sci Discuss 4:439–473

Pélissier R, Dray S, Sabatier D (2001) Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. Plant Ecol 162:143–156

Piperno DR, McMichael C, Bush MB (2015) Amazonia and the Anthropocene: What was the spatial extent and intensity of human landscape modification in the Amazon Basin at the end of prehistory? The Holocene 25:1588–1597 . doi: 10.1177/0959683615588374

Piperno DR, McMichael CNH, Bush MB (2019) Finding forest management in prehistoric Amazonia. Anthropocene 26:100211 . doi: 10.1016/j.ancene.2019.100211

Piperno DR, Pearsall DM (1998) The origins of agriculture in the lowland Neotropics. Academic Press, San Diego

Poncy O, Sabatier D, Prévost M-F, Hardy I (2001) The Lowland High Rainforest: Structure and Tree Species Diversity. In: Nouragues. Springer, Dordrecht, pp 31–46

Posey DA (1985) Indigenous management of tropical forest ecosystems: the case of the Kayapo indians of the Brazilian Amazon. Agrofor Syst 3:139–158

R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Reimer PJ, Bard E, Bayliss A, Beck JW, Blackwell PG, Ramsey CB, Buck CE, Cheng H, Edwards RL, Friedrich M, Grootes PM, Guilderson TP, Haflidason H, Hajdas I, Hatté C, Heaton TJ, Hoffmann DL, Hogg AG, Hughen KA, Kaiser KF, Kromer B, Manning SW, Niu M, Reimer RW, Richards DA, Scott EM, Southon JR, Staff RA, Turney CSM (2013) IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 years cal BP. Radiocarbon 55:1869–1887

Rostain S (2008) The Archaeology of the Guianas: An Overview. In: Silverman H, Isbell WH (eds) The Handbook of South American Archaeology. Springer, New York, pp 279–302

Rostain S (1994) L'occupation amérindienne ancienne du littoral de Guyane. PhD Thesis, Université Paris 1

Sabatier D, Grimaldi M, Prévost M-F, Guillaume J, Godron M, Dosso M, Curmi P (1997) The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. Plant Ecol 131:81–108

Sabatier D, Prévost M-F (1989) Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane française. Bois For Trop 219:31–55

Schaan D, Pärssinen M, Saunaluoma S, Ranzi A, Bueno M, Barbosa A (2012) New radiometric dates for precolumbian (2000–700 B.P.) earthworks in western Amazonia, Brazil. J Field Archaeol 37:132–142 . doi: 10.1179/0093469012Z.00000000012

Scheel-Ybert R (2001) Man and vegetation in southeastern Brazil during the late Holocene. J Archaeol Sci 28:471–480

Scheel-Ybert R (2016) Charcoal collections of the world. IAWA J 37:489–505

Scheel-Ybert R (2002) Evaluation of sample reliability in extant and fossil assemblages. Bar Int Ser 1063:9–16

Scheel-Ybert R (2004) Teoria e métodos em antracologia. 1. Considerações teoricas e perspectivas. Arq Mus Nac 62:3–14

Scheel-Ybert R, Beauclair M, Buarque A (2014) The forest people: landscape and firewood use in the Araruama region, southeastern Brazil, during the late Holocene. Veg Hist Archaeobotany 23:97–111 . doi: 10.1007/s00334-013-0397-z

Scheel-Ybert R, Gonçalves TAP (2017) Primeiro Atlas Antracológico de Espécies Brasileiras/First Anthracological Atlas of Brazilian Species. Museu Nacional, Rio de Janeiro

Scheel-Ybert R, Gouveia SEM, Pessenda LCR, Aravena R, Coutinho LM, Boulet R (2003) Holocene palaeoenvironmental evolution in the São Paulo State (Brazil), based on anthracology and soil δ13C analysis. The Holocene 13:73–81 . doi: 10.1191/0959683603hl596rp

Sombroek W, Kern D, Rodrigues T, Woods W, Glaser B (2002) Terra Preta and Terra Mulata: Pre-Columbian Amazon kitchen middens and agricultural fields, their sustainability and their replication. Bangkok, Thailand

Sombroek WG (1966) Amazon soils: a reconnaissance of the soils of the Brazilian Amazon region. PhD thesis, Pudoc

Tardy C (1998) Paléoincendies naturels, feux anthropiques et environnements forestiers de Guyane Française du tardiglaciaire à l'holocène récent : Approches chronologique et anthracologique. PhD Thesis, Université Montpellier 2

Tardy C, Vernet JL, Servant M, Fournier M, Leprun J-C, Pessenda LC, Sifeddine A, Solari ME, Soubiès F, Turcq B, Wengler L, Vacher S, Jérémie S, Ceccantini G, Cordeiro R, Scheel R (2000) Feux, sols et écosystèmes forestiers tropicaux. In: Servant M, Servant Vildary S (eds) Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux. IRD, Paris, pp 343–348

Théry-Parisot I, Chabal L, Chrzavzez J (2010) Anthracology and taphonomy, from wood gathering to charcoal analysis. A review of the taphonomic processes modifying charcoal assemblages, in archaeological contexts. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 291:142–153 . doi: 10.1016/j.palaeo.2009.09.016

Tymen B, Réjou-Méchain M, Dalling JW, Fauset S, Feldpausch TR, Norden N, Phillips OL, Turner BL, Viers J, Chave J (2016) Evidence for arrested succession in a liana-infested Amazonian forest. J Ecol 104:149–159 . doi: 10.1111/1365-2745.12504

van den Bel M, Hildebrand M, Delpech S, Romon T, Vallet C (2006) Les occupations amérindiennes du site Eva 2, Chantier Soyouz du CSG, Malmanoury. Commune de Sinnamary, Guyane Française. INRAP, Cayenne

van den Bel MM (2015) Archaeological Investigations between Cayenne Island and the Maroni River. A cultural sequence of western coastal French Guiana from 5000 BP to present, Sidestone Press. Leiden

Versteeg AH (2003) Suriname voor Columbus/Suriname before Columbus, Stichting Surinaams Museum. Paramaribo

Wheeler EA (2011) Inside wood–a web resource for hardwood anatomy. IAWA J 32:199–211

Wickham H (2016) ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag, New York

Woods WI, McCann JM (1999) The Anthropogenic Origin and Persistence of Amazonian Dark Earths. In: Yearbook. Conference of Latin Americanist Geographers. Conference of Latin Americanist Geographers, pp 7–14

9. Supplementary material

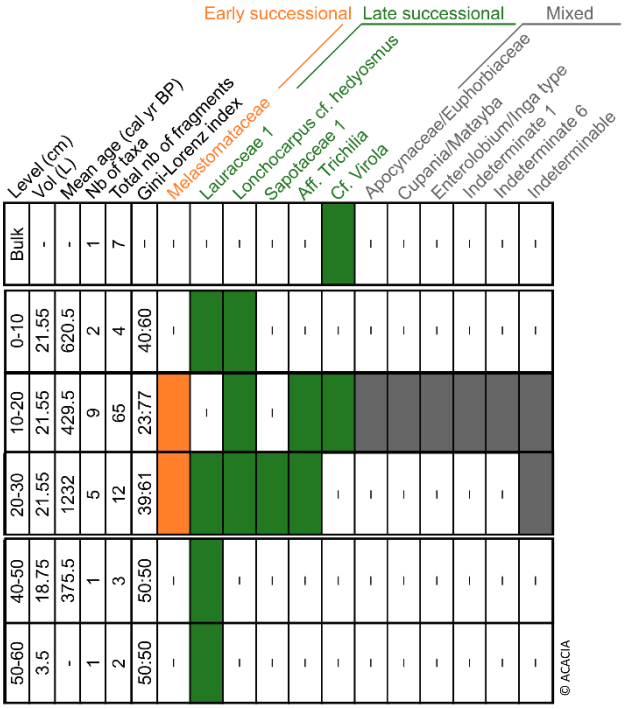
SM1 Radiocarbon dates of soil charcoals provided by the Poznań Radiocarbon Laboratory (Poland). The calibration was done using the IntCal13 calibration curve (Reimer *et al.* 2013) with the OxCal 4.3 program (Bronk Ramsey 2009)

Site	Depth (cm)	Lab. code	^{14}C Age (yr B.P.)	Calibrated Age (cal B.P.)	% Confidence Interval	Mean Calibrated Age (cal B.P.)
1	0-10	Poz-106790	315 ± 30 B.P.	466-302	95.4	384
1	0-10	Poz-98315	385 ± 30 B.P.	508-319	95.3	413.5
1	10-20	Poz-98316	305 ± 30 B.P.	462-300	95.4	381
1	10-20	Poz-106761	640 ± 30 B.P.	668-554	95.4	611
1	20-30	Poz-98317	1160 ± 30 B.P.	1177-983	95.4	1080
1	30-40	Poz-98318	1420 ± 30 B.P.	1368-1290	95.4	1329
1	40-50	Poz-106791	505 ± 30 B.P.	621-503	95.4	562
1	40-50	Poz-98319	880 ± 30 B.P.	908-729	95.4	818.5
1	50-60	Poz-98320	1410 ± 30 B.P.	1360-1285	95.4	1322.5
2	0-10	Poz-98321	340 ± 30 B.P.	481-311	95.4	396
2	0-10	Poz-106792	615 ± 30 B.P.	656-550	95.4	603
2	10-20	Poz-98322	315 ± 30 B.P.	466-302	95.4	384
2	10-20	Poz-106948	325 ± 30 B.P.	471-306	95.4	388.5
2	20-30	Poz-106762	1380 ± 35 B.P.	1355-1191	95.4	1273
2	20-30	Poz-98323	7120 ± 40 B.P.	8015-7858	95.4	7936.5
2	30-40	Poz-106763	1875 ± 30 B.P.	1881-1726	95.4	1803.5
2	40-50	Poz-106764	1330 ± 30 B.P.	1302-1184	95.4	1243
3	0-10	Poz-106946	450 ± 30 B.P.	536-471	95.4	503.5
3	0-10	Poz-98325	495 ± 30 B.P.	551-500	95.4	525.5
3	10-20	Poz-106765	490 ± 30 B.P.	547-500	95.4	523.5
3	10-20	Poz-98326	495 ± 30 B.P.	551-500	95.4	525.5
3	20-30	Poz-98327	1085 ± 30 B.P.	1057-934	95.4	995.5

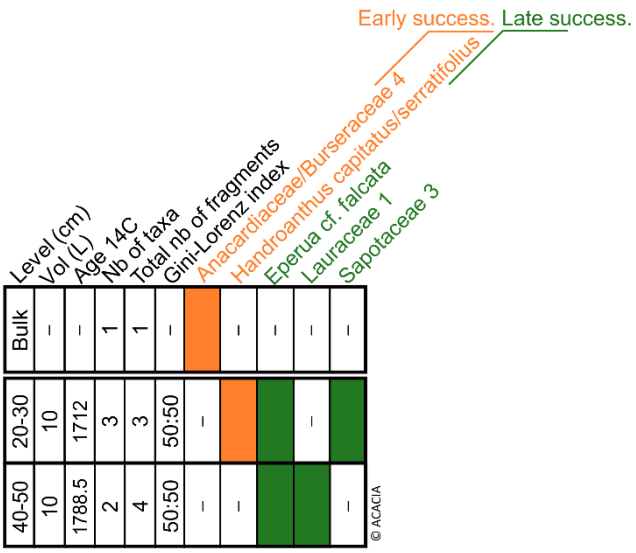
Site	Depth (cm)	Lab. code	^{14}C Age (yr B.P.)	Calibrated Age (cal B.P.)	% Confidence Interval	Mean Calibrated Age (cal B.P.)
3	30-40	Poz-98190	5590 ± 50 B.P.	6468-6292	95.4	6380
3	30-40	Poz-106766	1265 ± 30 B.P.	1285-1088	95.3	1186.5
3	40-50	Poz-98328	1555 ± 30 B.P.	1529-1381	95.4	1455
3	50-60	Poz-106767	1535 ± 30 B.P.	1523-1358	95.4	1440.5
3	60-70	Poz-106945	1210 ± 30 B.P.	1255-1059	95.3	1157
6	0-10	Poz-106849	680 ± 30 B.P.	680-561	95.4	620.5
6	10-20	Poz-106850	425 ± 30 B.P.	525-334	95.4	429.5
6	20-30	Poz-106851	1285 ± 30 B.P.	1285-1179	95.4	1232
6	40-50	Poz-106852	295 ± 30 B.P.	460-291	95.4	375.5
7	20-30	Poz-98329	1775 ± 30 B.P.	1813-1611	95.4	1712
7	40-50	Poz-98330	1845 ± 30 B.P.	1865-1712	95.4	1788.5
8	0-10	Poz-106853	535 ± 30 B.P.	633-512	95.4	572.5
8	10-20	Poz-106854	805 ± 30 B.P.	781-678	95.4	729.5
8	30-40	Poz-106855	520 ± 30 B.P.	626-507	95.4	566.5
9	0-10	Poz-106947	390 ± 30 B.P.	510-320	95.4	415
9	10-20	Poz-106856	1180 ± 30 B.P.	1221-999	95.4	1110
9	20-30	Poz-122186	1220 ± 30 B.P.	1258- 1063	95.4	1160.5
9	30-40	Poz-106858	1200 ± 30 B.P.	1236-1010	95.4	1123
9	40-50	Poz-122187	965 ± 30 B.P.	932- 796	95.4	864
9	50-60	Poz-122188	1230 ± 30 B.P.	1262-1068	95.4	1165
10	0-10	Poz-122185	525 ± 30 B.P.	629-509	95.4	569
10	10-20	Poz-122184	810 ± 30 B.P.	781-681	95.4	731
10	20-30	Poz-122182	1270 ± 30 BP	1288-1091	95.4	1189.5
10	30-40	Poz-107171	2460 ± 30 B.P.	2707-2378	95.4	2542.5
10	50-60	Poz-122181	2400 ± 30 B.P.	2680-2348	95.4	2514
11	*Uprooting mound*	Poz-122180	1580 ± 30 B.P.	1540-1404	95.4	1472
11	*Uprooting mound*	Poz-122179	4115 ± 30 B.P.	4815-4526	95.4	4670.5

Site	Depth (cm)	Lab. code	^{14}C Age (yr B.P.)	Calibrated Age (cal B.P.)	% Confidence Interval	Mean Calibrated Age (cal B.P.)
12	*Uprooting mound*	Poz-122178	880 ± 30 B.P.	908-729	95.4	818.5
12	*Uprooting mound*	Poz-112177	3655 ± 35 B.P.	4088-3887	95.4	3987.5

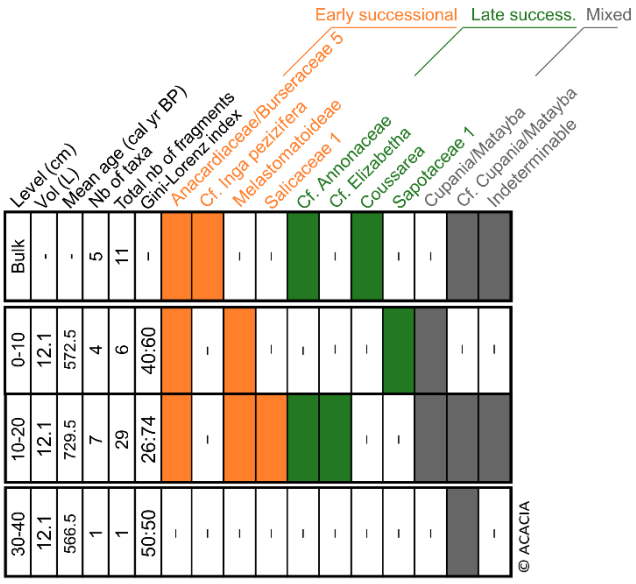
SM2 Anthracological diagram of site 6. The taxa are represented as presence/absence (non-white cells). Charcoals from the pit and auger samplings are pooled with respect to their sampling level, *i.e.* 0-10 cm, 10-20 cm and so on. The "Bulk" part refers to the charcoal pieces picked by hand during the digging of the pit



SM3 Anthracological diagram of site 7. The taxa are represented as presence/absence (non-white cells). In this site, charcoals were recovered from pit sampling only. The "Bulk" part refers to the charcoal pieces picked by hand during the digging of the pit



SM4 Anthracological diagram of site 8. The taxa are represented as presence/absence (non-white cells). Charcoals from the pit and auger samplings are pooled with respect to their sampling level, *i.e.* 0-10 cm, 10-20 cm and so on. The "Bulk" part refers to the charcoal pieces picked by hand during the digging of the pit



SM5 Anthracological diagram of site 10. The taxa are represented as presence/absence (non-white cells). In this site, charcoals were recovered from auger sampling only. The "Mounds" part refers to the charcoal pieces picked by hand on tree uprooting mounds



SM6 Taxa and charcoal types recovered from site 11. All the charcoals analyzed (N=60) were picked on tree uprooting mounds

Early successional	**Late successional**	**Mixed**
Cf. *Cecropia*	*Abuta rufescens*	*Cupania/Matayba*
Handroanthus capitatus/serratifolius	*Brosimum*	Humiriaceae
Salicaceae 2	*Eperua* cf. *falcata*	*Inga/Tachigali* type
	Eschweilera/Lecythis 2	Cf. Leguminosae 1
	Lauraceae 1	Indeterminable
	Myrtaceae 2	
	Taralea oppositifolia type	
	Sapotaceae 1	

SM7 Taxa and charcoal types recovered from site 12. All the charcoals analyzed (N=52) were picked on tree uprooting mounds

Early successional	**Mixed**
Handroanthus capitatus/serratifolius	Cf. *Cupania/Matayba*
	Inga/Tachigali type
	Indeterminable

Synthèse et discussion

1. Importance de la mise en place d'un outil d'aide à l'identification

Cette thèse a laissé une large part aux considérations méthodologiques. Dans un premier temps, il était indispensable de mettre en place un outil d'aide à l'identification des charbons de bois dans une région du monde ou l'anthracologie n'a été appliquée qu'une seule fois auparavant (Tardy 1998) et où la très grande diversité taxonomique rend l'identification particulièrement ardue. Cet outil d'aide à l'identification des charbons de bois de Guyane française, qui se présente sous la forme d'une clé d'identification électronique (article 1), s'est avéré indispensable. Si d'autres outils existants tels que la base de données en ligne InsideWood (Wheeler 2011) couplée à des atlas spécialisés dans les bois Amazoniens (Détienne & Jacquet 1983) et de Guyane (Détienne *et al*. 1982) constituait déjà une aide précieuse et indispensable, aucun n'était parfaitement adéquat pour l'identification de charbons puisque conçus sur la base de l'anatomie du bois et donc pour l'identification des bois. Cela n'empêche pas leur usage pour l'anthracologie puisque le charbon n'est que du bois carbonisé mais les anthracologues cherchent néanmoins à avoir des outils d'identification qui sont parfaitement adaptés à leur objet d'étude. C'est pourquoi ils mettent toujours en place leur propre collection de référence (Scheel-Ybert 2016), ou anthracothèque, constituée d'échantillons de bois carbonisés (donc de charbons) de leur région d'étude, plutôt que de se référer uniquement à des xylothèques (collections de plaquettes et de lames minces de bois). Ces dernières peuvent cependant être utilisées comme appui, lorsque par exemple un taxon fait défaut dans l'anthracothèque mais est présent dans la xylothèque. Au cours de l'analyse anthracologique, l'œil s'habitue à observer des structures anatomiques parfois déformées par la carbonisation, parfois vitrifiées, contenant souvent des hyphes mycéliens, des dépôts sédimentaires ou des fentes de retrait, et il s'habitue aussi au contraste de l'image renvoyée par le microscope. C'est pour cela qu'un anthracologue préfèrera toujours comparer le spécimen à identifier à un charbon issu d'une collection de référence plutôt qu'à une lame mince de bois ; et à l'inverse, un anatomiste du bois trouvera bien plus commode de se référer à des échantillons d'une xylothèque plutôt qu'à des charbons (Fig. 12). De la même façon, les descriptions anatomiques adaptées à l'observation du charbon de bois sont plus pratiques, puisque de la carbonisation résultent quelques modifications dans l'anatomie, en particulier au niveau des caractères mesurables. Aussi, certains critères d'identification valables pour le bois ne sont plus applicables aux charbons : la densité, l'odeur, la couleur (cf. article 1).

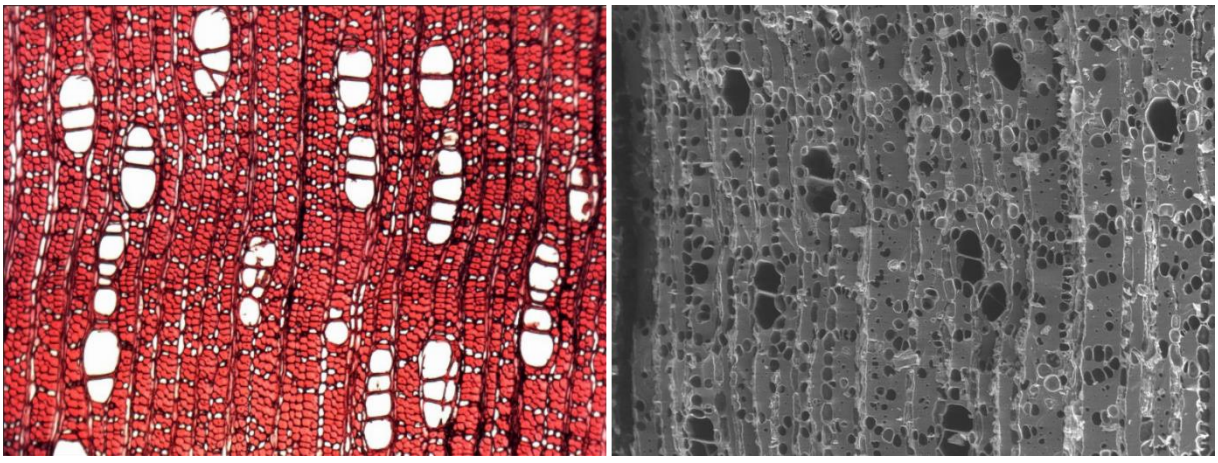


Figure 12 : coupes transversales de Drypetes variabilis *(Putranjivaceae). A gauche, du bois (photo Jugo Ilic, tirée de la base de données InsideWood) ; à droite, un charbon (spécimen 8 2069 de la collection de Guyane, photo réalisée au MEB de la plate-forme MEA de l'Université de Montpellier).*

Pour ces raisons, il est fréquent que les anthracologues, en particulier tropicalistes, développent leur propre clé d'identification afin de ne prendre en compte que les caractères pertinents pour les charbons provenant de leur zone d'étude. Ainsi, Rita Scheel-Ybert (1998) a mis en place une clé électronique et constitué un atlas anthracologique pour le Brésil (Scheel-Ybert & Gonçalves 2017) ; Wannes Hubau *et al.* (2012) ont développé un protocole d'identification pour la région du Mayumbe en Afrique centrale ; et Emilie Dotte-Sarout (2010) a créé un outil d'identification pour la Nouvelle-Calédonie. La clé présentée dans l'article 1 rejoint donc ces outils développés de par le monde et son libre accès permettra son utilisation et son amélioration – puisqu'elle est éditable – par d'autres spécialistes de charbons de bois de Guyane ou de régions amazoniennes voisines.

2. Comment optimiser l'échantillonnage anthracologique dans le contexte des terres noires amazoniennes et quels sont les biais taphonomiques ?

2.1 Echantillonnage et représentativité dans différents contextes

Les protocoles d'échantillonnage de charbons de bois à appliquer en contexte archéologique sont bien définis. Il est établi que pour que les assemblages anthracologiques soient représentatifs de la végétation en place lors d'une l'occupation, il faut prélever les charbons dispersés dans le sol et éviter les dépôts concentrés (Fig. 13 ; Chabal *et al*. 1999). Les charbons dispersés représentent une accumulation des résidus de combustion de diverses activités domestiques et sont donc les plus à même de fournir une image fidèle de la végétation. Au contraire, les charbons concentrés peuvent ne correspondre qu'à une activité ponctuelle et donc à une accumulation de courte durée. Dans ce cas, la diversité taxonomique de l'assemblage anthracologique peut donc être faible et avoir une représentativité médiocre. Un exemple souvent présenté est le cas des foyers domestiques : si les charbons produits lors de feux précédents ont été balayés, alors l'assemblage anthracologique correspondra à la dernière utilisation du foyer et présentera une faible diversité taxonomique (Badal Garcia 1992; Chabal 1992; Chabal *et al*. 1999). Il est donc important, en contexte archéologique, d'identifier les types de dépôts avant prélèvement pour éviter toute erreur d'interprétation.

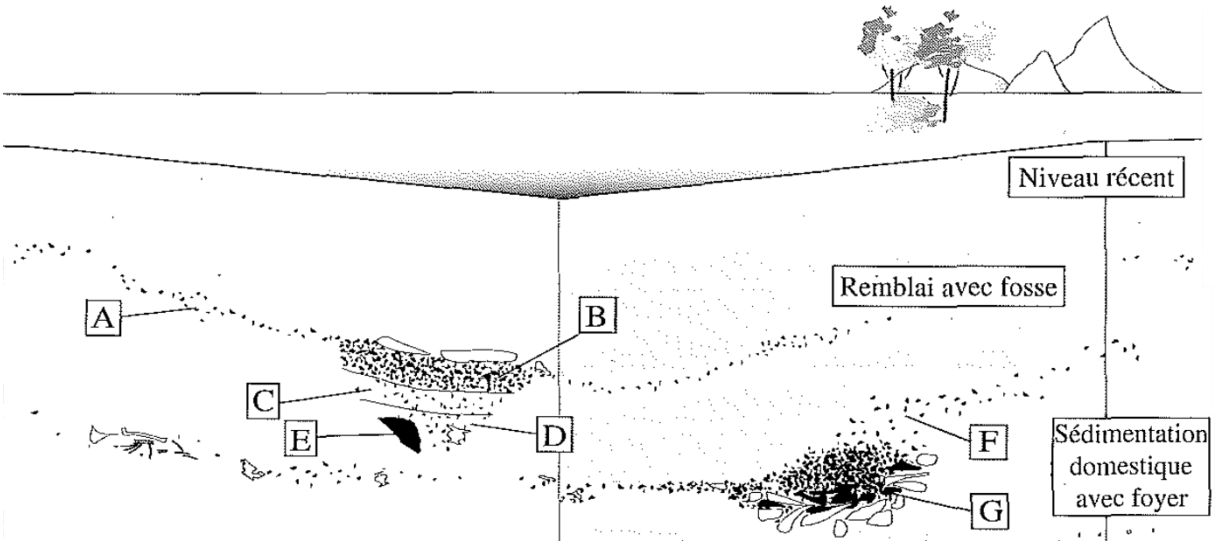


Figure 13 : types de dépôts que l'on peut rencontrer sur un site. A, B, C, D et F : charbons dispersés (prélèvement à privilégier) ; E et G : charbons concentrés (prélèvement à éviter) (Modifié de Chabal et al. *1999).*

En pédoanthracologie, les prélèvements se font hors contexte archéologique, dans des sols ou des dépôts sédimentaires naturels (Thinon 1992; Nelle *et al*. 2013). Les méthodes d'échantillonnage ne présentent donc pas de contraintes liées au type de dépôt résultant d'une activité domestique ou artisanale. Lors des prélèvements pédoanthracologiques, on cherchera à éviter les pentes et les dépôts

alluviaux qui sont susceptibles de contenir des charbons exogènes qui brouilleraient la reconstruction paléoenvironnementale à l'échelle locale (Carcaillet & Thinon 1996). Un autre élément à prendre en compte est l'hétérogénéité spatiale. De nombreux auteurs ont montré que les charbons se déposaient de manière hétérogène et que les points d'échantillonnages devaient être multipliés pour prendre en compte cette variabilité spatiale et éviter des erreurs d'interprétation (Ohlson & Tryterud 2000; Eckmeier *et al*. 2007; Touflan & Talon 2009; Feiss *et al*. 2017). En anthracologie comme en pédoanthracologie, les principaux biais sont donc connus et les protocoles d'échantillonnage sont élaborés de manière à les éviter au mieux. Mais comment optimiser l'échantillonnage lorsqu'on se trouve à la frontière entre l'anthracologie et la pédoanthracologie ?

La particularité de cette thèse est qu'elle est à l'interface entre ces deux disciplines. Dans les faits, nous avons prélevé sur des sites archéologiques. Les charbons récoltés étaient presque toujours associés à des tessons de poterie, dans des anthrosols plus ou moins marqués (sites 1 et 7) et parfois dans des sites avec des terrassements (sites 3 et 9). Cependant, les prélèvements n'ont pas été faits dans le cadre de fouilles archéologiques, donc les méthodes d'échantillonnages que nous avons appliquées correspondent à de la pédoanthracologie. Si certains sites correspondaient à des zones d'habitations, il ne nous a pas été possible de savoir si nous avons prélevé des charbons dispersés ou des charbons concentrés et cela peut poser des problèmes d'interprétation. De plus, l'homogénéité des profils d'oxisols tropicaux (difficulté à distinguer les limites des horizons) nous a conduit à faire des découpages artificiels lors des prélèvements (*e.g.* Scheel-Ybert *et al*. 2003; Hubau *et al*. 2012; Fernandes Caromano *et al*. 2013; Morin-Rivat *et al*. 2014; Dotte-Sarout *et al*. 2015). Le risque est alors d'avoir scindé des assemblages et donc d'avoir séparé des charbons provenant en réalité du même type de dépôt (Dotte-Sarout *et al*. 2015). Les sols d'anciens abattis peuvent aussi présenter des concentrations de charbons. En effet, dans les abattis amérindiens et créoles actuels, les souches et les troncs des plus gros arbres abattus sont brûlés et laissés sur place tandis que ceux de plus petits diamètres sont rassemblés avec les branches avant d'être brûlés (Grenand & Haxaire 1977; Gély 1984). On peut donc s'attendre à ce que les charbons s'accumulent pour former de grosses concentrations parfois monospécifiques. Que l'on prélève les charbons sur un ancien abattis ou une ancienne zone d'habitat, multiplier les points d'échantillonnage en divers endroits permet de mieux appréhender la répartition des charbons et la signification des assemblages (Dotte-Sarout *et al*. 2015). Nous avons comparé les deux méthodes d'échantillonnage utilisées en pédoanthracologie, le prélèvement sur profil de sol et le prélèvement à la tarière, afin de déterminer laquelle serait la plus efficace dans l'obtention d'assemblages taxonomiquement diversifiés, ce qui garantit une meilleure représentativité (article 2). Nous avons constaté qu'en dépit de sa couverture spatiale étendue, le prélèvement à la tarière ne permettait pas d'obtenir une plus grande diversité taxonomique par rapport à un profil de sol unique car beaucoup de tarières contenaient des assemblages à très faible diversité, voire monospécifiques. Cependant, cette méthode permet de découvrir de nouveaux taxons avec presque chaque nouveau prélèvement. Nous avons donc conclu que le prélèvement sur plusieurs profils de sol combiné au prélèvement à la tarière permettait d'obtenir les assemblages les plus diversifiés possibles dans un contexte où l'on se trouve sur des sites anthropisés dont on ne connaît pas la signification.

Outre le problème des charbons concentrés et de l'hétérogénéité spatiale, un autre biais pouvant intervenir dans la représentativité des assemblages anthracologiques est la propension de certains taxons à produire plus de charbons que d'autres. Plusieurs études ont montré que les taxons se fragmentent de manière similaire : leur état de fragmentation suit une loi de Poisson, avec la production d'un petit nombre de gros fragments et d'un grand nombre de petits fragments (Chabal 1992; Chabal *et al*. 1999; Théry-Parisot *et al*. 2010). Malgré cette « loi de fragmentation » observée chez différentes espèces, Chrzazvez *et al.* (2014) ont montré avec des tests de compression que les processus post-dépositionnels n'avaient pas le même impact sur la fragmentation selon les espèces considérées, en particulier pour des classes de taille inférieures à 4 mm. Les auteurs précisent que ce

biais peut donc être évité en tamisant les charbons à une maille de 4 mm, comme cela est généralement recommandé en milieu tempéré méditerranéen (Chabal 1997) ou tropical (Scheel-Ybert 2001). Néanmoins, ces expérimentations sur la fragmentation ont été faites sur des charbons de bois tempérés, où la gamme de densité présentée par les bois est plus restreinte que celles des bois tropicaux (Scheel-Ybert 2004). On peut donc se demander s'il existe une fragmentation différentielle selon les taxons en milieu tropical et si celle-ci peut dépendre de la densité du bois initiale (avant carbonisation). Une étude expérimentale menée sur des bois tropicaux des basses terres Mayas a montré que certains taxons se comportent différemment lors de la combustion : certains produisent plus de charbons aux classes de taille 2-4 et > 4 mm et d'autres ont tendance à produire de plus gros fragments (Dussol *et al*. 2017). Cette étude suggère que la densité des bois avant carbonisation n'explique pas à elle seule cette différence entre taxons et que d'autres facteurs pourraient entrer en jeu dans cette fragmentation différentielle, comme la composition chimique des exsudats (latex et résine) et la structure anatomique du bois (*e.g.* agencement des vaisseaux, largeur des rayons). Une autre étude menée sur des charbons de bois en milieu tropical sec en Asie du Sud a également montré une tendance chez certains taxons à davantage fragmenter et à produire plus de petits fragments (Lancelotti *et al.* 2010). Néanmoins, Dussol *et al.* (2017) rappellent que même si les proportions entre taxons dans le spectre anthracologique peuvent être sensiblement différentes de celles des taxons qui ont réellement été brûlés, les tendances générales dans les variations d'abondance des différents taxons au sein des assemblages de charbons restent informatives et significatives. L'interprétation quantitative des assemblages anthracologiques garde donc son intérêt, mais il faut garder à l'esprit que certains facteurs peuvent modifier les proportions entre taxons. Ces premiers travaux expérimentaux effectués sur des charbons de bois tropicaux sont importants parce que les observations faites sur des charbons de milieux tempérés ou méditerranéens ne sont pas forcément transposables à ceux des zones tropicales. D'autres études de ce type seront nécessaires afin de détecter quels filtres (*sensu* Théry-Parisot *et al.* 2010) peuvent influencer la composition des assemblages anthracologiques tropicaux et quelle est l'importance de ces filtres.

2.2 L'échantillonnage anthracologique dans le cadre d'un projet pluridisciplinaire

Nous avons prélevé sur chacun des 12 sites choisis pour être étudiés par les différentes disciplines impliquées dans le projet LongTIme. Cependant, chacun de ces sites n'a pas pu être échantillonné avec le même effort à cause de contraintes de temps. Récolter des charbons en vue d'une analyse anthracologique est un travail conséquent (temps de creusement des fosses et des sondages à la tarière, prélèvement de grandes quantités de sédiments, transport de ces sédiments jusqu'à un point de tamisage, tamisage, temps de séchage des charbons), mais il faut aussi compter le temps consacré à l'identification des charbons en laboratoire qui est encore plus long. Au cours de cette thèse, la formation à la reconnaissance des structures anatomiques des charbons de bois puis l'identification des 1918 spécimens récoltés sur le terrain ont nécessité 2 ans ; ainsi, même si nous avions pu échantillonner tous les sites de manière équivalente, nous n'aurions pas eu le temps d'en analyser tous les assemblages.

Pour l'analyse anthracologique, les échantillonnages systématiques de charbons destinés à l'étude paléoenvironnementale auraient pu être limités, par exemple, à 3 sites. Les sites restants n'auraient pas été ignorés mais les charbons auraient pu être prélevés uniquement à des fins de datation pour pourvoir situer les éventuelles occupations humaines dans le temps. Ainsi, ces charbons destinés à être datés auraient pu être prélevés à la tarière, une méthode d'échantillonnage plus rapide que le creusement de fosses, et l'identification aurait pu être limitée à quelques charbons : il aurait juste été question de s'assurer de ne pas envoyer plusieurs fois le même taxon en datation afin de ne pas prendre le risque de dater le même individu (cf. protocole de sélection des charbons envoyés en datation présenté dans l'article 3 ; voir aussi Carcaillet & Talon 1996). De ce fait, l'essentiel du temps

d'analyse en laboratoire, donc l'identification des charbons de bois sur lesquels s'appuie l'interprétation de la végétation en place lors des périodes d'occupation, aurait pu être consacré aux charbons de quelques sites choisis selon leur importance.

Parmi les sites étudiés au cours de cette thèse, les 3 retenus pour l'identification des charbons auraient été le site 1 en raison de la présence d'une cambrouse et d'un sol anthropique, le site 3 car situé sur une montagne couronnée et le site 9 en raison de la présence d'un fossé et d'une forêt de lianes. Ces trois sites ont l'avantage de présenter à la fois des végétations dont l'origine anthropique était questionnée dans le cadre de la thèse et du projet LongTIme et des artefacts archéologiques attestant d'une occupation humaine ancienne (fossés et anthrosol). Le choix des sites dépend aussi bien évidemment de l'abondance de charbons dans les sols, à évaluer par une prospection rapide avant tout creusement de fosse (article 2). Les 3 sites proposés ci-dessus étaient par ailleurs les plus riches en charbons. Le site 7, situé à la limite entre une forêt de lianes et une cambrouse et caractérisé par un sol sombre contenant une très grande quantité de tessons est bien évidemment un site d'intérêt. Mais sa topographie (pente raide sur le versant d'une colline) en fait un site à éviter dans le cadre d'une analyse anthracologique en raison du remaniement des charbons par colluvionnement, qui rend complexe l'interprétation des datations d'un profil de sol (Carcaillet 2001). Nous avons par ailleurs constaté que la fosse creusée dans ce site contenait très peu de charbons (8 seulement pour 60 L de sédiment prélevés) et ceci est vraisemblablement dû au colluvionnement ayant entraîné les charbons en bas de pente.

En résumé, lorsqu'une étude anthracologique s'insère dans un projet pluridisciplinaire où l'étude de nombreux sites est prévue, il est nécessaire de repérer en amont les sites qui seront les plus susceptibles de fournir les assemblages anthracologiques les plus riches. Cela vaut particulièrement dans les milieux où l'anthracologie n'a pas ou peu été appliquée et où les différents filtres pouvant influencer les assemblages anthracologiques sont encore mal connus.

3. Comprendre l'occupation ancienne en forêt : importance de l'interdisciplinarité

L'anthracologie permet d'avoir une image des paléoenvironnements forestiers et de proposer des hypothèses quant à la gestion du bois de feu par les populations. Mais pour mieux comprendre les modalités d'occupation des sites, c'est-à-dire leur fonction et l'intensité de ces occupations, les apports d'autres disciplines sont nécessaires. En l'absence de fouilles archéologiques, il est très difficile d'avoir une idée de la signification des différents sites étudiés. Je tente ici d'aller plus loin dans les hypothèses formulées dans l'article 3 grâce aux données botaniques et pédologiques. Je compare dans un premier temps les données anthracologiques avec les données sur la végétation actuelle afin de mieux caractériser l'impact des populations anciennes des Nouragues sur leur environnement. Enfin, je m'appuie sur les premiers résultats d'analyses de sol fournis par Amandine Courte, Jeanne Brancier et Michel Brossard pour tenter de déterminer la signification des sites étudiés au cours de cette thèse et dans le cadre du projet LongTIme.

3.1 Concordance et complémentarité des données botaniques et anthracologiques

Les résultats des analyses anthracologiques présentés dans l'article 3 suggèrent la présence d'une végétation secondarisée sur les sites 1, 2, 3 et 9 lors de la seconde période d'occupation (*ca.* 400 – 600 cal BP) avec la présence de taxons pionniers et héliophiles. Nous avons proposé que cette végétation avait probablement été favorisée et maintenue lors d'activités humaines comme cela avait suggéré par de précédentes études menées aux Nouragues (Charles-Dominique *et al*. 1998; Tardy *et al*. 2000; Ledru 2001). Ces résultats sont cohérents avec ceux des quelques rares autres études anthracologiques réalisées sur des sites à terres noires : la présence de plusieurs taxons de forêt secondarisée lors de

périodes d'occupations est mise en évidence sur le site d'Hatahara au Brésil (Fernandes Caromano *et al*. 2013) et sur le site archéologique de Petit-Saut en Guyane (Tardy 1998). L'impact des activités précolombiennes sur la végétation est donc bien perceptible dans les assemblages anthracologiques, avec des indices d'ouverture du milieu.

L'une des questions que nous nous sommes posées pour aller plus loin dans la compréhension de l'impact des anciennes populations sur la végétation était de savoir si on pourrait distinguer différents types d'anthropisation à travers les assemblages anthracologiques. Ceci aurait pu se traduire par différentes proportions de taxons pionniers, héliophiles ou utiles dans les assemblages des différents types de sites (à fossés, sous couvert forestier, sous cambrouse et sous forêt de lianes).

L'ordination (nMDS) réalisée sur les données anthracologiques dans l'article 3 n'a pas fait ressortir de telles tendances. Elle semble plutôt s'accorder à la situation géographique générale des sites, avec ceux de Saut Pararé d'un côté et ceux d'Inselberg de l'autre. Nous avons rappelé dans l'article 3 que cette tendance s'observait également au niveau de la végétation : de précédents relevés floristiques avaient mis en évidence une différence dans les familles dominantes entre les deux massifs Saut Pararé et Inselberg, avec les Burseraceae côté Saut Pararé et les Leguminosae côté Inselberg (Poncy *et al*. 2001). Nous retrouvons cette distinction entre les deux massifs avec les relevés effectués au cours du projet LongTIme, mise en évidence par une classification ascendante hiérarchique effectuée au niveau spécifique (Fig. 14). En plus de la séparation Inselberg/Pararé, le regroupement des sites selon leur position spatiale selon un gradient Nord-Sud est frappante : côté Saut Pararé nous retrouvons groupés les sites présents au sud de l'Arataye (2 et 8), puis la terrasse alluviale (4) et enfin les sites plus au nord (6 et 7). Ainsi, même si des signes de l'influence humaine peuvent être perçus dans la composition de la végétation, avec notamment la présence de nombreux palmiers utiles (montagne couronnée, sites 7 et 11), ils ne masquent pas le rôle joué par les conditions géomorphopédologiques qui reste déterminant, à petite comme à moyenne échelle (site et massif).

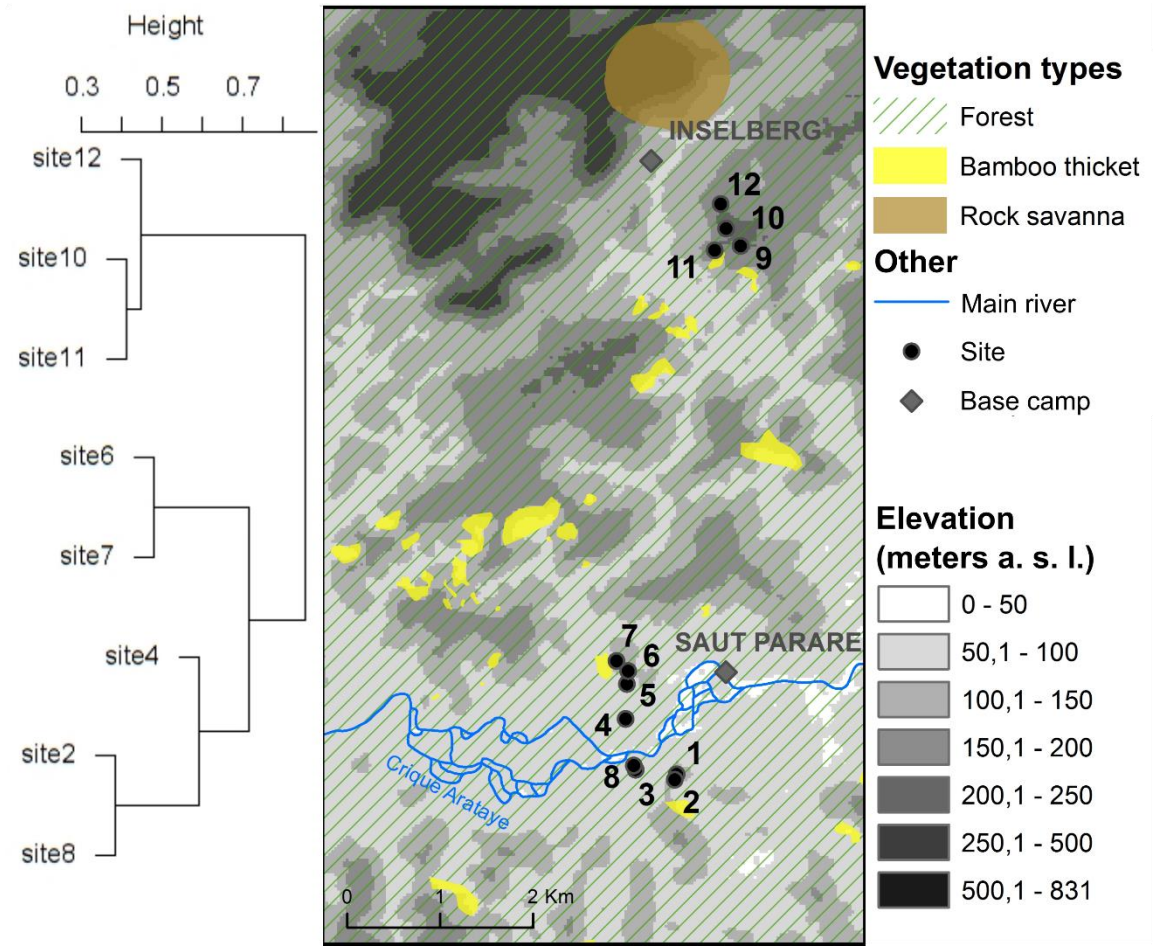


Figure 14 : classification ascendante hiérarchique des sites étudiés aux Nouragues sur la base de leur composition spécifique et carte rappelant leur localisation. Un poids équivalent a été donné aux espèces rares (NNESS dissimilarity index). Les sites 1, 5 et 9 ne sont pas représentés dans la CAH car ils n'ont pas fait l'objet de relevés floristiques (cambrouses et forêt de lianes). Le relevé floristique du site 7 s'est fait hors de la cambrouse et de la forêt de lianes, sous le couvert forestier à proximité.

Bien que l'ordination effectuée sur les donnés anthracologiques semble être concordante dans son ensemble avec celle des données botaniques (Inselberg *vs.* Saut Pararé), nous n'y retrouvons pas ce gradient Nord-Sud observé à Saut Pararé. Il est fort probable que nos assemblages ne soient pas assez représentatifs de la végétation brûlée (échantillonnage insuffisant). Nous avons proposé que s'il y a eu un ramassage préférentiel de certains taxons sur certains sites, celui-ci avait dû être adapté à la végétation en place et aux espèces les plus abondantes, ce qui expliquerait justement cette différence Inselberg/Pararé (article 3). On peut donc imaginer que, même à l'échelle du site, on devrait retrouver une image de la végétation locale, et ce, même dans le cas d'une sélection de certaines espèces. Cependant, si la sélection est en réalité plus forte, il est possible que le spectre anthracologique s'écarte davantage de l'image de la végétation en place lors de l'occupation (Delhon 2018).

3.2 Éléments de compréhension apportés par la pédologie

Cette partie vise à mieux comprendre la signification des sites en s'appuyant sur les analyses de sol. Seuls les sites où nous avons retrouvé des charbons et d'autres indicateurs d'anthropisation sont abordés. Les sites 4 et 5, pour lesquels nous n'avons pas retrouvé de tels indices, sont donc exclus.

3.2.1 Sites 1 et 2

Nous avons suggéré que le site 1 pouvait correspondre à une ancienne parcelle cultivée de manière permanente du fait de la grande diversité taxonomique dans les assemblages anthracologiques et de la présence d'un sol sombre enrichi en charbons et céramiques, ce qui traduit une utilisation pérenne (article 3). Les données pédologiques vont dans le sens d'un enrichissement : le site 1 est l'un de ceux qui contiennent les plus fortes teneurs en phosphore total et assimilable (Ptot et P) avec le site 7 (Fig. 15a et b). L'enrichissement en phosphore est l'un des caractères les plus marquants des ADE avec l'enrichissement en azote et en carbone, chacun de ces éléments étant produit par la décomposition de matière organique (*e.g.* Woods & McCann 1999; Glaser *et al*. 2001; 2004; Sombroek *et al*. 2002; Lima *et al*. 2002; Costa *et al*. 2013; Novotny *et al*. 2009). Cet enrichissement en phosphore proviendrait essentiellement de déchets organiques animaux tels que les os et les excréments (*e.g.* Lima *et al*. 2002; Woods 2003; Glaser 2007). On peut donc supposer que la parcelle cultivée correspondant au site 1 a été enrichie en charbons, en tessons, et en déchets animaux dans le but de la fertiliser sur le long terme.

Le site 2, adjacent au site 1 (à quelques dizaines de mètres) et sous couvert forestier, présente les plus fortes teneurs en azote et en carbone totaux (Ntot et Ctot ; Fig. 15a et b). Ces fortes teneurs peuvent dériver de la combustion incomplète de tissus végétaux (Woods 2003) ou de l'urine en ce qui concerne l'azote (Glaser 2007). En revanche, ce site n'est pas enrichi en phosphore, les tessons sont moins abondants que sur le site 1 et la coloration du sol est moins sombre. L'activité humaine ayant eu lieu sur ce site est difficile à déterminer en l'absence de plus d'indications mais elle est vraisemblablement différente de celle du site 1.

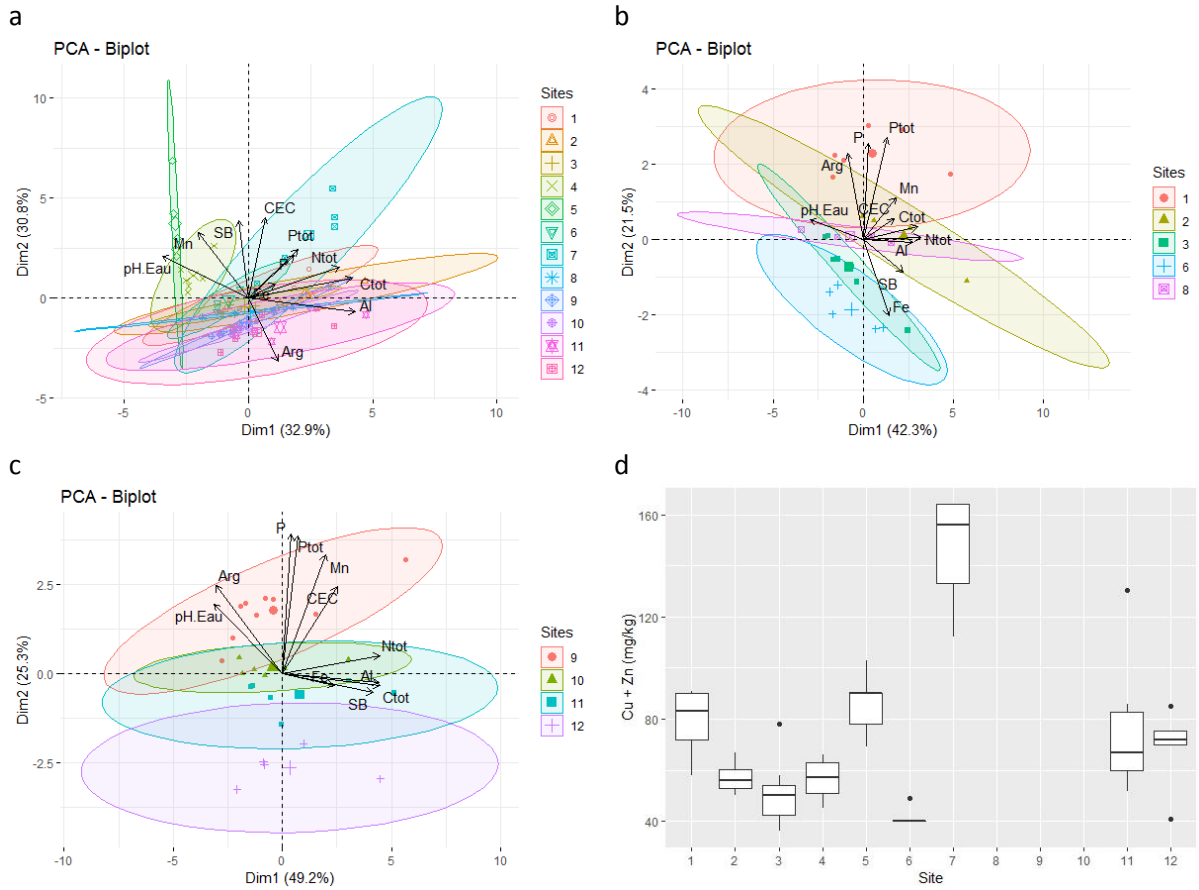


*Figure 15 : **a** Résultats de l'analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur l'ensemble des sites étudiés **b** ACP des sites côté Saut Pararé. Les sites non anthropisés (4 et 5) et le site 7 ont été retirés afin de mieux visualiser les tendances des autres sites **c** ACP des sites côté Inselberg **d** boxplots des teneurs en cuivre et zinc (Cu + Zn) pour les sites 1 à 7, 11 et 12.*

3.2.2 Sites 6 et 7

Le site 7 est de loin le plus riche en P et Ptot et présente également des teneurs en Ntot et Ctot plus élevées que la plupart des autres (Fig. 15a). C'est aussi le site présentant la plus grande capacité d'échange cationique (CEC) et le plus enrichi en cuivre (Cu) et zinc (Zn) (Fig. 15a et d). La CEC permet de mesurer la fertilité d'un sol (capacité du sol à retenir les éléments nutritifs), elle est liée à l'abondance de la matière organique dans le sol (Lehmann *et al*. 2003; Novotny *et al*. 2009). L'enrichissement en Cu et Zn peut dériver des urines et fèces (Bowen 1966 cité dans Woods 2003) mais aussi de tissus végétaux et notamment de palmiers en ce qui concerne le Zn (Kern *et al*. 2003). Le site 7 est également celui dont le sol est le plus sombre et le plus riche en tessons (article 3). Tous ces éléments sont caractéristiques des *terras pretas*, mais la position du site sur un flanc de colline en pente raide exclut tout habitat *in situ*. Il est possible que le site 7 ait reçu des déchets (organiques et céramiques) depuis le sommet de la colline et que ceux-ci aient contribué à l'enrichissement de son sol. Sur le sommet, la cuirasse latéritique affleure, ce qui laisse penser que le sol a été décapé : cette mise à nu peut résulter d'une occupation longue ou d'occupations répétées. Sur ce point, seules des datations nous permettraient de trancher. Nous pensons que ce sommet de colline pourrait correspondre à une zone d'habitat : des prospections magnétiques menées par François Lévêque ont mis en évidence des anomalies de petites dimensions (inférieures à 1 m) qui pourraient correspondre à des foyers domestiques. De plus, une platine à manioc était présente sur le sommet, ce qui renforce cette hypothèse. Cette configuration avec une accumulation de déchets sur la pente mais peu sur le sommet a été décrite sur un site à *terra preta* du Pérou (Myers 2004). Le site 7, sur le flanc de cette colline, se résumerait-t-il donc à une zone dépotoir ? Si on fait l'analogie avec le site 1, on retrouve la présence des tessons, l'enrichissement en P et une coloration sombre du sol, mais de manière beaucoup plus importante. En revanche, nous n'avons trouvé que très peu de charbons (tamisage à maille de 4 mm). Cependant, il est vraisemblable que ceux-ci aient été transportés en bas de pente par colluvionnement. Enfin, la présence d'une cambrouse est un autre point commun avec le site 1. Il est donc possible que le site 7 corresponde également à une ancienne zone cultivée, enrichie avec les déchets provenant du sommet. Actuellement, les terrains en pente font partie des emplacements d'abattis privilégiés par différentes communautés amérindiennes et par les Boni car ils assurent un bon drainage et une facilité d'abattage des arbres (Gély 1984). On peut donc penser que les populations précolombiennes ont également choisi ce type de terrain pour les mêmes raisons.

A proximité du site 7, sur un autre flanc de cette même colline, le site 6 ne présente pas d'indices d'anthropisation dans la végétation ni même de tessons (article 3). Même dans les assemblages anthracologiques, le seul taxon identifié pouvant correspondre à un milieu perturbé (Melastomatoideae) se rencontre aussi en forêt mature et ne permet donc pas à lui seul de conclure à la mise en place d'une végétation secondarisée lors des périodes d'utilisation du site (article 3 suppl. material). Nous avons donc proposé que le site 6 pourrait correspondre à une parcelle qui n'a été cultivée que ponctuellement. Cet impact anthropique limité semble être corroboré par les analyses de sol : on ne retrouve pas d'enrichissement en phosphore, en azote ou en carbone comme cela a pu être observé avec les sites 1, 2 et 7 (Fig. 15a et b).

3.2.3 La montagne couronnée (sites 3 et 8)

La signification des montagnes couronnées, mentionnées très tôt dans l'archéologie guyanaise (Abonnenc 1952), est toujours discutée. Elles pourraient correspondre à des lieux cérémoniels (Versteeg 1981) où à des « villages fortifiés » (Mazière & Mazière 1994). La végétation de la montagne couronnée que nous avons étudiée comporte des patawas (*Oenocarpus bataua*) en abondance et nous avons identifié plusieurs taxons de forêt secondarisée dans les assemblages anthracologiques ainsi que des taxons utiles (article 3 et suppl. material) ce qui traduit l'influence humaine sur l'environnement. En revanche, les analyses de sol réalisées sur le sommet de la montagne couronnée et au niveau du

fossé ne montrent pas d'enrichissement notable en phosphore, azote ou carbone ni en d'autres éléments (Fig. 15a et b). Le type d'occupation semble donc bien différent du site 7 et ne semble pas correspondre à un ancien village, à moins que l'occupation ait été beaucoup plus réduite en termes de durée et de démographie. Lors de la deuxième mission en octobre 2017, nous avons découvert des céramiques de taille importante lors du creusement de la fosse sur le sommet de la montagne couronnée (Fig. 16). Nous les avons laissées en place et n'avons pas poursuivi l'excavation. Elles ont été complètement mises à jour lors d'une fouille archéologique ultérieure. Nous ne savons pas encore de manière sûre à quoi correspondent ces céramiques (jarres alimentaires ? urnes funéraires ?) mais une étude plus poussée par les archéologues nous permettra certainement d'en apprendre plus sur la signification de ce site.



Figure 16 : céramiques mises à jour sur le sommet de la montagne couronnée (site 8). Photo G. Odonne.

3.2.4 Les sites côté Inselberg (sites 9 à 12)

Les résultats des analyses anthracologiques du site 9 montrent que la forêt de lianes fait suite à une perturbation d'origine anthropique, les charbons identifiés indiquant que ce sont des taxons forestiers qui ont été brûlés lors des périodes d'occupation (article 3). Le sol du site 9 est plus riche en phosphore que les autres sites côté Inselberg, mais cet enrichissement n'est pas comparable avec ceux des sites 1 et 7 (Fig. 15a et c). Pour le moment, il est difficile de formuler des hypothèses quant à l'activité dont ce site a fait l'objet. La présence d'un fossé indique que ce site devait certainement avoir une importance particulière, tout comme la montagne couronnée. Mais si on se base sur la superficie de ces fossés, sur leurs différentes positions topographiques (colline *vs*. bordure de plateau), sur la composition chimique de leur sol et sur les deux types de végétation radicalement différents qui les caractérisent, on peut penser que ces deux sites à fossé ont eu des utilisations distinctes.

Le site 11 est le deuxième site supposé anthropisé côté Inselberg. Il est marqué par l'abondance des palmiers comestibles patawas (*Oenocarpus bataua*) et comous (*Oenocarpus bacaba*) dans la végétation (article 3). En revanche, les analyses pédologiques ne montrent pas d'enrichissement notable en éléments indicateurs d'anthropisation (Fig. 15a et c). De plus, les plus fortes teneurs en aluminium observées (en lien avec le pH plus acide de ce site) sont plutôt indicatrices d'un sol non anthropique (Falcão *et al*. 2009). Les identifications de charbons récoltés sur des buttes de déracinement ne semblent pas indiquer la présence d'une végétation secondarisée (article 3 suppl. material). Nous n'avons que deux dates pour ce site : l'une d'elles correspond à une période d'occupation (1472 cal BP), l'autre correspond *a priori* à un feu naturel étant donné son ancienneté (4670.5 cal BP) (article 3 suppl. material). Davantage de dates seraient nécessaires pour déterminer si des périodes d'occupations se dessinent réellement ou si au contraire la date d'anthropisation est isolée parmi un ensemble de dates plus anciennes correspondant à des feux naturels. Les palmiers ont peut-être été favorisés sur ce site sans pour autant qu'il fasse l'objet d'une occupation de type habitation ou d'une activité agricole qui implique le travail du sol comme un abattis.

Le site 10 ne présentait pas de signes d'anthropisation apparents au niveau de la végétation actuelle et nous n'avons pas retrouvé de tessons. Les assemblages anthracologiques ne montrent pas non plus d'indices de végétation secondarisée (article 3 suppl. material). De plus, le sol ne présente pas d'enrichissement particulier (Fig. 15a et c). Pourtant, certaines dates coïncident avec des périodes d'occupation (569, 731 et 1189.5 cal BP ; article 3 suppl. material). Ceci suggère que ce site a donc bien été occupé mais avec une intensité moindre par rapport à d'autres sites à l'enrichissement marqué (sites 1 et 7).

Comme le site 10, le site 12 est supposé non anthropisé. Nous n'y avons récupéré que très peu de charbons et ne pouvons donc pas nous appuyer sur ces données pour l'interprétation (article 3 suppl. material). A l'instar du site 10, les analyses de sol ne présentent pas d'enrichissement particulier (Fig. 15a et c). Sur les deux dates dont nous disposons, une correspond à une période d'occupation (818.5 cal BP) et l'autre, plus ancienne, correspond *a priori* à un feu naturel (3987.5 cal BP ; article 3 suppl. material). Comme pour les sites 11 et 10, nous avons besoin de davantage d'informations, y compris de datations, pour aller plus loin dans la compréhension de ce site.

Les sols anthropiques amazoniens sont souvent classés en deux catégories, les *terras pretas* pour les anciens sols d'habitat et les *terras mulatas* pour les anciens sols cultivés (Sombroek 1966; Woods & McCann 1999). Cependant, les premières analyses pédologiques réalisées dans le cadre du projet LongTIme montrent que les signatures chimiques sont très différentes d'un site à l'autre et que l'utilisation de ces sols est sans doute plus complexe qu'il n'y paraît. Ainsi, le sol du site 7 semble correspondre à une *terra preta* d'après sa couleur, son enrichissement en divers éléments et l'abondance de tessons de poteries. Le sol du site 1 ne correspond en revanche ni à une *terra preta*, ni à une *terra mulata*. Le fait qu'il soit à la fois enrichi en phosphore et riche en céramiques le situe quelque part entre ces deux grand types d'anthrosols. Cela vaut aussi pour le site 2 par exemple, qui présente un enrichissement en azote et qu'on peut difficilement attribuer à l'une ou l'autre catégorie. La catégorie *terra mulata,* dont l'origine est plus discutée que celle de la *terra preta* (Fraser *et al*. 2011), regroupe probablement des sols aux propriétés multiples, qui pourraient correspondre à différentes formes d'agriculture d'intensités variées. Ces résultats préliminaires rejoignent donc ceux de Fraser *et al.* (2011) qui ont montré que les ADE classées dans la catégorie *terra mulata* différaient de par leur composition et décrivaient un gradient de fertilité.

Conclusion et perspectives

Cette thèse n'est que la seconde à utiliser l'anthracologie pour comprendre les environnements forestiers de Guyane française. Elle a donc nécessité la mise en place d'une importante partie méthodologique. La construction de la clé d'identification était une première étape cruciale pour pouvoir analyser les assemblages anthracologiques le plus efficacement possible (article 1). Ensuite, la comparaison des différentes méthodes d'échantillonnage que nous avons appliquées sur le terrain nous a permis de porter un regard critique sur la signification et la représentativité de nos assemblages (article 2). Grâce aux premières conclusions apportées par cette étude, nous avons pu proposer un protocole différent de celui que nous avions appliqué, qui doit permettre d'améliorer la diversité taxonomique des assemblages anthracologiques et donc leur représentativité. Ceci devrait donc permettre de faciliter les interprétations des futures études anthracologiques en contexte de sites anthropisés amazoniens et de les rendre plus robustes. L'un des résultats mis en évidence par cette étude méthodologique est que certains sites sont plus riches en charbons que d'autres. Cela est vraisemblablement lié au type d'activité ayant eu lieu sur chacun des sites mais d'autres facteurs peuvent influencer la préservation des charbons et donc leur abondance dans les sols. Il serait donc intéressant d'ajouter des variables liées à la nature de ces derniers. Certaines études ont montré que les charbons étaient moins bien préservés (plus fragmentés) dans des conditions alcalines (Rebollo *et*

al. 2008; Braadbaart *et al*. 2009). Les sols des sites que nous avons étudiés sont tous acides (la plupart ont des mesures de pH comprises entre 4 et 5) et il serait intéressant de tester si cette acidité joue un rôle dans la quantité de charbons que nous avons retrouvés.

Lorsque des fouilles archéologiques auront permis de connaître la signification des sites, il serait ensuite intéressant de comparer les assemblages issus des mêmes types de sites, par exemple comparer les assemblages entre sites d'habitations, entre sites funéraires et entre sites de nature agricole. Dans les deux premiers cas, on pourrait ainsi déterminer si à travers ces assemblages on retrouve des espèces particulières qui indiqueraient une favorisation et/ou une sélection pour certaines activités (*e.g*. Beauclair *et al*. 2009; Scheel-Ybert *et al*. 2014). Il serait aussi intéressant, dans le cadre d'une fouille programmée, de prélever les charbons issus de faits archéologiques pour préciser ces usages. Par exemple, dans un contexte d'habitations, prélever des charbons de trou de poteau permettrait de déterminer quels taxons ont été utilisés pour la réalisation de ces poteaux et donc utilisés en construction. On pourrait ensuite comparer ces usages avec ceux des peuples amérindiens actuels et donc déterminer si transposer les usages actuels aux anciennes populations a un sens (article 3 ; Odonne *et al*. 2019). De la même façon, il serait intéressant de comparer des assemblages de charbons d'anciens sites cultivés pour voir si on retrouve les mêmes proportions d'espèces de forêt secondaire et mature. Cela nous renseignerait sur la résilience de la forêt suite à ce type d'activité. Enfin, intégrer des résultats issus d'analyses carpologiques et phytolithiques permettrait d'avoir une meilleure image des végétations locales en place lors des périodes d'occupations (*e.g*. Herrera *et al*. 1992; Piperno & Pearsall 1998; Mora 2003; Bozarth *et al*. 2009; McMichael *et al*. 2015). Les premières permettraient de préciser quelles espèces ont pu être favorisées à des fins alimentaires, en particulier en ce qui concerne les palmiers : il n'est pas rare de trouver des endocarpes de fruits de palmiers alors que ces derniers sont rarement retrouvés dans les assemblages anthracologiques amazoniens (*e.g*. Scheel-Ybert 2001; Bianchini & Scheel-Ybert 2011). Les secondes permettraient de compléter les informations anthracologiques, qui ne renseignent que sur la présence des ligneux qui ont été brûlés. De manière générale, seule l'approche intégrative de l'écologie historique (Balée 1998), qui associe notamment archéologie, pédologie, paléoécologie, écologie, ethnobotanique et anthropologie, nous permettra de mieux comprendre les patrons d'occupation des sites précolombiens et leurs liens avec la biodiversité passée et actuelle de l'Amazonie.

Bibliographie générale

Abonnenc E (1952) Inventaire et distribution des sites archéologiques en Guyane française. J Société Américanistes 41:43–62

Arroyo-Kalin M (2010) The Amazonian formative: crop domestication and anthropogenic soils. Diversity 2:473–504

Arroyo-Kalin M (2012) Slash-burn-and-churn: Landscape history and crop cultivation in pre-Columbian Amazonia. Quat Int 249:4–18 . https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.08.004

Aubréville A (1961) Aperçus sur la forêt de la guyane française. Bois For Trop

Bachelet C, Scheel-Ybert R (2017) Landscape and firewood selection in the Santa Elina rock shelter (Mato Grosso, Brazil) during the Holocene. Quat Int 431:52–60 . https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.12.019

Badal Garcia E (1992) L'anthracologie préhistorique: à propos de certains problèmes méthodologiques. Bull Société Bot Fr Actual Bot 139:167–189

Bahuchet S, Betsch J-M (2012) L'agriculture itinérante sur brûlis, une menace sur la forêt tropicale humide ? Savoirs et savoir-faire des Amérindiens en Guyane française. Rev D'ethnoécologie

Balée W (1989) The culture of Amazonian forests. Adv Econ Bot 7:1–21

Balée W (2010) Contingent Diversity on Anthropic Landscapes. Diversity 2:163–181 . https://doi.org/10.3390/d2020163

Balée W (2013) Cultural Forests of the Amazon: A Historical Ecology of People and Their Landscapes. University of Alabama Press, Tuscaloosa

Balée W (1993) Indigenous Transformation of Amazonian Forests : An Example from Maranhão, Brazil. L'Homme 33:231–254 . https://doi.org/10.3406/hom.1993.369639

Balée W (1994) Footprints of the forest: Ka'apor ethnobotany - the historical ecology of plant utilization by an Amazonian people. Columbia University Press, New York

Balée W (1998) Historical ecology: Premises and postulates. In: Advances in Historical Ecology, W. Balée. Columbia University Press, New York, pp 13–29

Balée W, Campbell DG (1990) Evidence for the Successional Status of Liana Forest (Xingu River Basin, Amazonian Brazil). Biotropica 22:36–47 . https://doi.org/10.2307/2388717

Barlow J, Gardner TA, Lees AC, Parry L, Peres CA (2012) How pristine are tropical forests? An ecological perspective on the pre-Columbian human footprint in Amazonia and implications for contemporary conservation. Biol Conserv 151:45–49 . https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.10.013

Barse WP (1990) Preceramic Occupations in the Orinoco River Valley. Science 250:1388–1390 . https://doi.org/10.1126/science.250.4986.1388

Beauclair M, Scheel-Ybert R, Bianchini GF, Buarque A (2009) Fire and ritual: bark hearths in South-American Tupiguarani mortuary rites. J Archaeol Sci 36:1409–1415

Bianchini GF, Scheel-Ybert R (2011) Plants for life and death: evidence of use of plant resources in funerary activities of shellmound builders through the anthracological analysis of Jabuticabeira-II site (Santa Catarina, Brazil). 2

Bodin SC, Scheel-Ybert R, Beauchêne J, Molino J-F, Bremond L (2019) CharKey: An electronic identification key for wood charcoals of French Guiana. IAWA J 40:75–91

Bongers F, Charles-Dominique P, Forget P-M, Théry M (2013) Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest. Springer Science & Business Media, Dordrecht

Bowen HJM (1966) Trace elements in biochemistry. New York: Academic Press, Inc.

Bozarth S, Price K, Woods W, Neves E, Rebellato R (2009) Phytoliths and Terra Preta: The Hatahara Site Example. In: Woods WI, Teixeira WG, Lehmann J, Steiner C, WinklerPrins A, Rebellato L (eds) Amazonian Dark Earths: Wim Sombroek's Vision. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 85–98

Braadbaart F, Poole I, van Brussel AA (2009) Preservation potential of charcoal in alkaline environments: an experimental approach and implications for the archaeological record. J Archaeol Sci 36:1672–1679 . https://doi.org/10.1016/j.jas.2009.03.006

Brancier J, Cammas C, Todisco D, Fouache E (2014) A Micromorphological Assessment of Anthropogenic Features in Pre-Columbian French Guiana Dark Soils (FGDS): First Results. Z Für Geomorphol Suppl Issues 58:109–139 . https://doi.org/DOI: 10.1127/0372-8854/2014/S-00159

Bronk Ramsey C (2009) Bayesian Analysis of Radiocarbon Dates. Radiocarbon 51:337–360 . https://doi.org/10.1017/S0033822200033865

Carcaillet C (2001) Are Holocene wood-charcoal fragments stratified in alpine and subalpine soils? Evidence from the Alps based on AMS 14C dates. The Holocene 11:231–242 . https://doi.org/10.1191/095968301674071040

Carcaillet C, Talon B (1996) Aspects taphonomiques de la stratigraphie et de la datation de charbons de bois dans les sols : exemple de quelques sols des Alpes. Géographie Phys Quat 50:233–244 . https://doi.org/10.7202/033091ar

Carcaillet C, Thinon M (1996) Pedoanthracological contribution to the study of the evolution of the upper treeline in the Maurienne Valley (North French Alps): methodology and preliminary data. Rev Palaeobot Palynol 91:399–416

Carson JF, Whitney BS, Mayle FE, Iriarte J, Prümers H, Soto JD, Watling J (2014) Environmental impact of geometric earthwork construction in pre-Columbian Amazonia. Proc Natl Acad Sci 111:10497–10502 . https://doi.org/10.1073/pnas.1321770111

Castro-Luna A, Castillo-Campos G, Sosa V (2011) Effects of selective logging and shifting cultivation on the structure and diversity of a tropical evergreen forest in south-eastern Mexico. J Trop For Sci 23:17–34

Chabal L (1992) La représentativité paléo-écologique des charbons de bois archéologiques issus du bois de feu. Bull Société Bot Fr Actual Bot 139:213–236 . https://doi.org/10.1080/01811789.1992.10827101

Chabal L (1997) Forêts et sociétés en Languedoc (Néolithique final, Antiquité tardive) : l'anthracologie, méthode et paléoécologie, Editions de la Maison des Sciences de l'Homme. Editions de la Maison des Sciences de l'Homme

Chabal L, Fabre L, Terral JF, Théry-Parisot I (1999) L'anthracologie. In: Bourquin-Mignot C, Brochier J, Chabal L, Crozat S, Fabre L, Guibal F, Marinval P, Richard H, Terral JF, Théry-Parisot I (eds) La botanique. Errance, Paris, pp 43–104

Charles-Dominique P (2001) The field station. In: Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest, Bongers F., Charles-Dominique P., Forget P.-M., Théry M. (Eds.). Springer, Dordrecht, pp 1–8

Charles-Dominique P, Blanc P, Larpin D, Ledru MP, Riéra B, Sarthou C, Servant M, Tardy C (1998) Forest perturbations and biodiversity during the last ten thousand years in French Guiana. Acta Oecologica 19:295–302 . https://doi.org/10.1016/S1146-609X(98)80033-7

Chrzazvez J, Théry-Parisot I, Fiorucci G, Terral J-F, Thibaut B (2014) Impact of post-depositional processes on charcoal fragmentation and archaeobotanical implications: experimental approach combining charcoal analysis and biomechanics. J Archaeol Sci 44:30–42 . https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.01.006

Clement CR, De Cristo-Araújo M, Coppens D'Eeckenbrugge G, Alves Pereira A, Picanço-Rodrigues D (2010) Origin and Domestication of Native Amazonian Crops. Diversity 2:72–106 . https://doi.org/10.3390/d2010072

Clement CR, Denevan WM, Heckenberger MJ, Junqueira AB, Neves EG, Teixeira WG, Woods WI (2015) The domestication of Amazonia before European conquest. Proc R Soc B Biol Sci 282:20150813 . https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0813

Clement CR, McCann JM, Smith NJH (2003) Agrobiodiversity in Amazônia and Its Relationship with Dark Earths. In: Lehmann J, Kern DC, Glaser B, Wodos WI (eds) Amazonian Dark Earths. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 159–178

Costa JA, Lima da Costa M, Kern DC (2013) Analysis of the spatial distribution of geochemical signatures for the identification of prehistoric settlement patterns in ADE and TMA sites in the lower Amazon Basin. J Archaeol Sci 40:2771–2782 . https://doi.org/10.1016/j.jas.2012.12.027

Cruxent JM (1972) Tupuquén: un yacimiento con lítica de tipo Paleo-Indio. Acta Cient Venez 23:17

da Costa ML, Kern DC (1999) Geochemical signatures of tropical soils with archaeological black earth in the Amazon, Brazil. J Geochem Explor 66:369–385 . https://doi.org/10.1016/S0375-6742(99)00038-2

de Granville J-J (1990) Les formations végétales primaires de la zone intérieure de Guyane. ORSTOM, Cayenne

de Souza JG, Schaan DP, Robinson M, Barbosa AD, Aragão LEOC, Marimon BH, Marimon BS, da Silva IB, Khan SS, Nakahara FR, Iriarte J (2018) Pre-Columbian earth-builders settled along the entire southern rim of the Amazon. Nat Commun 9:1125 . https://doi.org/10.1038/s41467-018-03510-7

Delhon C (2018) Is Choice Acceptable? How the Anthracological Paradigm May Hinder the Consideration of Fuel Gathering as a Cultural Behaviour. Environ Archaeol 1–9 . https://doi.org/10.1080/14614103.2018.1522783

Denevan WM (1996) A Bluff Model of Riverine Settlement in Prehistoric Amazonia. Ann Assoc Am Geogr 86:654–681

Denevan WM (1966) A cultural-ecological view of the former aboriginal settlement in the Amazon basin. Prof Geogr 18:346–351

Denevan WM (1992) The Pristine Myth: The Landscape of the Americas in 1492. Ann Assoc Am Geogr 82:369–385

Détienne P, Jacquet P (1983) Atlas d'identification des bois de l'Amazonie et des régions voisines. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-Sur-Marne

Détienne P, Jacquet P, Mariaux A (1982) Manuel d'identification des bois tropicaux. Tome 3 : Guyane française. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-Sur-Marne

Di Pasquale G, Marziano M, Impagliazzo S, Lubritto C, De Natale A, Bader MY (2008) The Holocene treeline in the northern Andes (Ecuador): first evidence from soil charcoal. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 259:17–34

Dotte-Sarout E (2017) Evidence of forest management and arboriculture from wood charcoal data: an anthracological case study from two New Caledonia Kanak pre-colonial sites. Veg Hist Archaeobotany 26:195–211

Dotte-Sarout E (2010) "The Ancestor Wood". Trees, Forests and Precolonial Kanak Settlement on New Caledonia Grande Terre. Université Paris I Sorbonne, Paris/Australian National University, Canberra

Dotte-Sarout E, Carah X, Byrne C (2015) Not just carbon: assessment and prospects for the application of anthracology in Oceania: Not just carbon. Archaeol Ocean 50:1–22 . https://doi.org/10.1002/arco.5041

Dussol L, Elliott M, Théry-Parisot I (2017) Experimental anthracology: Evaluating the role of combustion processes in the representivity of archaeological charcoal records in tropical forests, a case study from the Maya Lowlands. J Archaeol Sci Rep 12:480–490 . https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2017.02.020

Eckmeier E, Rösch M, Ehrmann O, Schmidt MWI, Schier W, Gerlach R (2007) Conversion of biomass to charcoal and the carbon mass balance from a slash-and-burn experiment in a temperate deciduous forest. The Holocene 17:539–542 . https://doi.org/10.1177/0959683607077041

Erickson C (2003) Historical Ecology and Future Explorations. In: Lehmann J, Kern DC, Glaser B, Wodos WI (eds) Amazonian Dark Earths: Origin Properties Management. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 455–500

Erickson C, Balée W (2006) Time and Complexity in Historical Ecology: Studies in the Neotropical Lowlands. Columbia University Press, New York

Erickson CL (2008) Amazonia: The Historical Ecology of a Domesticated Landscape. In: Silverman H, Isbell WH (eds) The Handbook of South American Archaeology. Springer New York, New York, NY, pp 157–183

Evans C, Meggers BJ (1960) Archeological investigations in British Guiana, South America. Bur Am Ethnol Bull

Falcão N, Clement C, Tsai S, Comerford N (2009) Pedology, Fertility, and Biology of Central Amazonian Dark Earths. In: Woods WI, Teixeira WG, Lehmann J, Steiner C, WinklerPrins A, Rebellato L (eds) Amazonian Dark Earths: Wim Sombroek's Vision. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 213–228

Fearnside PM (1985) Agriculture in Amazonia. In: Key Environments: Amazonia, Pergamon Press. G.T. Prance and T.E. Lovejoy (eds.), Oxford, UK, pp 393–418

Feiss T, Horen H, Brasseur B, Lenoir J, Buridant J, Decocq G (2017) Optimal sampling design and minimal effort for soil charcoal analyses considering the soil type and forest history. Veg Hist Archaeobotany 26:627–637

Fernandes Caromano C, Cascon LM, Neves EG, Scheel-Ybert R (2013) Revealing Fires and Rich Diets: Macro- and Micro-archaeobotanical Analysis at the Hatahara Site, Central Amazonia. Tipití J Soc Anthropol Lowl S Am 11:40–51

Fiedel SJ (2000) The peopling of the New World: present evidence, new theories, and future directions. J Archaeol Res 8:39–103

Fraser J, Teixeira W, Falcão N, Woods W, Lehmann J, Junqueira AB (2011) Anthropogenic soils in the Central Amazon: from categories to a continuum. Area 43:264–273 . https://doi.org/10.1111/j.1475-4762.2011.00999.x

Fraser JA (2010) Caboclo Horticulture and Amazonian Dark Earths along the Middle Madeira River, Brazil. Hum Ecol 38:651–662 . https://doi.org/10.1007/s10745-010-9338-y

Gasc J, Sastre C (1978) Les formations ouvertes à graminées bambusiformes (Cambrouzes) sont-elles en Guyane française le signe d'un ancien peuplement humain ? 103ème Congr. Nat. Soc. Sav., Nancy, pp 97–103

Gaspar MD, DeBlasis P, Fish SK, Fish PR (2008) Sambaqui (shell mound) societies of coastal Brazil. In: The handbook of South American archaeology, Springer. New York, pp 319–335

Gaspar MD, Klokler D, Sheel-Ybert R, Bianchini GF (2013) Sambaqui de Amourins: mismo lugar, perspectivas diferentes. Arqueología de un sambaqui 30 años después. Rev Mus Antropol 6:7–20 . https://doi.org/10.31048/1852.4826.v6.n1.5500

Gély A (1984) L'agriculture sur brûlis chez quelques communautés d'amérindiens et de noirs réfugiés de Guyane française. J Agric Tradit Bot Appliquée 31:43–70 . https://doi.org/10.3406/jatba.1984.3912

German L (2003) Ethnoscientific Understandings of Amazonian Dark Earths. In: Lehmann J, Kern DC, Glaser B, Wodos WI (eds) Amazonian Dark Earths: Origin Properties Management. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 179–201

German L (2001) The dynamics of terra preta: An integrated study of human-environmental interactions in a nutrient-poor Amazonian ecosystem. Ph.D. thesis, University of Georgia

Gibbs AK, Barron CN (1993) The geology of the Guiana Shield. Oxford University Press, USA

Glaser B (2007) Prehistorically modified soils of central Amazonia: a model for sustainable agriculture in the twenty-first century. Philos Trans R Soc B Biol Sci 362:187–196 . https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1978

Glaser B, Birk JJ (2012) State of the scientific knowledge on properties and genesis of Anthropogenic Dark Earths in Central Amazonia (terra preta de Índio). Geochim Cosmochim Acta 82:39–51 . https://doi.org/10.1016/j.gca.2010.11.029

Glaser B, Haumaier L, Guggenberger G, Zech W (2001) The “Terra Preta” phenomenon: a model for sustainable agriculture in the humid tropics. Naturwissenschaften 88:37–41 . https://doi.org/10.1007/s001140000193

Glaser B, Zech W, Woods WI (2004) History, Current Knowledge and Future Perspectives of Geoecological Research Concerning the Origin of Amazonian Anthropogenic Dark Earths (<Emphasis Type="Italic">Terra Preta</Emphasis>). Amaz Dark Earths Explor Space Time 9–17 . https://doi.org/10.1007/978-3-662-05683-7_2

Grenand F, Haxaire C (1977) Monographie d’un abattis Wayāpi. J Agric Tradit Bot Appliquée 24:285–310 . https://doi.org/10.3406/jatba.1977.3296

Grenand P (1979) Histoire des Amérindiens. In: Boyé M, Cabaussel G, Perrot Y, Boyé M (eds) Atlas des Départements d’Outre-Mer, IV, Guyane. Centre d’études de Géographie tropicale du CNRS, Bordeaux-Talence, pp 3–4

Grenand P (2006) Que sont devenus les Amérindiens de l’Approuague ? Réflexions autour d’une histoire peu documentée. In: Fouk M, Zonzon J (eds) L’histoire de la Guyane, depuis les civilisations amérindiennes : Actes du Colloque International d’Histoire. Matoury: Ibis Rouge, Cayenne, pp 105–126

Grimaldi M, Riéra B (2001) Geography and Climate. In: Bongers F, Charles-Dominique P, Forget P, Théry M (eds) Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 9–18

Guitet S, Brunaux O, de Granville J-J, Gonzalez S, Richard-Hansen C, Sabatier D (2015) Catalogue des habitats forestiers de Guyane, ONF

Heckenberger M, Neves EG (2009) Amazonian Archaeology. Annu Rev Anthropol 38:251–266 . https://doi.org/10.1146/annurev-anthro-091908-164310

Heckenberger MJ, Kuikuro A, Kuikuro UT, Russell JC, Schmidt M, Fausto C, Franchetto B (2003) Amazonia 1492: Pristine Forest or Cultural Parkland? Science 301:1710–1714 . https://doi.org/10.1126/science.1086112

Heckenberger MJ, Petersen JB, Neves EG (1999) Village Size and Permanence in Amazonia: Two Archaeological Examples from Brazil. Lat Am Antiq 10:353–376 . https://doi.org/10.2307/971962

Heckenberger MJ, Russell JC, Toney JR, Schmidt MJ (2007) The legacy of cultural landscapes in the Brazilian Amazon: implications for biodiversity. Philos Trans R Soc B Biol Sci 362:197–208

Herrera LF, Cavelier I, Rodríguez C, Mora S (1992) The technical transformation of an agricultural system in the Colombian Amazon. World Archaeol 24:98–113 . https://doi.org/10.1080/00438243.1992.9980196

Hilbert L, Neves EG, Pugliese F, Whitney BS, Shock M, Veasey, E, Zimpel CA, Iriarte J (2017) Evidence for mid-Holocene rice domestication in the Americas. Nat Ecol Evol 1:1693

Hiraoka M, Yamamoto S, Matsumoto E, Nakamura S, Falesi IC, Ronaldo A, Baena C (2003) Contemporary use and management of Amazonian Dark Earths. In: Amazonian Dark Earths. Springer, Dordrecht, pp 387–406

Hoff M, Cremers G (2005) Le jardin guyanais : inventaire des plantes cultivées et des adventices des jardins de Guyane française. J Bot Société Bot Fr 29:3–40

Hubau W, Van den Bulcke J, Kitin P, Mees F, Van Acker J, Beeckman H (2012) Charcoal identification in species-rich biomes: A protocol for Central Africa optimised for the Mayumbe forest. Rev Palaeobot Palynol 171:164–178

Iriarte J, Glaser B, Watling J, Wainwright A, Birk JJ, Renard D, Rostain S, McKey D (2010) Late Holocene Neotropical agricultural landscapes: phytolith and stable carbon isotope analysis of raised fields from French Guianan coastal savannahs. J Archaeol Sci 37:2984–2994 . https://doi.org/10.1016/j.jas.2010.06.016

Iriarte J, Power MJ, Rostain S, Mayle FE, Jones H, Watling J, Whitney BS, McKey DB (2012) Fire-free land use in pre-1492 Amazonian savannas. Proc Natl Acad Sci 109:6473–6478 . https://doi.org/10.1073/pnas.1201461109

Jérémie S, Mestre M (1997) Présentation de la prospection archéologique réalisée sur le tracé de la future RN2, entre Regina et St Georges de l'Oyapock (Guyane française). J Société Américanistes 83:271–277

Junqueira AB, Shepard GH, Clement CR (2010) Secondary forests on anthropogenic soils in Brazilian Amazonia conserve agrobiodiversity. Biodivers Conserv 19:1933–1961 . https://doi.org/10.1007/s10531-010-9813-1

Junqueira AB, Shepard GH, Clement CR (2011) Secondary Forests on Anthropogenic Soils of the Middle Madeira River: Valuation, Local Knowledge, and Landscape Domestication in Brazilian Amazonia. Econ Bot 65:85–99 . https://doi.org/10.1007/s12231-010-9138-8

Kämpf N, Woods WI, Sombroek W, Kern DC, Cunha TJ (2003) Classification of Amazonian Dark Earths and other ancient anthropic soils. In: Amazonian Dark Earths. Springer, Dordrecht, pp 77–102

Kern DC, D'aquino G, Rodrigues TE, Frazao FJL, Sombroek W, Myers TP, Neves EG (2003) Distribution of Amazonian Dark Earths in the Brazilian Amazon. In: Lehmann J, Kern DC, Glaser B, Woods WI (eds) Amazonian Dark Earths: Origin Properties Management. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 51–75

Ledru MP (2001) Late Holocene rainforest disturbance in French Guiana. Rev Palaeobot Palynol 115:161–170 . https://doi.org/10.1016/S0034-6667(01)00068-9

Lehmann J, da Silva JP, Steiner C, Nehls T, Zech W, Glaser B (2003) Nutrient availability and leaching in an archaeological Anthrosol and a Ferralsol of the Central Amazon basin: fertilizer, manure and charcoal amendments. Plant Soil 249:343–357

Lescure J-P, Boulet R (1985) Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. Biotropica 17:155–164

Levis C, Costa FRC, Bongers F, Peña-Claros M, Clement CR, Junqueira AB, Neves EG, Tamanaha EK, Figueiredo FOG, Salomão RP, Castilho CV, Magnusson WE, Phillips OL, Guevara JE, Sabatier D, Molino J-F, López DC, Mendoza AM, Pitman NCA, Duque A, Vargas PN, Zartman CE, Vasquez R, Andrade A, Camargo JL, Feldpausch TR, Laurance SGW, Laurance WF, Killeen TJ, Nascimento HEM, Montero JC, Mostacedo B, Amaral IL, Vieira ICG, Brienen R, Castellanos H,

Terborgh J, Carim M de JV, Guimarães JR da S, Coelho L de S, Matos FD de A, Wittmann F, Mogollón HF, Damasco G, Dávila N, García-Villacorta R, Coronado ENH, Emilio T, Filho D de AL, Schietti J, Souza P, Targhetta N, Comiskey JA, Marimon BS, Marimon B-H, Neill D, Alonso A, Arroyo L, Carvalho FA, Souza FC de, Dallmeier F, Pansonato MP, Duivenvoorden JF, Fine PVA, Stevenson PR, Araujo-Murakami A, C GAA, Baraloto C, Amaral DD do, Engel J, Henkel TW, Maas P, Petronelli P, Revilla JDC, Stropp J, Daly D, Gribel R, Paredes MR, Silveira M, Thomas-Caesar R, Baker TR, Silva NF da, Ferreira LV, Peres CA, Silman MR, Cerón C, Valverde FC, Fiore AD, Jimenez EM, Mora MCP, Toledo M, Barbosa EM, Bonates LC de M, Arboleda NC, Farias E de S, Fuentes A, Guillaumet J-L, Jørgensen PM, Malhi Y, Miranda IP de A, Phillips JF, Prieto A, Rudas A, Ruschel AR, Silva N, Hildebrand P von, Vos VA, Zent EL, Zent S, Cintra BBL, Nascimento MT, Oliveira AA, Ramirez-Angulo H, Ramos JF, Rivas G, Schöngart J, Sierra R, Tirado M, Heijden G van der, Torre EV, Wang O, Young KR, Baider C, Cano A, Farfan-Rios W, Ferreira C, Hoffman B, Mendoza C, Mesones I, Torres-Lezama A, Medina MNU, Andel TR van, Villarroel D, Zagt R, Alexiades MN, Balslev H, Garcia-Cabrera K, Gonzales T, Hernandez L, Huamantupa-Chuquimaco I, Manzatto AG, Milliken W, Cuenca WP, Pansini S, Pauletto D, Arevalo FR, Reis NFC, Sampaio AF, Giraldo LEU, Sandoval EHV, Gamarra LV, Vela CIA, Steege H ter (2017) Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. Science 355:925–931 . https://doi.org/10.1126/science.aal0157

Levis C, Souza PF de, Schietti J, Emilio T, Pinto JLP da V, Clement CR, Costa FRC (2012) Historical Human Footprint on Modern Tree Species Composition in the Purus-Madeira Interfluve, Central Amazonia. PLOS ONE 7:e48559 . https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048559

Lima HN, Schaefer CER, Mello JWV, Gilkes RJ, Ker JC (2002) Pedogenesis and pre-Colombian land use of “Terra Preta Anthrosols” (“Indian black earth”) of Western Amazonia. Geoderma 110:1–17 . https://doi.org/10.1016/S0016-7061(02)00141-6

Mazière M, Mazière G (1994) L’archéologie amérindienne en Guyane. Etat actuel de la recherche. Bull Société Préhistorique Fr 91:333–341 . https://doi.org/10.3406/bspf.1994.9742

McKey D, Rostain S, Iriarte J, Glaser B, Birk JJ, Holst I, Renard D (2010) Pre-Columbian agricultural landscapes, ecosystem engineers, and self-organized patchiness in Amazonia. Proc Natl Acad Sci 107:7823–7828 . https://doi.org/10.1073/pnas.0908925107

McMichael CH, Bush MB, Piperno DR, Silman MR, Zimmerman AR, Anderson C (2011) Spatial and temporal scales of pre-Columbian disturbance associated with western Amazonian lakes. The Holocene 22:131–141 . https://doi.org/10.1177/0959683611414932

McMichael CH, Piperno DR, Bush MB, Silman MR, Zimmerman AR, Raczka MF, Lobato LC (2012) Sparse Pre-Columbian Human Habitation in Western Amazonia. Science 336:1429–1431 . https://doi.org/10.1126/science.1219982

McMichael CH, Piperno DR, Neves EG, Bush MB, Almeida FO, Mongeló G, Eyjolfsdottir MB (2015) Phytolith Assemblages Along a Gradient of Ancient Human Disturbance in Western Amazonia. Front Ecol Evol 3: . https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00141

McMichael CNH, Bush MB (2019) Spatiotemporal patterns of pre-Columbian people in Amazonia. Quat Res 1–17 . https://doi.org/10.1017/qua.2018.152

McMichael CNH, Palace MW, Bush M. B. MB, Braswell B., Hagen S., Neves E. G., Silman M. R., Tamanaha E. K., Czarnecki C. (2014) Predicting pre-Columbian anthropogenic soils in Amazonia. Proc R Soc B Biol Sci 281:20132475 . https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2475

Meggers BJ (1971) Amazonia: Man and culture in a counterfeit paradise, Aldine-Atherton. Chicago

Mestre M, Delpech S (2008) Saint-Laurent du Maroni. « Plateau des Mines ». Rapport de Fouilles. INRAP, Cayenne

Mestre M, Delpech S, Hildebrand M (2013) Yaou. Rapport de diagnostic. Inrap, Service Régional de l'Archéologie, Cayenne

Migeon G (2012) Les civilisations guyano-amazoniennes précolombiennes du Plateau des Guyanes. Karapa 1 Rev Anthropol Sociétés Amérindiennes Anciennes Amaz Plateau Guyanes 53–70

Miller ET (2009) A cultura cerâmica do tronco Tupi no alto Ji-Paraná, Rondônia, Brasil: algumas reflexões teóricas, hipotéticas e conclusivas. Rev Bras Linguística Antropológica 1:35–136

Molino J-F, Sabatier D (2001) Tree Diversity in Tropical Rain Forests: A Validation of the Intermediate Disturbance Hypothesis. Science 294:1702–1704

Mora S (2003) Early inhabitants of the amazonian tropical rain forest : A study of humans and environmental dynamics. Lat Am Archaeol Rep 3:

Morin-Rivat J, Fayolle A, Gillet J-F, Bourland N, Gourlet-Fleury S, Oslisly R, Bremond L, Bentaleb I, Beeckman H, Doucet J-L (2014) New Evidence of Human Activities During the Holocene in the Lowland Forests of the Northern Congo Basin. Radiocarbon 56:209–220 . https://doi.org/10.2458/56.16485

Myers TP (2004) Dark earth in the upper Amazon. In: Amazonian dark earths: explorations in space and time. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 67–94

Nelle O, Robin V, Talon B (2013) Pedoanthracology: Analysing soil charcoal to study Holocene palaeoenvironments. Quat Int 289:1–4 . https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.11.024

Neves EG, Petersen JB, Bartone RN, Augusto Da Silva C (2003) Historical and Socio-cultural Origins of Amazonian Dark Earth. In: Lehmann J, Kern DC, Glaser B, Wodos WI (eds) Amazonian Dark Earths: Origin Properties Management. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 29–50

Neves EG, Petersen JB, Bartone RN, Heckenberger MJ (2004) The Timing of Terra Preta Formation in the Central Amazon: Archaeological Data from Three Sites. In: Glaser B, Woods WI (eds) Amazonian Dark Earths: Explorations in Space and Time. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp 125–134

Novotny EH, Hayes MHB, Madari BE, Bonagamba TJ, Azevedo ER de, Souza AA de, Song G, Nogueira CM, Mangrich AS (2009) Lessons from the Terra Preta de Índios of the Amazon region for the utilisation of charcoal for soil amendment. J Braz Chem Soc 20: . https://doi.org/10.1590/S0103-50532009000600002

Odonne G, Bel M van den, Burst M, Brunaux O, Bruno M, Dambrine E, Davy D, Desprez M, Engel J, Ferry B, Freycon V, Grenand P, Jérémie S, Mestre M, Molino J-F, Petronelli P, Sabatier D, Hérault B (2019) Long-term influence of early human occupations on current forests of the Guiana Shield. Ecology 0:e02806 . https://doi.org/10.1002/ecy.2806

Ohlson M, Tryterud E (2000) Interpretation of the charcoal record in forest soils: forest fires and their production and deposition of macroscopic charcoal. The Holocene 10:519–525

Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2019) vegan: Community Ecology Package

Oliver JR (2008) The Archaeology of Agriculture in Ancient Amazonia. In: Silverman H, Isbell WH (eds) The Handbook of South American Archaeology. Springer, New York, pp 185–216

Peel MC, Finlayson BL, Mcmahon TA (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrol Earth Syst Sci Discuss 4:439–473

Pélissier R, Dray S, Sabatier D (2001) Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. Plant Ecol 162:143–156

Piperno DR, McMichael C, Bush MB (2015) Amazonia and the Anthropocene: What was the spatial extent and intensity of human landscape modification in the Amazon Basin at the end of prehistory? The Holocene 25:1588–1597 . https://doi.org/10.1177/0959683615588374

Piperno DR, McMichael CNH, Bush MB (2019) Finding forest management in prehistoric Amazonia. Anthropocene 26:100211 . https://doi.org/10.1016/j.ancene.2019.100211

Piperno DR, Pearsall DM (1998) The origins of agriculture in the lowland Neotropics. Academic Press, San Diego

Poncy O, Sabatier D, Prévost M-F, Hardy I (2001) The Lowland High Rainforest: Structure and Tree Species Diversity. In: Bongers F, Charles-Dominique P, Forget P, Théry M (eds) Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 31–46

Posey DA (1985) Indigenous management of tropical forest ecosystems: the case of the Kayapo indians of the Brazilian Amazon. Agrofor Syst 3:139–158

R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Rebollo NR, Cohen-Ofri I, Popovitz-Biro R, Bar-Yosef O, Meignen L, Goldberg P, Weiner S, Boaretto E (2008) Structural Characterization of Charcoal Exposed to High and Low Ph: Implications for ^{14} C Sample Preparation and Charcoal Preservation. Radiocarbon 50:289–307 . https://doi.org/10.1017/S0033822200033592

Reimer PJ, Bard E, Bayliss A, Beck JW, Blackwell PG, Ramsey CB, Buck CE, Cheng H, Edwards RL, Friedrich M, Grootes PM, Guilderson TP, Haflidason H, Hajdas I, Hatté C, Heaton TJ, Hoffmann DL, Hogg AG, Hughen KA, Kaiser KF, Kromer B, Manning SW, Niu M, Reimer RW, Richards DA, Scott EM, Southon JR, Staff RA, Turney CSM (2013) IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 years cal BP. Radiocarbon 55:1869–1887

Roosevelt AC (2014) Parmana: prehistoric maize and manioc subsistence along the Amazon and Orinoco, Academic Press

Roosevelt AC (2013) The Amazon and the Anthropocene: 13,000 years of human influence in a tropical rainforest. Anthropocene 4:69–87

Roosevelt AC, Housley RA, Silveira MI da, Maranca S, work(s): RJR (1991) Eighth Millennium Pottery from a Prehistoric Shell Midden in the Brazilian Amazon. Sci New Ser 254:1621–1624

Roosevelt AC, Lima da Costa M, Lopes Machado C, Michab M, Mercier N, Valladas H, Feathers J, Barnett W, Imazio da Silveira M, Henderson A, Sliva J, Chernoff B, Reese DS, Holman JA, Toth N, Schick K (1996) Paleoindian Cave Dwellers in the Amazon: The Peopling of the Americas. Science 272:373–384 . https://doi.org/DOI: 10.1126/science.272.5260.373

Rostain S (2008a) The Archaeology of the Guianas: An Overview. In: Silverman H, Isbell WH (eds) The Handbook of South American Archaeology. Springer, New York, pp 279–302

Rostain S (2008b) Agricultural earthworks on the French Guiana coast. In: Silverman H, Isbell WH (eds) The Handbook of South American Archaeology. Springer, New York, pp 217–233

Rostain S (2010) Pre-Columbian Earthworks in Coastal Amazonia. Diversity 2:331–352 . https://doi.org/10.3390/d2030331

Rostain S (1994) L'occupation amérindienne ancienne du littoral de Guyane. Ph.D. thesis, Université Paris 1

Sabatier D, Grimaldi M, Prévost M-F, Guillaume J, Godron M, Dosso M, Curmi P (1997) The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. Plant Ecol 131:81–108

Sabatier D, Guitet S, Vincent G, Perbet P, Viennois G, Cherrington E, Brunaux O, Goguillon B (2017) Forçages environnementaux et anthropiques du turnover forestier, conséquences sur la diversité des communautés d'arbres en forêt tropicale (DynForDiv). LabEx CEBA, IRD

Sabatier D, Prévost M-F (1990) Variations du peuplement forestier à l'échelle stationnelle : le cas de la station des Nouragues en Guyane Française. In: Actes du colloque MAB-IUFRO-FAO, 12-16. Cayenne, pp 169–187

Sabatier D, Prévost M-F (1989) Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane française. Bois For Trop 219:31–55

Schaan D, Pärssinen M, Saunaluoma S, Ranzi A, Bueno M, Barbosa A (2012) New radiometric dates for precolumbian (2000–700 B.P.) earthworks in western Amazonia, Brazil. J Field Archaeol 37:132–142 . https://doi.org/10.1179/0093469012Z.00000000012

Scheel-Ybert R (2001) Man and Vegetation in Southeastern Brazil during the Late Holocene. J Archaeol Sci 28:471–480 . https://doi.org/10.1006/jasc.2000.0577

Scheel-Ybert R (2013) Preliminary data on nonwood plant remains at Sambaquis from the Southern and Southeastern Brazilian coast: considerations on diet, ritual, and site particularities. Cuad Inst Nac Antropol Pensam Latinoam Espec 1:

Scheel-Ybert R (2000) Vegetation stability in the Southeastern Brazilian coastal area from 5500 to 1400 14C yr BP deduced from charcoal analysis. Rev Palaeobot Palynol 110:111–138

Scheel-Ybert R (2004) Teoria e métodos em antracologia. 1. Considerações teoricas e perspectivas. Arq Mus Nac 62:3–14

Scheel-Ybert R (2016) Charcoal collections of the world. IAWA J 37:489–505

Scheel-Ybert R (2002) Evaluation of sample reliability in extant and fossil assemblages. Bar Int Ser 1063:9–16

Scheel-Ybert R (1998) Stabilité de l'Écosystème sur le littoral sud-est du Brésil à l'holocène supérieur (5500-1400 ans BP). Les Pêcheurs-Cueilleurs-Chasseurs et le Milieu Végétal: Apports de l'Anthracologie. Université des Sciences et Techniques du Languedoc

Scheel-Ybert R, Beauclair M, Buarque A (2014) The forest people: landscape and firewood use in the Araruama region, southeastern Brazil, during the late Holocene. Veg Hist Archaeobotany 23:97–111 . https://doi.org/10.1007/s00334-013-0397-z

Scheel-Ybert R, Dias OF (2007) Corondó: palaeoenvironmental reconstruction and palaeoethnobotanical considerations in a probable locus of early plant cultivation (south-eastern Brazil). Environ Archaeol 12:129–138 . https://doi.org/10.1179/174963107x226408

Scheel-Ybert R, Gaspar MD (2014) Anthracological Research on the Brazilian Coast: Paleoenvironment and Plant Exploitation of Sambaqui Moundbuilders. In: Ancient plants and people: Contemporary trends in archaeobotany, University of Arizona Press. Madella, M., Lancelotti, C., & Savard, M. (Eds.), p 26

Scheel-Ybert R, Gonçalves TAP (2017) Primeiro Atlas Antracológico de Espécies Brasileiras/First Anthracological Atlas of Brazilian Species. Museu Nacional, Rio de Janeiro

Scheel-Ybert R, Gouveia SEM, Pessenda LCR, Aravena R, Coutinho LM, Boulet R (2003) Holocene palaeoenvironmental evolution in the São Paulo State (Brazil), based on anthracology and soil δ13C analysis. The Holocene 13:73–81 . https://doi.org/10.1191/0959683603hl596rp

Sombroek W, Kern D, Rodrigues T, Woods W, Glaser B (2002) Terra Preta and Terra Mulata: Pre-Columbian Amazon kitchen middens and agricultural fields, their sustainability and their replication. In: Symposium 18 - Anthropogenic factors of soil forrnation, 17th World Congress of Soil Science. Bangkok, Thailand

Sombroek WG (1966) Amazon soils: a reconnaissance of the soils of the Brazilian Amazon region. Ph.D. thesis, Pudoc

Tardy C (1998) Paléoincendies naturels, feux anthropiques et environnements forestiers de Guyane Française du tardiglaciaire à l'holocène récent : Approches chronologique et anthracologique. Ph.D. thesis, Université Montpellier 2

Tardy C, Vernet JL, Servant M, Fournier M, Leprun J-C, Pessenda LC, Sifeddine A, Solari ME, Soubiès F, Turcq B, Wengler L, Vacher S, Jérémie S, Ceccantini G, Cordeiro R, Scheel R (2000) Feux, sols et écosystèmes forestiers tropicaux. In: Servant M, Servant Vildary S (eds) Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux. IRD, Paris, pp 343–348

Théry-Parisot I, Chabal L, Chrzavzez J (2010) Anthracology and taphonomy, from wood gathering to charcoal analysis. A review of the taphonomic processes modifying charcoal assemblages, in archaeological contexts. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 291:142–153 . https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.09.016

Thinon M (1992) L'analyse pédoanthracologique: aspects méthodologiques et applications. Aix-Marseille 3

Touflan P, Talon B (2009) Spatial reliability of soil charcoal analysis: The case of subalpine forest soils. Écoscience 16:23–27 . https://doi.org/10.2980/16-1-3177

Tymen B, Réjou-Méchain M, Dalling JW, Fauset S, Feldpausch TR, Norden N, Phillips OL, Turner BL, Viers J, Chave J (2016) Evidence for arrested succession in a liana-infested Amazonian forest. J Ecol 104:149–159 . https://doi.org/10.1111/1365-2745.12504

Vacher S, Jérémie S, Briand J (1998) Amérindiens du Sinnamary (Guyane): archéologie en forêt équatoriale. Maison Sci Homme

van den Bel M, Hildebrand M, Delpech S, Romon T, Vallet C (2006) Les occupations amérindiennes du site Eva 2, Chantier Soyouz du CSG, Malmanoury. Commune de Sinnamary, Guyane Française. INRAP, Cayenne

van den Bel MM (2018) Nouveaux apports sur l'archéologie du littoral de Guyane : de la préhistoire à la conquête. J Société Américanistes 2:105–152

van den Bel MM (2015) Archaeological Investigations between Cayenne Island and the Maroni River. A cultural sequence of western coastal French Guiana from 5000 BP to present. Sidestone Press, Leiden

Versteeg AH (2003) Suriname voor Columbus/Suriname before Columbus. Stichting Surinaams Museum, Paramaribo

Versteeg AH (1978) A distinctive kind of pottery in western Suriname. Meded Surinaams Mus 29:16–27

Versteeg AH (1981) A fortified pré-columbian village in east Suriname? Meded. Surinaams Mus. 32:39–56

Wheeler EA (2011) Inside wood–a web resource for hardwood anatomy. IAWA J 32:199–211

Wickham H (2016) ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag, New York

Williams D (2003) Prehistoric Guiana. Ian Randle Publishers, Kingston, Jamaica

Woods WI (2003) Development of Anthrosol Research. In: Lehmann J, Kern DC, Glaser B, Wodos WI (eds) Amazonian Dark Earths: Origin Properties Management. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 3–14

Woods WI, McCann JM (1999) The Anthropogenic Origin and Persistence of Amazonian Dark Earths. In: Yearbook. Conference of Latin Americanist Geographers. University of Texas Press, pp 7–14

Atlas anthracologique des sites étudiés dans la Réserve des Nouragues

Les taxons et types décrits dans cet atlas sont tous ceux qui ont été rencontrés dans les assemblages anthracologiques étudiés dans le cadre de cette thèse.

Les charbons ont été identifiés principalement grâce à la clé d'identification mise en place au cours de la première année de thèse, publiée dans Bodin *et al*. (2019) (voir article 1), aux atlas d'identification des bois de Guyane et d'Amazonie par Pierre Détienne et collaborateurs (Détienne *et al*. 1982; Détienne & Jacquet 1983) et à la comparaison des charbons archéologiques avec ceux des collections de référence de la Guyane et du Brésil mises en place par Christophe Tardy et Rita Scheel-Ybert (Scheel-Ybert 2016).

La taxonomie des familles et des genres décrits suit la classification de l'APG (2016), excepté pour la famille des Leguminosae pour laquelle la taxonomie suit la classification du LPWG (2017).

Quelques noms vernaculaires sont donnés à titre indicatif, ils sont tirés de l'ouvrage de Grenand *et al*. (2004) et de la base de données Mariwenn de l'UMR EcoFoG, réalisée par Mariwenn Ollivier et Eric Marcon (http://www.ecofog.gf/Mariwenn/).

Chaque description est basée sur le ou les charbon(s) le(s) mieux préservé(s). Sont décrits les critères anatomiques ayant permis leur identification.

Les taxons qui portent le préfixe « cf. », pour *confer*, sont ceux pour lesquels l'identification est quasi-certaine mais où il subsiste un doute. Cela concerne la plupart du temps des charbons médiocres, *i.e*. vitrifiés, présentant de nombreuses fentes de retrait, des canaux traumatiques, ou dont les éléments anatomiques sont remplis de sédiment, masquant ainsi un ou plusieurs critères anatomiques qui permettraient une identification certaine.

Les taxons qui portent le préfixe « aff. », pour *affinis*, sont ceux dont l'anatomie ressemble au taxon proposé mais dont certains éléments en diffèrent nettement.

Les taxons précédés par la mention « type » sont ceux pour lesquels l'anatomie ressemble au taxon proposé, sans critères qui en diffèrent nettement, mais dont la comparaison avec les atlas et les collections de référence n'a pas permis une attribution certaine.

Les « indéterminés » correspondent aux charbons relativement bien conservés, dont les critères anatomiques sont bien reconnaissables mais dont la comparaison avec les atlas et les collections de référence n'a pas permis l'attribution à un taxon ou à un type.

Enfin, les assemblages anthracologiques comprenaient aussi de nombreux « indéterminables », qui correspondent soit à des charbons dont l'état de préservation ne permet pas la reconnaissance des éléments anatomiques, soit à des nœuds, où les plans anatomiques se recoupent et sont déformés. Pour ces raisons, les indéterminables ne sont pas présentés ici.

Sources :

APG (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Bot J Linn Soc 181:1–20 . doi: 10.1111/boj.12385

Bodin SC, Scheel-Ybert R, Beauchêne J, Molino J-F, Bremond L (2019) CharKey: An electronic identification key for wood charcoals of French Guiana. IAWA J 40:75–91

Détienne P, Jacquet P (1983) Atlas d'identification des bois de l'Amazonie et des régions voisines. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-Sur-Marne

Détienne P, Jacquet P, Mariaux A (1982) Manuel d'identification des bois tropicaux. Tome 3 : Guyane française. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-Sur-Marne

Grenand P, Moretti C, Jacquemin H, Prévost M-F (2004) Pharmacopées traditionnelles en Guyane : Créoles, Wayãpi, Palikur, IRD éditions. Marseille

LPWG (2017) A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. Taxon 66:44–77

Scheel-Ybert R (2016) Charcoal collections of the world. IAWA J 37:489–505

Descriptions anatomiques des taxons identifiés

ANACARDIACEAE

Famille du mombin (*Spondias mombin*) et du mombin sauvage (*Tapirira guianensis*), mais aussi de l'anacardier (*Anacardium occidentale*), du manguier (*Mangifera indica*) et du prunier de Cythère (*Spondias dulcis*), ces trois derniers ayant été importés en Guyane.

Spondias mombin – mombin

Pores isolés ou accolés, de 100 à plus de 200 µm, inférieurs à 10 par mm². Parenchyme rare ou absent. Rayons 3 à 6 sériés, sub-homogènes. Ponctuations intervasculaires larges. Grosses ponctuations radio-vasculaires. Canaux radiaux. Fibres septées.

Note : espèce fructifère, dont la présence est indicatrice d'anciens sites anthropisés.

Cf. *Spondias mombin*

Pores isolés ou accolés, entre 50 et un peu plus de 100 µm. Parenchyme indiscernable. Rayons larges 5 à 10 sériés, sub-homogènes à hétérogènes. Canaux radiaux larges. Cellules bordantes présentes. Fibres septées.

ANACARDIACEAE/BURSERACEAE

Burseraceae : famille des encens (*Protium* spp.).

Anacardiaceae/Burseraceae 1

Pores isolés ou accolés, d'environ 50 µm, 15-20 par mm². Parenchyme juxtavasculaire/en manchon. Rayons 1-2 sériés, sub-homogènes à hétérogènes (1 à 2 rangées de cellules dressées aux extrémités). Ponctuations radio-vasculaires grosses et allongées. Fibres septées.

Anacardiaceae/Burseraceae 2

Pores isolés ou accolés, de 100 à 200 µm, au nombre de 5 à 15 par mm². Parenchyme juxtavasculaire/en manchon. Rayons 1 et 2 sériés, sub-homogènes. Ponctuations radio-vasculaires grosses et allongées. Cristaux présents dans les cellules dressées. Fibres septées. Corpuscules de silice dans les fibres.

Anacardiaceae/Burseraceae 3

Pores isolés ou accolés, 50-100 µm. Parenchyme juxtavasculaire/en manchon. Rayons 2-3 sériés, sub-homogènes. Ponctuations radio-vasculaires grosses et allongées. Fibres septées.

Anacardiaceae/Burseraceae 4

Pores isolés ou accolés, d'environ 100 µm. Parenchyme rare ou absent. Rayons 2 sériés, sub-homogènes. Ponctuations radio-vasculaires grosses et allongées. Fibres septées. Canaux radiaux larges déformant les rayons.

Anacardiaceae/Burseraceae 5

Pores isolés ou accolés, environ 100 µm, inférieurs à 10 par mm². Parenchyme rare ou absent. Rayons 3 sériés, sub-homogènes à hétérogènes. Ponctuations radio-vasculaires grosses et allongées Canaux radiaux présents. Fibres septées.

ANNONACEAE

Famille de l'attier (*Annona squamosa*, qui produit la pomme cannelle) et du corossol (*Annona muricata*), introduits.

Annonaceae indéterminée

Pores isolés ou accolés radialement par 2-4, d'environ 100 µm de diamètre et environ 20 par mm². Parenchyme en manchon étroit et en échelle. Rayons (2)-3-6 sériés, homogènes à sub-homogènes, hauts (> 1 mm).

Cf. *Xylopia*

Pores peu nombreux, environ 5 par mm², 100-200µm. Parenchyme peu visible, en chaînettes / réticulé. Rayons 3-4 sériés, homogènes.

Cf. Annonaceae

Pores isolés ou accolés, de taille allant de 50 à 100 µm en moyenne et en nombre inférieur à 10 par mm². Parenchyme en chaînettes. Rayons 1 et 4-5 sériés, sub-homogènes à hétérogènes.

APOCYNACEAE

Famille des bois vache et des mapas.

Aspidosperma (*Aspidosperma* cf. *album*) – flambeau rouge, bois macaque, bois patagaïe

Pores isolés. Parenchyme unilatéral aliforme ne coiffant qu'un côté des pores. Rayons 1-2 sériés, homogènes.

Aspidosperma/Geissospermum

Pores en majorité isolés, de 50 à 70 µm environ et au nombre de 30-40 par m². Parenchyme en chaînettes et cellules isolées. Rayons étroits, 2-3 sériés, avec des extrémités unisériées plus ou moins longues, plutôt homogènes, parfois sub-homogènes mais rarement hétérogènes.

Cf. *Parahancornia fasciculata* – mapa

Pores fréquemment accolés radialement, d'environ 100 µm, et inférieurs à 10 par mm². Parenchyme en lignes sinueuses de 1 à 2 cellules de large. Rayons 1 et 2 sériés, homogènes.

BIGNONIACEAE

Famille des ébènes vertes et du copaya (*Jacaranda copaia*).

Handroanthus capitatus/serratifolius – ébène verte

Pores souvent isolés. Parenchyme aliforme fin, parfois inégalement développé de chaque côté des pores et plus ou moins fréquemment anastomosé. Parenchyme étagé, files de cellules composées de deux éléments. Lignes marginales présentes. Rayons 1-2 sériés, étagés et homogènes. Ponctuations rayons-vaisseaux similaires aux ponctuations intervasculaires.

MALVACEAE

Famille du fromager (*Ceiba pentandra*) et du cacao (*Theobroma cacao*).

Cf. Bombacoideae

Nœud. Pores isolés ou accolés, de taille comprise entre 100 et 150 µm, rares (inférieurs à 5 par mm²). Parenchyme abondant en chaînettes. Rayons 3 à 5 sériés, hétérogènes avec quelques cellules dressées aux extrémités. Grosses ponctuations (radio-vasculaires ?).

CARYOCARACEAE

Famille des chawaris.

Caryocar – d'après son écologie, probablement *Caryocar glabrum*, le chawari montagne

Pores isolés ou accolés, gros (de 100 à plus de 200 µm), inférieurs à 10 par mm². Parenchyme en chaînettes. Rayons 2 sériés, hétérogènes, avec des extrémités unisériées dressées. Ponctuations radio-vasculaires grosses et allongées (en balafre). Cristaux présents en chaînes axiales.

Note : espèce fructifère, dont la présence peut être indicatrice d'anciens sites anthropisés.

CELASTRACEAE

Maytenus

Pores isolés ou accolés, très fins (< 50 µm), en nombre supérieur à 20 par mm². Parenchyme en bandes apotrachéales. Rayons 1 et 3-4 sériés, hétérogènes : les rayons 1 sériés sont composé uniquement de cellules dressées et les rayons multisériés ont de longes extrémités unisériées dressées.

CHRYSOBALANACEAE

Famille des bois gaulette.

Chrysobalanaceae indéterminée

Pores isolés, en disposition oblique, de deux tailles. Parenchyme réticulé. Rayons 1 sériés homogènes à légèrement hétérogènes. Silice abondante dans les rayons. Ponctuations radio-vasculaires en balafres, parfois dressées dans la direction du vaisseau.

COMBRETACEAE

Famille du palétuvier blanc (*Laguncularia racemosa*) et du badamier (*Terminalia catappa*), introduit en Guyane.

Type *Terminalia*

Pores isolés ou accolés, de taille comprise entre 100 et 150 µm, au nombre de 10 à 20 par mm². Parenchyme en manchon ou courtement aliforme (vitrifié). Rayons 1 (2) sériés, homogènes. Fibres septées. Ponctuations intervasculaires ornées.

DICHAPETALACEAE

Aff. *Tapura*

Pores isolés ou accolés, parfois jusqu'à 4 ou 5 radialement, d'environ 100 µm et au nombre de 20 par mm² environ. Parenchyme en chaînettes et en cellules diffuses. Rayons 3-5 sériés, hétérogènes, avec de longues extrémités unisériées dressées. Quelques cellules bordantes. Ponctuations radio-vasculaires similaires aux ponctuations intervasculaires.

ELAEOCARPACEAE

Sloanea

Pores isolés ou accolés, d'environ 100 µm, inférieurs à 20 par mm². Parenchyme juxtavasculaire et en lignes marginales. Rayons 1 et 3-5 sériés, hétérogènes, avec extrémités unisériées dressées. Ponctuations radio-vasculaires grosses et allongées.

ERYTHROXYLACEAE

Cf. *Erythroxylum*

Pores isolés ou accolés, de taille comprise entre 50 et 100 µm (certains inférieurs à 50 µm). Parenchyme associé aux pores, courtement aliforme et en chaînettes et cellules isolées. Rayons 1-2 (3) sériés, hétérogènes avec des extrémités unisériées dressées. Ponctuations radio-vasculaires grosses et allongées. Epaississements spiralés présents dans les vaisseaux.

GOUPIACEAE

Famille monogénérique du goupi (*Goupia glabra*).

Goupia glabra – bois caca, goupi

Pores exclusivement isolés, environ 150 µm. Perforations scalariformes. Parenchyme juxtavasculaire et en cellules isolées. Rayons 3-4 sériés, hétérogènes avec de longues extrémités unisériées. Ponctuations rayons-vaisseaux similaires aux ponctuations intervasculaires.

Cf. *Goupia glabra*

Pores exclusivement isolés, environ 150 µm. Perforations scalariformes. Parenchyme juxtavasculaire et en cellules isolées. Rayons 3-4 sériés, hétérogènes avec de longues extrémités unisériées.

HUMIRIACEAE

Famille du bois rouge (*Humiria balsamifera*).

Humiriaceae indéterminée

Pores exclusivement isolés, de taille comprise entre 100 et 150 µm (mais comprimés tangentiellement), en nombre inférieur à 10 par mm². Perforations scalariformes. Parenchyme unilatéral, aliforme en fines ailes. Rayons 2 sériés avec extrémités unisériées dressées, hétérogènes. Ponctuations radio-vasculaires non visibles.

HYPERICACEAE

Vismia

Pores exclusivement isolés, de taille comprise entre 100 et 150 µm, en nombre inférieur à 10 par mm². Parenchyme en lignes onduleuses. Rayons 1 à 3 sériés, sub-homogènes à hétérogènes.

LAURACEAE

Famille du grignon franc (*Sextonia rubra*) et du bois de rose (*Aniba rosaeodora*).

Lauraceae 1

Pores isolés ou accolés, certains petits (inférieurs à 50 µm), les autres larges : entre 100 et 200 µm. Entre 10 et 20 pores par mm². Parenchyme en cellules juxtavasculaires plus ou moins nombreuses. Rayons 2- ou 2-3-(4) sériés, sub-homogènes à hétérogènes, mais parfois homogènes. Ponctuations intervasculaires grandes. Ponctuations rayons-vaisseaux larges/en balafres. Cellules à huile plus ou moins nombreuses. Fibres septées.

Cf. Lauraceae 1

Pores isolés ou accolés, d'environ 100 µm de diamètre, entre 5 et 20 par mm². Parenchyme en quelques cellules juxtavasculaires à aliforme/losangique. Rayons 2-3 sériés, sub-homogènes à hétérogènes. Ponctuations intervasculaires grandes. Ponctuations rayons-vaisseaux larges/en balafres. Cellules à huile ? Fibres septées présentes.

Lauraceae 2

Pores isolés ou accolés, d'environ 100 µm. Parenchyme indiscernable. Rayons 2-4 sériés [rayon plus de 10-sérié, avec des toutes petites cellules et des grosses en mélange, vu sur un charbon : traumatisme ?]. Rayons hétérogènes avec des cellules couchées au centre et dressées aux extrémités. Cellules à huile plus ou moins nombreuses, en bout de rayons. Fibres septées.

LECYTHIDACEAE

Famille des mahos et du canari macaque (*Lecythis zabucajo*).

Eschweilera/Lecythis 1

Pores isolés ou accolés de taille comprise entre 100 et 150 µm et en nombre inférieur à 5 par mm². Parenchyme en bandes larges de 3-4 cellules. Rayons 1 et 2 sériés, nombreux, homogènes/sub-homogènes. Ponctuations radio-vasculaires similaires aux ponctuations intervasculaires mais parfois plus larges et plus rondes. Thylles abondants.

Eschweilera/Lecythis 2

Pores isolés ou accolés de taille comprise entre 100 et 150 µm et en nombre inférieur à 5 par mm². Parenchyme en bandes larges de 3-5 cellules. Rayons 2-3 sériés, sub-homogènes à hétérogènes. Ponctuations rayons-vaisseaux similaires aux ponctuations intervasculaires mais parfois plus larges et plus rondes. Thylles fréquents.

LEGUMINOSAE

Cf. *Bocoa* – boco

Pores fréquemment accolés, d'environ 100 µm, et au nombre de 5 à 10 par mm². Parenchyme aliforme et anastomosé en lignes sinueuses de 2-3 cellules de large. Quelques cellules isolées ? Rayons 1 et 2 sériés, plus ou moins régulièrement étagés. Ponctuations intervasculaires ornées.

Dicorynia guianensis – angélique

Pores d'environ 200 µm, inférieurs à 5 par mm². Parenchyme aliforme et anastomosé en bandes larges. Silice dans les cellules de parenchyme. Rayons 2(3) sériés, étagés, sub-homogènes.

Dipteryx (*Dipteryx odorota/punctata*) – faux gaïac, fève tonka

Pores isolés ou accolés, d'environ 100 µm et au nombre de 10 à 20 par mm². Parenchyme aliforme/losangique. Files de cellules de parenchyme étagées. Rayons exclusivement 1 sériés, homogènes, étagés ?

Cf. *Elizabetha*

Pores isolés ou accolés, de taille comprise entre 100 et 150 µm environ, au nombre de 10 à 20 par mm². Parenchyme aliforme/losangique, anastomosé en lignes/bandes fines de moins de 4 cellules de larges. Certaines lignes paraissent marginales. Rayons 1 sériés, sub-homogènes à hétérogènes. Cristaux abondants dans les rayons.

Eperua cf. *falcata* – wapa

Canaux axiaux en longues lignes tangentielles. Pores larges supérieurs ou égaux à 200 µm, inférieurs à 5 par mm². Parenchyme en manchon peu abondant. Rayons 3-5 sériés, hétérogènes. Ponctuations rayons-vaisseaux similaires aux ponctuations intervasculaires. Cristaux parfois abondants.

Hymenaea courbaril – copal, courbaril

Pores de taille comprise entre 100 et 150 µm, en nombre inférieur à 5 par mm². Parenchyme en manchon/losangique large. Rayons 4-10 sériés, homogènes/sub-homogènes.

Cf. *Inga pezizifera* – bougouni

Pores isolés ou accolés, d'environ 150 µm, en nombre inférieur à 10 par mm² (variable). Parenchyme aliforme/losangique large, anastomosé entre pores voisins. Rayons 1 sériés, très étroits, homogènes. Ponctuations intervasculaires ornées. Fibres septées. Cristaux en files axiales.

Cf. *Inga* – pois sucrés

Pores isolés ou accolés, entre 150 et 200 µm avec d'autres plus petits, inférieurs à 10 par mm². Parenchyme aliforme/losangique large, anastomosé entre pores voisins. Rayons 1-2 sériés, homogènes. Fibres septées. Ponctuations intervasculaires ornées.

Lonchocarpus cf. *hedyosmus* – nivrées

Pores plutôt isolés, inférieurs à 5 par mm² et de 100-150 µm de diamètre. Parenchyme en bandes larges de 4-5 cellules. Files de cellules de parenchyme étagées. Rayons (2)-3 sériés, étagés, homogènes.

Cf. *Swartzia* – panacocos

Pores fréquemment accolés par 2-3 ou plus, d'environ 100 µm et au nombre de 20 par mm² environ. Parenchyme en manchon, aliforme ou losangique et très fréquemment anastomosé en bandes larges et sinueuses. Rayons (1)2 sériés, homogènes et sub-homogènes, à étagement plus ou moins régulier. Ponctuations intervasculaires ornées.

Type *Enterolobium*/*Inga*

Pores de taille comprise entre 150 et 200 µm, en nombre inférieur à 5 par mm². Parenchyme en manchon large à losangique. Rayons (1)-2-3 sériés, homogènes. Ponctuations intervasculaires ornées. Fibres septées.

Type *Inga*/*Tachigali*

Pores larges, de taille comprise entre 150 et 200 µm, inférieurs à 5 par mm². Parenchyme en manchon à losangique, plus ou moins abondant. Rayons 1(2) sériés, homogènes. Ponctuations intervasculaires ornées. Ponctuations rayons-vaisseaux similaires aux ponctuations intervasculaires. Fibres cloisonnées présentes.

Type *Enterolobium*/*Inga*/*Zygia*

Pores larges (100-150 µm), en nombre inférieur à 5 par mm². Parenchyme losangique large et anastomosé en bandes larges, parfois obliques. Rayons 1-3 sériés, courts et fins, homogènes. Ponctuations intervasculaires ornées. Fibres septées.

Type *Taralea oppositifolia*

Pores compris entre 100-150 µm. Environ 15 pores par mm². Fréquemment accolés radialement. Parenchyme paratrachéal en manchon/losangique large, parfois anastomosé. Rayons 1(2) sériés, homogènes. Ponctuations intervasculaires ornées.

Leguminosae 1

Pores de 150 µm environ, de 5 à 10 pores par mm². Parenchyme très courtement aliforme/en manchon étroit. Rayons 1-2 (3) sériés, homogènes. Ponctuations intervasculaires ornées.

Leguminosae 2 (*Cf. Pseudopiptadenia psilostachya* ?)

Pores isolés ou accolés, de taille comprise entre 100 et 200 µm, au nombre de 5 à 10 par mm². Parenchyme en manchon. Rayons 1 (2) sériés, homogènes. Ponctuations intervasculaires ornées.

Leguminosae 3

Pores fréquemment accolés, de taille allant de 100 à 200 µm, au nombre de 10 à 20 par mm². Parenchyme losangique abondant, anastomosé entre pores voisins. Rayons 2-3 sériés, homogènes, à étagement irrégulier.

Leguminosae 4

Pores de taille comprise entre 50 et 100 µm, 15 par mm² environ. Parenchyme losangique large et en lignes marginales. Rayons plutôt 1 sériés, fins et homogènes. Cristaux abondants en chaînes axiales. Fibres septées.

Cf. Leguminosae 1 (note : cf. Leguminosae 1 ≠ Leguminosae 1)

Pores isolés ou accolés entre 100 et 200 µm, inférieurs à 10 par mm². Parenchyme aliforme avec de longs prolongements. Rayons 1 sériés, homogènes. Vitrifié.

Cf. Leguminosae 2 (note : cf. Leguminosae 2 ≠ Leguminosae 2)

Pores isolés ou accolés, rares (moins de 5 par mm²), de taille comprise entre 100 et 150 µm. Parenchyme difficilement discernable, en manchon ou losangique. Rayons 3-4 sériés, homogènes à sub-homogènes. Fibres septées nombreuses.

Cf. Leguminosae 3 (note : cf. Leguminosae 3 ≠ Leguminosae 3)

Pores isolés ou accolés, de taille comprise entre 50 et 100 µm et inférieurs à 10 par mm². Parenchyme aliforme/losangique et anastomosé en bandes larges de plus de quatre cellules. Rayons exclusivement 1 sériés, homogènes.

Cf. Leguminosae 4 (note : cf. Leguminosae 4 ≠ Leguminosae 4)

Pores isolés ou accolés, d'environ 150 µm et au nombre d'environ 10 par mm². Parenchyme aliforme et fréquemment anastomosé en bandes. Présence de courtes bandes de parenchyme isolées dans le tissu fibreux. Rayons 1-2 sériés, plutôt sub-homogènes.

Cf. Leguminosae 5

Pores plutôt isolés, légèrement supérieurs à 100 µm, inférieurs à 5 par mm². Parenchyme aliforme et anastomosé en bandes sinueuses. Rayons 1-2 sériés, sub-homogènes à hétérogènes. Corpuscules de silice dans des cellules de parenchyme axial.

LINACEAE

Cf. Linaceae

Pores isolés, de taille comprise entre 100 et 150 µm, au nombre de 10-15 par mm² environ. Perforations simples. Parenchyme juxtavasculaire, parfois développé en fines et courtes ailes et diffus (vitrifié). Rayons 2-3 sériés, hétérogènes, avec de longues extrémités unisériées. Ponctuations radio-vasculaires grosses et allongées.

MELASTOMATACEAE

Melastomatoideae indéterminée

Pores isolés ou accolés, entre 100 et 200 µm de diamètre, de 10 à 20 par mm². Parenchyme rare ou absent. Rayons exclusivement 1 sériés, hétérogènes composés uniquement de cellules dressées ou carrées.

MELIACEAE

Famille de l'acajou de Guyane (*Cedrela odorata*).

Cf. *Guarea*

Pores isolés ou accolés, de deux tailles : les uns entre 50 et 100 µm, les autres entre 100 et 150 µm, au nombre d'environ 10 par mm². Parenchyme en bandes larges, associé ou nom aux pores. Rayons 2-3 sériés, plutôt homogènes. Ponctuations radio-vasculaires similaires aux intervasculaires. Ponctuations intervasculaires ornées. Cristaux présents en chaînes axiales. Quelques fibres septées.

Cf. *Trichilia*

Pores d'environ 100 µm, en nombre supérieur à 5 par mm². Parenchyme aliforme avec de longs prolongements. Rayons exclusivement 1 sériés, hétérogènes. Ponctuations intervasculaires ornées.

Aff. *Trichilia*

Pores isolés ou accolés, inférieurs à 100 µm, au nombre d'environ 15-20 par mm². Parenchyme aliforme/losangique et abondamment anastomosé en longues lignes sinueuses. Rayons 1(2) sériés, hétérogènes. Fibres septées (non décrites chez *Trichilia*). Cristaux en chaînes axiales. Corpuscules de silice présents dans les rayons.

MENISPERMACEAE

Abuta rufescens

Pores disposés radialement, plutôt isolés. Pores petits (environ 70 µm) à gros (200 µm). Fines lignes de parenchyme. Rayons très larges, plus de 10 sériés, hétérogènes. Ponctuations rayons-vaisseaux fines. Liber inclus en îlots concentriques.

MORACEAE

Familles des figuiers (*Ficus* spp.), de l'amourette tachetée (*Brosimum guianense*), de la bagasse (*Bagassa guianensis*) et du satiné rubané (*Brosimum rubescens*).

Cf. *Bagassa guianensis* – bagasse

Pores larges, 100-150 µm, en nombre inférieur à 5 par mm². Parenchyme en manchon plus ou moins épais à légèrement aliforme. Rayons 3-5 sériés, plutôt sub-homogènes. Thylles plus ou moins abondants.

Brosimum – amourette

Pores isolés ou accolés, 100-150 µm, 10 à 20 par mm². Parenchyme aliforme avec prolongement latéraux fins et longs. Rayons 2 sériés, sub-homogènes/homogènes, avec des extrémités unisériées dressées. Thylles fréquents. Cristaux présents dans des cellules terminales de rayons.

Maquira

Pores isolés ou accolés, entre 5 et 15 par mm², de taille comprise entre 100 et 150 µm. Parenchyme aliforme/losangique, anastomosé entre pores voisins. Rayons larges 3 à 5 sériés, sub-homogènes à hétérogènes et petits rayons 1 et 2 sériés, hétérogènes. Ponctuations radio-vasculaires rondes et allongées.

Moraceae indéterminée

Pores isolés ou accolés, inférieurs à 5 par mm², de taille comprise entre 150 et 200 µm. Parenchyme aliforme/losangique. Rayons 3 à 6 sériés (?), hétérogènes avec des cellules carrées et dressées aux extrémités. Quelques cellules bordantes. Canaux radiaux/laticifères.

Cf. Moraceae

Pores isolés ou accolés, de taille comprise entre 100 et 150 µm principalement mais quelques gros pores de 200 µm présents et en nombre inférieur à 5 par mm². Parenchyme peu discernable, en manchon. Rayons 2 à 4(5) sériés, homogènes.

MYRISTICACEAE

Famille des yayamadous (*Virola* spp.) et des tosso passa (*Iryanthera* spp.).

Cf. *Virola* – yayamadou

Pores isolés ou accolés, entre 50 et 100 µm de diamètre, au nombre de 20 par mm² environ. Perforations scalariformes présentes. Parenchyme en quelques cellules juxtavasculaires. Rayons 1 et 2 sériés, hétérogènes, avec de longues extrémités 1 sériées dressées. Ponctuations radio-vasculaires en balafres voire scalariformes. Tubes à tanins parfois visibles.

MYRTACEAE

Famille de la cerise de Cayenne (*Eugenia uniflora*) et du goyavier (Psidium guajava), cultivés en Guyane.

Eugenia patrisii

Pores en disposition oblique, isolés ou accolés en files radiales, de deux tailles : les plus gros autour de 100 µm et les plus petits inférieurs à 50 µm. Parenchyme en bandes sinueuses discontinues de 3-4 cellules de large. Rayons 2-3 sériés, hétérogènes, avec de longues extrémités unisériées dressées.

Myrtaceae 1

Pores exclusivement isolés, en disposition oblique, de deux tailles : les plus petits inférieurs à 50 µm et les plus gros d'environ 100 µm. Parenchyme très abondant, en chaînettes et cellules dispersées. Rayons 3 à 5 sériés, hétérogènes avec des extrémités unisériées dressées.

Myrtaceae 2

Pores exclusivement isolés, en disposition oblique, de deux tailles : les plus petits inférieurs à 50 µm et les plus gros de 100 à 200 µm. Parenchyme peu visible, en chaînettes et en quelques cellules juxtavasculaires. Rayons 1-2 sériés, très hétérogènes, avec des extrémités unisériées dressées.

Myrtaceae 3

Pores exclusivement isolés, en disposition oblique, de deux tailles : les plus petits d'environ 100 µm et les plus gros jusqu'à plus de 200 µm. Parenchyme en chaînettes et cellules isolées. Rayons 2-3 sériés, parfois hauts, très hétérogènes, avec des extrémités unisériées dressées.

Myrtaceae 4

Pores en majorité isolés mais certains accolés ou très rapprochés, en disposition oblique, de deux tailles : les plus petits inférieurs à 50 µm et les plus gros d'environ 100 µm. Parenchyme très abondant, en chaînettes et cellules dispersées. Rayons 2-3(4) sériés, hétérogènes avec des extrémités unisériées dressées.

Cf. Myrtaceae

Pores surtout isolés, entre 50 et 100 µm, au nombre de 10 à 20 par mm². Parenchyme juxtavasculaire, diffus et en très courtes chaînettes. Rayons 2 sériés, hétérogènes, avec de longues extrémités unisériées très dressées aussi larges que la partie centrale. Ponctuations radio-vasculaires rondes.

NYCTAGINACEAE

Neea

Liber inclus en îlots diffus. Pores accolés en courtes files radiales du côté adaxial des ilôts de liber. Parenchyme diffus. Rayons 1 sériés, courts, plus ou moins hétérogènes.

OCHNACEAE

Type *Elvasia*

Pores isolés, bien que parfois très proches radialement. Tendance à une disposition en files radiales parfois. Taille des pores entre 50 et 100 µm, entre 10 et 20 par mm². Parenchyme diffus et en chaînettes nombreuses. Rayons 1 et 3-4 sériés. Les rayons 1-sériés ont des cellules dressées, les rayons multisériés ont des cellules couchées au centre et dressées aux extrémités ou en mélange. Les extrémités unisériées sont plus ou moins longues et dressées. Ponctuations radio-vasculaires similaires aux ponctuations intervasculaires. Cristaux présents en chaînes axiales.

Lacunaria

Pores en majorité isolés mais quelques-uns accolés, entre 50 et 100 µm, supérieurs à 20 par mm². Parenchyme rare ou absent. Rayons 1 à 3 sériés, très hétérogènes avec plusieurs rangées de cellules dressées aux extrémités. Silice abondante dans les rayons.

OLACACEAE

Minquartia guianensis

Pores fréquemment accolés par 2-3, de 100-150 µm de diamètre et au nombre de 10 à 20 par mm². Perforations scalariformes. Parenchyme en chaînettes et en cellules diffuses. Rayons 2 sériés avec de longues extrémités unisériées dressées aussi larges que les portions 2 sériées. Ponctuations radio-vasculaires larges.

PHYLLANTHACEAE

Hieronyma alchorneoides

Pores exclusivement isolés, d'environ 100-150 µm, en nombre inférieur à 10 par mm². Rares perforations scalariformes. Parenchyme très abondant en chaînettes formant parfois des lignes discontinues et juxtavasculaire. Rayons majoritairement 3 sériés, très hétérogènes : plusieurs rangées de cellules carrées/dressées aux extrémités. Environ 10 rayons par millimètre. Ponctuations radio-vasculaires grosses et allongées.

POLYGONACEAE

Famille du raisinier bord de mer (*Coccoloba uvifera*).

Cf. Polygonaceae

Pores isolés ou accolés, de taille comprise entre 100 et 150 µm et peu nombreux (environ 5 par mm²). Parenchyme rare ou absent. Rayons 1 et 2 sériés, homogènes. Certains petits rayons sont hétérogènes. Fibres septées. Cristaux en chaînes axiales.

RUBIACEAE

Amaioua

Pores isolés ou accolés, d'environ 50 µm et au nombre de 30+ par mm². Parenchyme juxtavasculaire et diffus, ainsi qu'en bandes de 3-4 cellules de large. Rayons 3-5 sériés, hétérogènes avec de longues extrémités unisériées dressées. Ponctuations intervasculaires ornées.

Cf. *Amaioua*

Pores isolés ou accolés, d'environ 50 µm, inférieurs à 10 par mm² à supérieurs à 20 par mm². Parenchyme diffus, en chaînettes et en lignes sinueuses discontinues. Rayons 1 à 5 sériés, très hétérogènes avec des extrémités unisériées dressées.

Cf. *Chimarrhis* – bois chapelle

Pores isolés ou accolés, de taille comprise entre 100 et 150 µm, au nombre de 5 à 10 par mm². Parenchyme indiscernable. Rayons 4-5 sériés, très hétérogènes avec des extrémités unisériées dressées plus ou moins longues. Fibres septées. Ponctuations intervasculaires ornées

Coussarea

Pores isolés ou accolés, d'environ 50 µm, et au nombre de 20 par mm² environ. Parenchyme indiscernable. Rayons 1 et 2-3-4 sériés, hauts, très hétérogènes avec des cellules dressées. Ponctuations intervasculaires ornées.

Cf. *Duroia*

Pores fréquemment accolés par 2 à 4, fins (inférieurs à 100 µm). Parenchyme en bandes larges de 2 ou 3 cellules. Rayons 1-2 sériés, hétérogènes. Ponctuations intervasculaires ornées.

Posoqueria

Pores très fins, isolés ou accolés, inférieurs à 50 µm, très nombreux, supérieurs à 40 par mm². Parenchyme indiscernable. Rayons 2 sériés, hétérogènes, avec de longues extrémités unisériées dressées. Ponctuations radio-vasculaires semblables aux ponctuations intervasculaires.

Cf. Rubiaceae 1

Pores souvent isolés, d'environ 50 µm et au nombre d'environ 20 par mm². Parenchyme indiscernable. Rayons 1 et 3-4 sériés, très hétérogènes avec des cellules dressées aux extrémités et en mélange. Fibres septées présentes.

Cf. Rubiaceae 2

Pores isolés ou accolés, de deux tailles, certains inférieurs à 50 µm, les autres d'environ 100 µm. Parenchyme en très rares cellules juxtavasculaires, sinon indiscernable. Rayons 3-4 sériés, très hétérogènes, avec des extrémités unisériées dressées. Ponctuations intervasculaires ornées.

Cf. Rubiaceae 3

Pores isolés ou accolés, de taille comprise entre 50 et 100 µm, en nombre supérieur à 20 par mm². Parenchyme en chaînettes. Rayons 1-3 sériés, hétérogènes avec des extrémités unisériées dressées. Ponctuations intervasculaires ornées.

RUTACEAE

Zanthoxylum – bois zépine, bois piquant

Pores isolés ou le plus souvent accolés radialement par 2 à 4, d'environ 100 µm et supérieurs à 20 par mm². Ligne de parenchyme terminale de 2-3 cellules de large. Rayons 2-3 sériés, homogènes/sub-homogènes.

SALICACEAE

Salicaceae 1

Pores plus ou moins fréquemment accolés radialement par 2 à 4, de taille comprise entre 70 et 100 µm, environ 20 par mm². Parenchyme rare ou absent. Rayons 1 et 4-5 sériés, larges, hétérogènes avec de longues extrémités unisériées dressées. Cristaux présents dans des cellules terminales de rayons recloisonnées.

Salicaceae 2

Pores fréquemment accolés radialement par 2 à 4, d'environ 100-150 µm, supérieurs à 20 par mm². Parenchyme rare ou absent. Rayons fins et courts, 1 et (2)3-4(5) sériés, hétérogènes avec de longues extrémités unisériées dressées. Quelques cristaux dans des cellules terminales de rayons.

SAPINDACEAE

Cupania/Matayba – gangouti (*Cupania* spp.)

Pores isolés ou accolés. Taille des pores entre 100 et 150 µm et entre 5 à 20 par mm². Parenchyme rare (quelques cellules juxtavasculaire et isolés dans le tissu fibreux). Rayons 1(2) sériés, homogènes. Environ 20 rayons par mm. Cristaux présents en files axiales. Fibres septées.

Cf. *Cupania/Matayba*

Pores isolés ou accolés, environ 100 µm et entre 5 et 20 par mm². Parenchyme rare ou absent. Rayons 1 sériés, homogènes. Cristaux présents en files axiales.

SAPOTACEAE

Famille des balatas.

Sapotaceae 1

Pores fréquemment accolés en files radiales. Parenchyme réticulé. Rayons 1 ou 1-2 sériés, hétérogènes. Silice abondante dans les rayons. Ponctuations radio-vasculaires en balafres.

Sapotaceae 2

Pores fréquemment accolés en files radiales, en disposition oblique/dendritique. Parenchyme réticulé. Rayons 2(3) sériés, hétérogènes. Ponctuations radio-vasculaires en balafres.

Sapotaceae 3

Pores accolés en longues files radiales, d'environ 100 µm de diamètre. Parenchyme réticulé. Rayons 1 sériés, hétérogènes. Ponctuations radio-vasculaires grosses et allongées. Corpuscules de silice abondants dans les rayons.

Sapotaceae 4

Pores en disposition dendritique/oblique, d'environ 100 µm. Parenchyme réticulé/en chaînettes. Rayons 1-2 sériés, hétérogènes. Silice très abondante dans les rayons.

SIPARUNACEAE

Famille des vénérés.

Cf. *Siparuna* – vénérés

Pores isolés ou accolés, entre 50 et 100 µm, en nombre supérieur à 20 par mm². Parenchyme abondant, diffus et en chaînettes. Rayons 2-3 sériés, avec extrémités unisériées plus ou moins longues, hétérogènes. Ponctuations radio-vasculaires larges.

URTICACEAE

Famille des bois canon (*Cecropia* spp. et *Pourouma* spp.).

Cecropia – bois canon

Pores rares, inférieurs à 5 par mm² et larges : 200 µm et plus. Parenchyme en quelques cellules juxtavasculaires et en manchon fin à losangique. Rayons hauts, (2)-3-4-(5) sériés, hétérogènes. Quelques cellules bordantes.

Cf. *Cecropia*

Pores plutôt isolés, de taille comprise entre 100 et 200 µm, rares (environ 5 par mm²). Parenchyme difficilement discernable, losangique. Rayons 1 à 4 sériés, hétérogènes (cellules centrales couchées et parfois longues extrémités unisériées). Environ 10 rayons par millimètre. Grosses ponctuations (vaisseaux-parenchyme ?). Cristaux présents dans des cellules terminales de rayons recloisonnées.

VIOLACEAE

Violaceae indéterminée

Pores nombreux, plus de 40 par mm² et fins (environ 50 µm). Perforations scalariformes. Parenchyme rare ou absent. Rayons 3-4 sériés, hétérogènes, hauts. Ponctuations rayons-vaisseaux larges.

AUTRES

Apocynaceae/Euphorbiaceae (Type *Lacmellea*/*Sagotia*)

Pores fréquemment accolés par 3 ou 4, entre 50 et 100 µm de diamètre. Parenchyme en chaînettes et en lignes sinueuses de 1 à 2 cellules de large, associé ou non aux pores. Rayons presque exclusivement 1 sériés, hétérogènes, avec des cellules couchées au centre et de longues extrémités dressées. Ponctuations rayons-vaisseaux similaires aux ponctuations intervasculaires.

Combretaceae/Leguminosae (Type *Buchenavia*)

Pores isolés ou accolés, larges (>200 µm), inférieurs à 5 par mm². Parenchyme aliforme/losangique et anastomosé en bandes larges. Rayons 1(2) sériés, homogènes à hétérogènes.

Euphorbiaceae/Sapotaceae

Pores fréquemment accolés par 2 à 4, environ 100 µm. Parenchyme réticulé. Rayons 2 sériés hétérogènes, avec de longues extrémités unisériées aussi larges que les portions 2-sériées.

Type Humiriaceae/Linaceae

Pores isolés, inférieurs à 100 µm, au nombre de 20 par mm² environ. Parenchyme rare en quelques cellules juxtavasculaires. Rayons 2 sériés étroits, hétérogènes avec des extrémités unisériées dressées.

INDÉTERMINÉS

Indéterminé 1 (*Allantoma*, Lecythidaceae ?)

Pores inférieurs à 100 µm. Peu nombreux (environ 5 par mm²). Parenchyme en bandes larges de 2-3 cellules. Rayons (1)-2-(3) sériés, homogènes à légèrement hétérogènes.

Indéterminé 2 (Burseraceae ?)

Pores isolés ou accolés, d'environ 100 µm. Parenchyme indiscernable. Rayons 2-4 sériés et un rayon plus de 10-sérié, avec des toutes petites cellules et des grosses en mélange (traumatisme ?). Rayons hétérogènes avec des cellules couchées au centre et dressées aux extrémités. Fibres septées.

Indéterminé 3 (Salicaceae ?)

Pores isolés ou accolés, entre 50 et 100 µm, supérieurs à 20 par mm². Parenchyme rare ou absent. Rayons 1 et (2)-3-(4) sériés hétérogènes, avec des extrémités unisériées dressées parfois aussi larges que les portions multisériées. Fibres septées.

Indéterminé 4

Pores d'environ 50 µm, supérieurs à 20 par mm². Parenchyme abondant en chaînettes. Rayons 2 sériés, hétérogènes avec des extrémités unisériées dressées.

Indéterminé 5 (Salicaceae ?)

Pores fréquemment accolés, environ 100 µm ou un peu moins (50-100 µm), environ 30 par mm². Parenchyme rare ou absent. Rayons 1 à 3 sériés, fins, très hétérogènes avec des extrémités unisériées dressées. Fibres septées.

Indéterminé 6

Pores isolés ou accolés, de taille variable, allant de 70 à 150 µm, et au nombre de 15 à 20 par mm². Parenchyme rare ou absent. Rayons 2 sériés, homogènes. Ponctuations radio-vasculaires similaires aux intervasculaires. Fibres septées.

Indéterminé 7

Pores isolés ou accolés, de taille comprise entre 50 et 100 µm et supérieurs à 20 par mm². Parenchyme en chaînettes et en rares cellules juxtavasculaires. Rayons 1-3 sériés, les rayons 1 sériés très hétérogènes avec que des cellules dressées, les rayons 2-3 sériés hétérogènes avec la partie multisériée constituée de cellules couchées et les extrémités unisériées constituées de cellules dressées. Ponctuations intervasculaires ornées.

Indéterminé 8

Pores isolés ou accolés, de taille comprise entre 50 et 100 µm en moyenne, très nombreux (supérieurs à 40 par mm²). Parenchyme rare ou absent. Rayons 3-5 sériés, très hétérogènes, avec de longues extrémités unisériées. Ponctuations radio-vasculaires grosses et allongées.

Légendes

Note sur les légendes : pour chacune des planches, les légendes successives désignent les photos de gauche à droite puis de haut en bas :

1	**2**
3	**4**
5	**6**

Entre parenthèses est indiqué le code du charbon sur lequel a été prise la photo. Ce code est de la forme : n° de la fosse et de la tarière ou de la butte de déracinement le cas échéant – niveau de prélèvement dans le cas des fosses et des tarières (par ex, 10 = niveau 10-20 cm) – n° du charbon.

Toutes les photos ont été prises au microscope électronique à balayage, à la plate-forme de microscopie électronique et analytique de l'université de Montpellier.

Planche I

Spondias mombin (F2-10-26), coupe transversale.

Spondias mombin (F2-10-26), ponctuations radio-vasculaires, coupe longitudinale.

Spondias mombin (F2-10-50), canal radial, coupe longitudinale tangentielle.

Anacardiaceae/Burseraceae 1 (F1-vrac-29), coupe transversale.

Anacardiaceae/Burseraceae 1 (F1-vrac-29), coupe longitudinale radiale.

Anacardiaceae/Burseraceae 1 (F1-vrac-29), coupe longitudinale tangentielle.

Planche II

Anacardiaceae/Burseraceae 2 (F9T6-10-1), coupe transversale.

Anacardiaceae/Burseraceae 2 (F9T6-10-1), coupe longitudinale radiale.

Anacardiaceae/Burseraceae 2 (F9T6-10-1), coupe longitudinale tangentielle.

Anacardiaceae/Burseraceae 3 (F2T8-20-1), coupe transversale.

Anacardiaceae/Burseraceae 3 (F2T8-20-1), coupe longitudinale radiale.

Anacardiaceae/Burseraceae 3 (F2T8-20-1), coupe longitudinale tangentielle.

Planche III

Anacardiaceae/Burseraceae 4 (F7-vrac-1), coupe transversale.

Anacardiaceae/Burseraceae 4 (F7-vrac-1), coupe longitudinale radiale.

Anacardiaceae/Burseraceae 4 (F7-vrac-1), canal radial, coupe longitudinale tangentielle.

Anacardiaceae/Burseraceae 5 (F8-10-1), coupe transversale.

Anacardiaceae/Burseraceae 5 (F8-10-1), canal radial, coupe longitudinale tangentielle.

Anacardiaceae/Burseraceae 5 (F8-10-1), coupe longitudinale radiale.

Planche IV

Annonaceae (F1-0-28), coupe transversale.

Annonaceae (F1-0-28), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Xylopia* (F9C4L-1), coupe transversale.

Cf. *Xylopia* (F9C4L-1), coupe longitudinale tangentielle.

Aspidosperma (F9C4L-2), coupe transversale.

Aspidosperma (F9C4L-2), coupe longitudinale tangentielle.

Planche V

Aspidosperma/*Geissospermum* (F9T5-20-1), coupe transversale.

Aspidosperma/*Geissospermum* (F9T5-20-1), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Parahancornia fasciculata* (F9-30-5), coupe transversale.

Cf. *Parahancornia fasciculata* (F9-30-5), coupe longitudinale tangentielle.

Handroanthus capitatus/*serratifolius* (F2-0-129), coupe transversale.

Handroanthus capitatus/*serratifolius* (F2-0-129), coupe longitudinale tangentielle.

Planche VI

Caryocar (F2-vrac-73), coupe transversale.

Maytenus (F9-20-14), coupe transversale.

Maytenus (F9-20-14), coupe longitudinale tangentielle.

Chrysobalanaceae (F1-10-15), coupe transversale.

Chrysobalanaceae (F1-10-15), coupe longitudinale radiale.

Type *Terminalia* (F1T20-50-6), coupe transversale.

Planche VII

Type *Terminalia* (F1T20-50-6), coupe longitudinale tangentielle.

Type *Terminalia* (F1T20-50-6), ponctuations intervasculaires ornées, coupe longitudinale tangentielle.

Aff. *Tapura* (F9-0-87), coupe transversale.

Aff. *Tapura* (F9-0-87), coupe longitudinale tangentielle.

Sloanea (F1-10-99), coupe transversale.

Sloanea (F1-10-99), coupe longitudinale tangentielle.

Planche VIII

Cf. *Erythroxylum* (F2T2-0-3), coupe transversale.

Cf. *Erythroxylum* (F2T2-0-4), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Erythroxylum* (F2T2-0-3), ponctuations radio-vasculaires, coupe longitudinale radiale.

Cf. *Erythroxylum* (F2T2-0-4), épaississements spiralés, coupe longitudinale radiale.

Goupia glabra (F2T37-30-4), coupe transversale.

Goupia glabra (F2T37-30-2), perforation scalariforme, coupe longitudinale tangentielle.

Planche IX

Humiriaceae (F11C7L-2), coupe transversale.

Humiriaceae (F11C7L-2), perforation scalariforme, coupe longitudinale radiale.

Vismia (F9T13-20-3), coupe transversale avec parenchyme médullaire (traumatique).

Lauraceae 1 (F2-10-32), cellules à huile, coupe transversale.

Lauraceae 1 (F2-10-32), cellule à huile, coupe longitudinale radiale.

Lauraceae 2 (F3T5.65-60-6), coupe transversale.

Planche X

Lauraceae 2 (F3T5.65-60-6), parenchyme traumatique et ponctuations intervasculaires larges, coupe longitudinale tangentielle.

Eschweilera/Lecythis 1 (F1-10-1), coupe transversale.

Eschweilera/Lecythis 1 (F1-10-1), coupe longitudinale tangentielle.

Eschweilera/Lecythis 2 (F11C9L-3), coupe transversale.

Eschweilera/Lecythis 2 (F11C9L-3), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Bocoa* (F2T36-20-2), coupe transversale.

Planche XI

Cf. *Bocoa* (F2T36-20-2), rayons étagés, coupe longitudinale radiale.

Cf. *Bocoa* (F2T36-20-2), ponctuations intervasculaires ornées, coupe longitudinale tangentielle.

Dicorynia guianensis (F1T20-50-1), coupe transversale.

Dicorynia guianensis (F1T20-50-1), corpuscules de silice, coupe longitudinale tangentielle.

Dicorynia guianensis (F2T32-40-4), rayons étagés, coupe longitudinale tangentielle.

Dicorynia guianensis (F2T32-40-4), ponctuations intervasculaires ornées, coupe longitudinale tangentielle.

Planche XII

Dipteryx (F9-20-20), coupe transversale.

Dipteryx (F9-20-20), parenchyme étagé, coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Elizabetha* (F8-10-26), coupe transversale.

Cf. *Elizabetha* (F8-10-26), coupe longitudinale radiale.

Eperua cf. *falcata* (F11C1J-1), canaux axiaux, coupe transversale.

Eperua cf. *falcata* (F11C1J-1), coupe longitudinale tangentielle.

Planche XIII

Hymenaea courbaril (F10T12-50-3), coupe transversale.

Hymenaea courbaril (F10T12-50-3), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Inga* (F3-20-62), coupe transversale.

Cf. *Inga* (F3-20-62), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Inga* (F3-20-62), fibres septées, coupe longitudinale radiale.

Cf. *Inga pezizifera* (F3-20-2), coupe transversale.

Planche XIV

Cf. *Inga pezizifera* (F3-20-2), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Inga pezizifera* (F3-20-2), ponctuations intervasculaires ornées, coupe longitudinale tangentielle.

Lonchocarpus cf. *hedyosmus* (F6T10-10-9), coupe transversale.

Lonchocarpus cf. *hedyosmus* (F6T10-10-9), rayons étagés, coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Swartzia* (F3-10-9), coupe transversale.

Cf. *Swartzia* (F3-10-9), rayons étagés, coupe longitudinale tangentielle.

Planche XV

Cf. *Swartzia* (F3-10-9), ponctuations intervasculaires ornées, coupe longitudinale tangentielle.

Type *Enterolobium/Inga* (F9-20-18), coupe transversale.

Type *Enterolobium/Inga* (F9-20-18), coupe longitudinale tangentielle.

Type *Enterolobium/Inga/Zygia* (F10C1-1), coupe transversale.

Type *Enterolobium/Inga/Zygia* (F10C1-1), coupe longitudinale tangentielle.

Type *Inga/Tachigali* (F12C1L-1), coupe transversale.

Planche XVI

Type *Inga/Tachigali* (F12C1L-1), coupe longitudinale tangentielle.

Type *Taralea oppositifolia* (F11C6L-1), coupe transversale.

Type *Taralea oppositifolia* (F11C6L-1), coupe longitudinale tangentielle.

Type *Taralea oppositifolia* (F11C6L-1), ponctuations intervasculaires ornées, coupe longitudinale tangentielle.

Leguminosae 1 (F10T1-30-1), coupe transversale.

Leguminosae 1 (F10T1-30-1), coupe longitudinale tangentielle.

Planche XVII

Leguminosae 1 (F10T1-30-1), ponctuations intervasculaires ornées, coupe longitudinale tangentielle.

Leguminosae 2 (F2-10-24), coupe transversale.

Leguminosae 2 (F2-10-24), coupe longitudinale tangentielle.

Leguminosae 3 (F3-vrac-15), coupe transversale.

Leguminosae 3 (F3-vrac-15), coupe longitudinale tangentielle.

Leguminosae 4 (F10T11-10-1), coupe transversale.

Planche XVIII

Leguminosae 4 (F10T11-10-1), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. Leguminosae 1 (F11C8L-6), coupe transversale.

Cf. Leguminosae 1 (F11C8L-6), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. Leguminosae 2 (F1-vrac-63), coupe transversale.

Cf. Leguminosae 2 (F1-vrac-63), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. Leguminosae 3 (F1-10-52), coupe transversale.

Planche XIX

Cf. Leguminosae 3 (F1-10-52), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. Leguminosae 4 (F2T14-10-1), coupe transversale.

Cf. Leguminosae 4 (F2T14-10-1), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. Leguminosae 5 (F3-20-49), coupe transversale.

Cf. Leguminosae 5 (F3-20-49), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. Linaceae (F9-20-4), coupe transversale.

Planche XX

Cf. Linaceae (F9-20-4), coupe longitudinale tangentielle.

Melastomataceae (F3-10-56), coupe transversale.

Melastomataceae (F3-10-56), coupe longitudinale tangentielle.

Melastomataceae (F3-10-56), coupe longitudinale radiale.

Cf. *Guarea* (F2-10-30), coupe transversale.

Planche XXI

Cf. *Guarea* (F2-10-30), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Guarea* (F2-10-30), coupe longitudinale radiale.

Cf. *Guarea* (F2-10-30), ponctuations intervasculaires ornées, coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Trichilia* (F10T4-20-2), coupe transversale.

Cf. *Trichilia* (F10T4-20-2), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Trichilia* (F10T4-20-2), coupe longitudinale radiale.

Planche XXII

Aff. *Trichilia* (F6-10-1), coupe transversale.

Aff. *Trichilia* (F6-10-1), coupe longitudinale tangentielle.

Abuta rufescens (F11C3L-3), coupe transversale.

Cf. *Bagassa guianensis* (F9C2L-1), coupe transversale.

Cf. *Bagassa guianensis* (F9C2L-1), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Bagassa guianensis* (F9C2L-1), coupe longitudinale radiale.

Planche XXIII

Brosimum (F11C8L-4), coupe transversale.

Brosimum (F11C8L-4), laticifères, coupe longitudinale tangentielle.

Maquira (F9T13-30-1), coupe transversale.

Maquira (F9T13-30-1), coupe longitudinale tangentielle.

Moraceae (F1-vrac-53), coupe transversale.

Moraceae (F1-vrac-53), laticifères, coupe longitudinale tangentielle.

Planche XXIV

Cf. *Virola* (F1-vrac-8), coupe transversale.

Cf. *Virola* (F1-vrac-8), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Virola* (F1-vrac-8), perforation scalariforme, coupe longitudinale radiale.

Eugenia patrisii (F1-vrac-21), coupe transversale.

Eugenia patrisii (F1-vrac-21), coupe longitudinale tangentielle.

Myrtaceae 1 (F1-vrac-22), coupe transversale.

Planche XXV

Myrtaceae 1 (F1-vrac-22), coupe longitudinale tangentielle.

Myrtaceae 2 (F1-10-9), coupe transversale.

Myrtaceae 2 (F1-10-9), coupe longitudinale tangentielle.

Myrtaceae 3 (F1-vrac-18), coupe transversale.

Myrtaceae 3 (F1-vrac-18), coupe longitudinale tangentielle.

Myrtaceae 4 (F9-0-54), coupe transversale.

Planche XXVI

Myrtaceae 4 (F9-0-54), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. Myrtaceae (F9-0-32), coupe transversale.

Cf. Myrtaceae (F9-0-32), coupe longitudinale tangentielle.

Neea (F2T34-10-2), coupe transversale.

Type *Elvasia* (F9T12-10-2), coupe transversale.

Lacunaria (F9C7L-4), coupe transversale.

Planche XXVII

Lacunaria (F9C7L-4), corpuscules de silice, coupe longitudinale tangentielle.

Lacunaria (F9C7L-4), corpuscules de silice, coupe longitudinale radiale.

Minquartia guianensis (F2T32-40-2), coupe transversale.

Minquartia guianensis (F2T32-40-2), perforation scalariforme (en haut à droite), coupe longitudinale tangentielle.

Minquartia guianensis (F2T32-40-2), perforation scalariforme (au centre), coupe longitudinale radiale.

Hieronyma alchorneoides (F2-0-15), coupe transversale.

Planche XXVIII

Hieronyma alchorneoides (F2-0-141), coupe longitudinale tangentielle.

Hieronyma alchorneoides (F2-0-16), coupe longitudinale radiale.

Cf. Polygonaceae (F9-10-5), coupe transversale.

Cf. Polygonaceae (F9-10-5), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. Polygonaceae (F9-10-5), coupe longitudinale radiale.

Amaioua (F3-vrac-2), coupe transversale.

Planche XXIX

Amaioua (F3-vrac-2), coupe longitudinale tangentielle.

Amaioua (F3-vrac-2), ponctuations intervasculaires ornées, coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Chimarrhis* (F9T15-10-1), coupe transversale.

Cf. *Chimarrhis* (F9T15-10-1), coupe longitudinale tangentielle.

Coussarea (F8-10-9), coupe longitudinale tangentielle.

Coussarea (F8-10-9), coupe longitudinale tangentielle.

Planche XXX

Coussarea (F8-10-9), ponctuations intervasculaires ornées, coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Duroia* (F1-vrac-46), coupe transversale.

Cf. *Duroia* (F1-vrac-46), coupe longitudinale radiale.

Cf. *Duroia* (F1-vrac-46), ponctuations intervasculaires ornées, coupe longitudinale tangentielle.

Posoqueria (F9T13-20-4), coupe transversale.

Posoqueria (F9T13-20-4), coupe longitudinale tangentielle/radiale.

Planche XXXI

Cf. Rubiaceae 1 (F1-30-2), coupe transversale.

Cf. Rubiaceae 1 (F1-30-2), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. Rubiaceae 2 (F1T4-0-1), coupe transversale.

Cf. Rubiaceae 2 (F1T4-0-1), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. Rubiaceae 3 (F9-30-1), coupe transversale.

Cf. Rubiaceae 3 (F9-30-1), coupe longitudinale tangentielle.

Planche XXXII

Zanthoxylum (F1-10-94), coupe transversale.

Zanthoxylum (F1-10-94), coupe longitudinale tangentielle.

Salicaceae 1 (F9-10-22), coupe transversale.

Salicaceae 1 (F9-10-22), coupe longitudinale tangentielle.

Salicaceae 2 (F9T13-20-6), coupe transversale.

Salicaceae 2 (F9T13-20-6), coupe longitudinale tangentielle.

Planche XXXIII

Cupania/*Matayba* (F11C5L-1), coupe transversale.

Cupania/*Matayba* (F11C5L-1), coupe longitudinale tangentielle.

Cupania/*Matayba* (F11C5L-1), coupe longitudinale radiale.

Sapotaceae 1 (F11C3L-1), coupe transversale.

Sapotaceae 1 (F11C3L-1), coupe longitudinale tangentielle.

Sapotaceae 2 (F10T12-30-1), coupe transversale.

Planche XXXIV

Sapotaceae 2 (F10T12-30-1), coupe longitudinale tangentielle.

Sapotaceae 3 (F7-20-3), coupe transversale.

Sapotaceae 3 (F7-20-3), coupe longitudinale tangentielle.

Sapotaceae 3 (F7-20-3), coupe longitudinale radiale.

Sapotaceae 4 (F9T13-20-1), coupe transversale.

Sapotaceae 4 (F9T13-20-1), coupe longitudinale radiale.

Planche XXXV

Cf. *Siparuna* (F10T4-10-1), coupe transversale.

Cf. *Siparuna* (F10T4-10-1), coupe longitudinale tangentielle.

Cf. *Siparuna* (F10T4-10-1), coupe longitudinale radiale.

Cecropia (F3-10-38), coupe transversale.

Cecropia (F3-10-38), coupe longitudinale tangentielle.

Cecropia (F3-10-38), coupe longitudinale radiale.

Planche XXXVI

Violaceae (F10T15-30-1), coupe transversale.

Violaceae (F10T15-30-1), coupe longitudinale tangentielle.

Violaceae (F10T15-30-1), coupe longitudinale radiale.

Apocynaceae/Euphorbiaceae (F6T20-10-1), coupe transversale.

Apocynaceae/Euphorbiaceae (F6T20-10-1), coupe longitudinale tangentielle.

Apocynaceae/Euphorbiaceae (F6T20-10-1), coupe longitudinale radiale.

Planche XXXV

Combretaceae/Leguminosae (F3-20-1), coupe transversale.

Combretaceae/Leguminosae (F3-20-1), coupe longitudinale tangentielle.

Combretaceae/Leguminosae (F3-20-1), coupe longitudinale radiale.

Euphorbiaceae/Sapotaceae (F9-10-34), coupe transversale.

Euphorbiaceae/Sapotaceae (F9-10-34), coupe longitudinale tangentielle.

Type Humiriaceae/Linaceae (F1-vrac-48), coupe transversale.

Planche XXXVI

Type Humiriaceae/Linaceae (F1-vrac-48), perforation scalariforme (au centre), coupe longitudinale tangentielle.

Type Humiriaceae/Linaceae (F1-vrac-48), perforation scalariforme (au centre), coupe longitudinale radiale.

Indéterminé 1 (F6T23-10-1), coupe transversale.

Indéterminé 1 (F6T23-10-1), corpuscules de silice, coupe longitudinale tangentielle.

Indéterminé 1 (F6T23-10-1), corpuscules de silice, coupe longitudinale radiale.

Indéterminé 2 (F3T5.65-60-11), coupe transversale.

Planche XXXVII

Indéterminé 2 (F3T5.65-60-11), coupe longitudinale tangentielle.

Indéterminé 2 (F3T5.65-60-11), coupe longitudinale radiale.

Indéterminé 3 (F1-0-21), coupe transversale.

Indéterminé 3 (F1-0-21), coupe longitudinale tangentielle.

Indéterminé 3 (F1-0-21), coupe longitudinale radiale.

Indéterminé 4 (F1T9-20-1), coupe transversale.

Planche XXXVIII

Indéterminé 4 (F1T9-20-1), coupe longitudinale tangentielle.

Indéterminé 5 (F1T12-10-1), coupe transversale.

Indéterminé 5 (F1T12-10-1), coupe longitudinale tangentielle.

Indéterminé 5 (F1T12-10-1), coupe longitudinale radiale.

Indéterminé 6 (F6T20-10-30), coupe transversale.

Indéterminé 6 (F6T20-10-30), coupe longitudinale tangentielle.

Planche XXXIX

Indéterminé 7 (F9-10-32), coupe transversale.

Indéterminé 7 (F9-10-32), coupe longitudinale tangentielle.

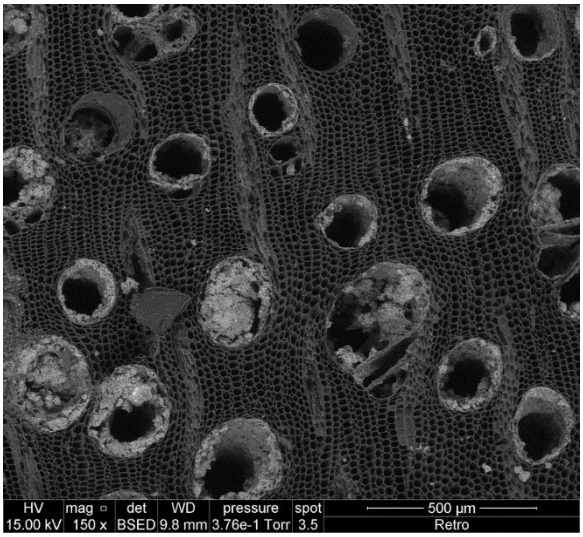
Indéterminé 7 (F9-10-32), coupe longitudinale radiale.

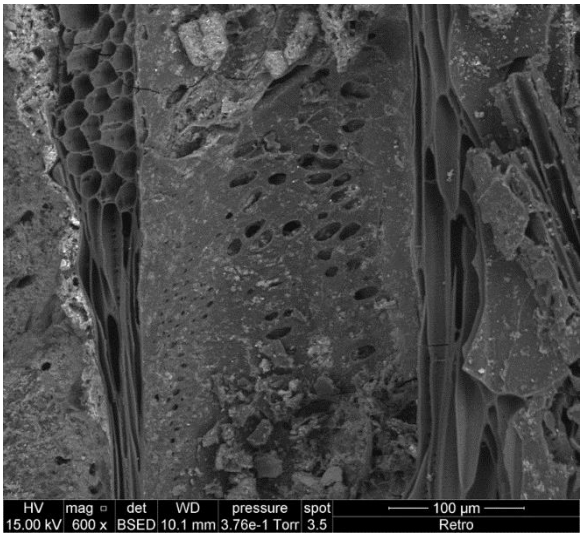
Indéterminé 8 (F2T8-20-2), coupe transversale.

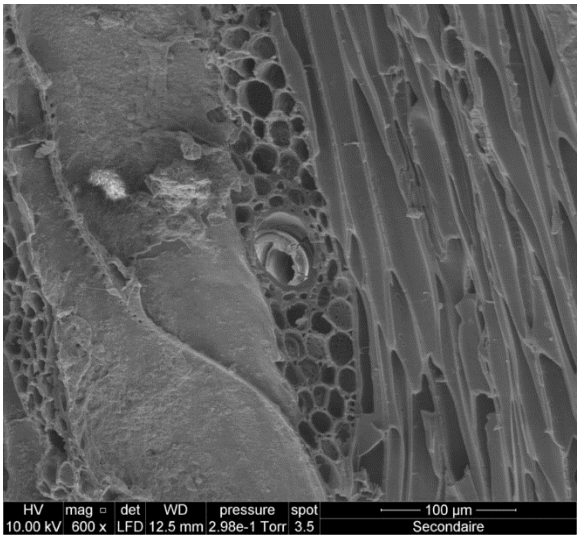
Indéterminé 8 (F2T8-20-2), coupe longitudinale tangentielle.

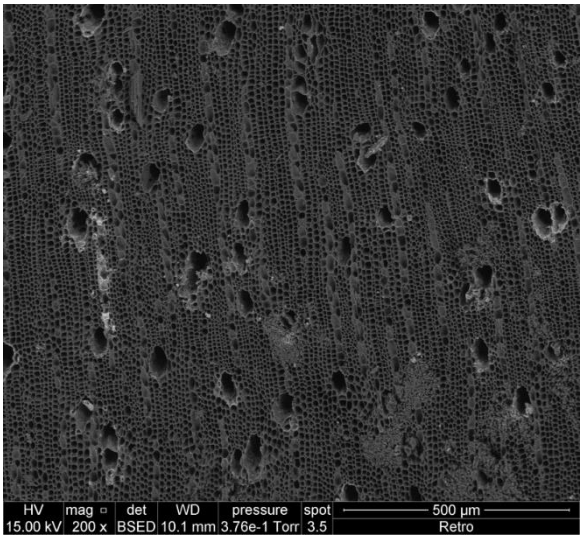
Indéterminé 8 (F2T8-20-2), ponctuations radio-vasculaires, coupe longitudinale radiale.

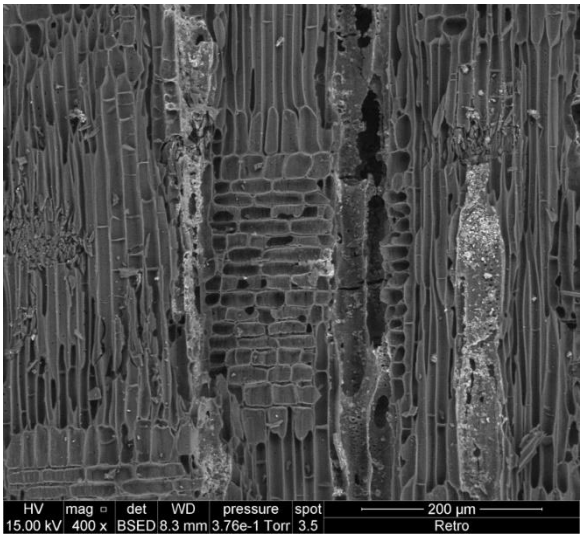
Planche I


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 150 x BSED 9.8 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 100 µm
15.00 kV 600 x BSED 10.1 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 100 µm
10.00 kV 600 x LFD 12.5 mm 2.98e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 10.1 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x BSED 8.3 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

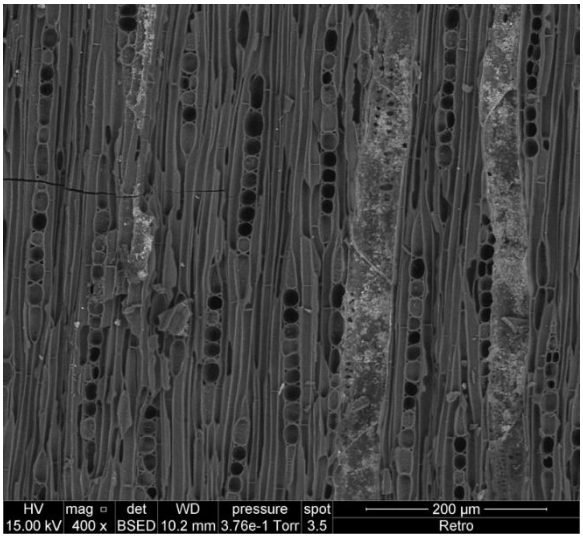
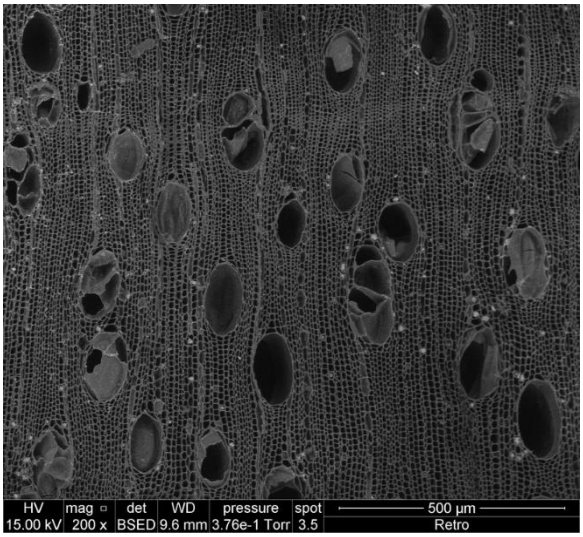
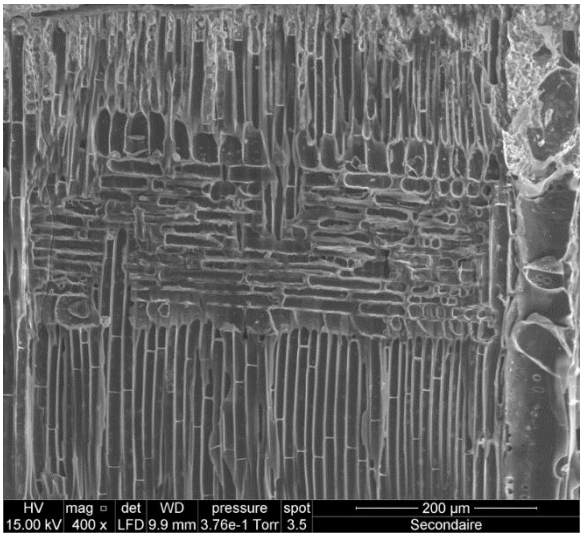
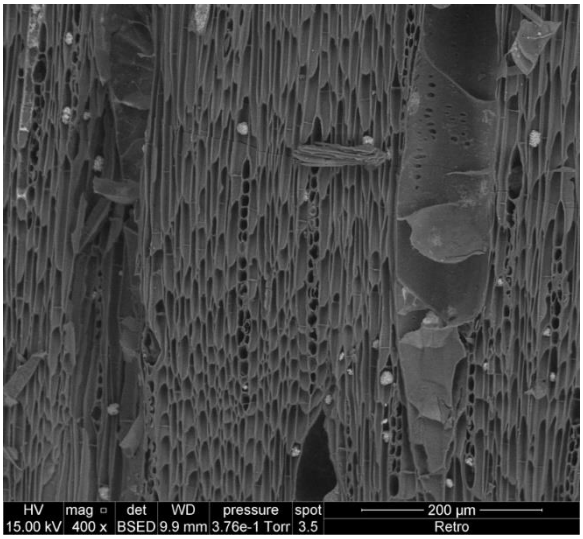
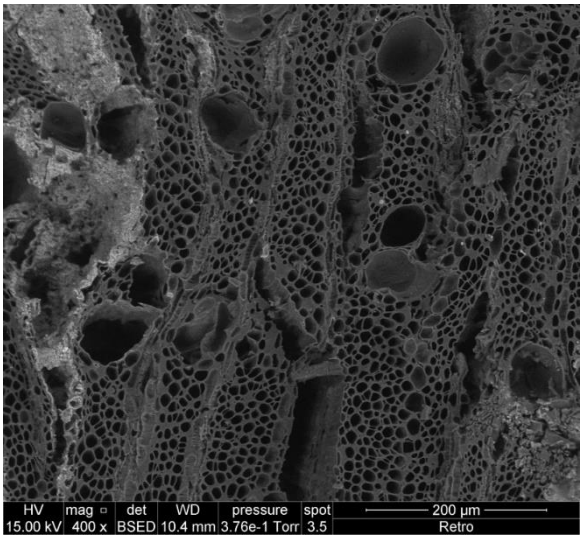

HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x BSED 10.2 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

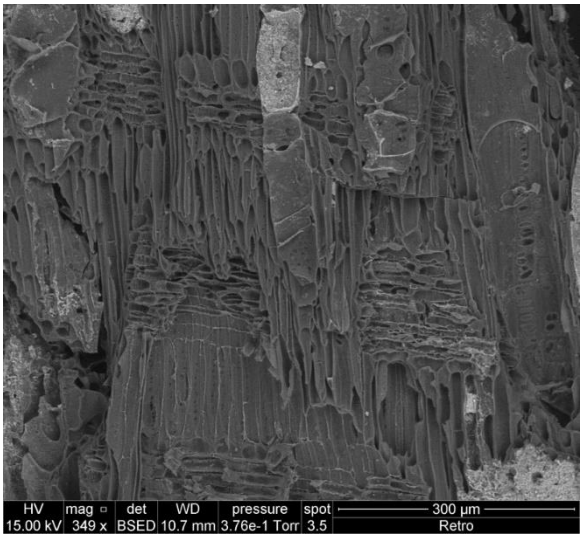
Planche II


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 9.6 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x LFD 9.9 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x BSED 9.9 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x BSED 10.4 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 349 x BSED 10.7 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

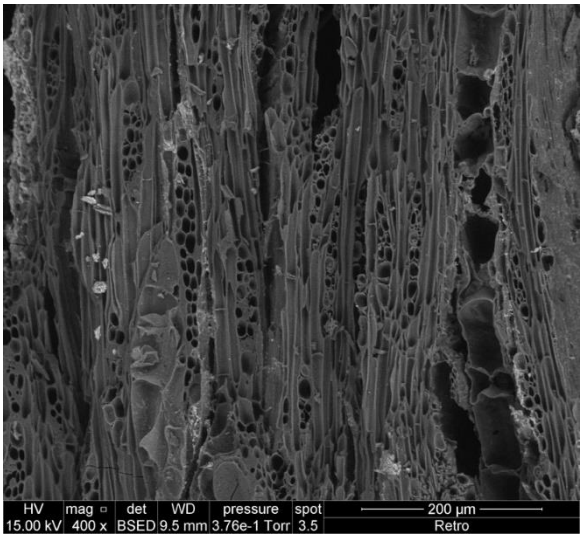
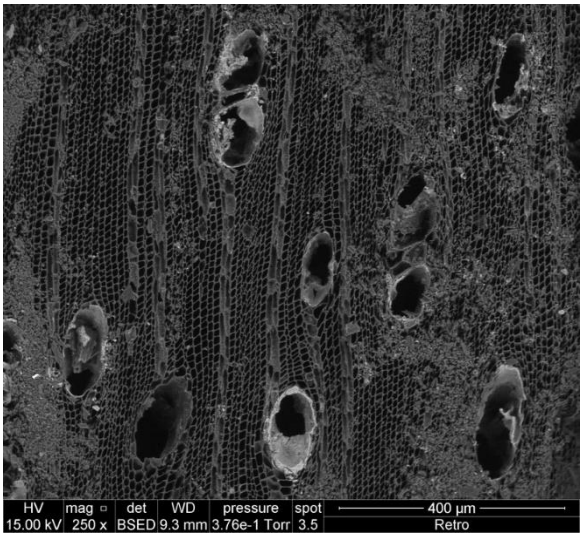
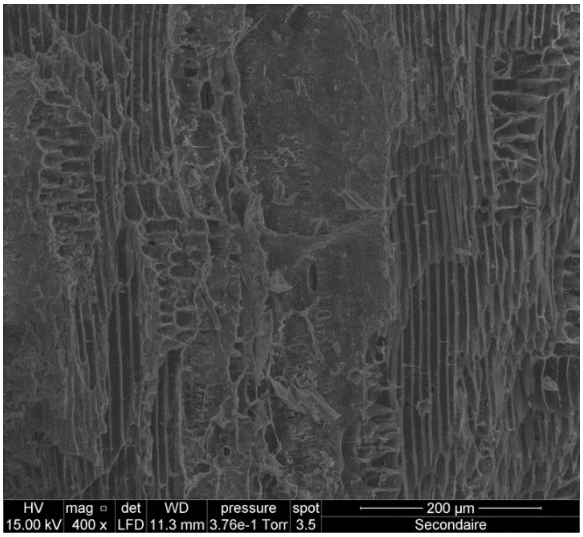
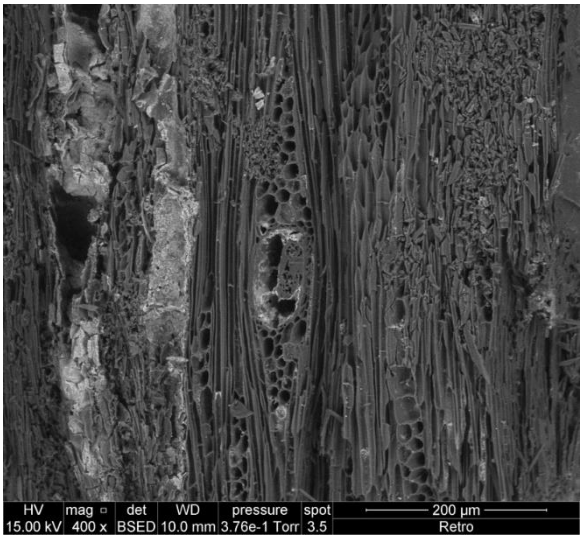
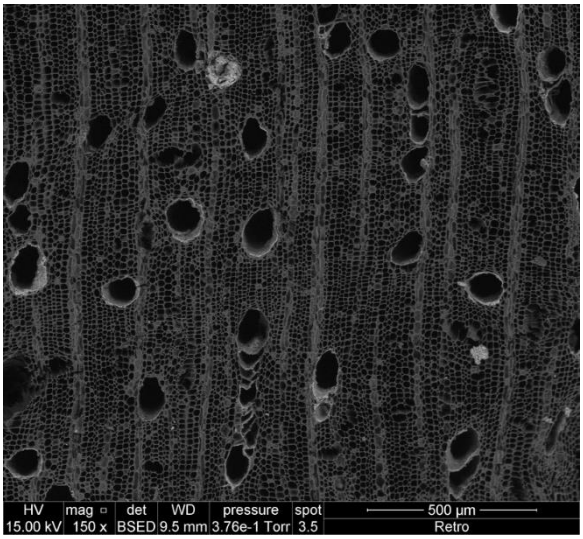

HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x BSED 9.5 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

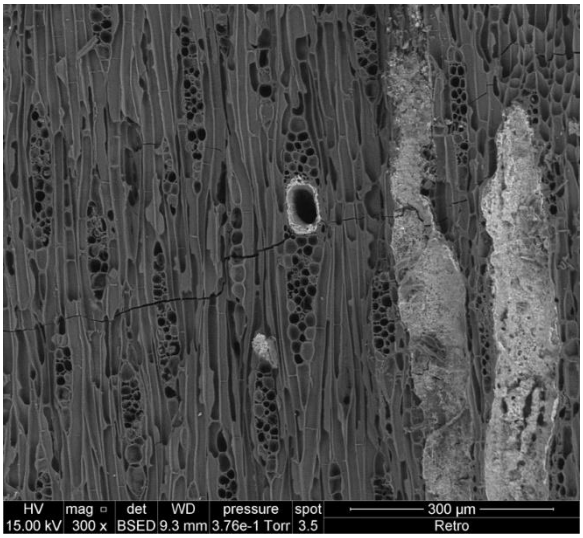
Planche III


HV mag det WD pressure spot 400 µm
15.00 kV 250 x BSED 9.3 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x LFD 11.3 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x BSED 10.0 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 150 x BSED 9.5 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 9.3 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

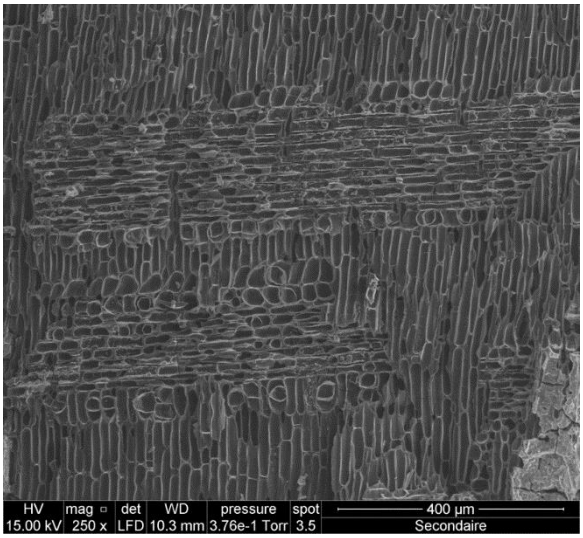
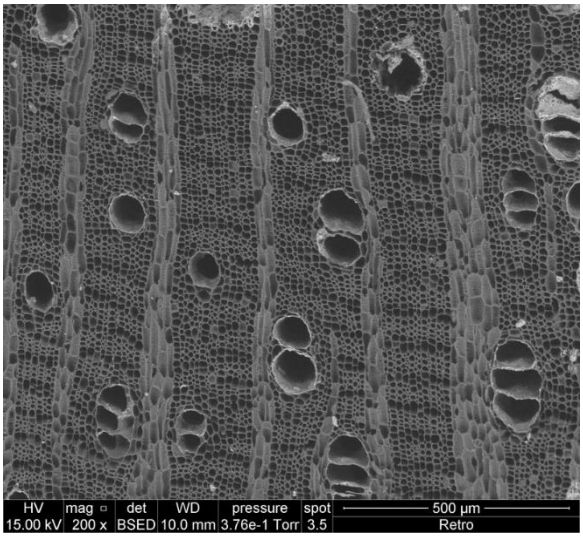
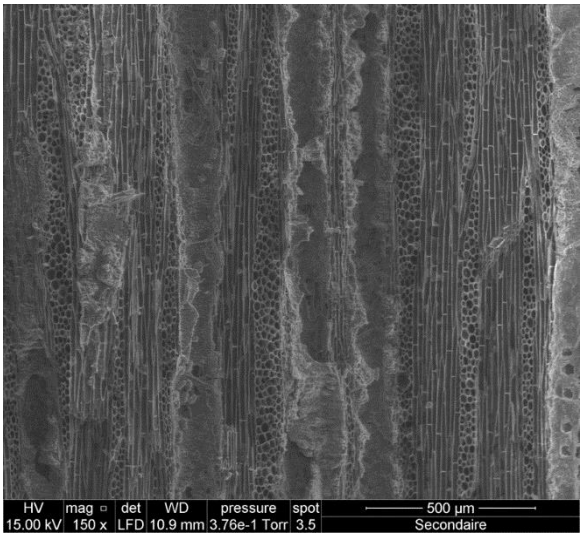
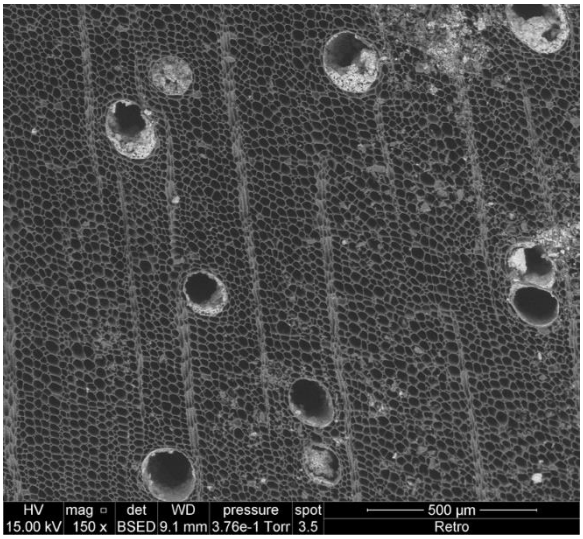
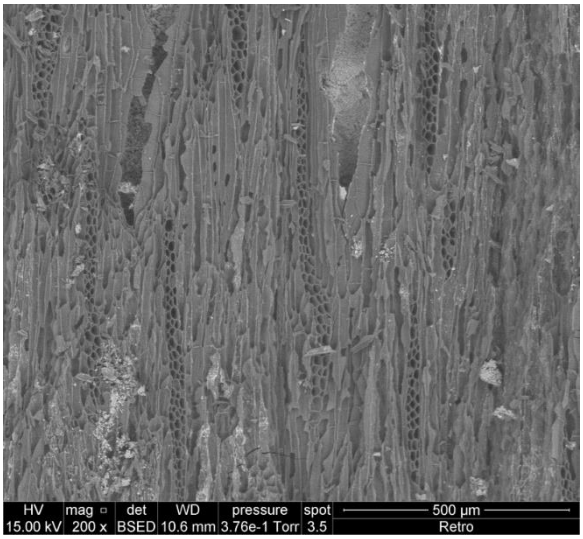

HV mag det WD pressure spot 400 µm
15.00 kV 250 x LFD 10.3 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire

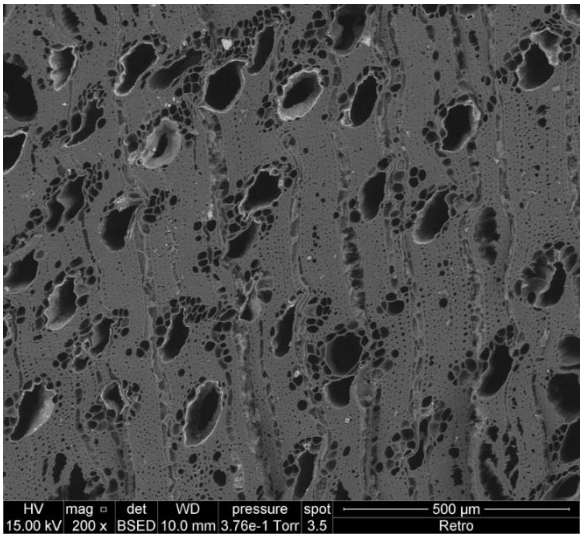
Planche IV


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 10.0 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 150 x LFD 10.9 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 150 x BSED 9.1 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 10.6 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 10.0 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

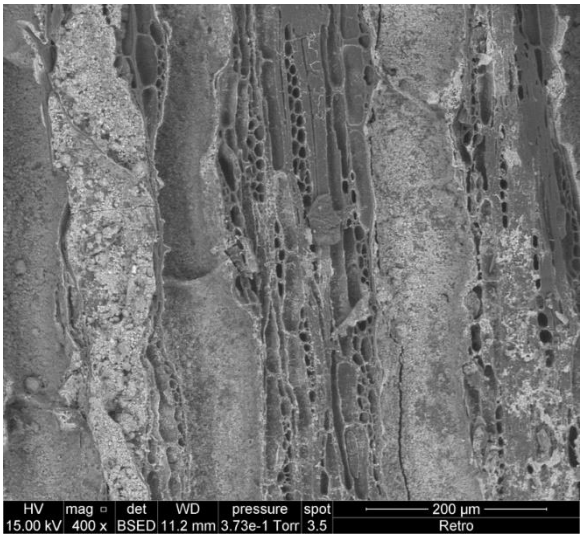
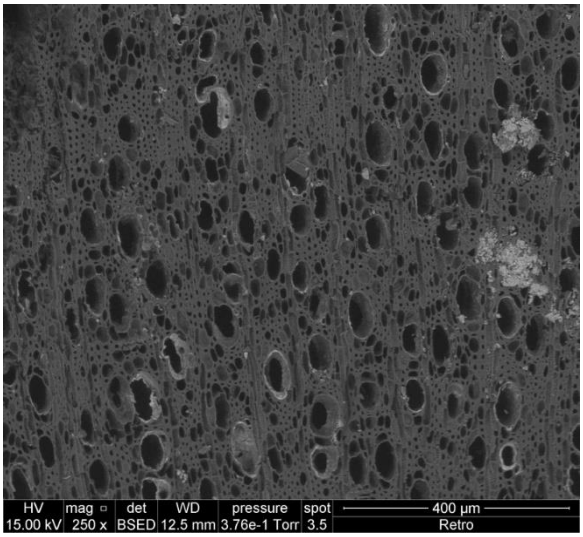
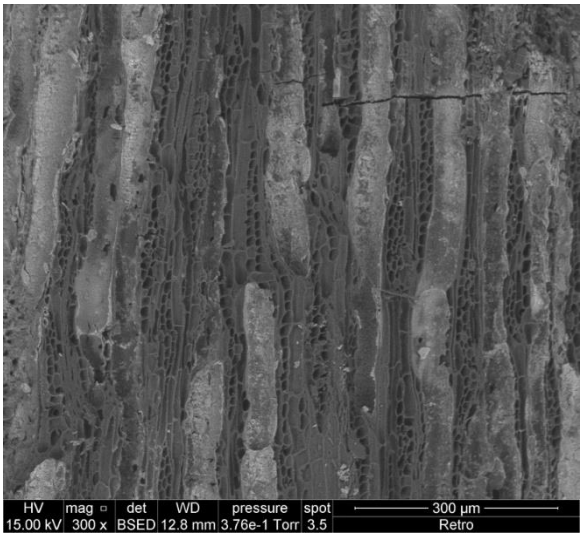
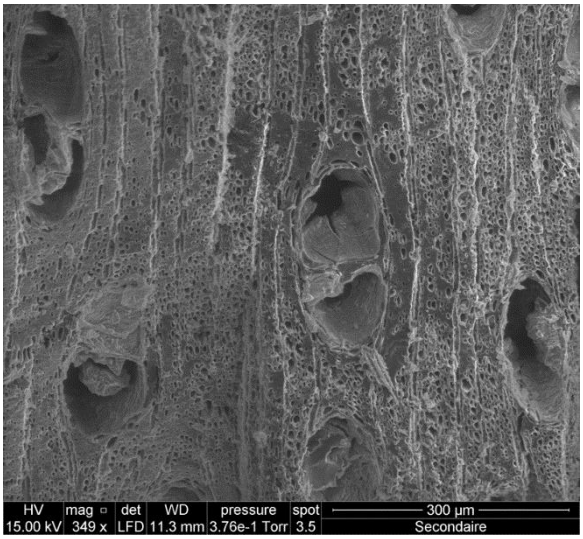
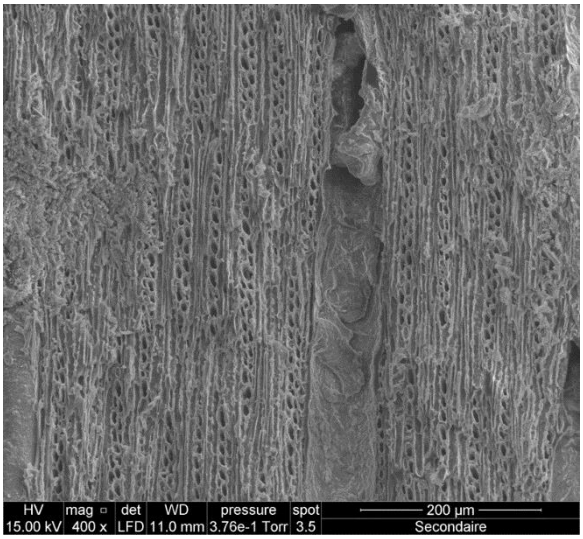

HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x BSED 11.2 mm 3.73e-1 Torr 3.5 Retro

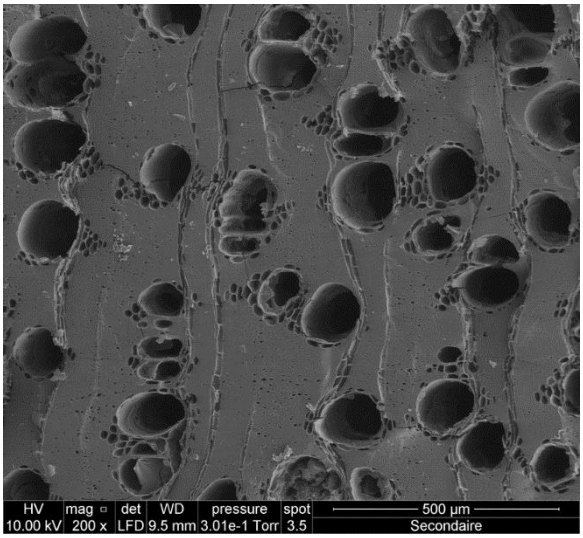
Planche V


HV mag det WD pressure spot 400 µm
15.00 kV 250 x BSED 12.5 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 12.8 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 349 x LFD 11.3 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x LFD 11.0 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 500 µm
10.00 kV 200 x LFD 9.5 mm 3.01e-1 Torr 3.5 Secondaire

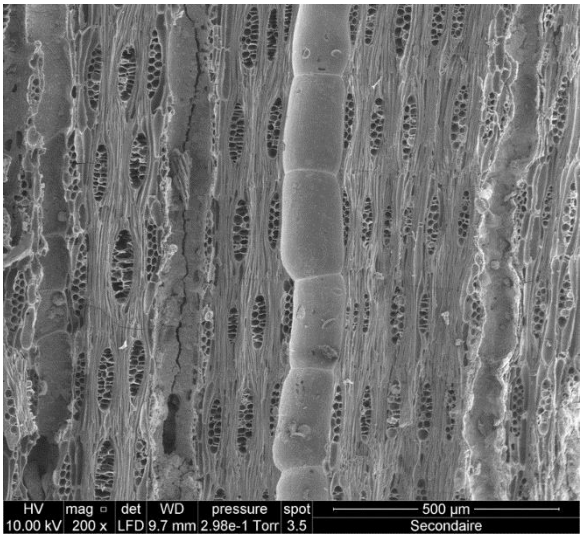
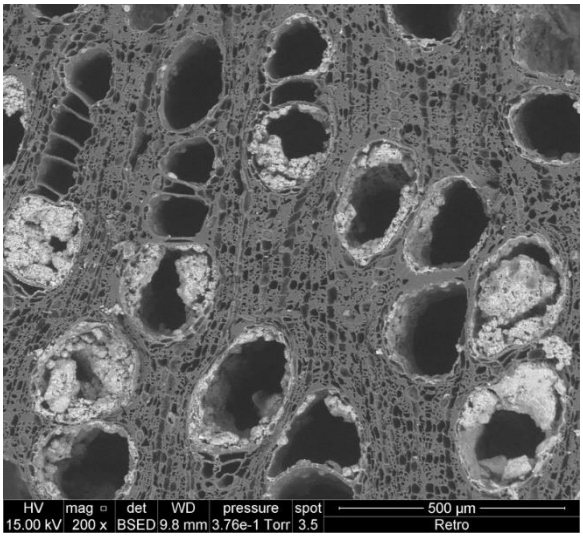
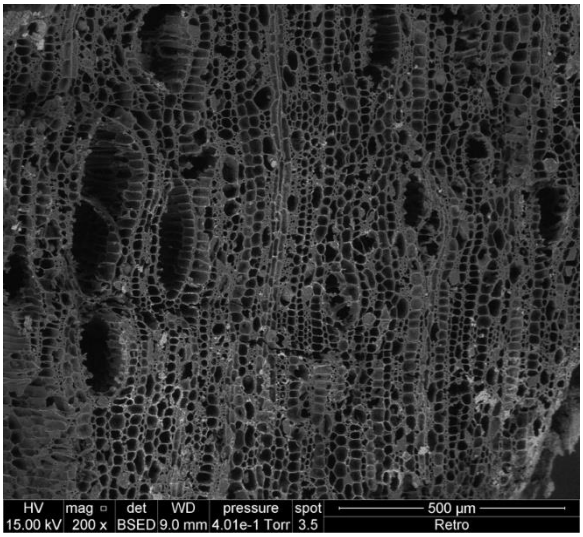
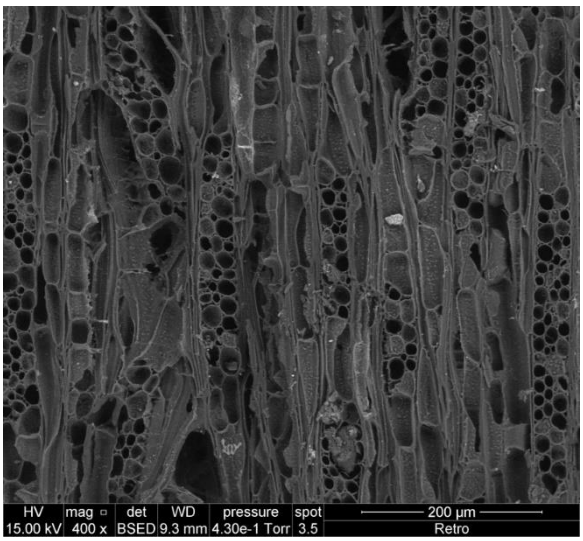
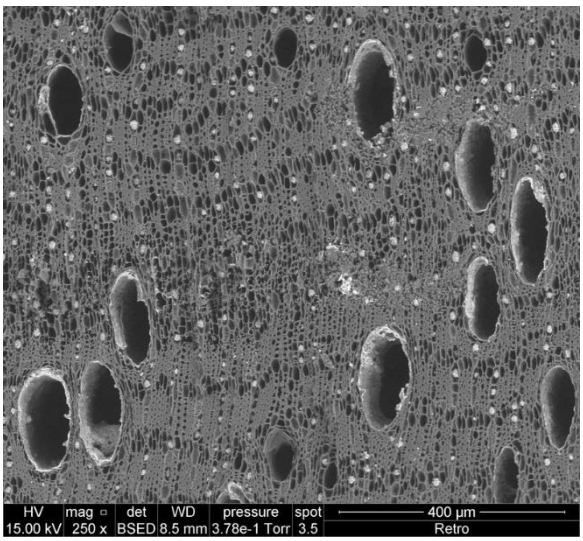

HV mag det WD pressure spot 500 µm
10.00 kV 200 x LFD 9.7 mm 2.98e-1 Torr 3.5 Secondaire

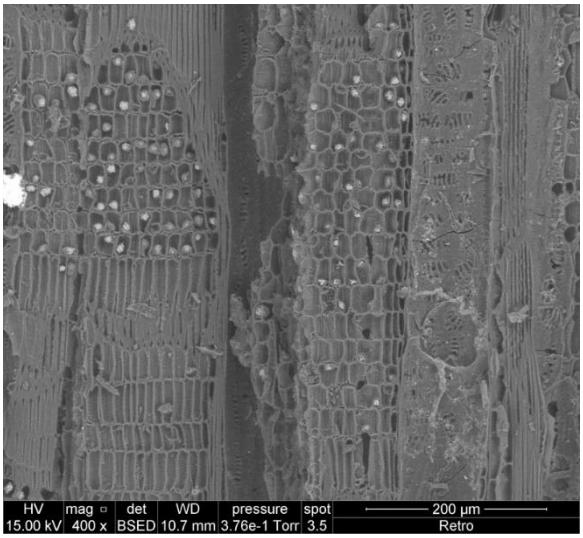
Planche VI


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 9.8 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 9.0 mm 4.01e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x BSED 9.3 mm 4.30e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 400 µm
15.00 kV 250 x BSED 8.5 mm 3.78e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x BSED 10.7 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

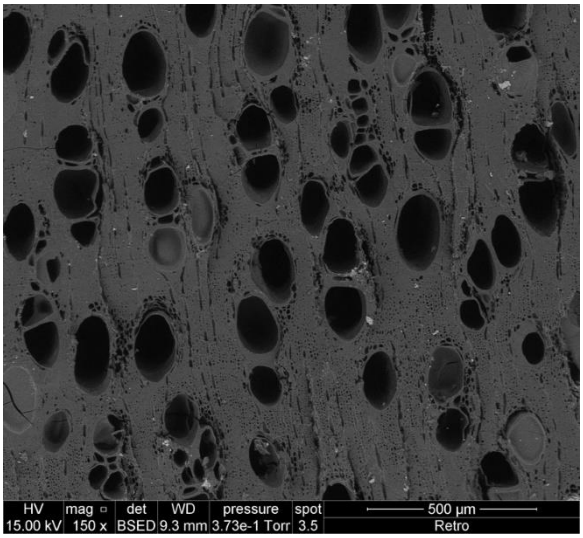
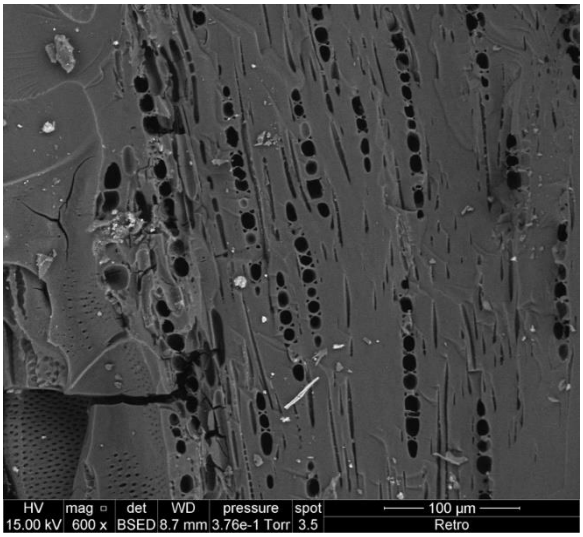
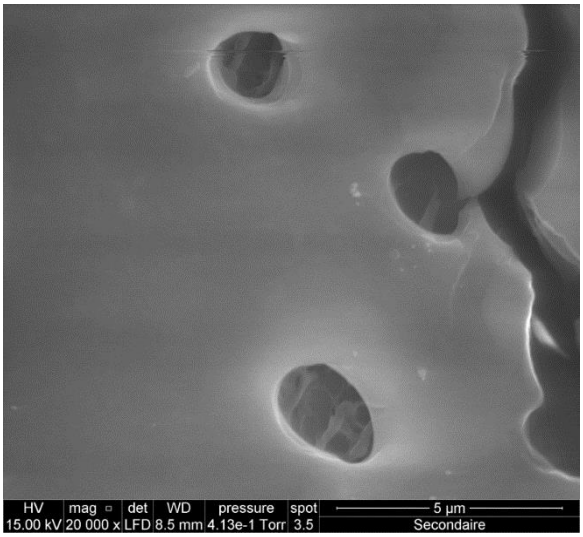
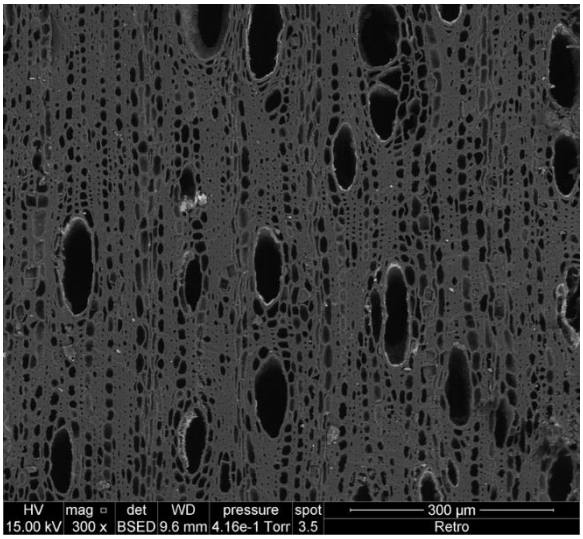
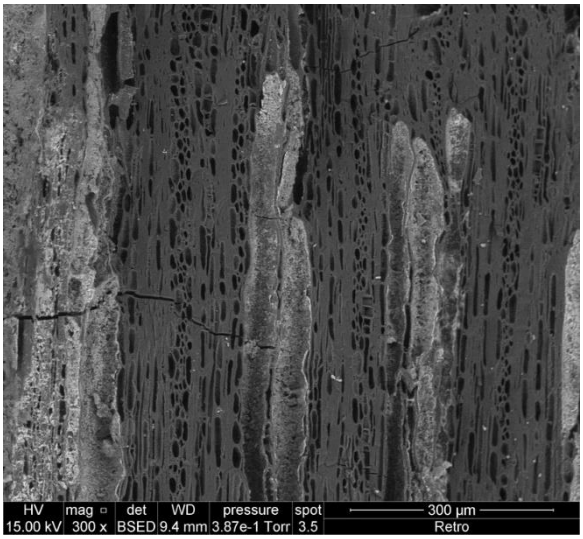

HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 150 x BSED 9.3 mm 3.73e-1 Torr 3.5 Retro

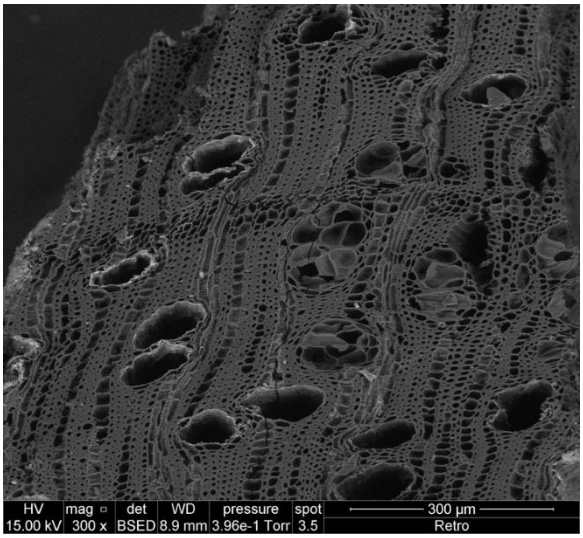
Planche VII


HV mag det WD pressure spot 100 µm
15.00 kV 600 x BSED 8.7 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 5 µm
15.00 kV 20 000 x LFD 8.5 mm 4.13e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 9.6 mm 4.16e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 9.4 mm 3.87e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 8.9 mm 3.96e-1 Torr 3.5 Retro

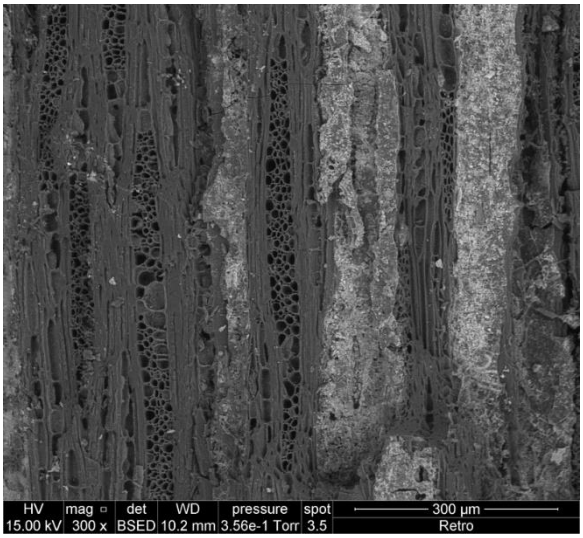
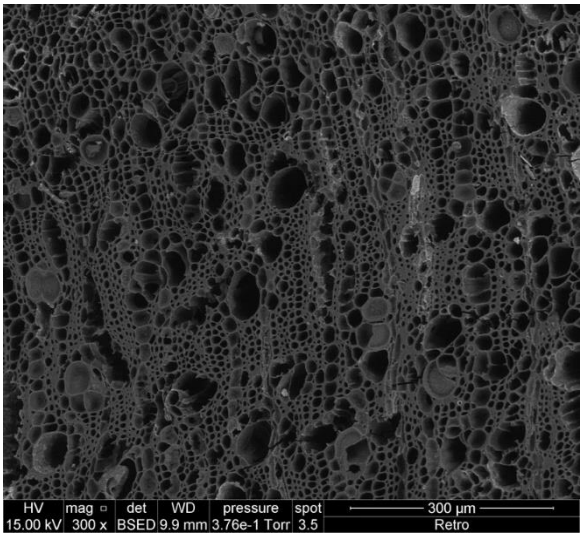
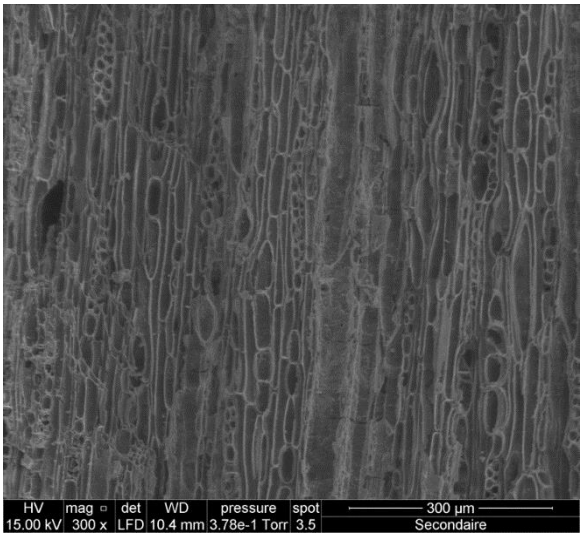
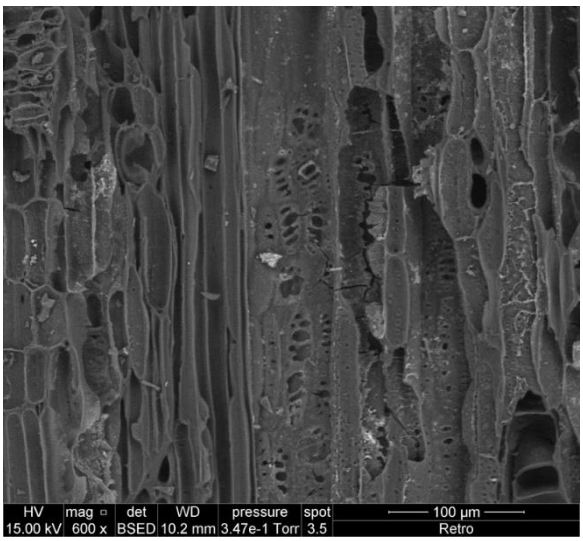
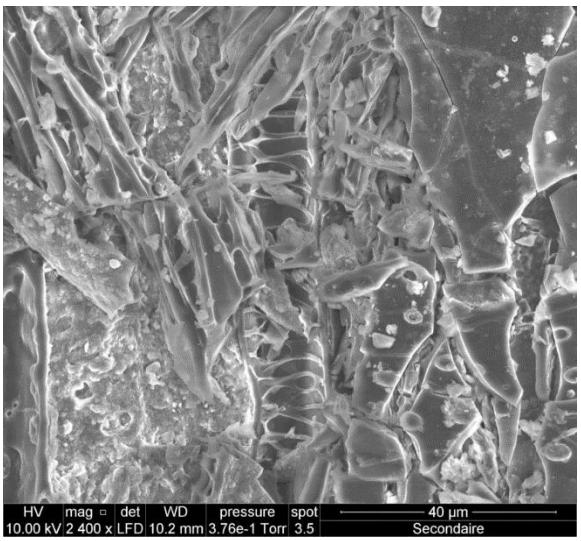

HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 10.2 mm 3.56e-1 Torr 3.5 Retro

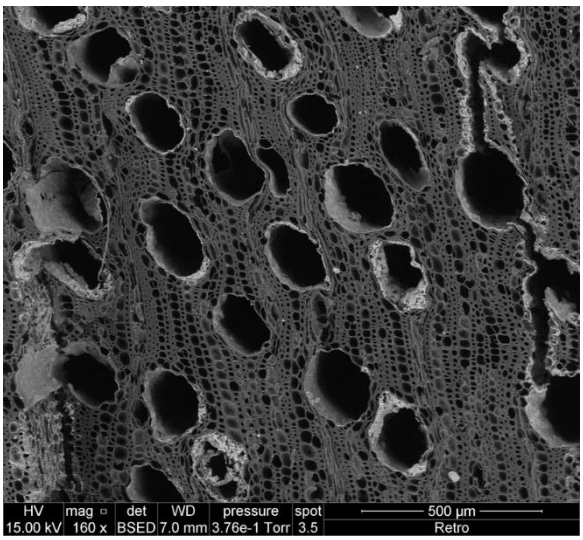
Planche VIII











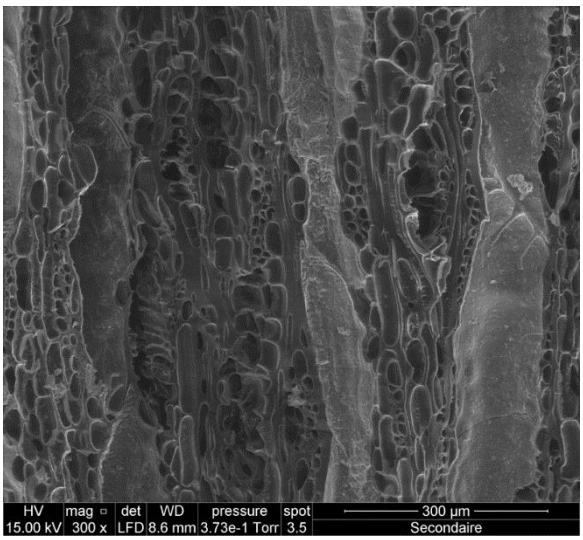
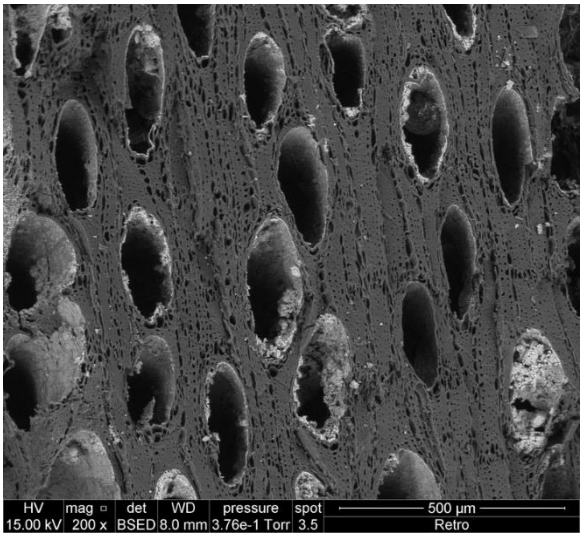
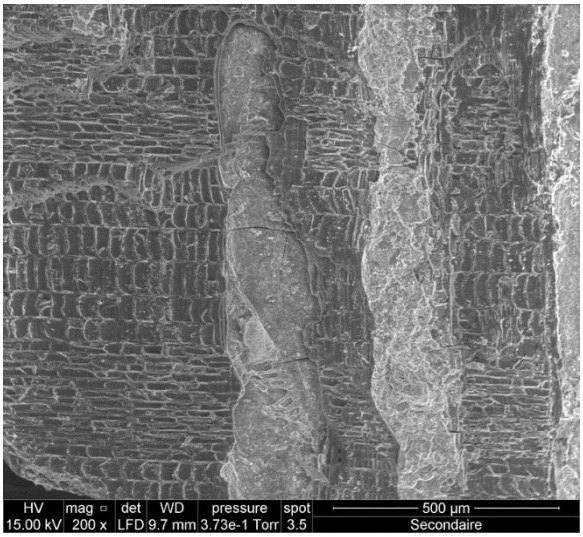
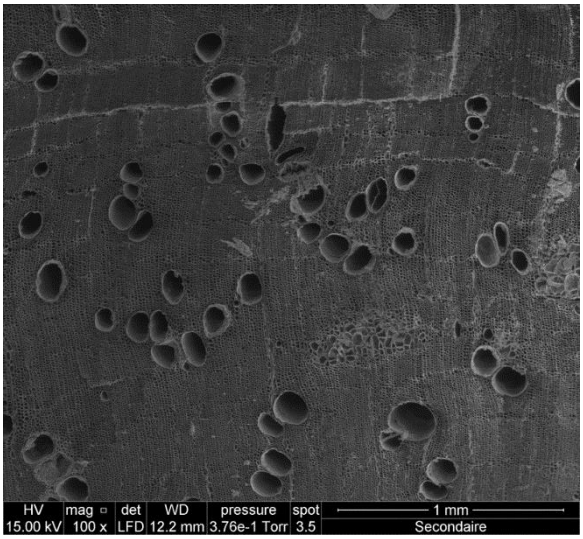
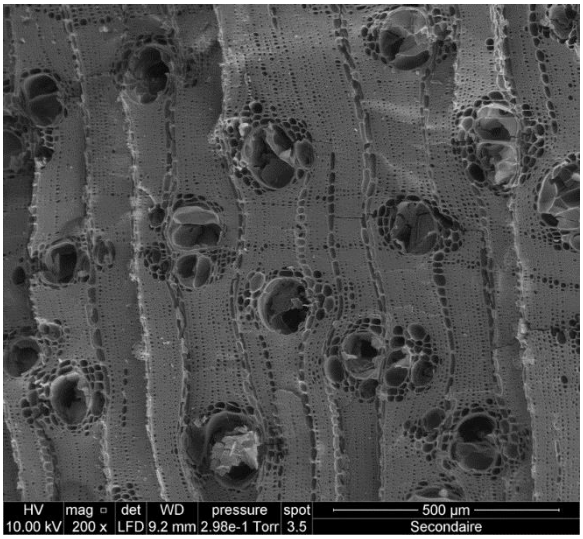


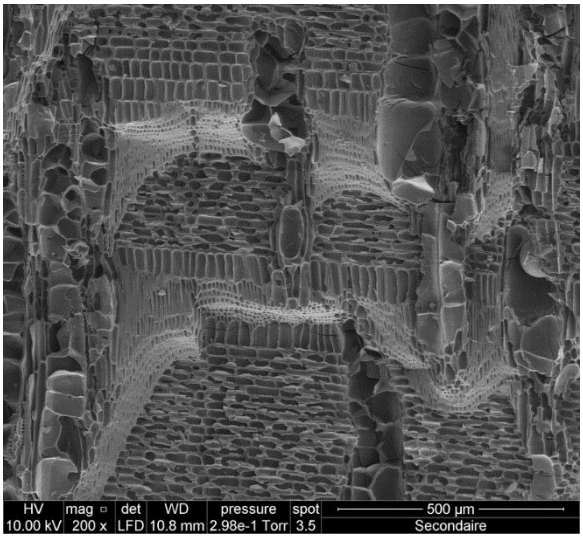
Planche IX


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 8.0 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x LFD 9.7 mm 3.73e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 1 mm
15.00 kV 100 x LFD 12.2 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 500 µm
10.00 kV 200 x LFD 9.2 mm 2.98e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 500 µm
10.00 kV 200 x LFD 10.8 mm 2.98e-1 Torr 3.5 Secondaire

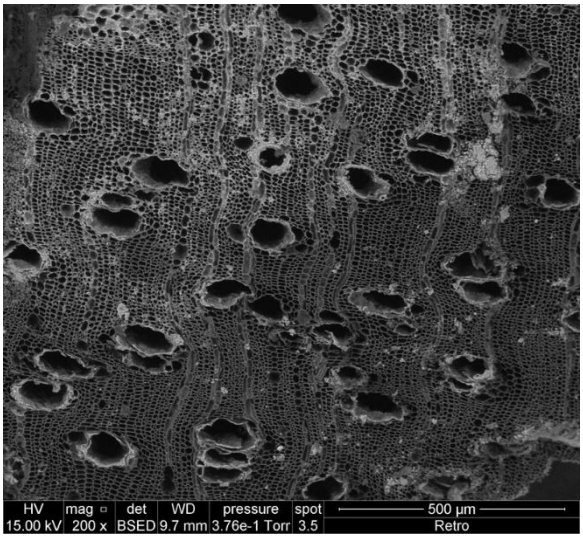
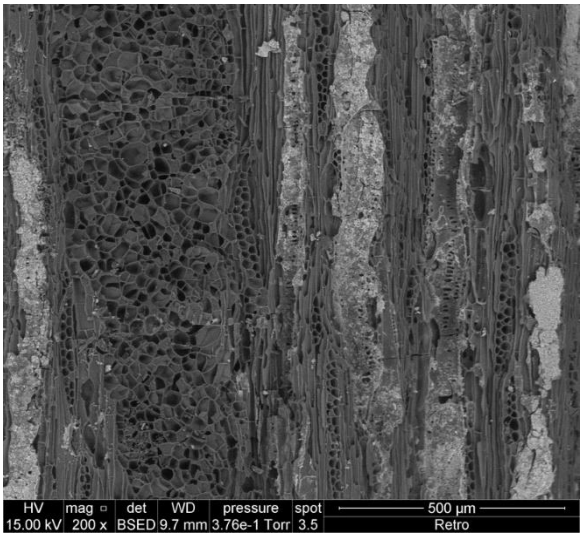
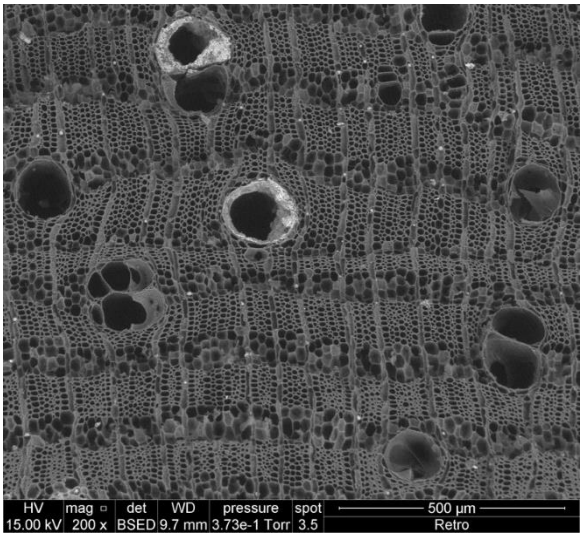
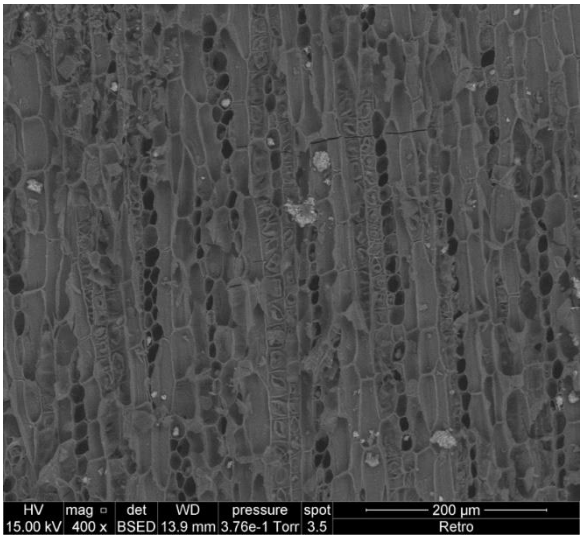
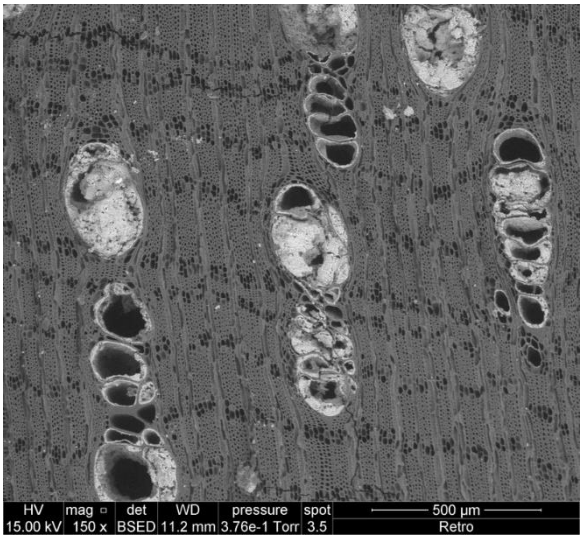

HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 9.7 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

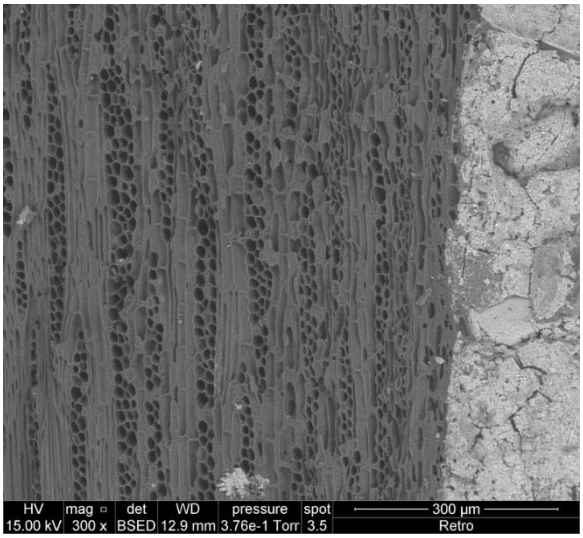
Planche X


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 9.7 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 9.7 mm 3.73e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x BSED 13.9 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 150 x BSED 11.2 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 12.9 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

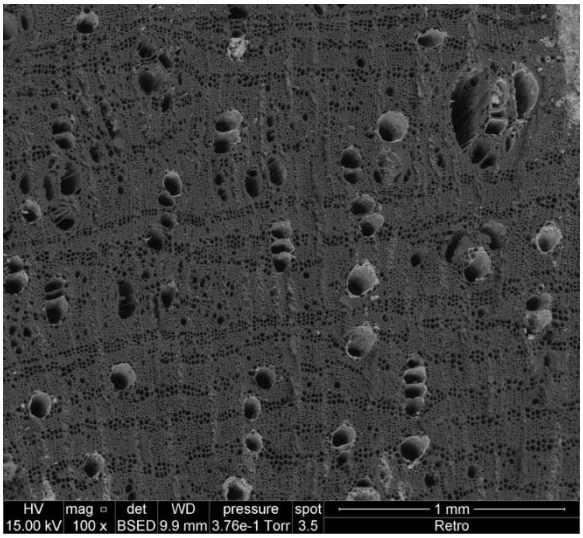
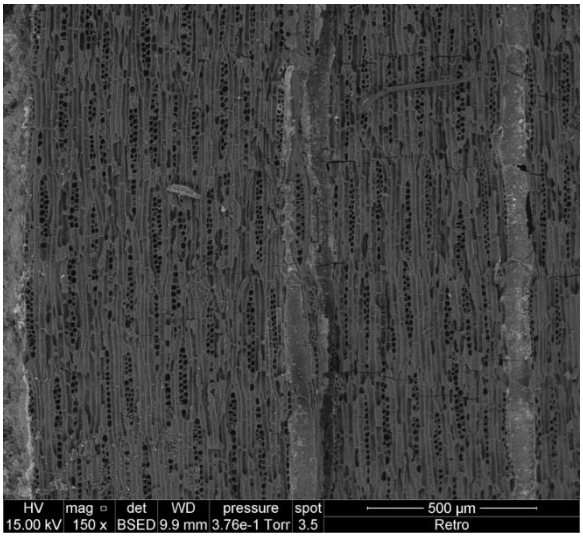
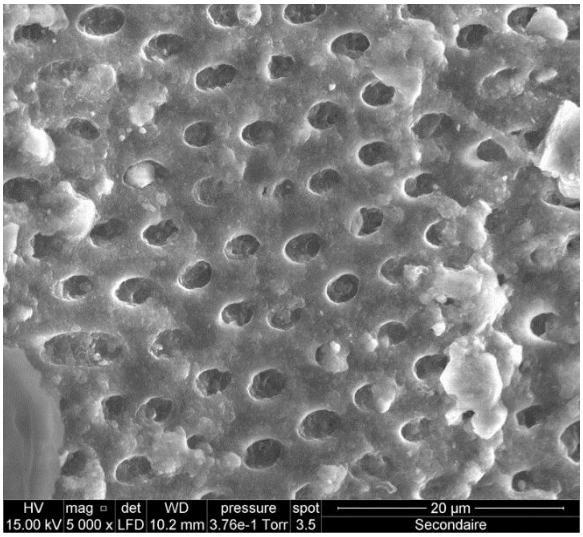
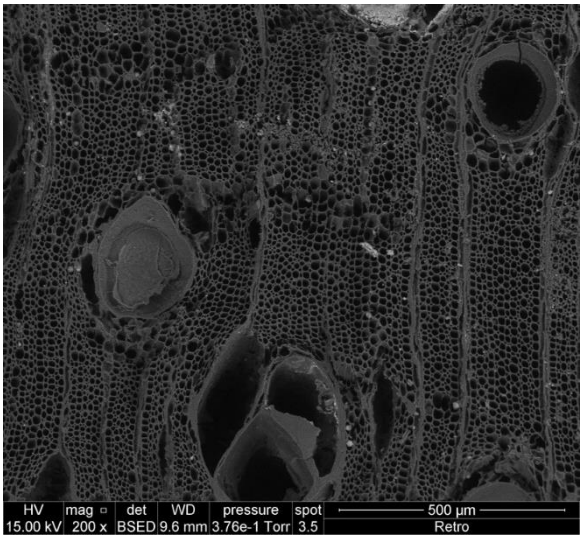
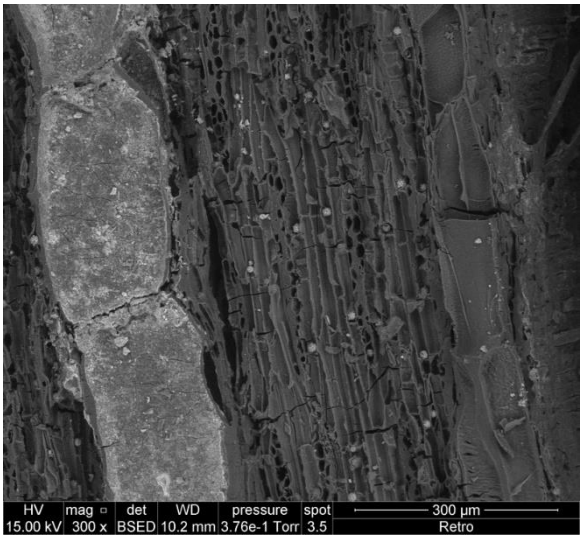

HV mag det WD pressure spot 1 mm
15.00 kV 100 x BSED 9.9 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

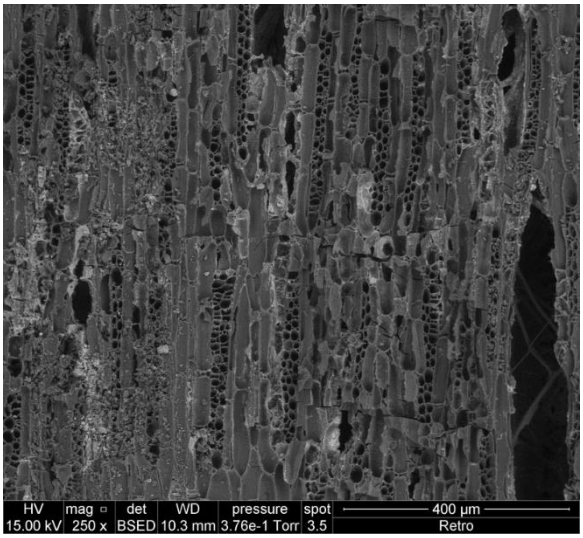
Planche XI


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 150 x BSED 9.9 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 20 µm
15.00 kV 5 000 x LFD 10.2 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 9.6 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 10.2 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 400 µm
15.00 kV 250 x BSED 10.3 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

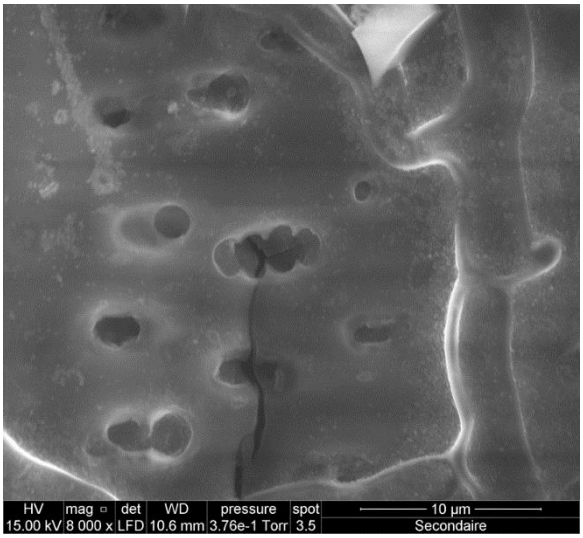
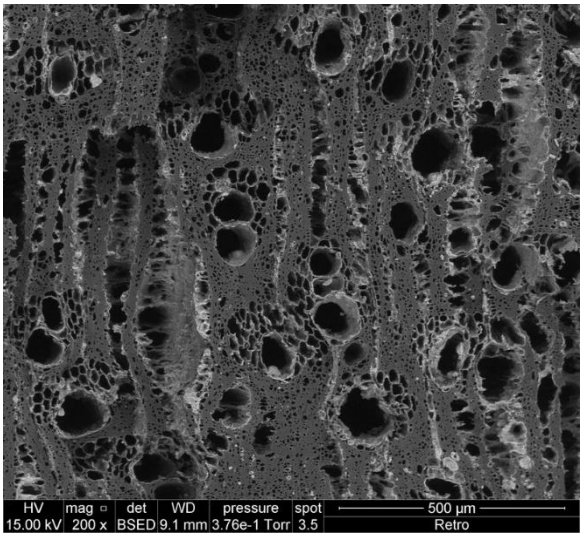
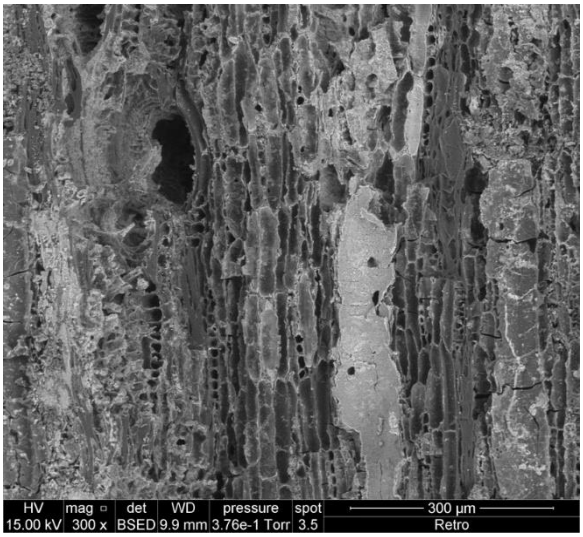
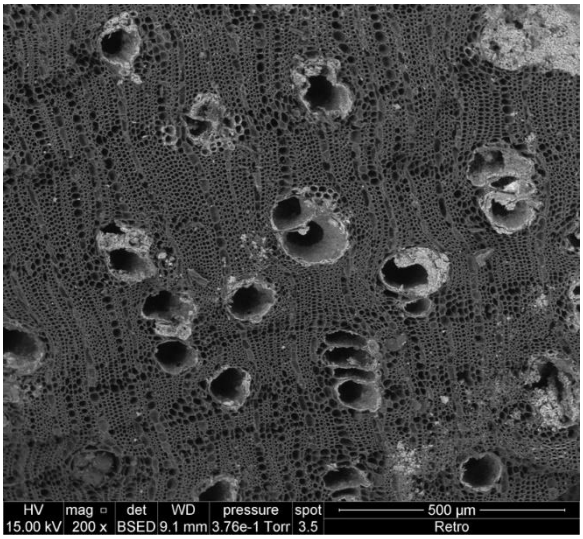
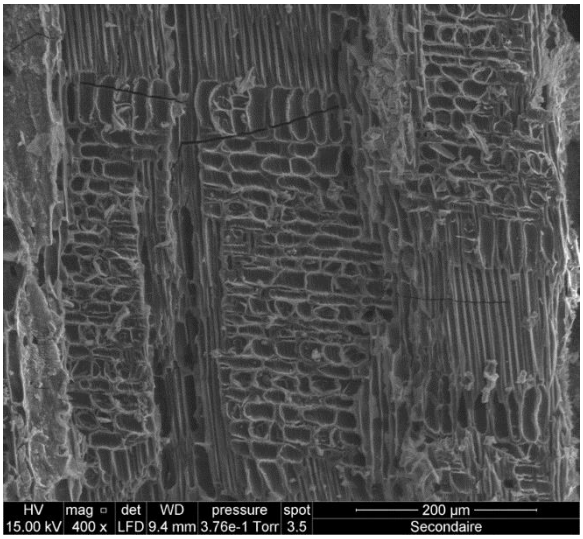

HV mag det WD pressure spot 10 µm
15.00 kV 8 000 x LFD 10.6 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire

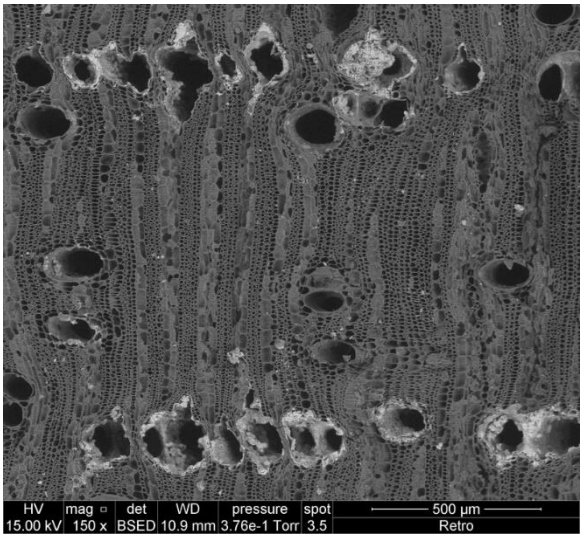
Planche XII


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 9.1 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 9.9 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 9.1 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x LFD 9.4 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 150 x BSED 10.9 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

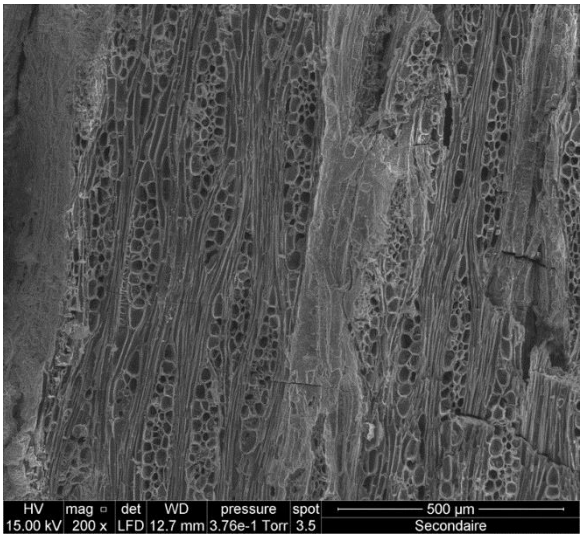
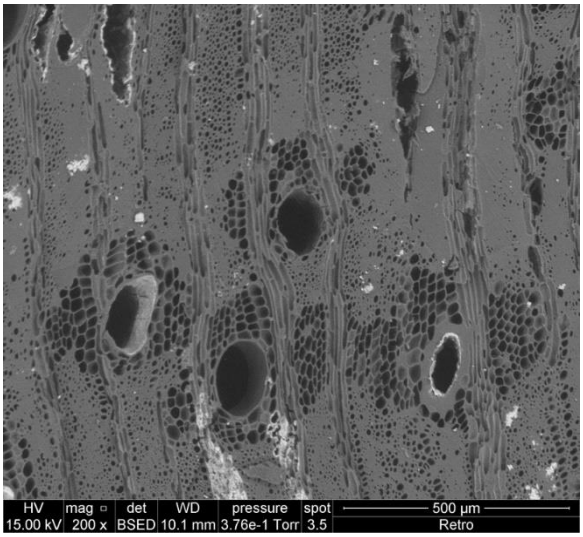
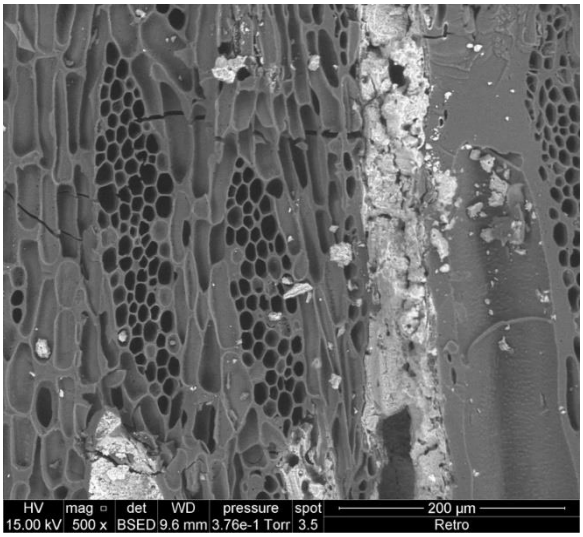
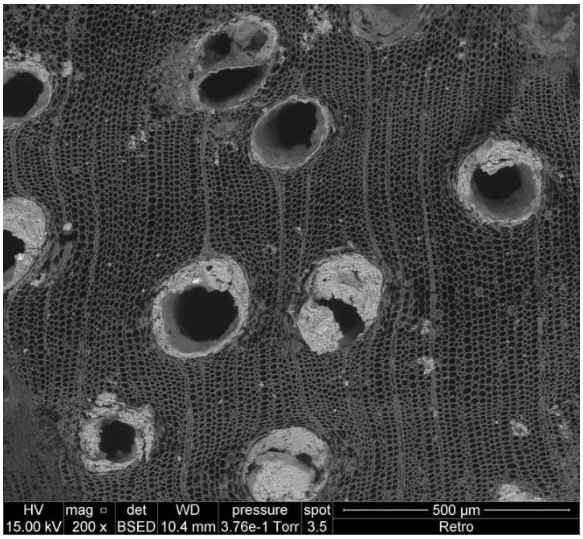
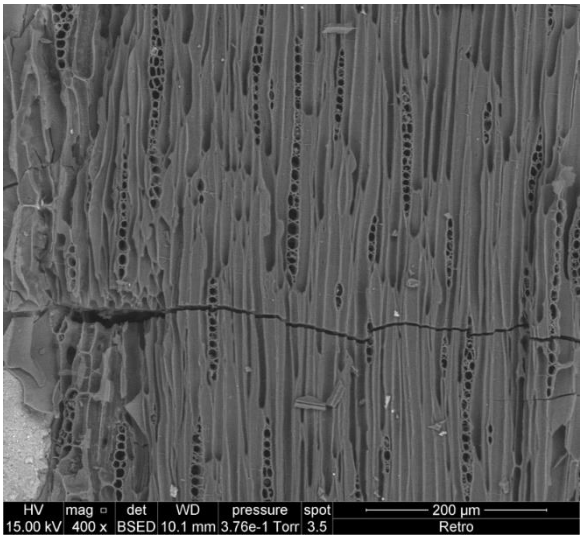

HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x LFD 12.7 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire

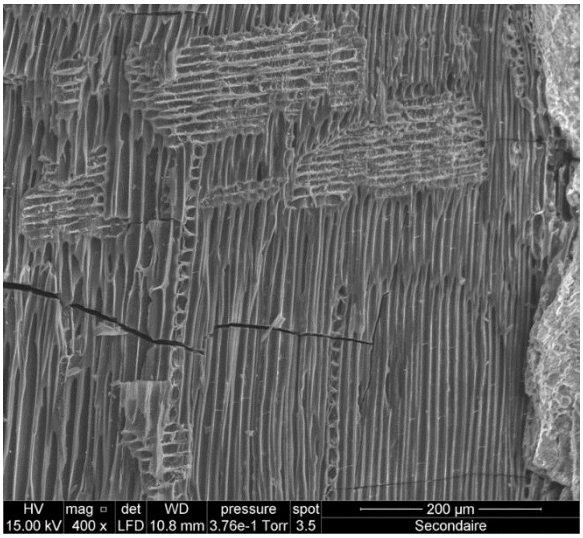
Planche XIII











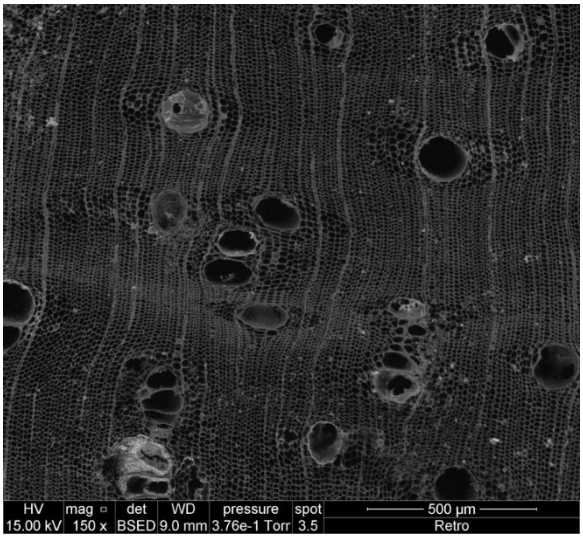
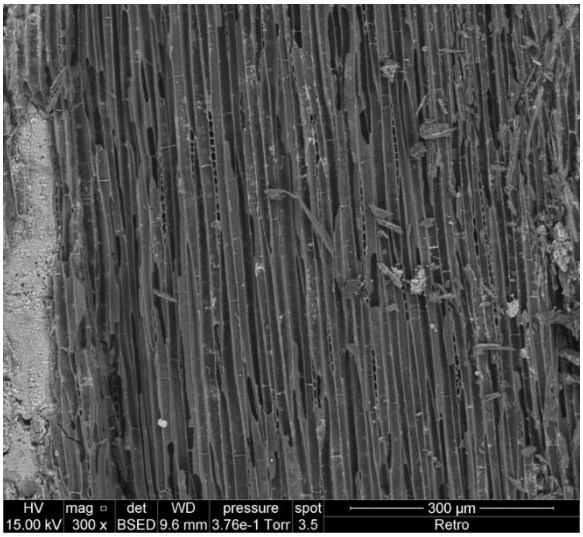
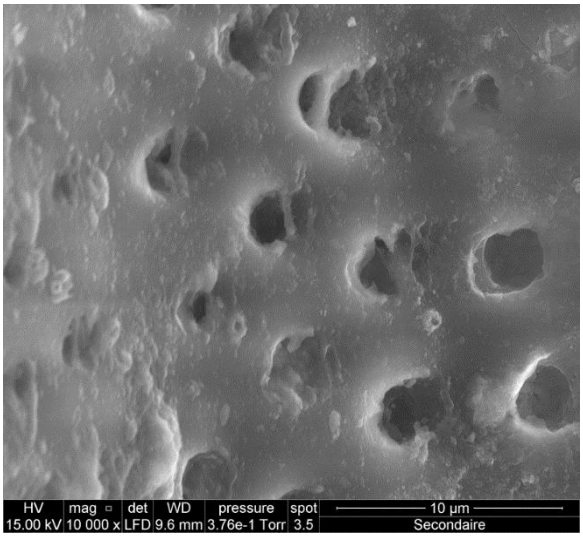
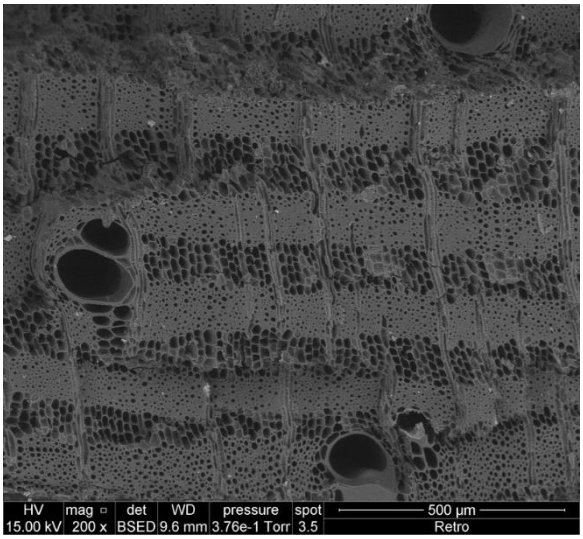
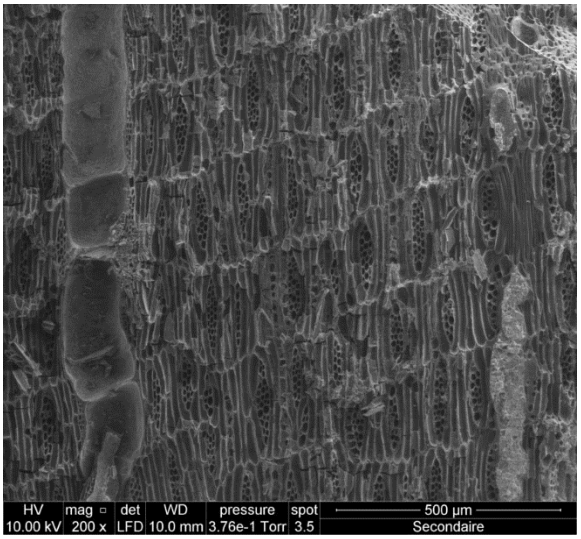


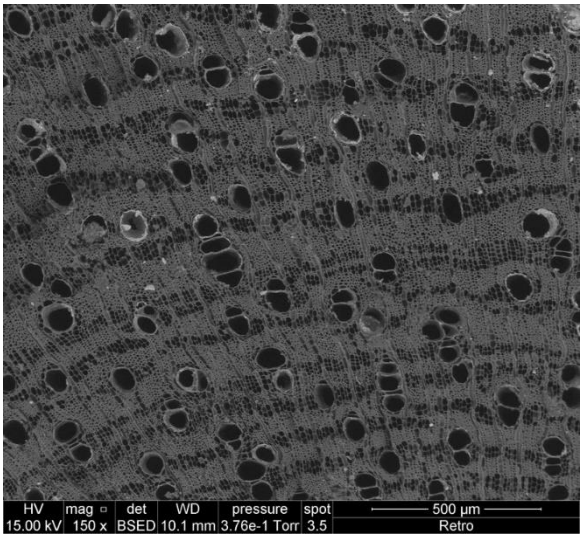
Planche XIV


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 9.6 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 10 µm
15.00 kV 10 000 x LFD 9.6 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 9.6 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 500 µm
10.00 kV 200 x LFD 10.0 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 150 x BSED 10.1 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

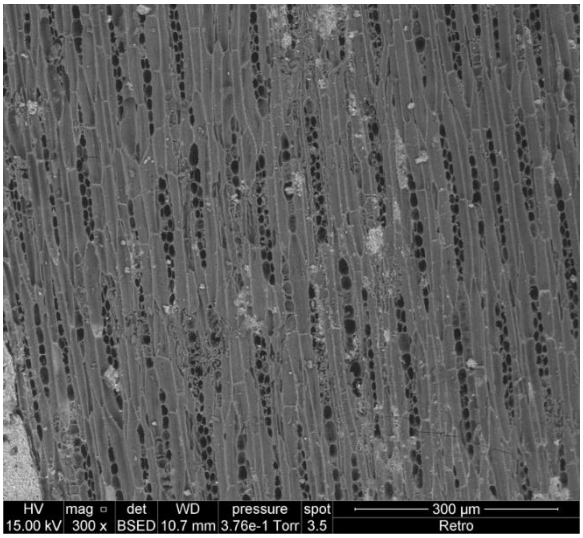
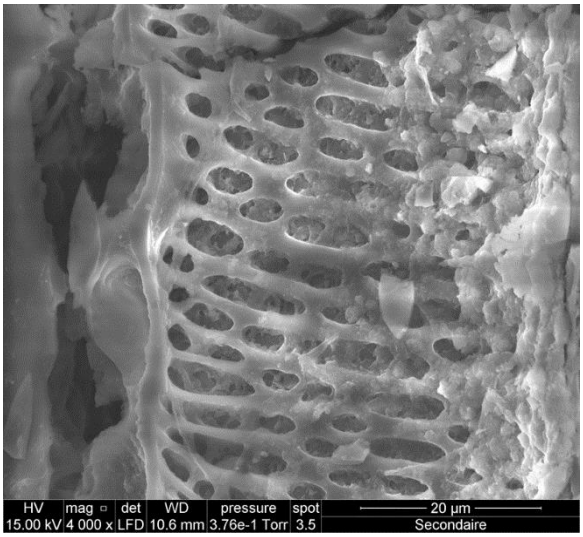
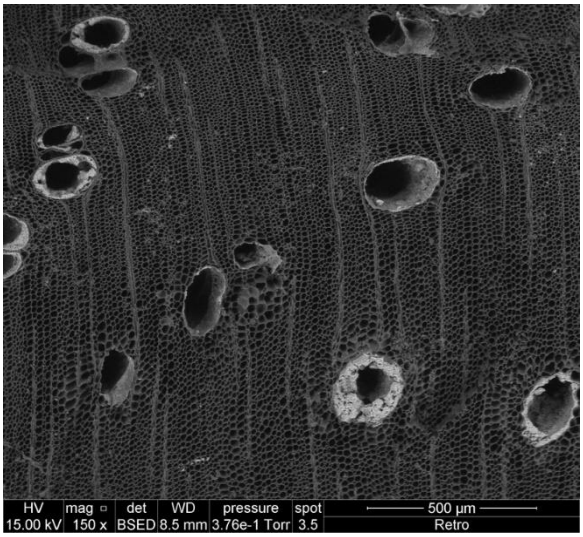
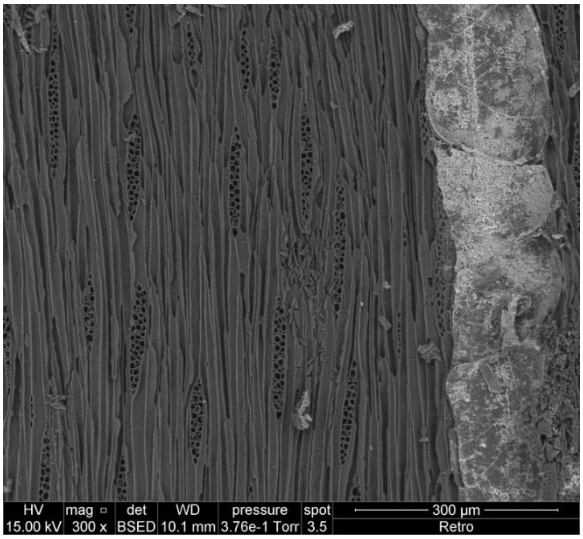
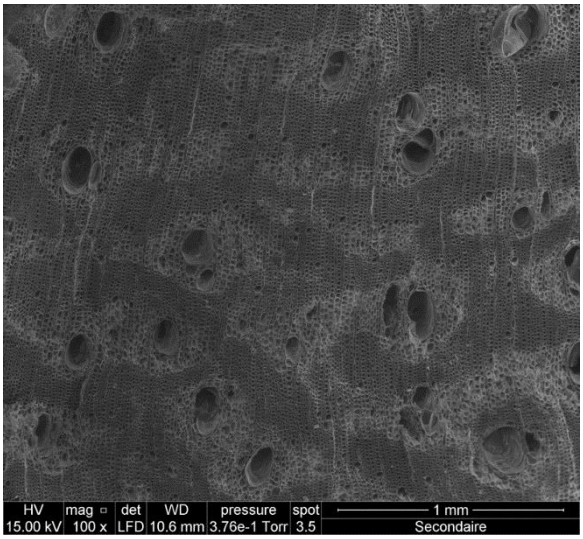

HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 10.7 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

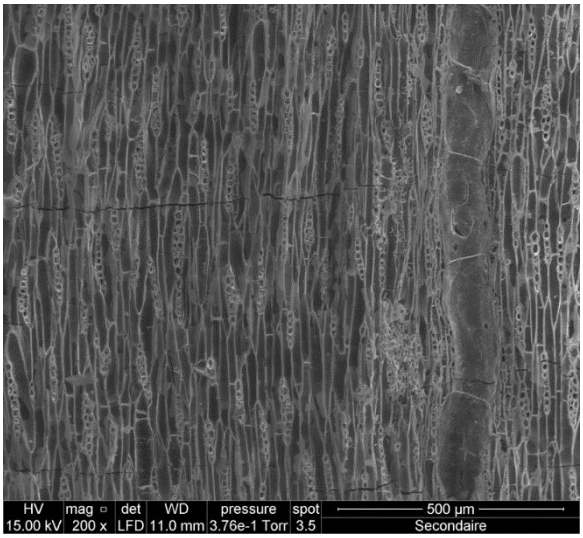
Planche XV


HV mag det WD pressure spot 20 µm
15.00 kV 4 000 x LFD 10.6 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 150 x BSED 8.5 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 10.1 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 1 mm
15.00 kV 100 x LFD 10.6 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x LFD 11.0 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire

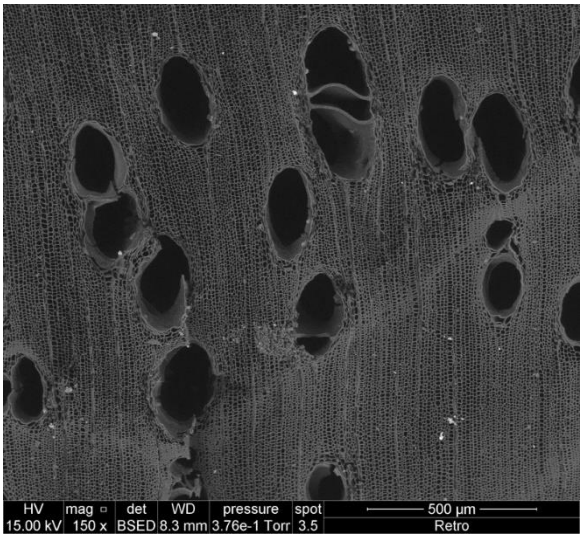
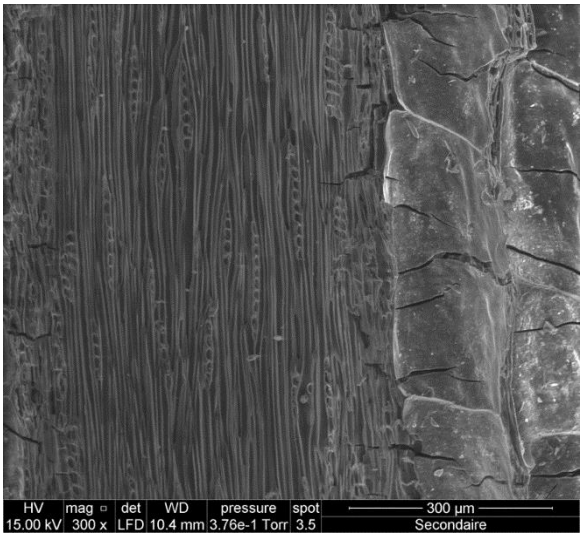
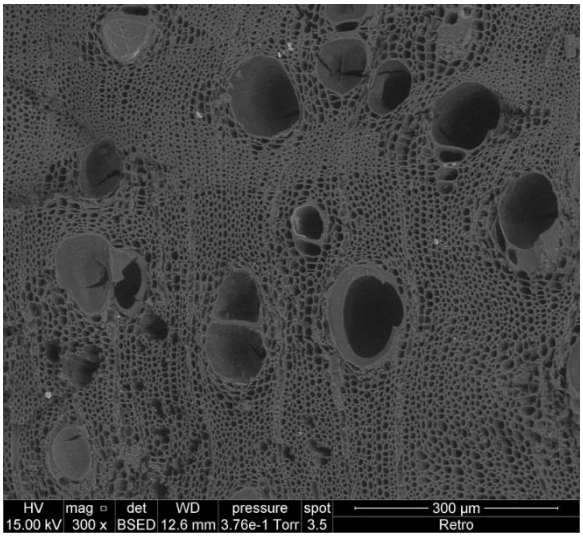
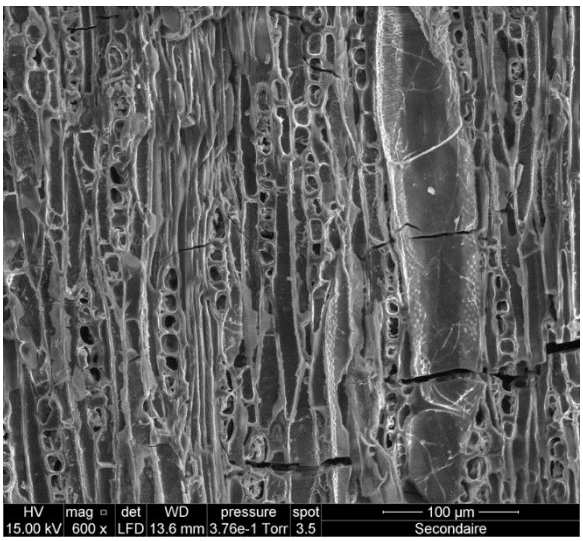
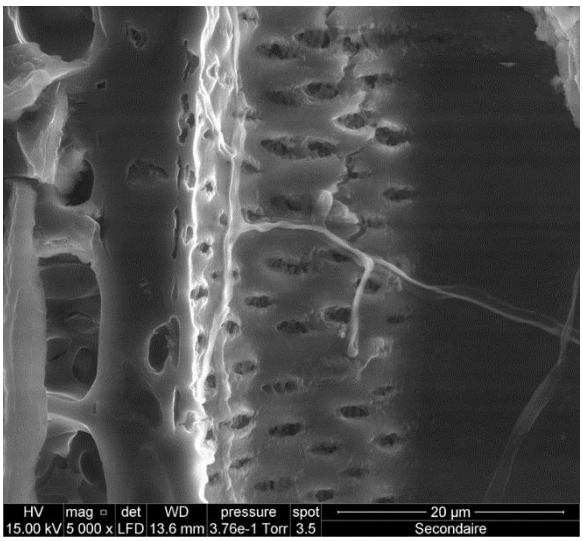

HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 150 x BSED 8.3 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

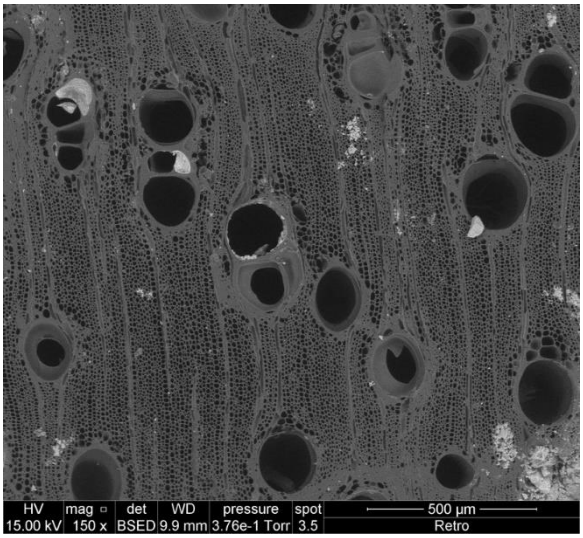
Planche XVI


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x LFD 10.4 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 12.6 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 100 µm
15.00 kV 600 x LFD 13.6 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 20 µm
15.00 kV 5 000 x LFD 13.6 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 150 x BSED 9.9 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

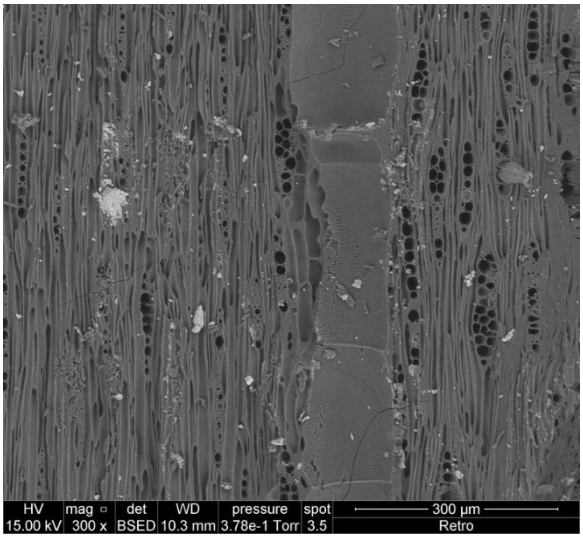
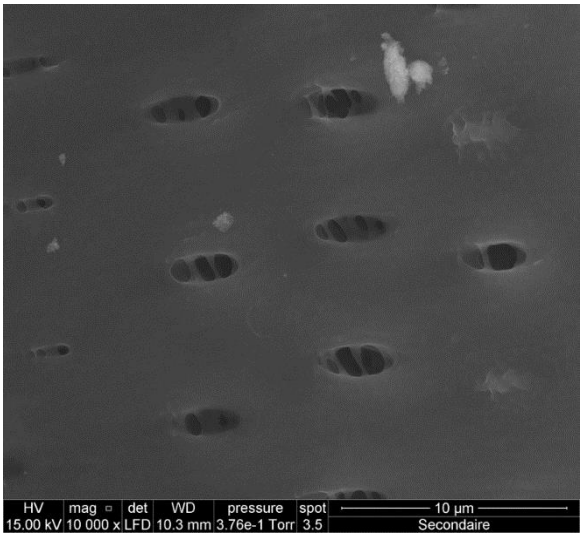
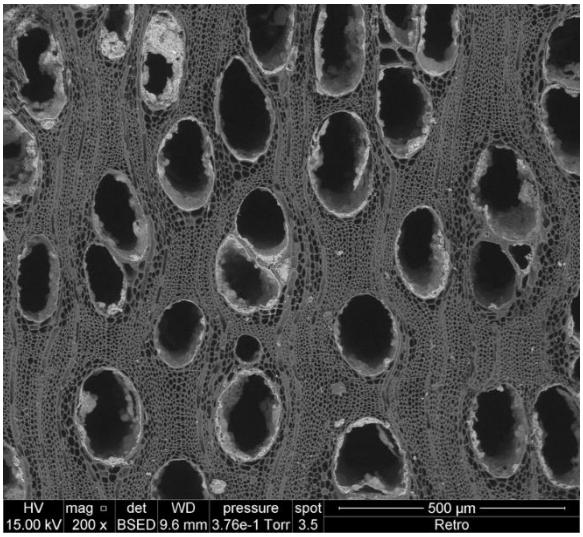
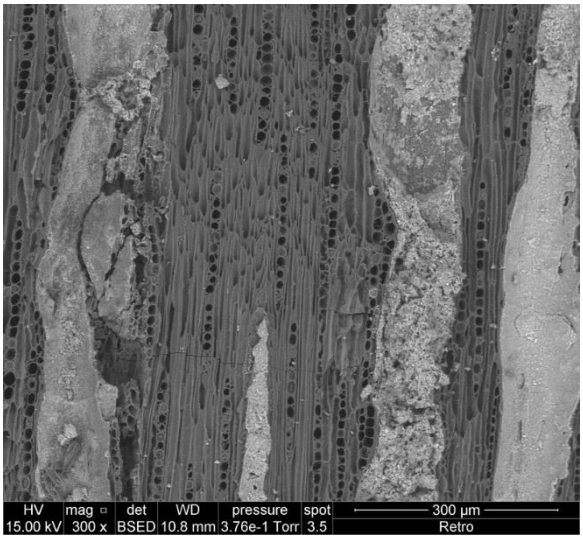
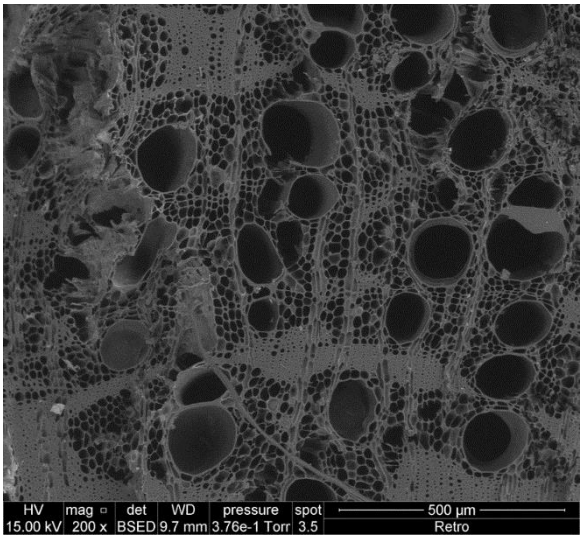

HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 10.3 mm 3.78e-1 Torr 3.5 Retro

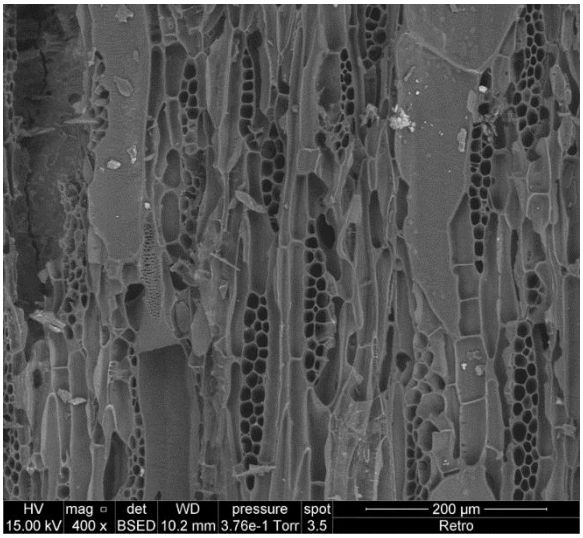
Planche XVII











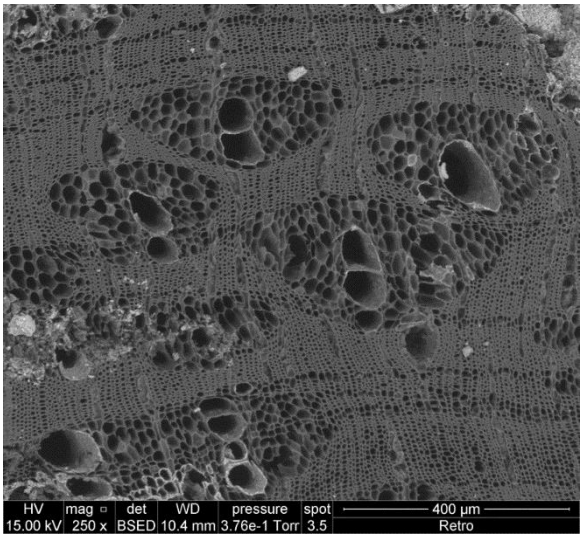
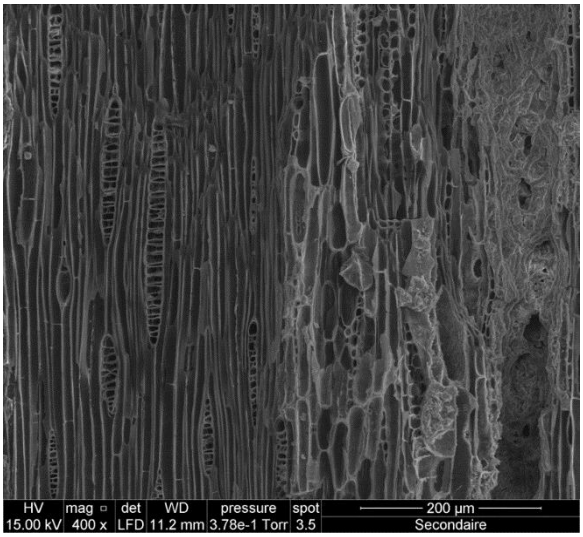
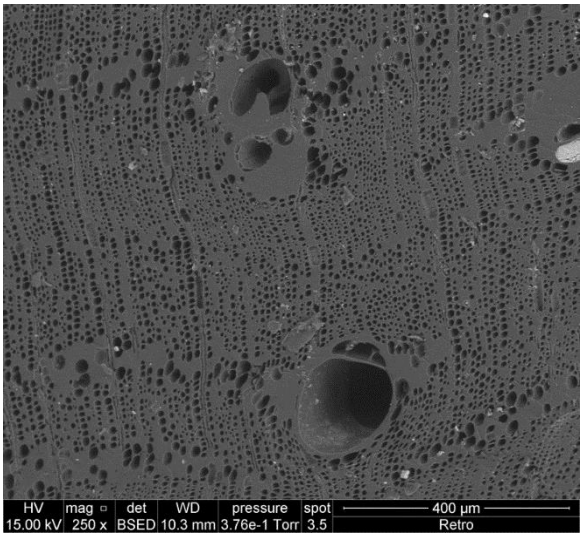
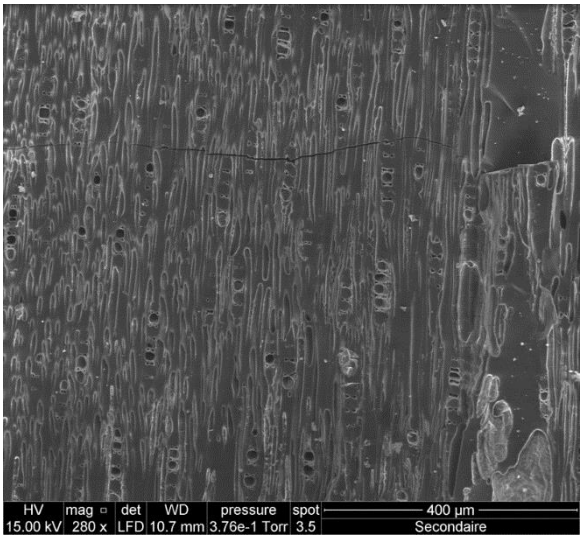
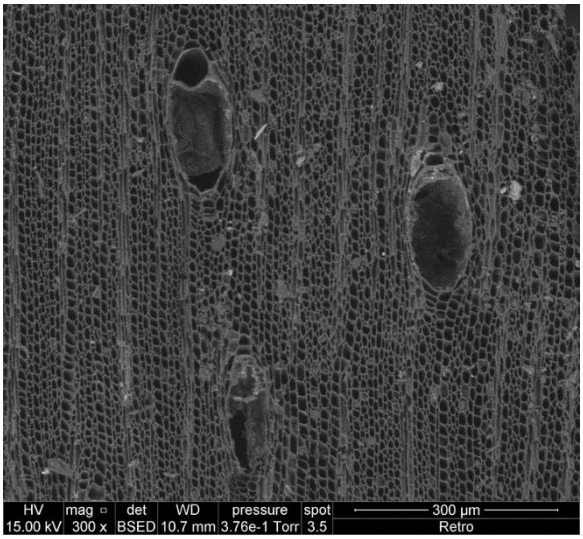


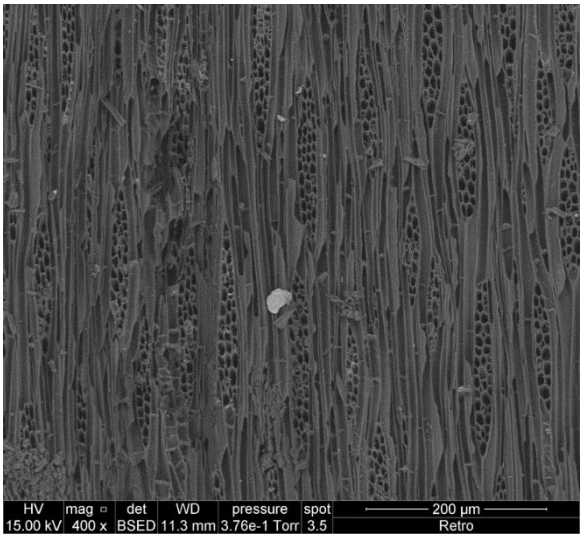
Planche XVIII











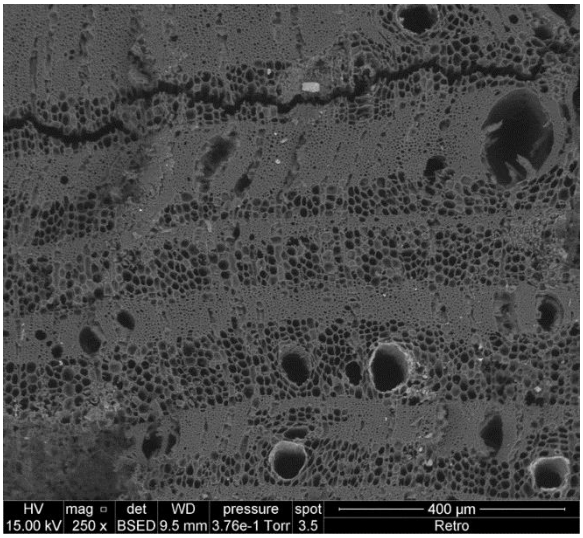
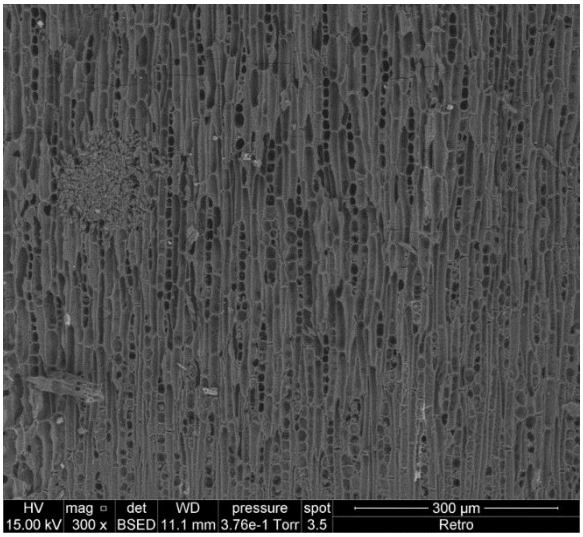
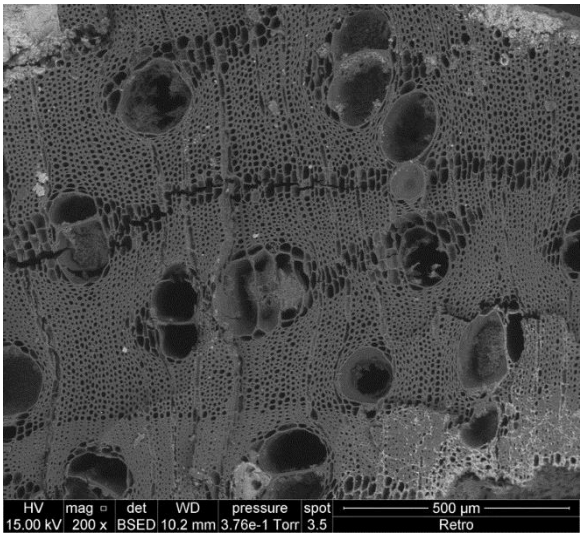
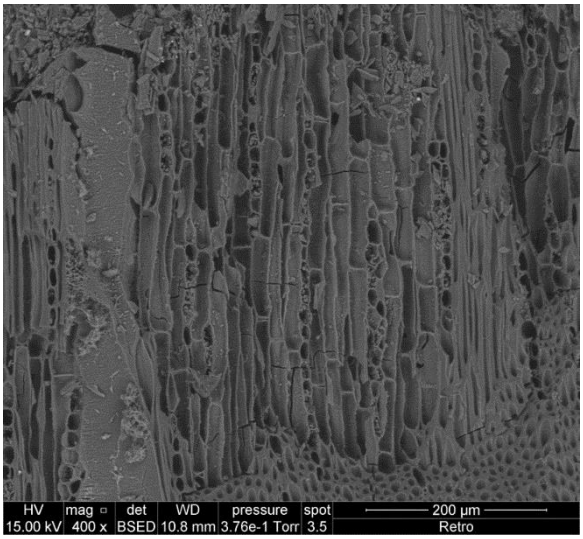
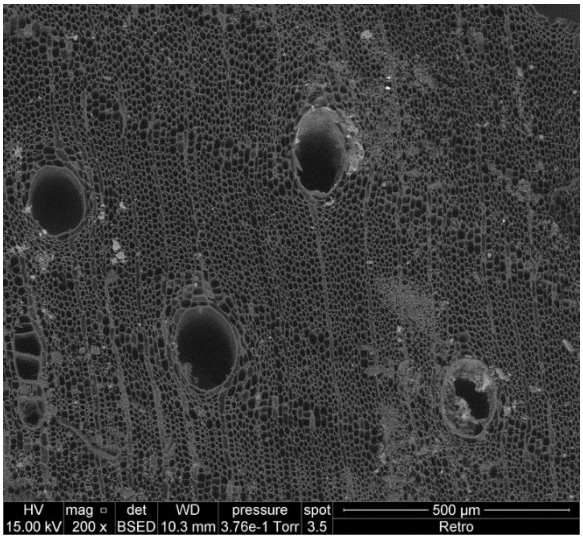


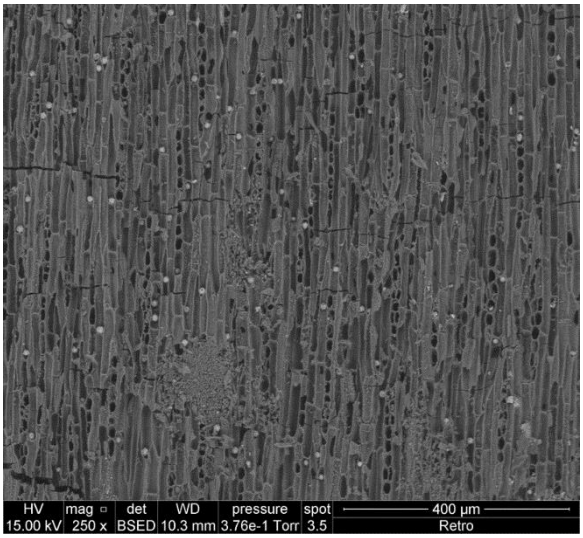
Planche XIX


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 11.1 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 10.2 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x BSED 10.8 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 10.3 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 400 µm
15.00 kV 250 x BSED 10.3 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

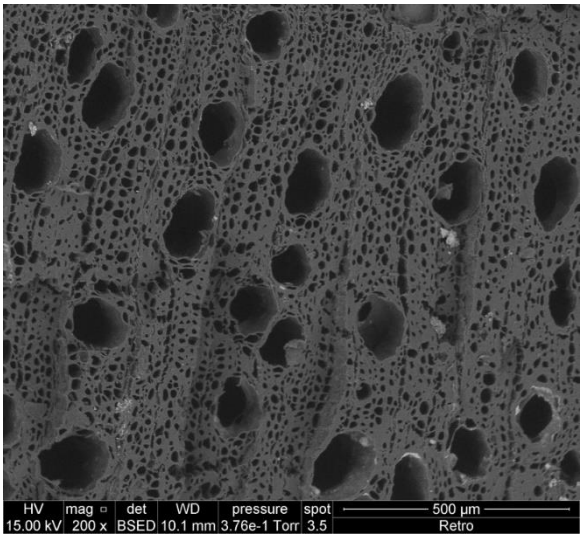
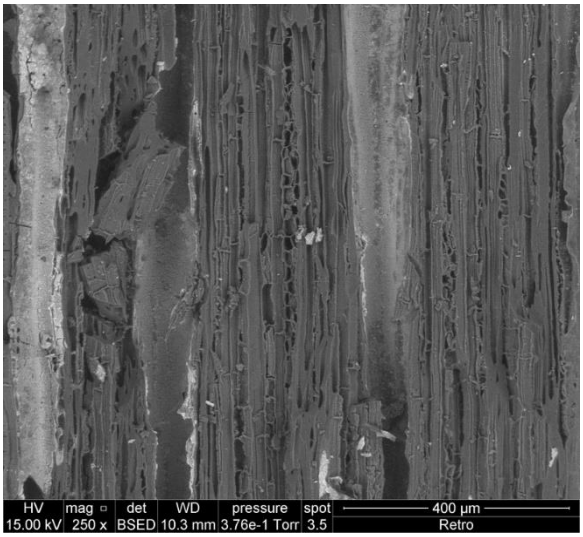
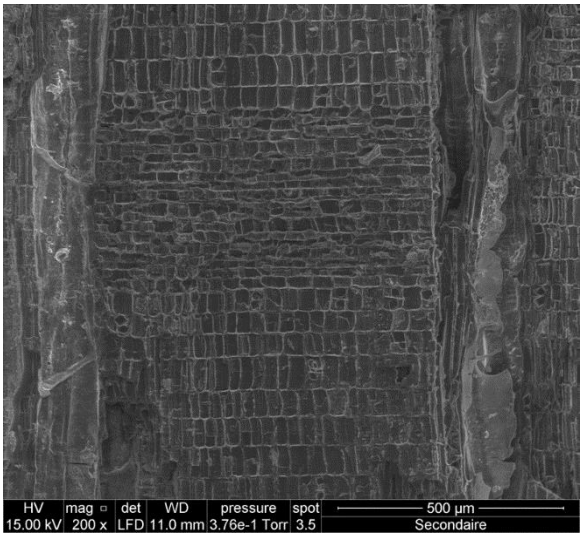
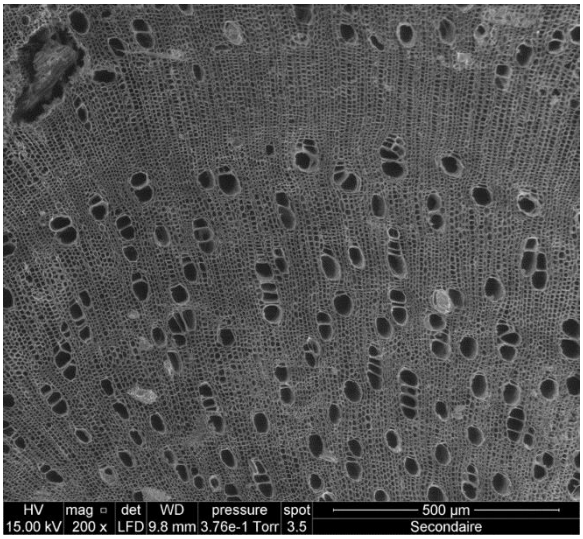
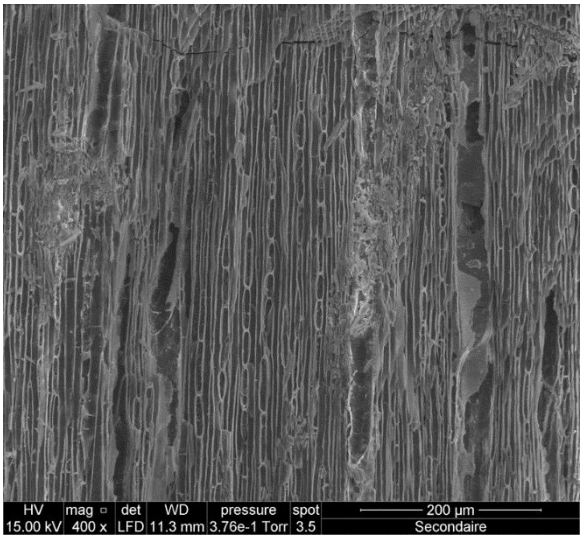

HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 10.1 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

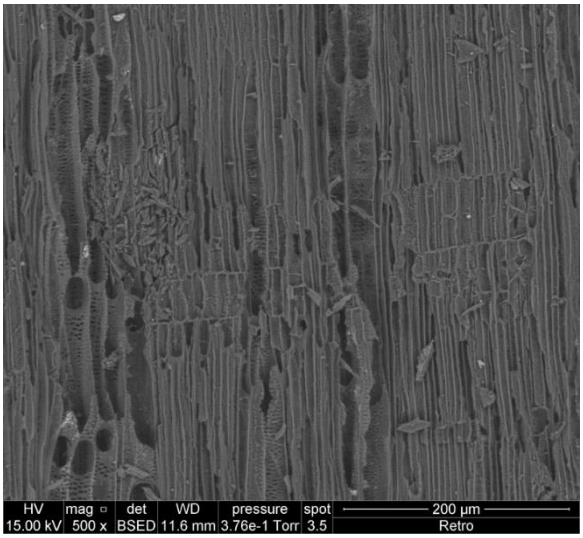
Planche XX


HV mag det WD pressure spot 400 µm
15.00 kV 250 x BSED 10.3 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x LFD 11.0 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x LFD 9.8 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x LFD 11.3 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 500 x BSED 11.6 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

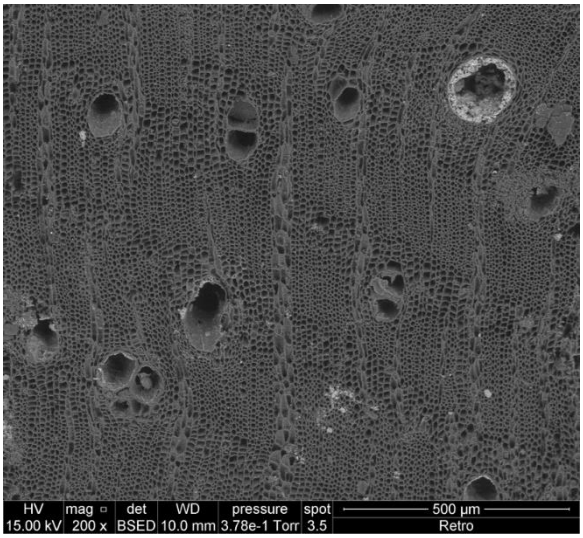
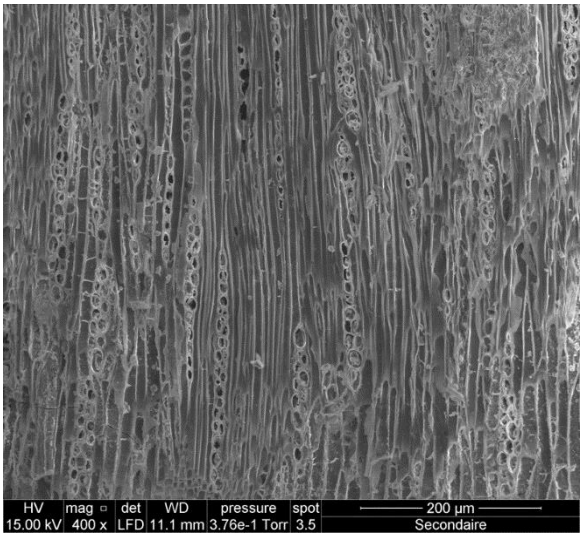
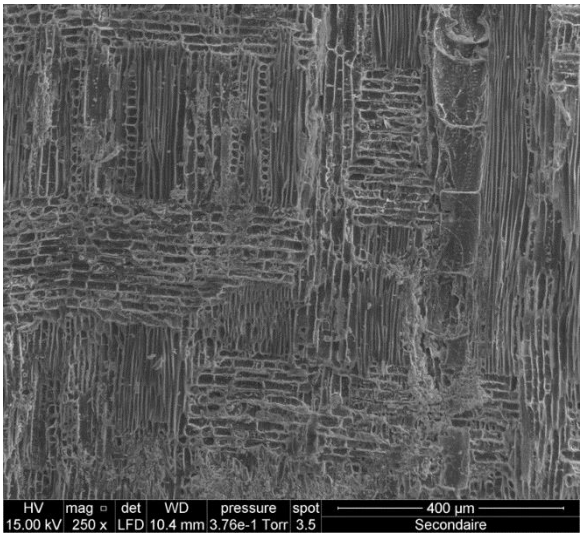
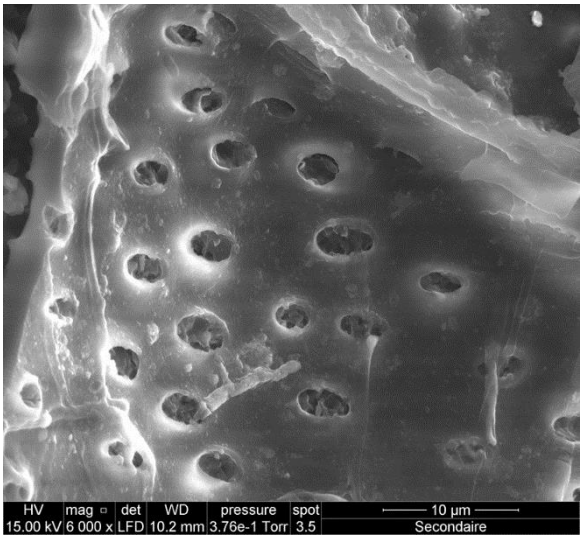
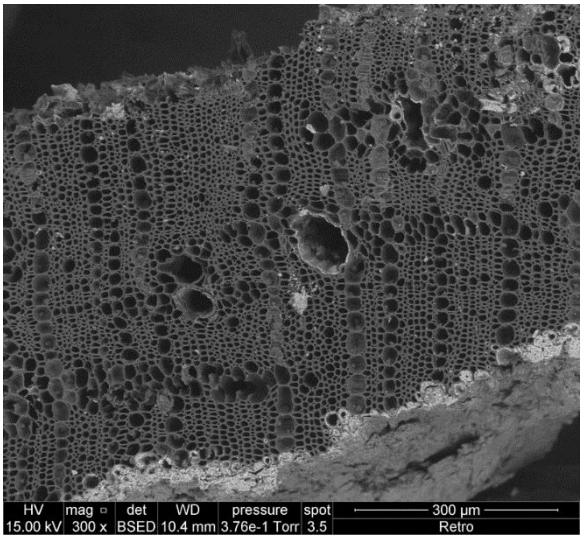

HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x BSED 10.0 mm 3.78e-1 Torr 3.5 Retro

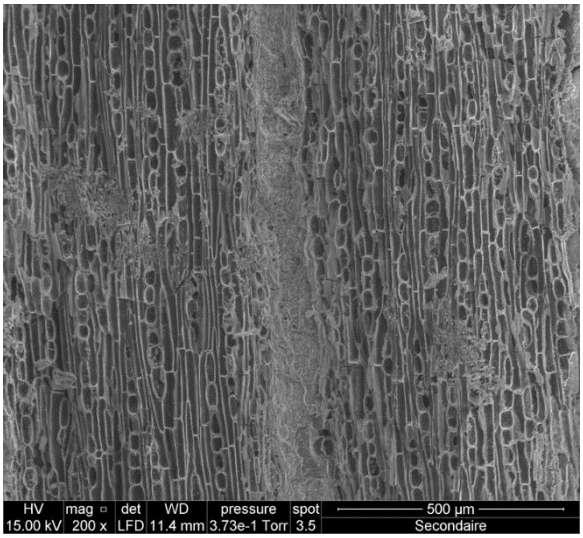
Planche XXI


HV mag det WD pressure spot 200 µm
15.00 kV 400 x LFD 11.1 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 400 µm
15.00 kV 250 x LFD 10.4 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 10 µm
15.00 kV 6 000 x LFD 10.2 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 10.4 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x LFD 11.4 mm 3.73e-1 Torr 3.5 Secondaire

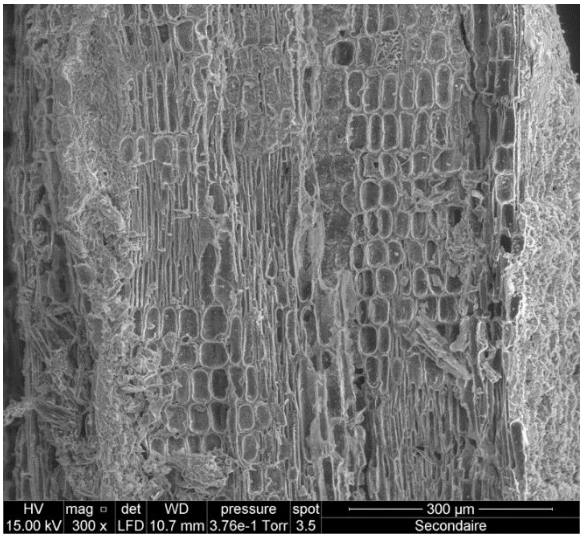
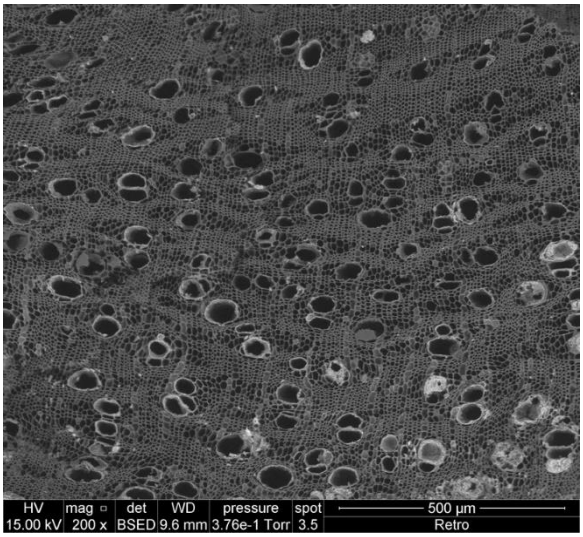
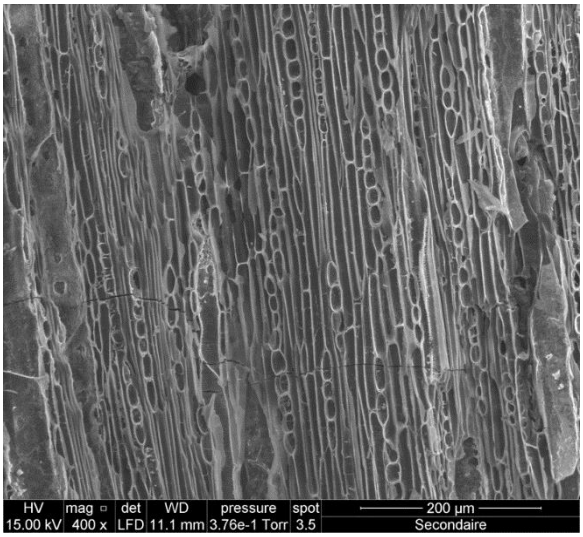
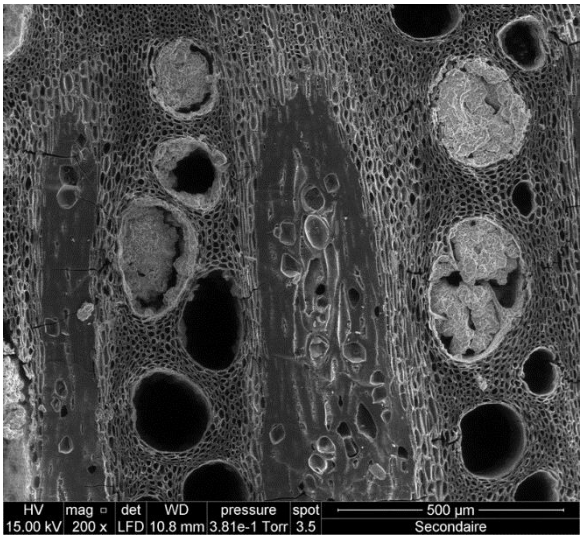
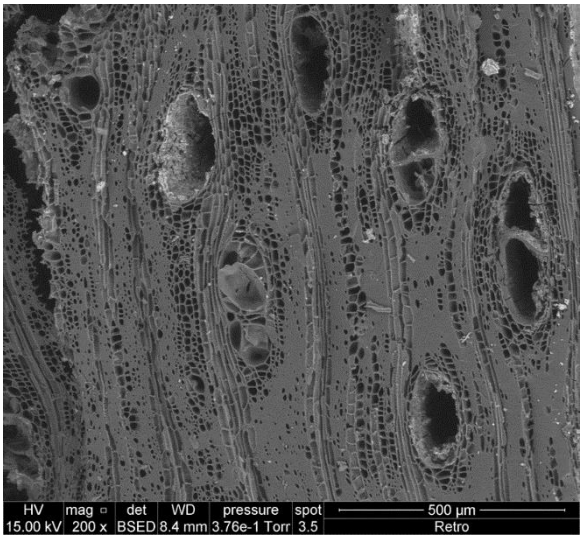

HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x LFD 10.7 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire

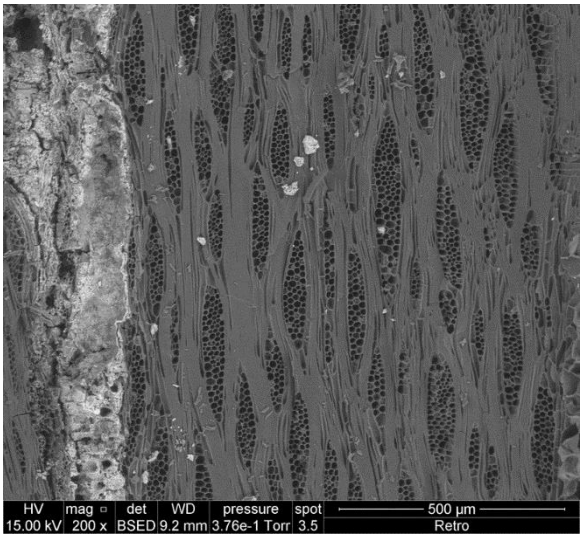
Planche XXII











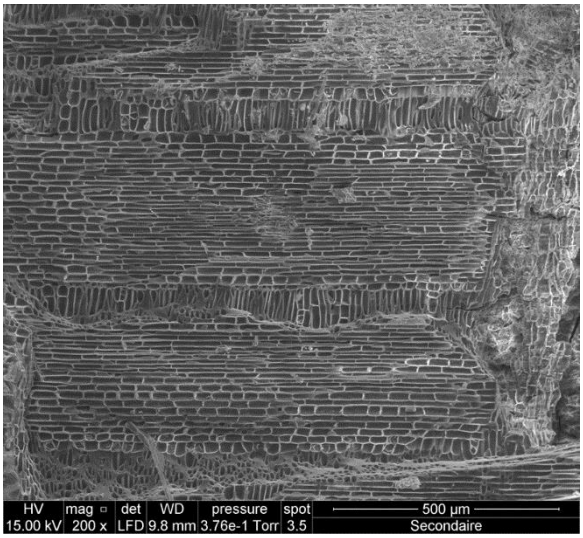
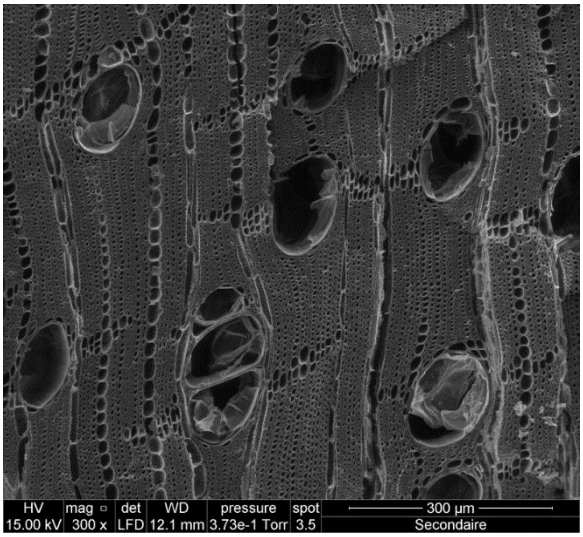
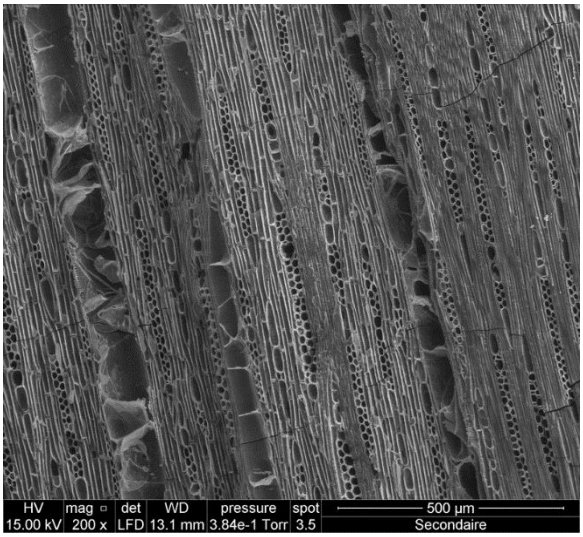
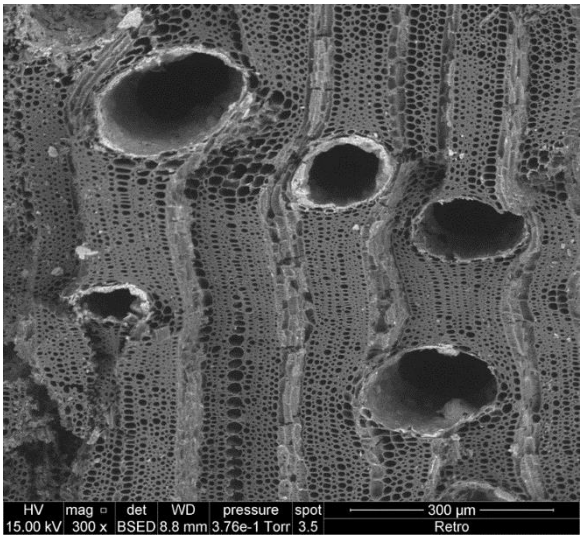
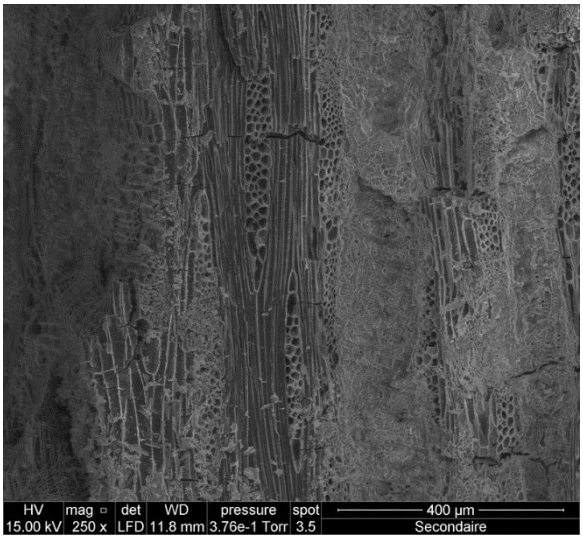


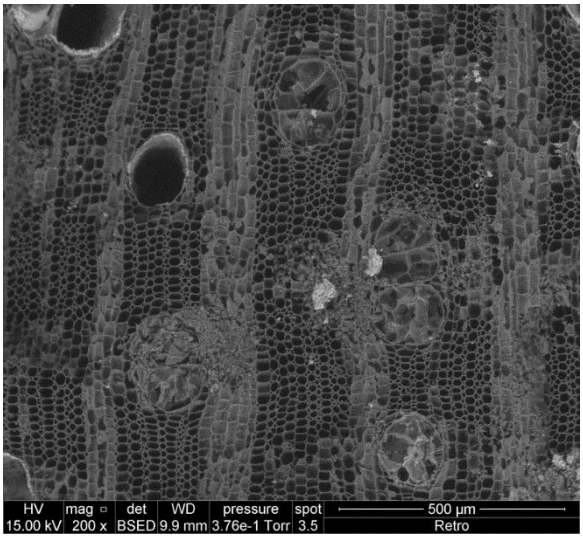
Planche XXIII











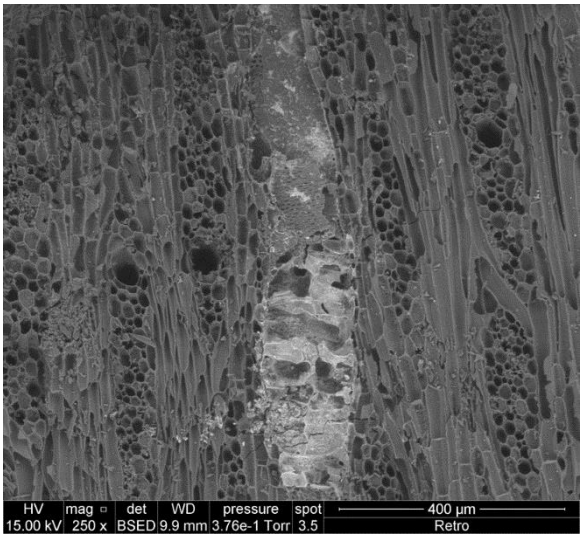
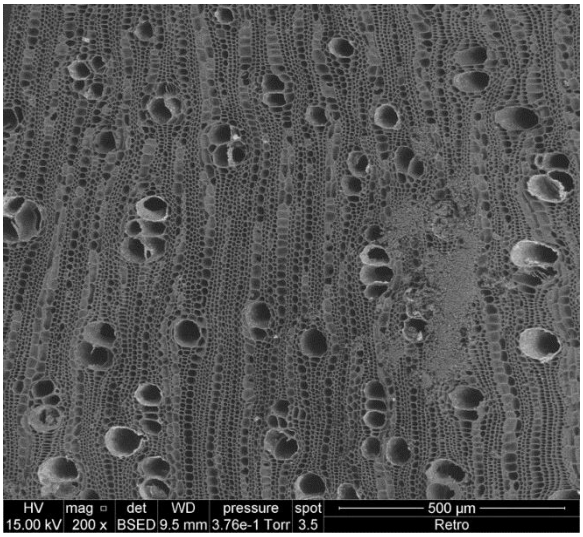
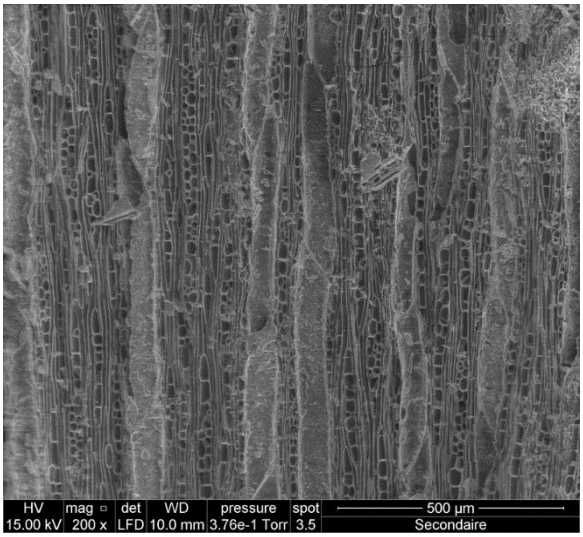
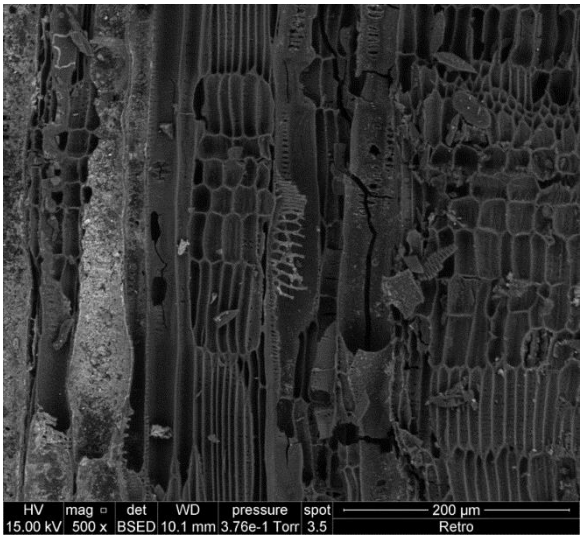
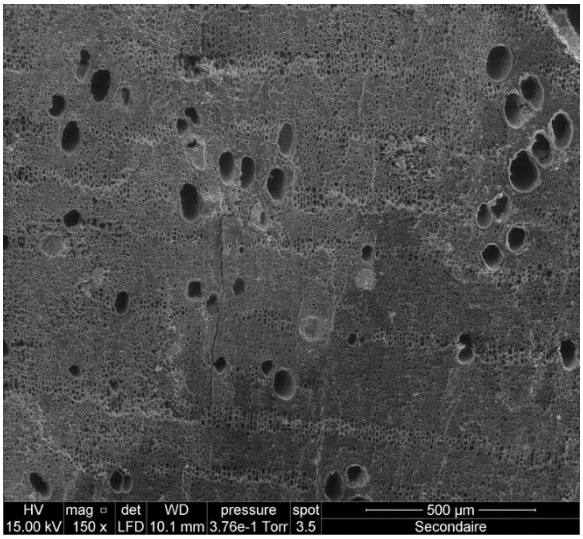


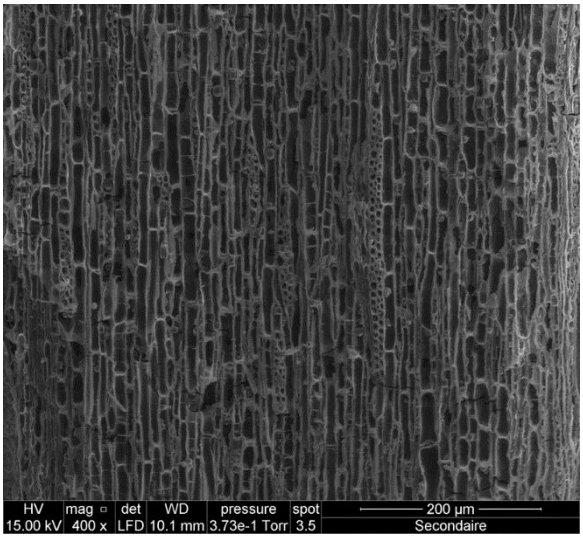
Planche XXIV











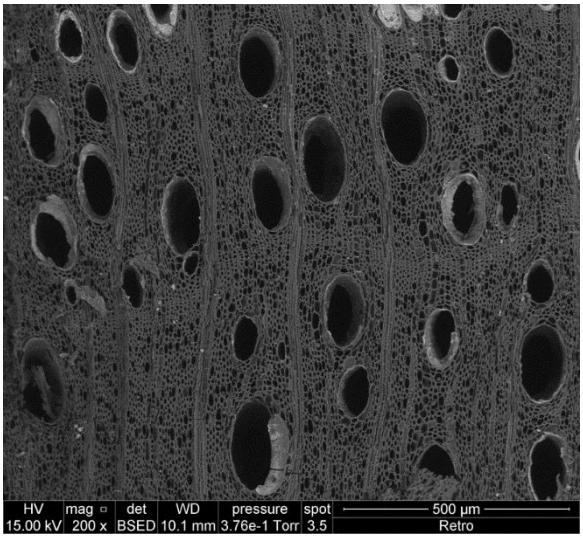
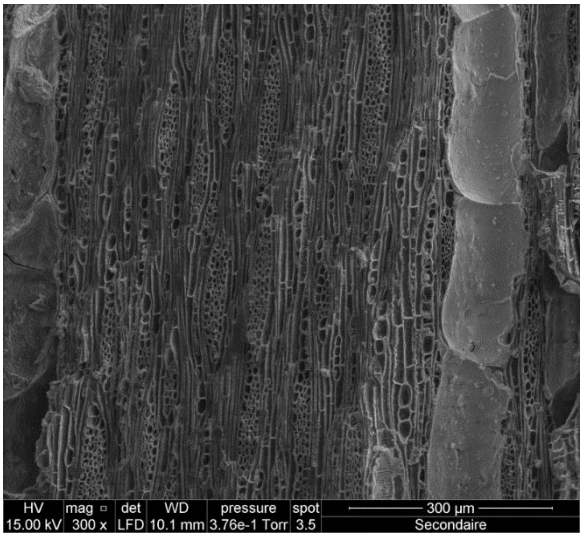
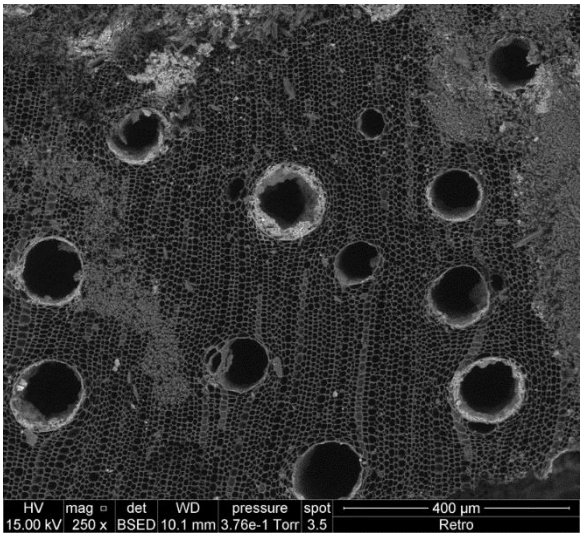
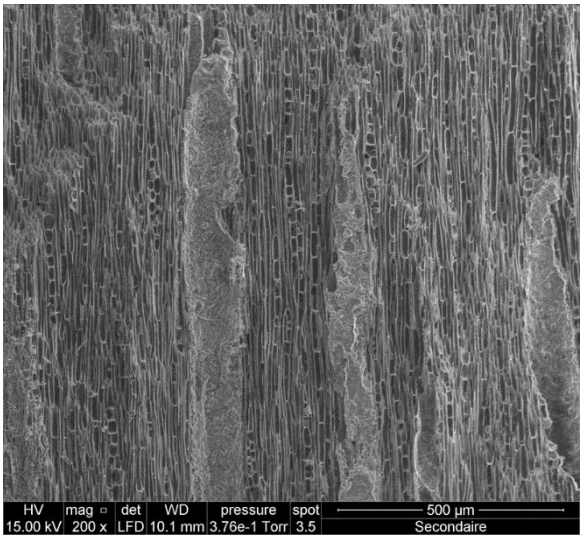
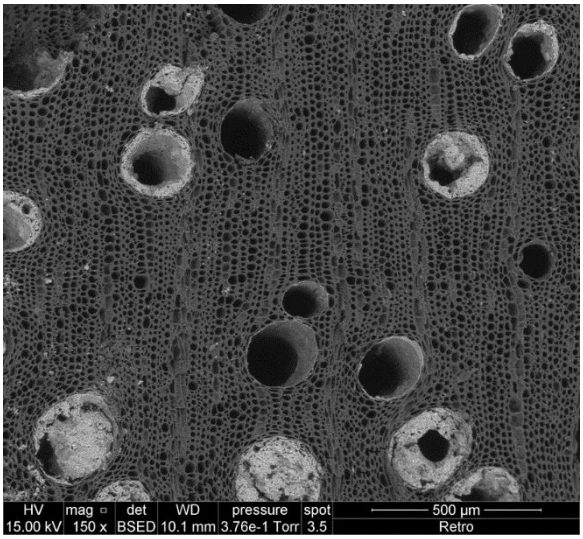


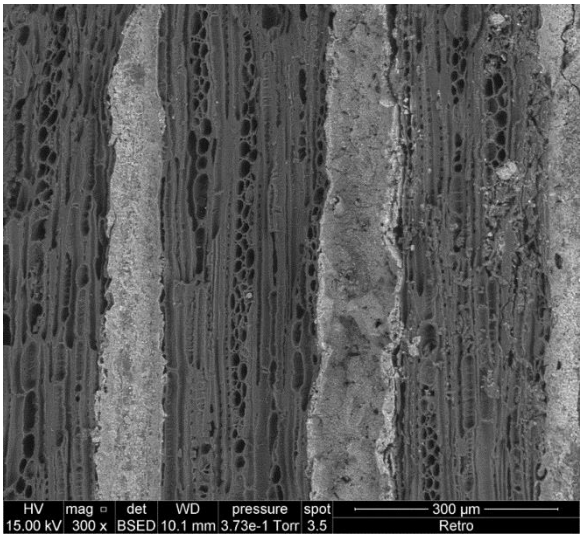
Planche XXV


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x LFD 10.1 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 400 µm
15.00 kV 250 x BSED 10.1 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x LFD 10.1 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 150 x BSED 10.1 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 10.1 mm 3.73e-1 Torr 3.5 Retro

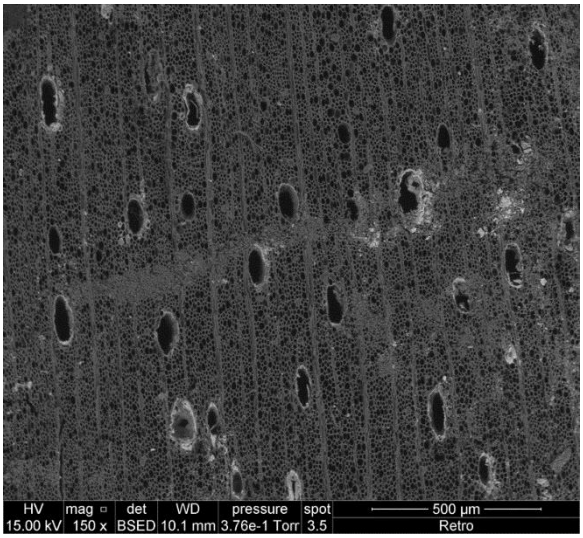
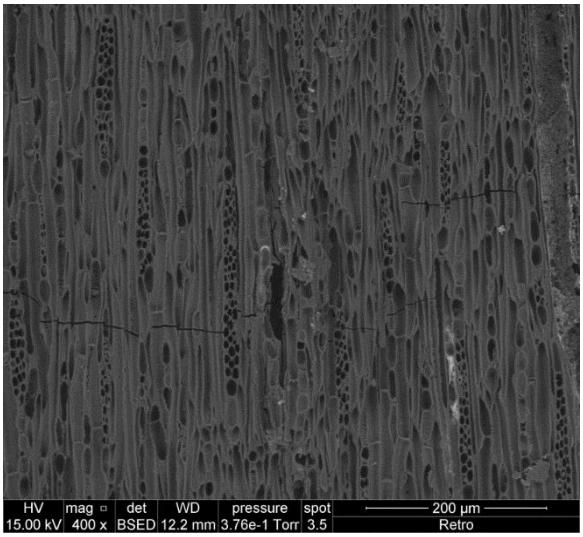
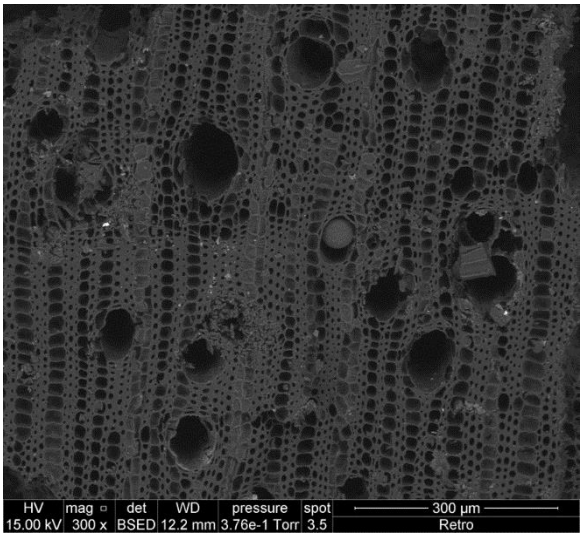
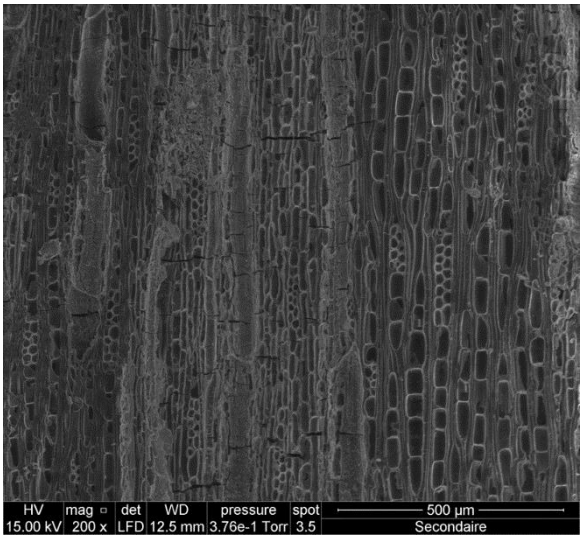
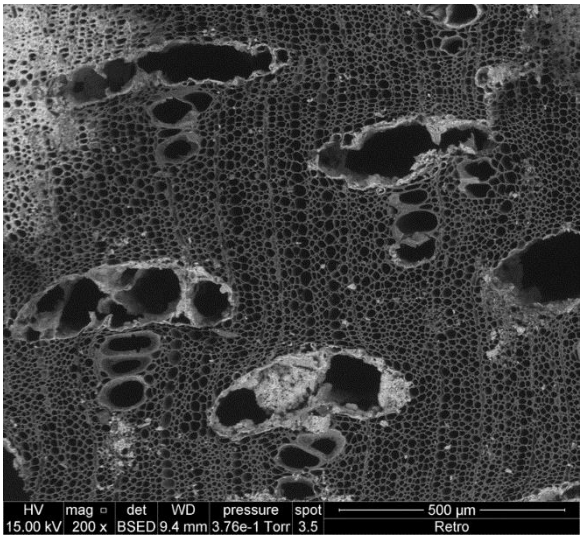

HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 150 x BSED 10.1 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

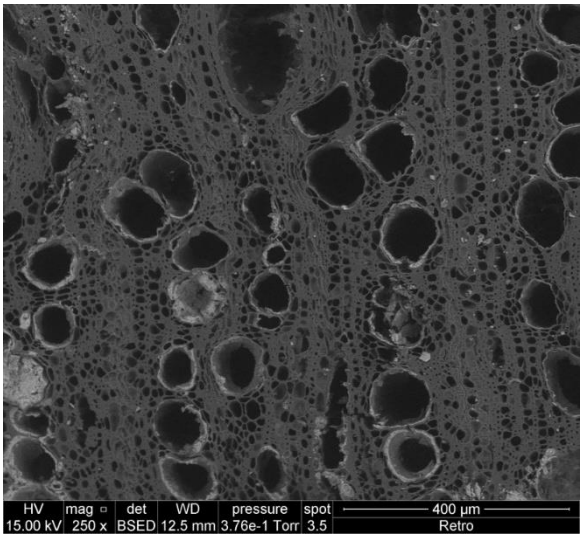
Planche XXVI











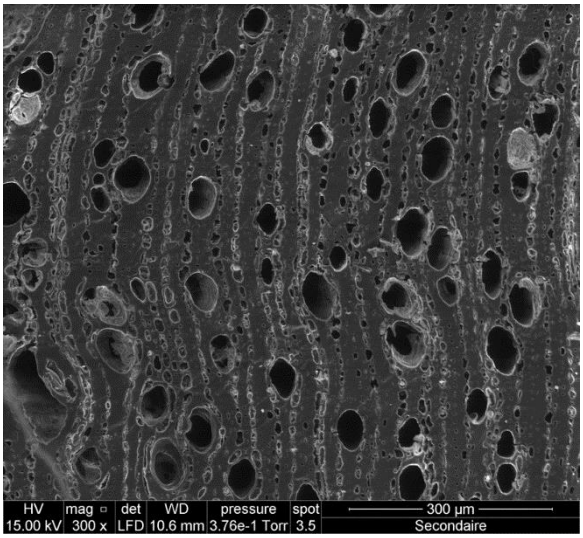
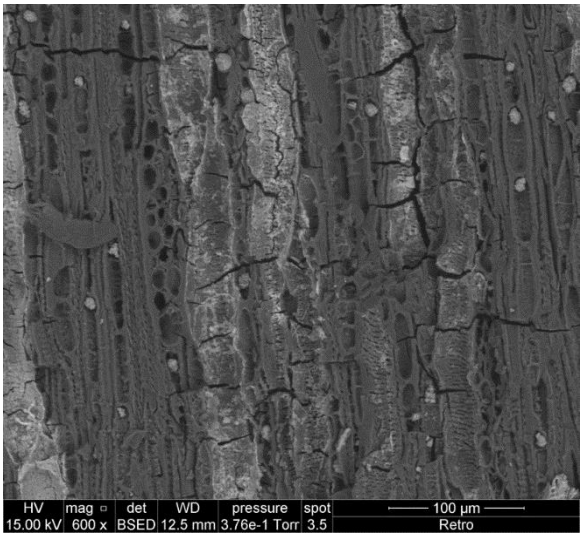
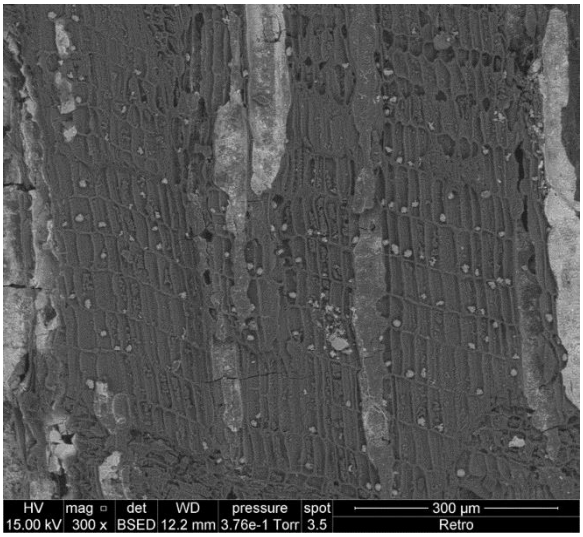
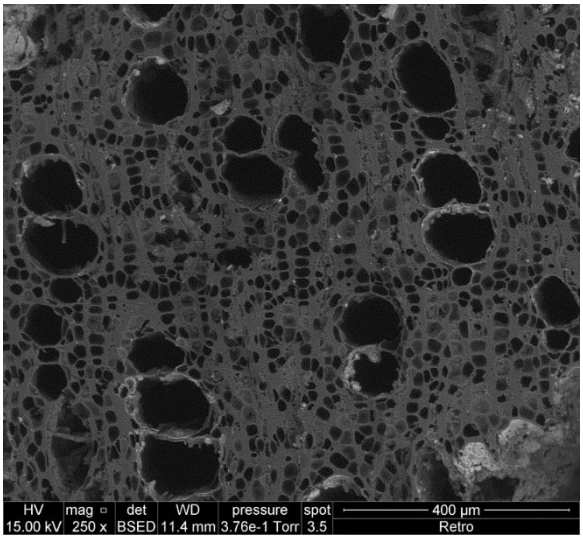
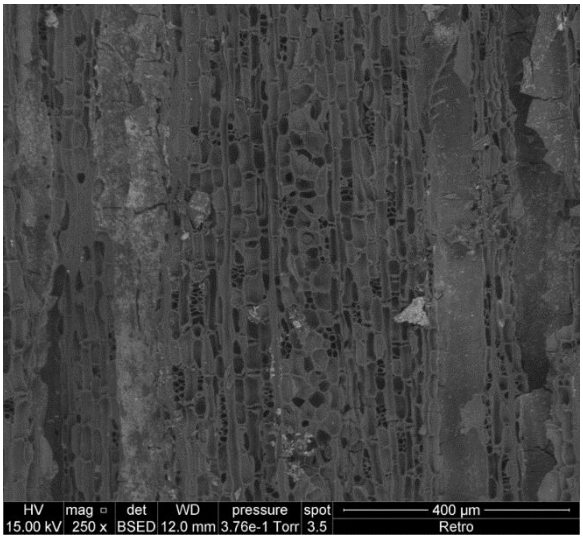


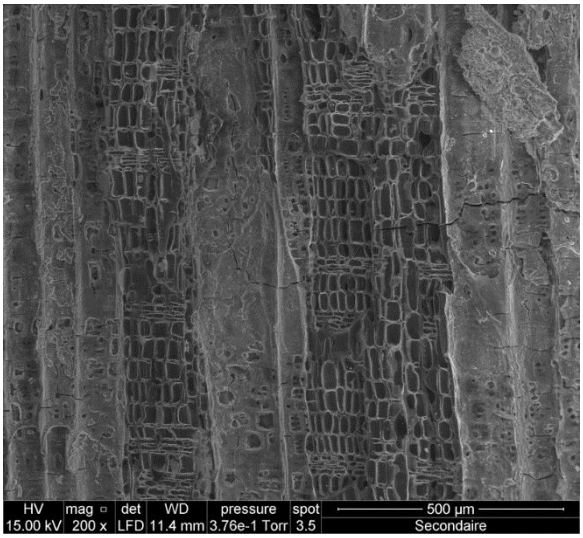
Planche XXVII











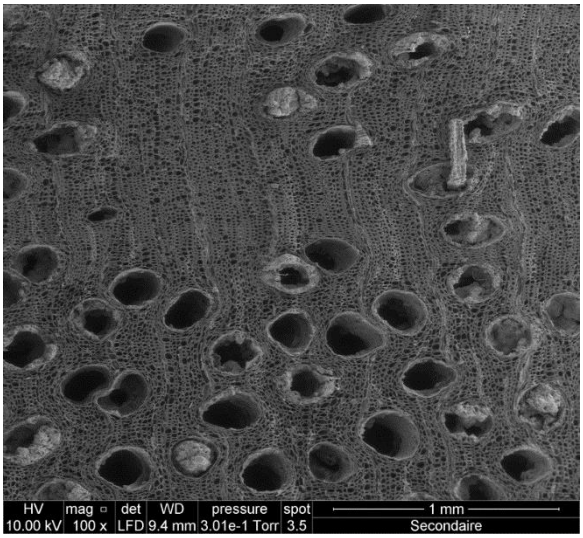
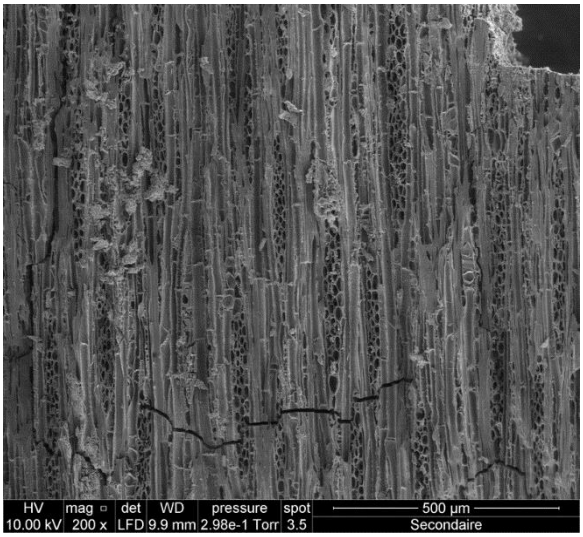
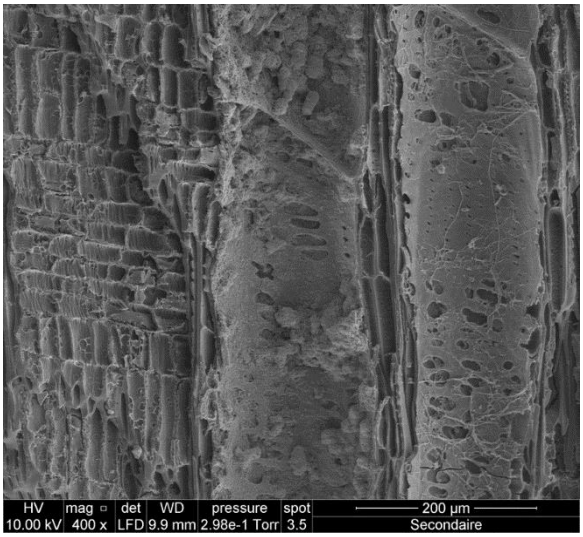
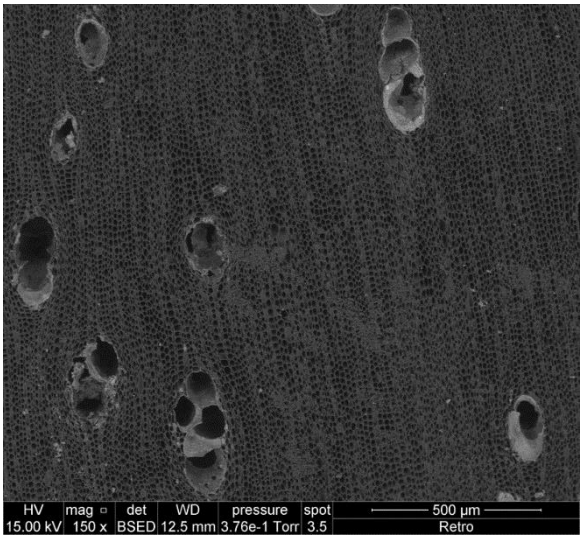
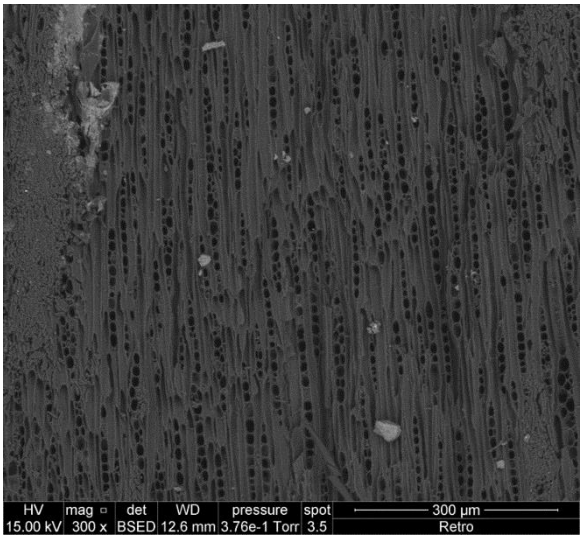


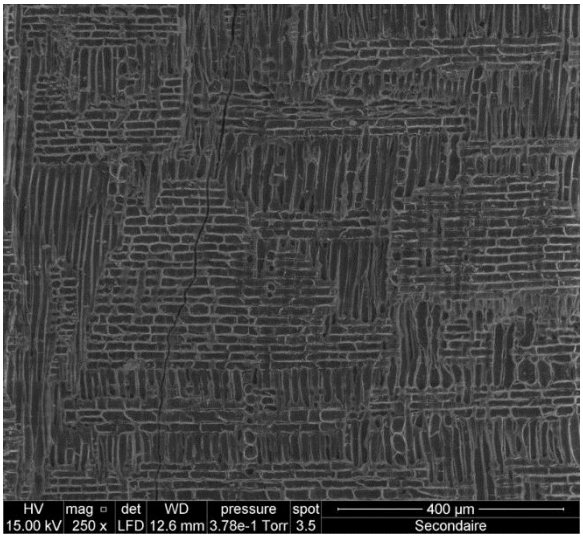
Planche XXVIII











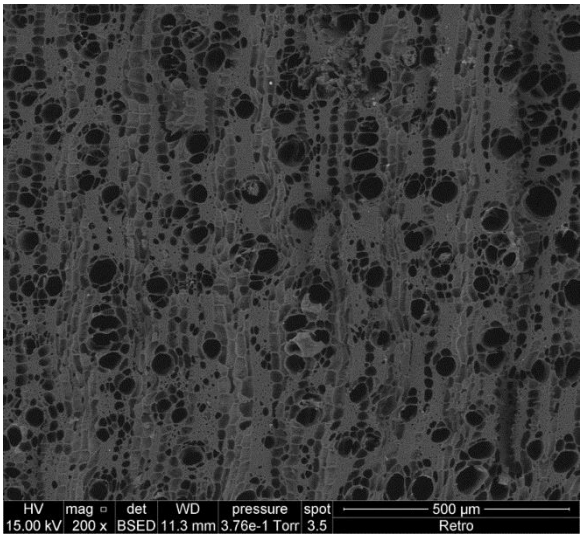
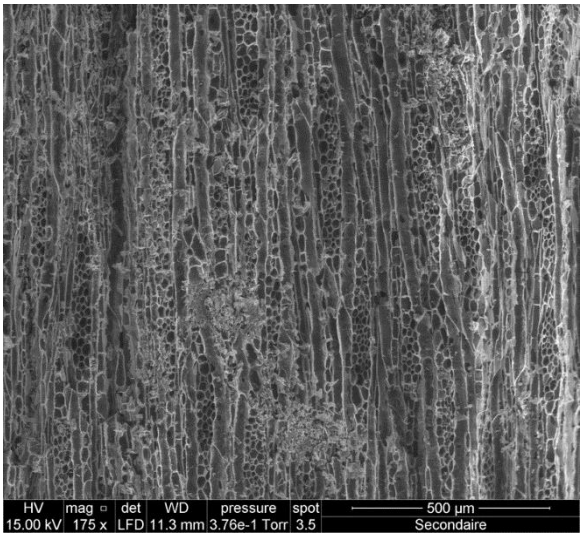
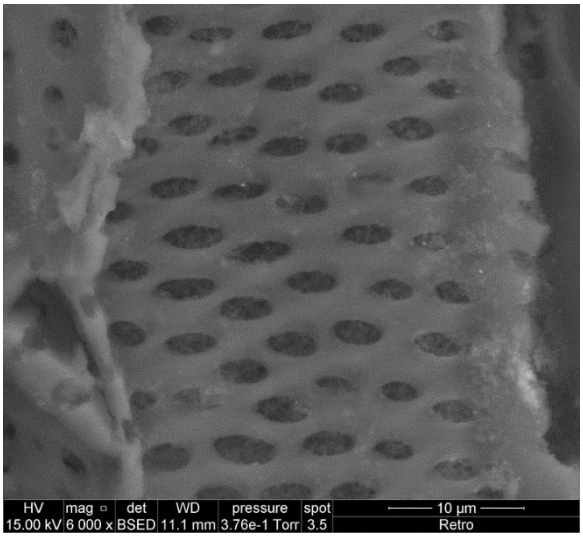
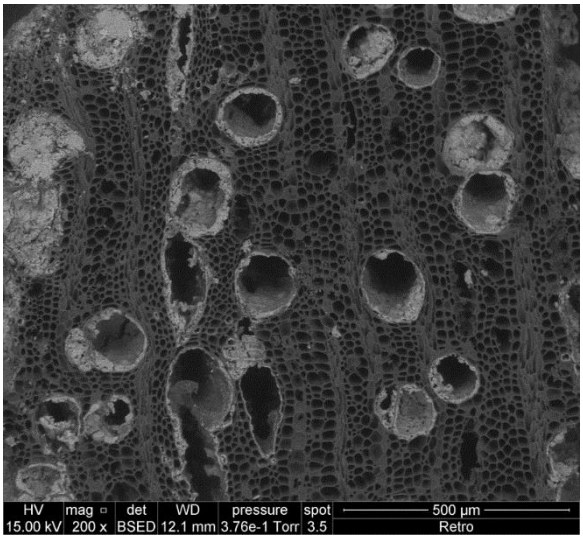
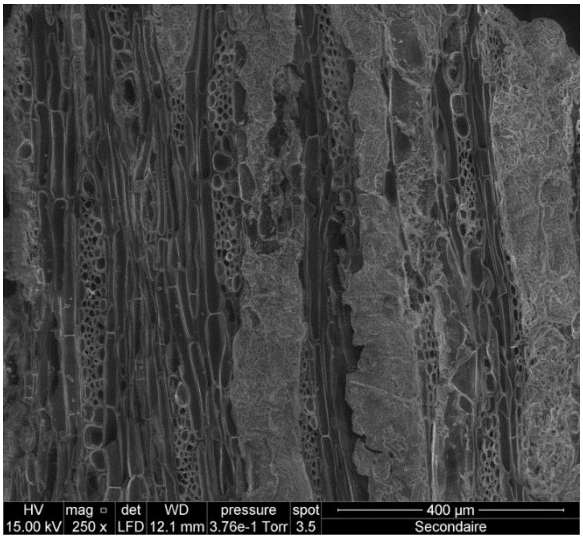


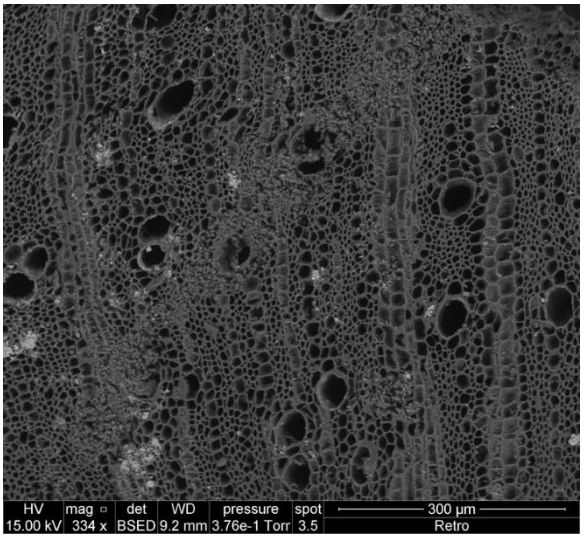
Planche XXIX











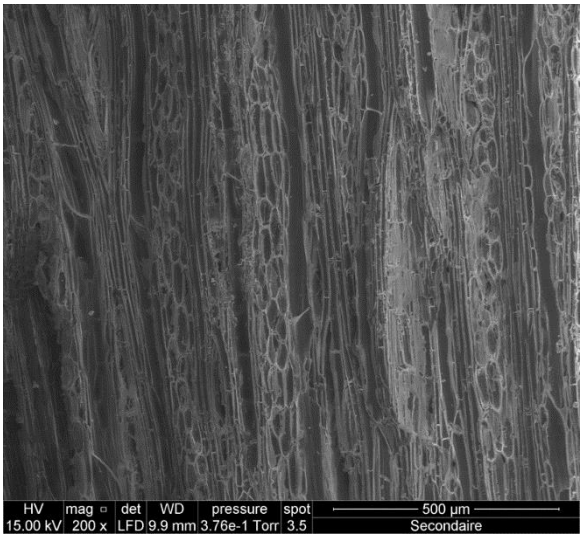
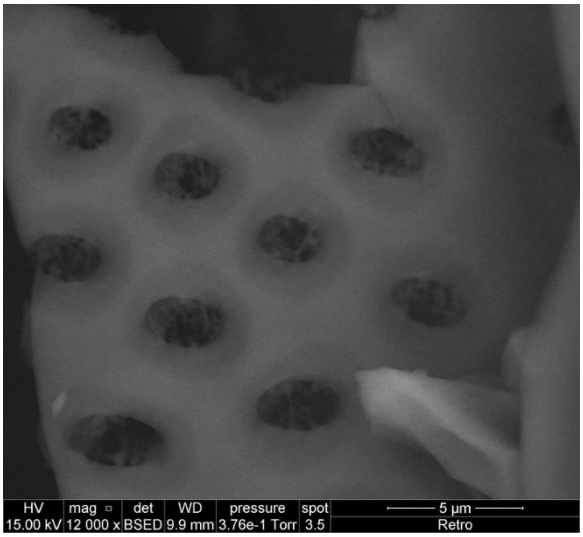
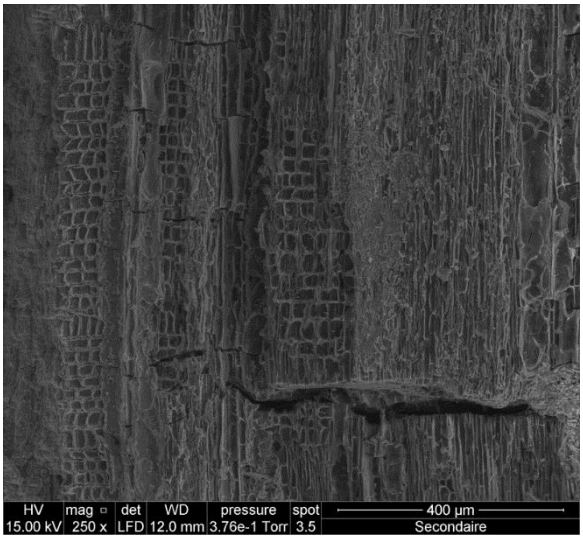
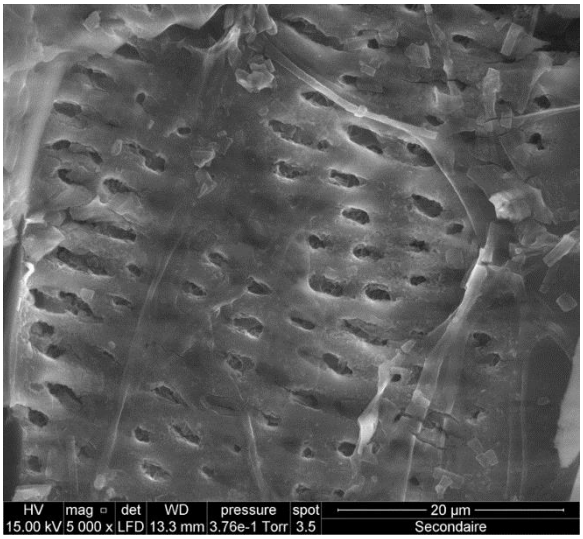


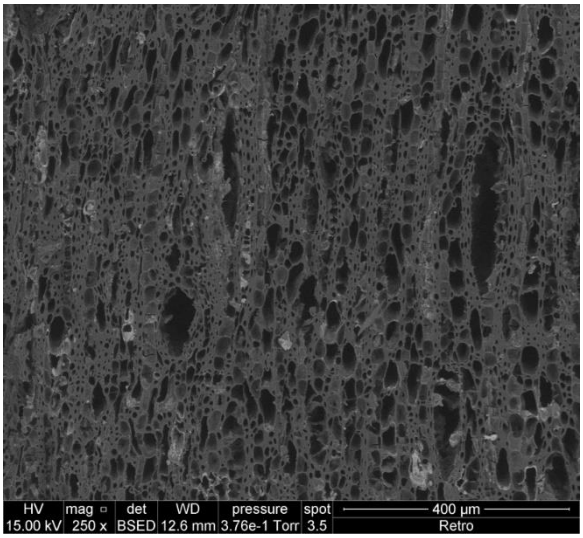
Planche XXX


HV mag det WD pressure spot 5 µm
15.00 kV 12 000 x BSED 9.9 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 300 µm
15.00 kV 300 x BSED 12.4 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro


HV mag det WD pressure spot 400 µm
15.00 kV 250 x LFD 12.0 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 20 µm
15.00 kV 5 000 x LFD 13.3 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire


HV mag det WD pressure spot 400 µm
15.00 kV 250 x BSED 12.6 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Retro

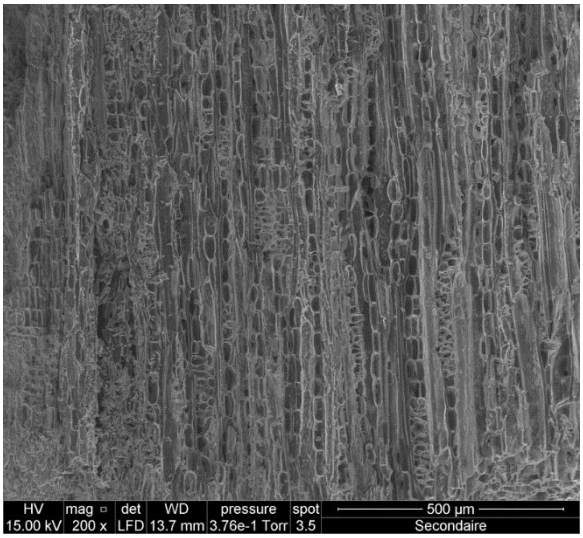
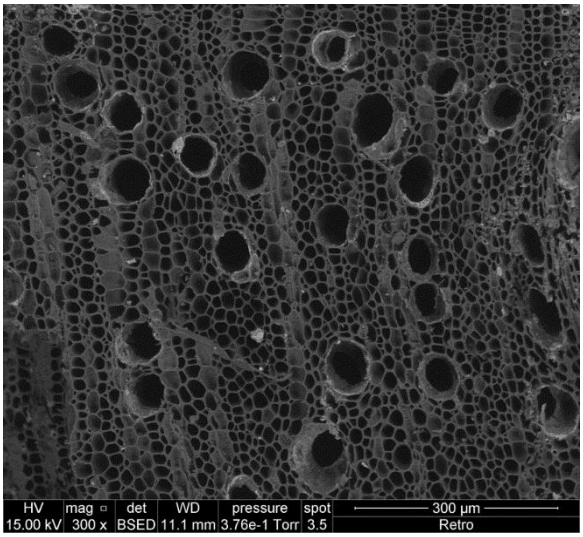
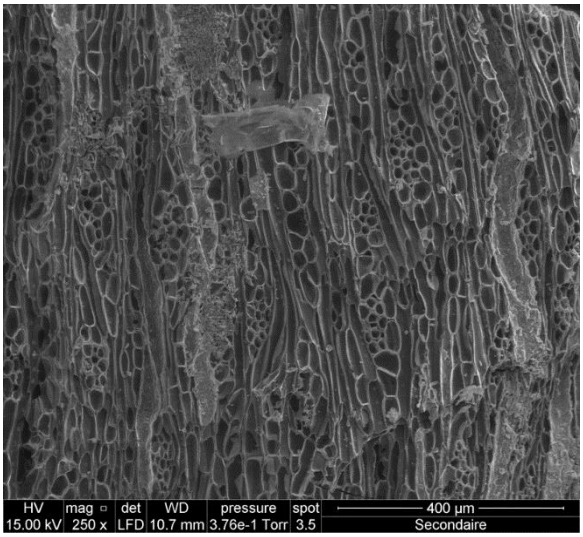
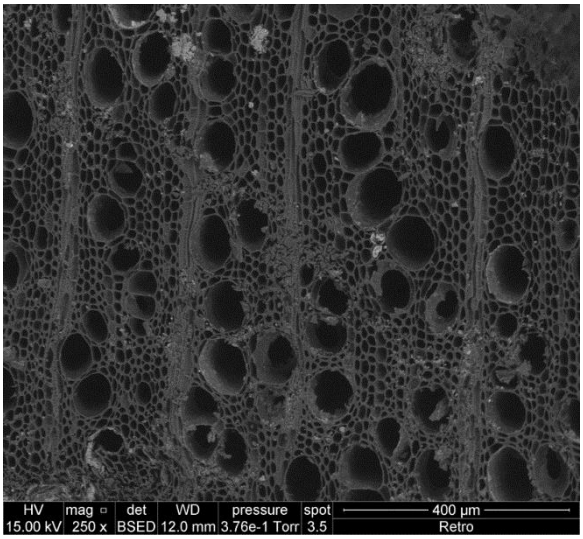
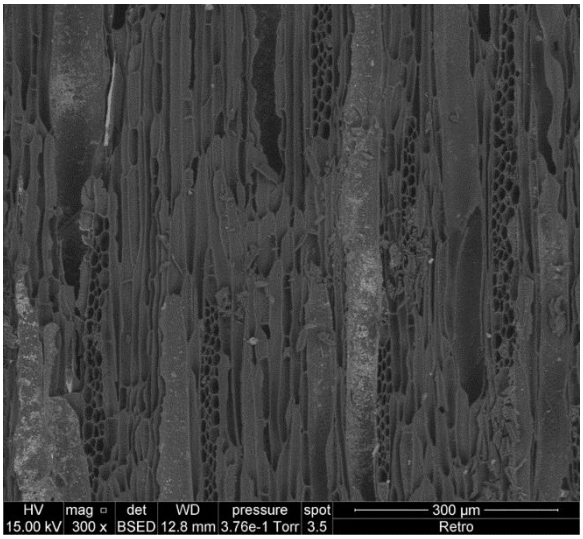

HV mag det WD pressure spot 500 µm
15.00 kV 200 x LFD 13.7 mm 3.76e-1 Torr 3.5 Secondaire

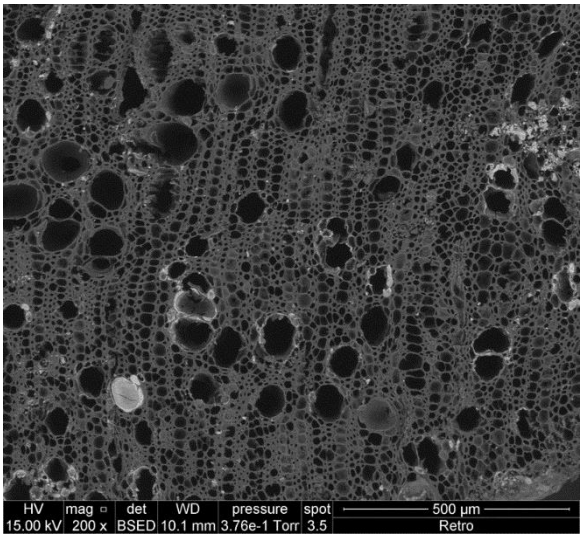
Planche XXXI











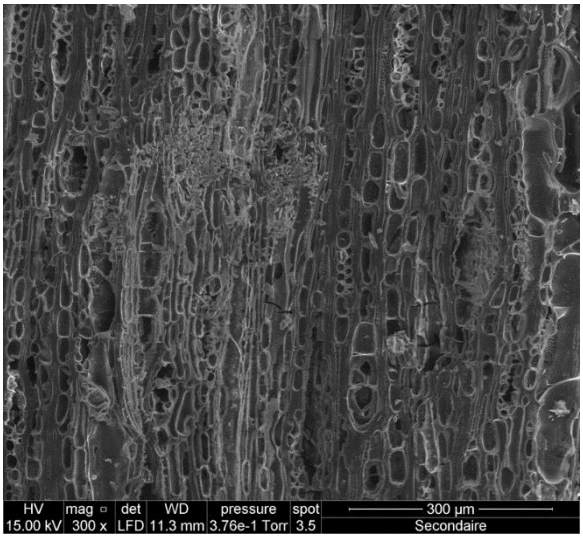
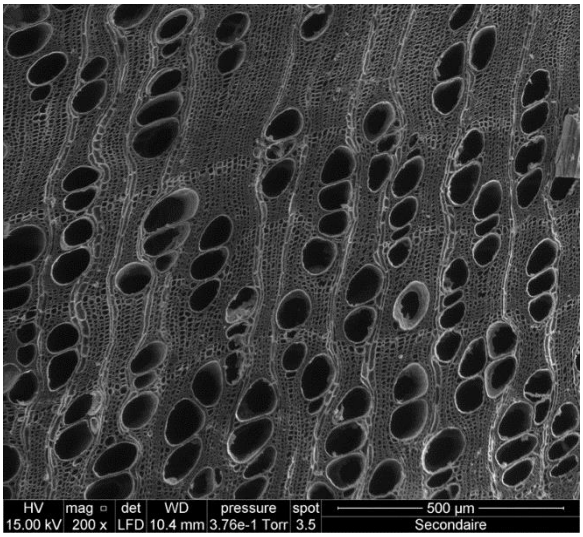
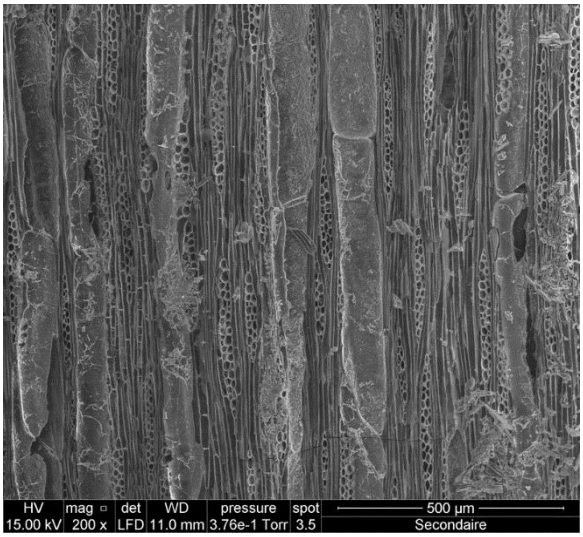
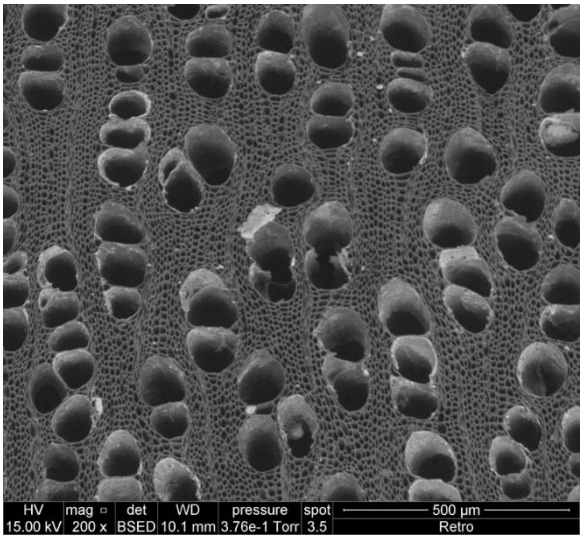
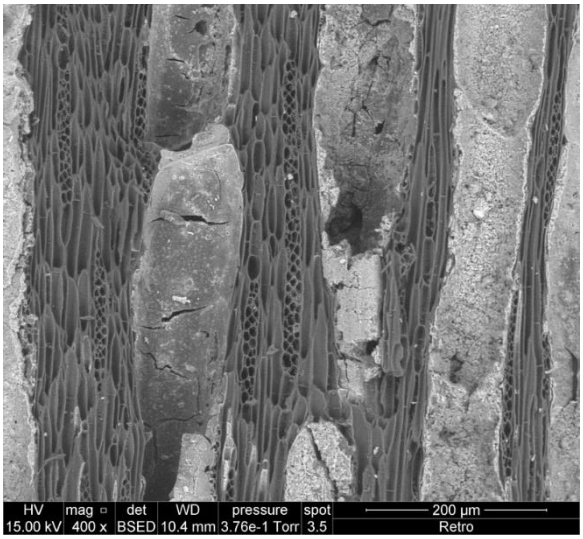


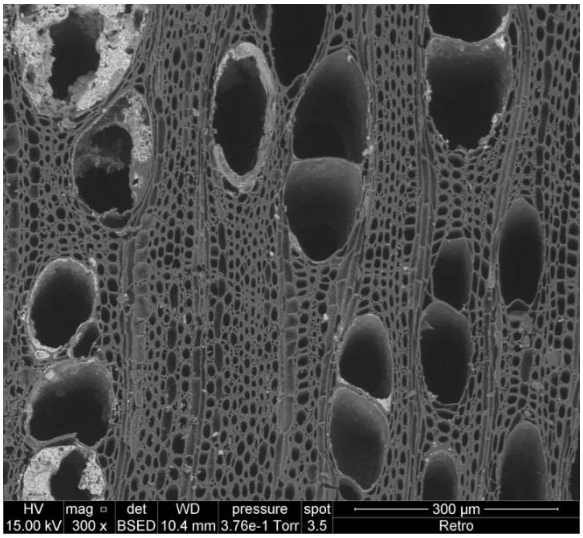
Planche XXXII











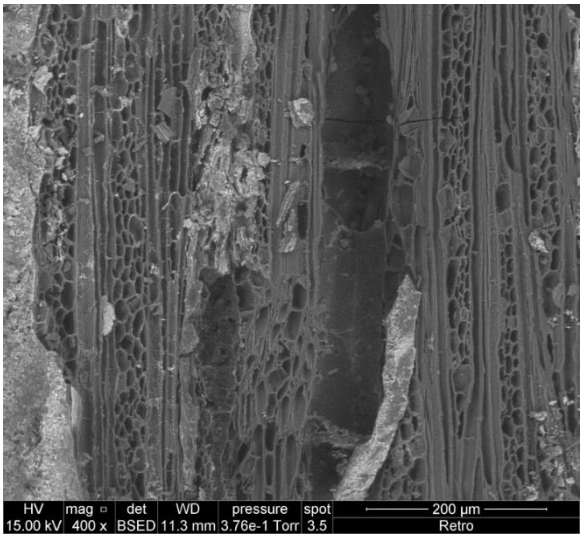
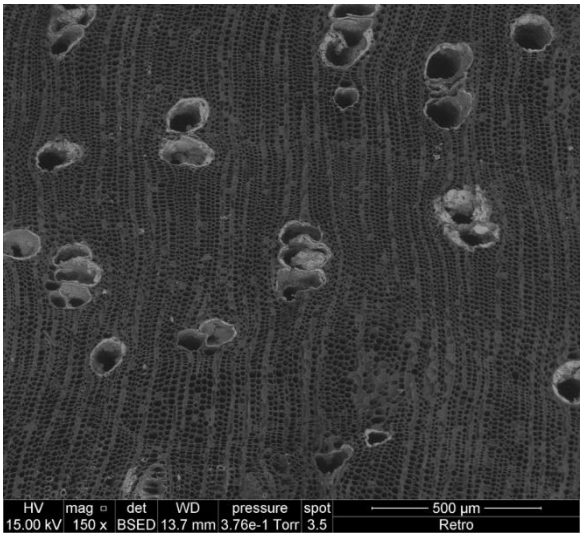
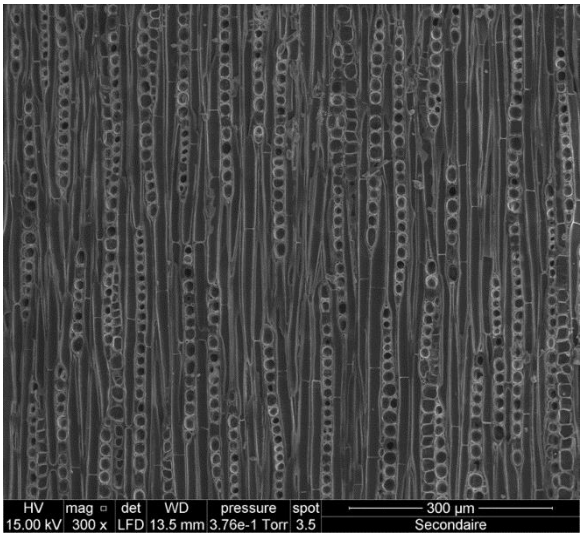
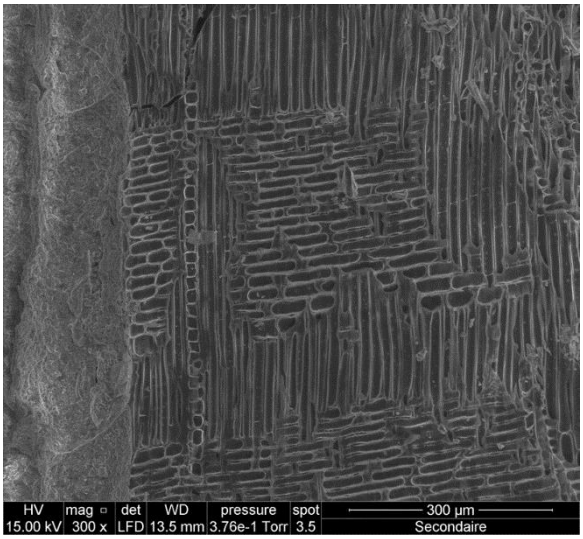
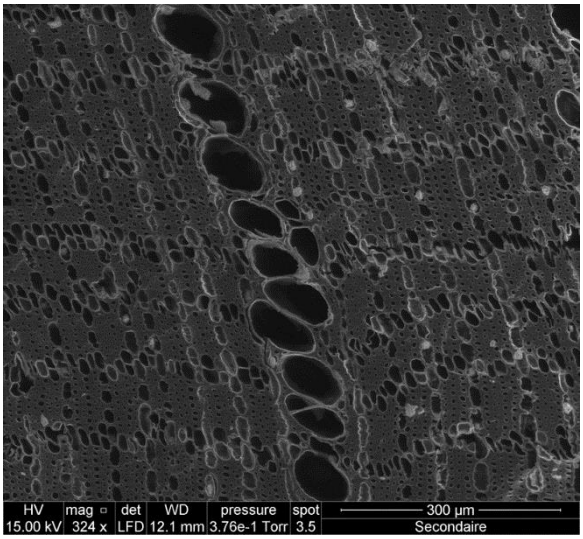


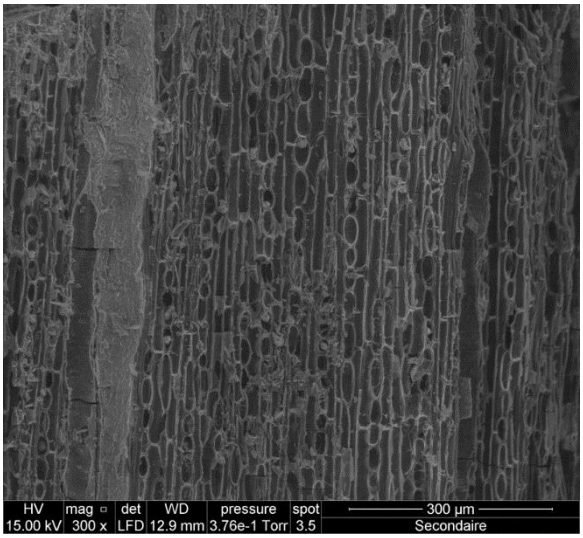
Planche XXXIII











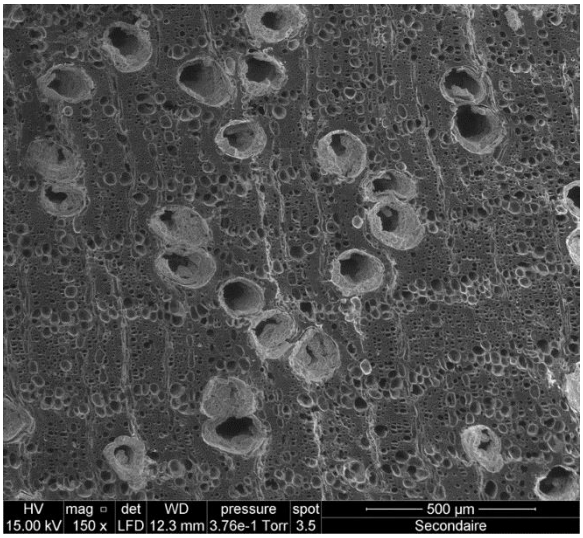
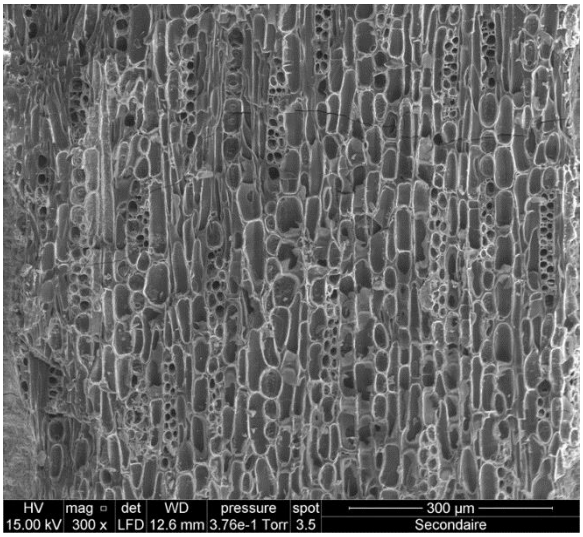
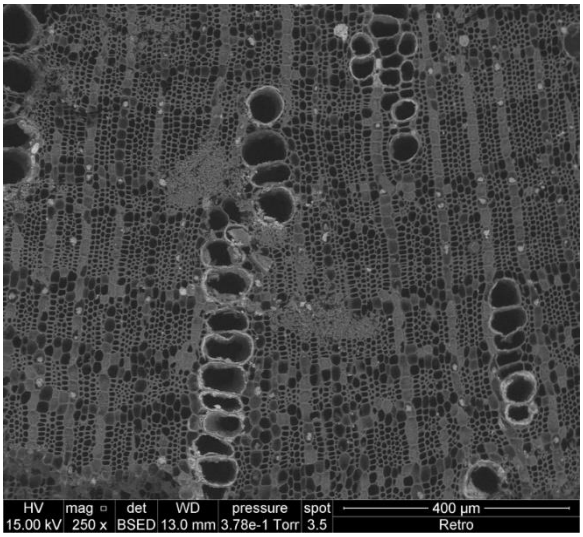
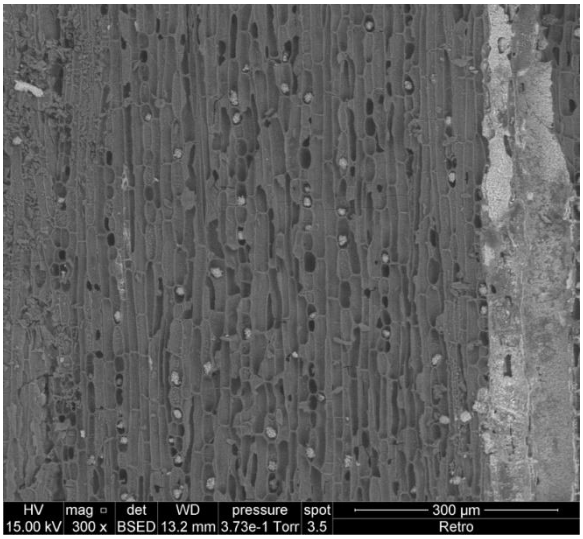
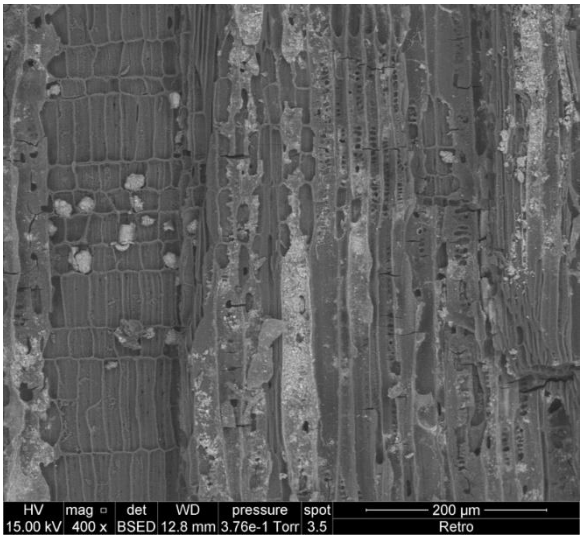


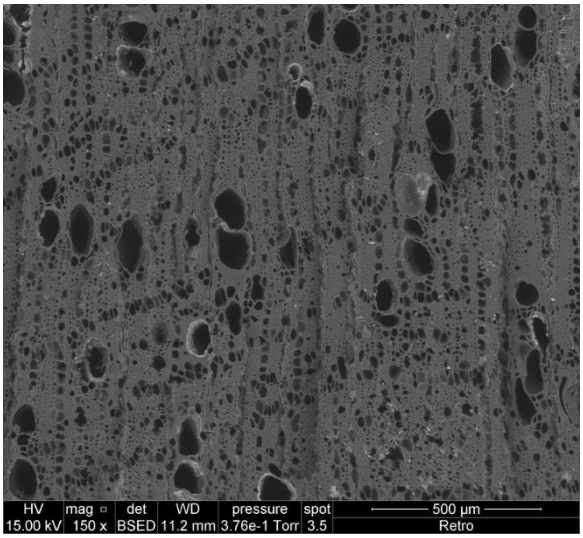
Planche XXXIV











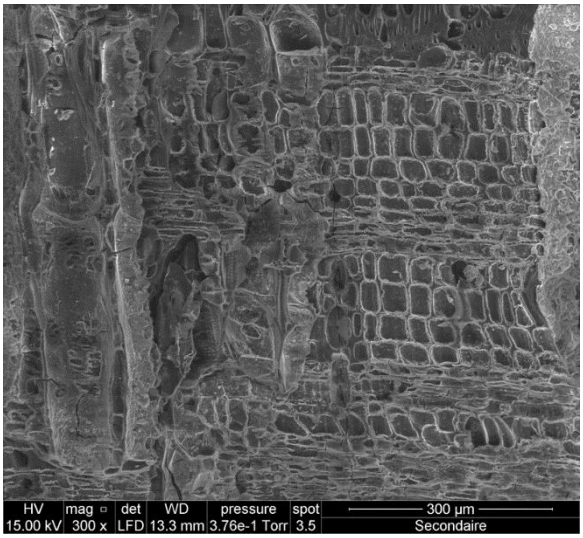
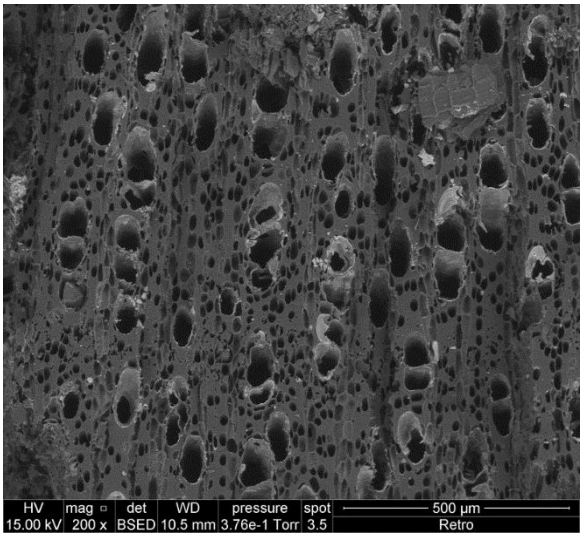
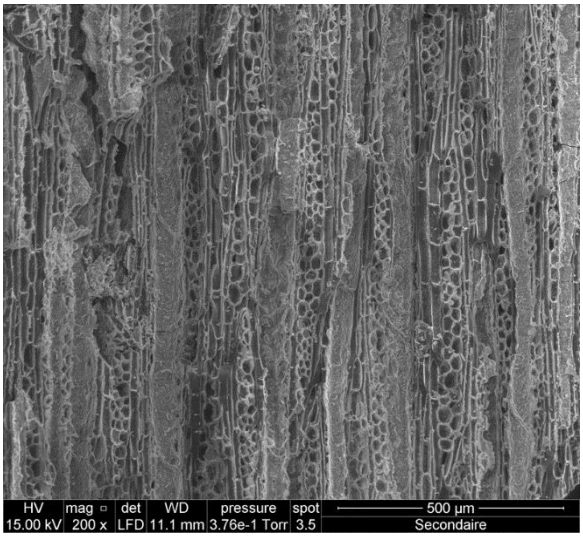
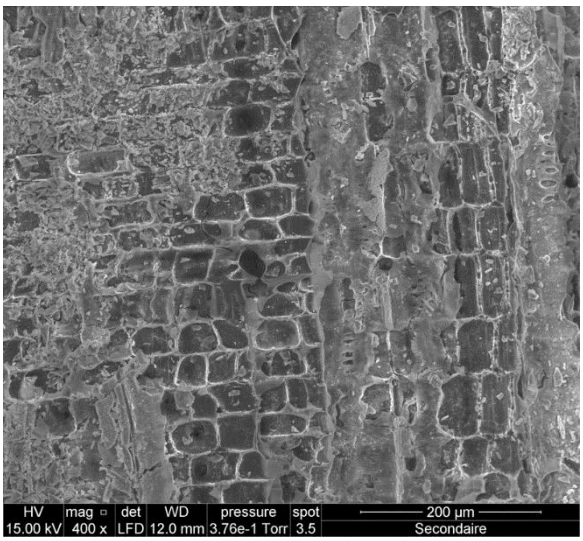
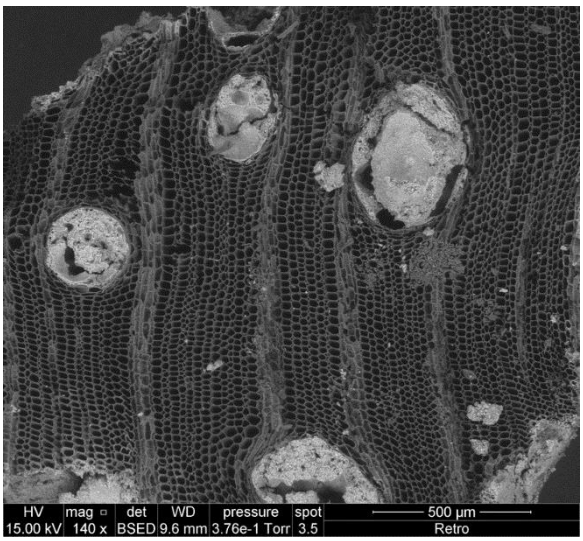


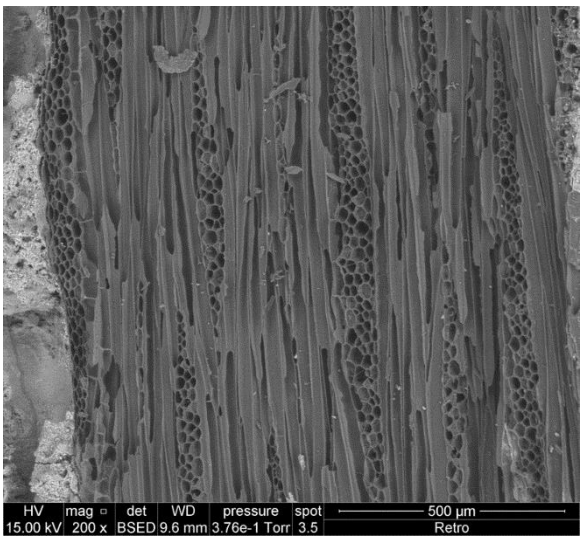
Planche XXXV











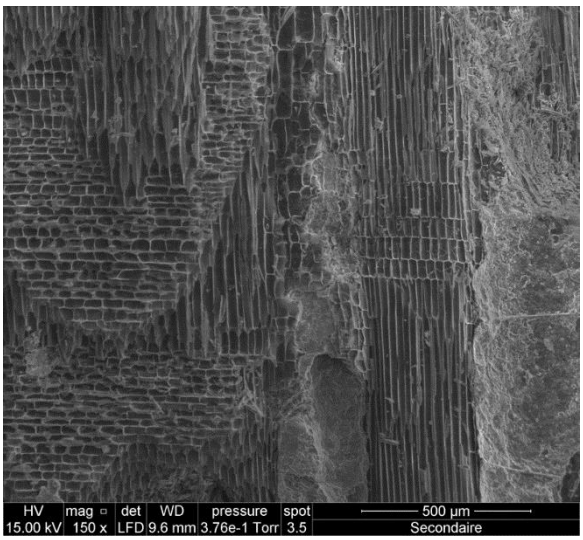
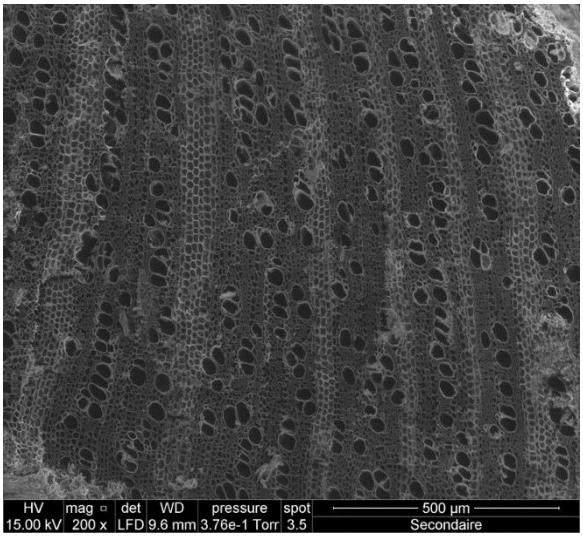
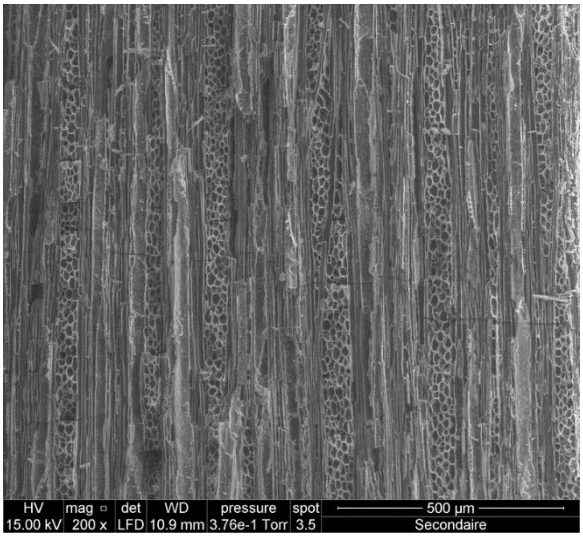
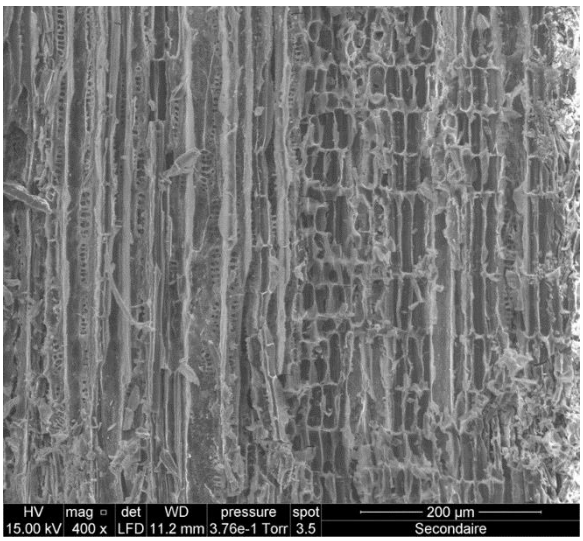
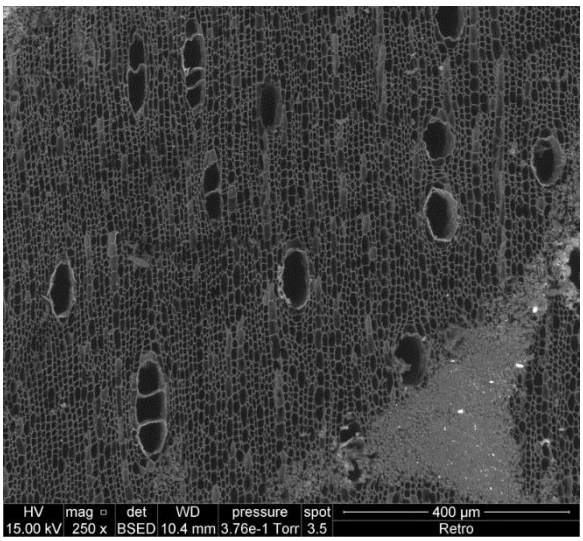


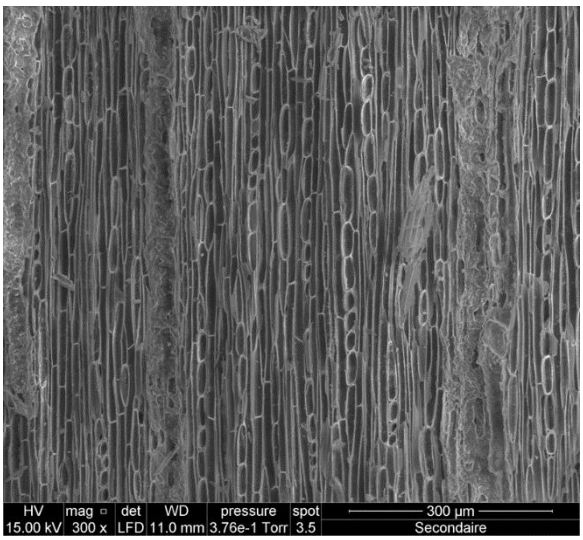
Planche XXXVI











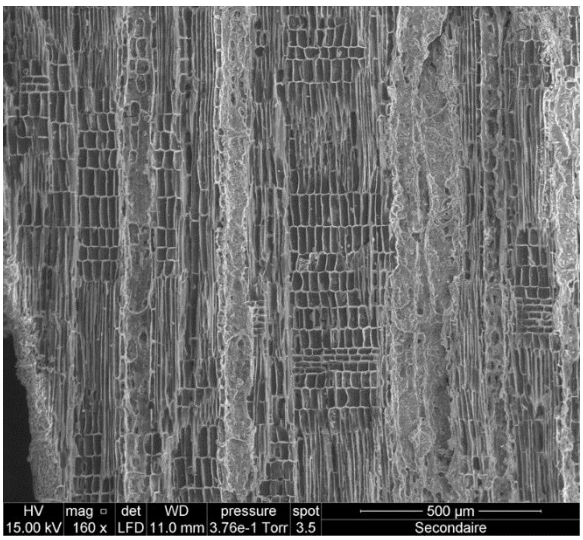
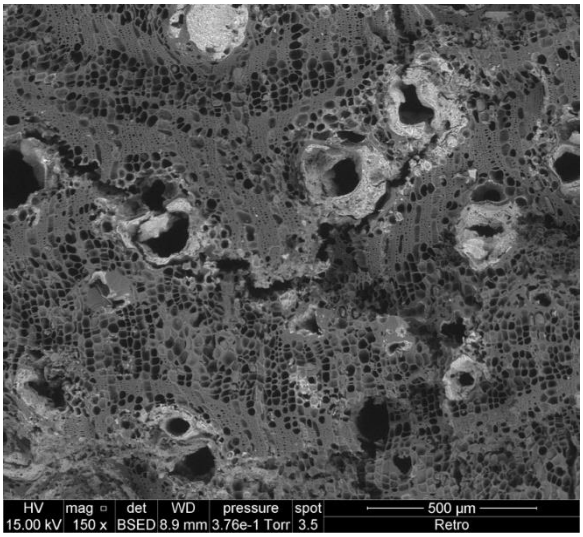
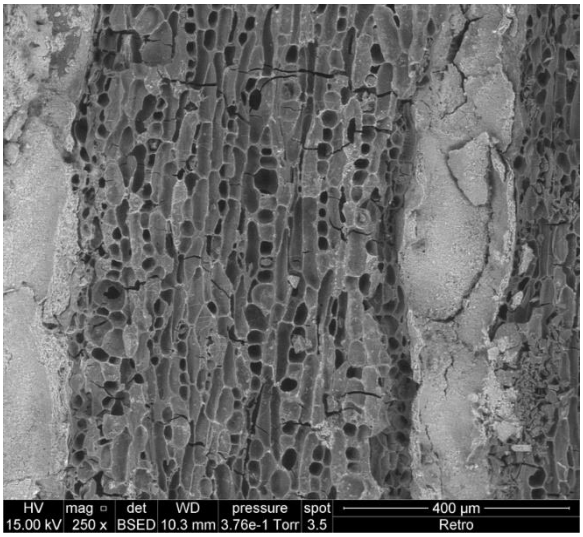
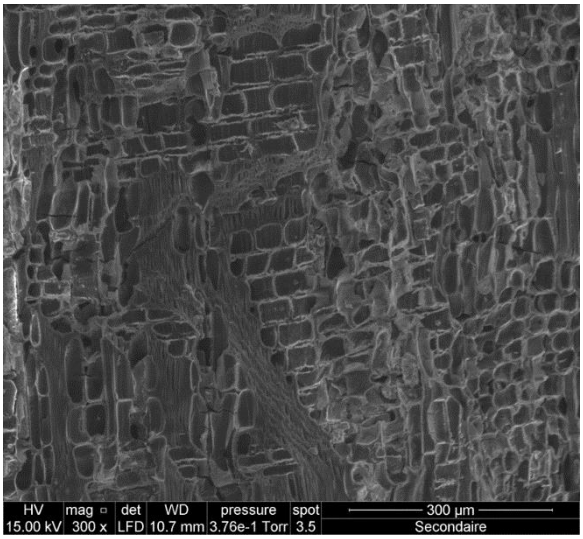
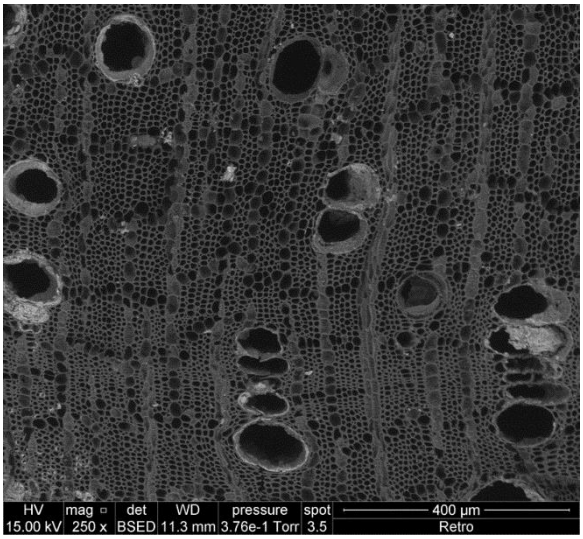


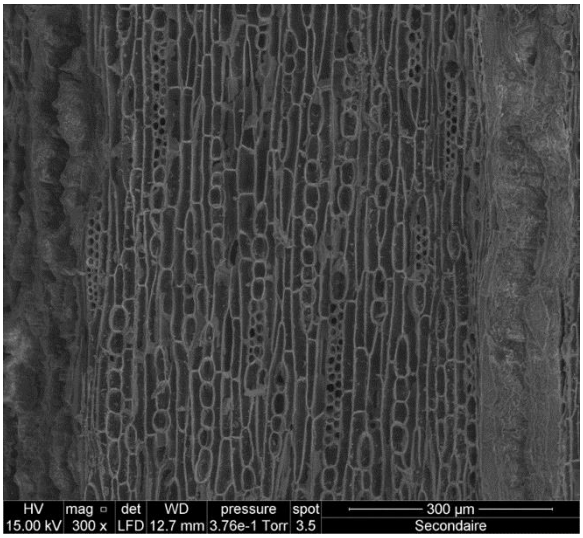
Planche XXXV











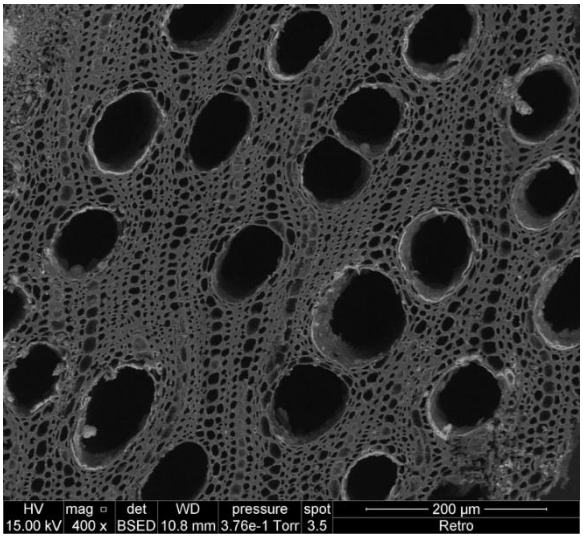
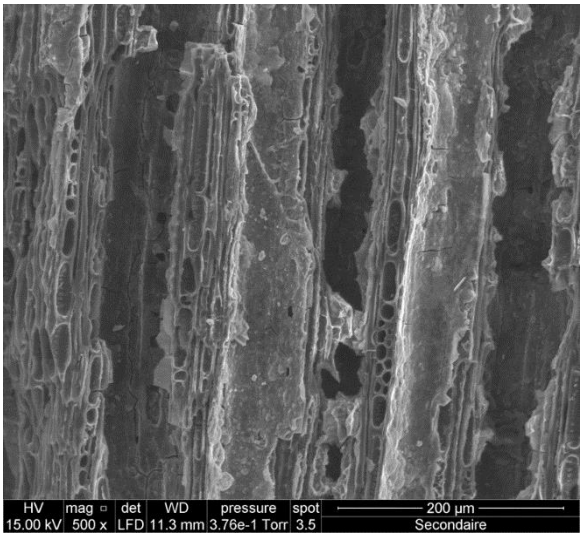
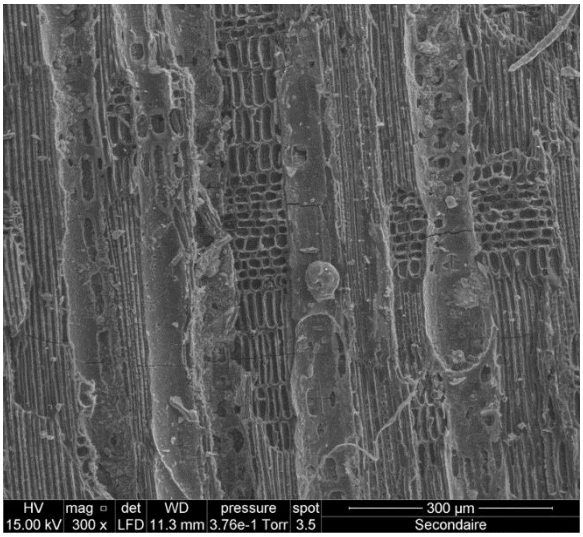
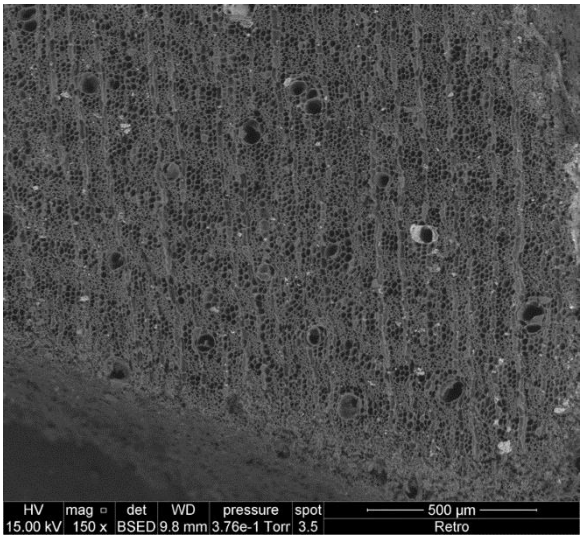
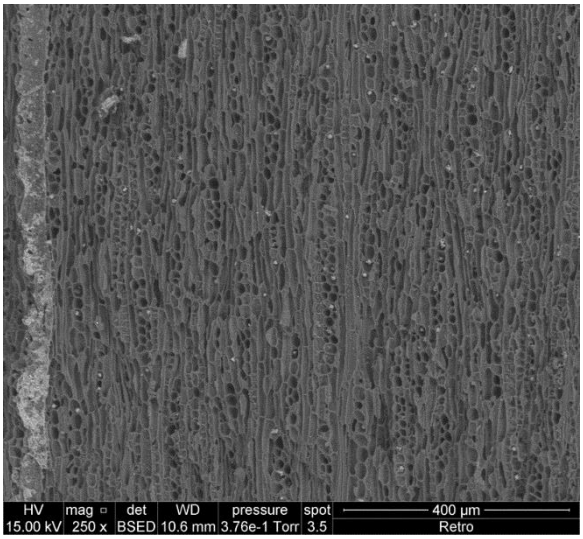


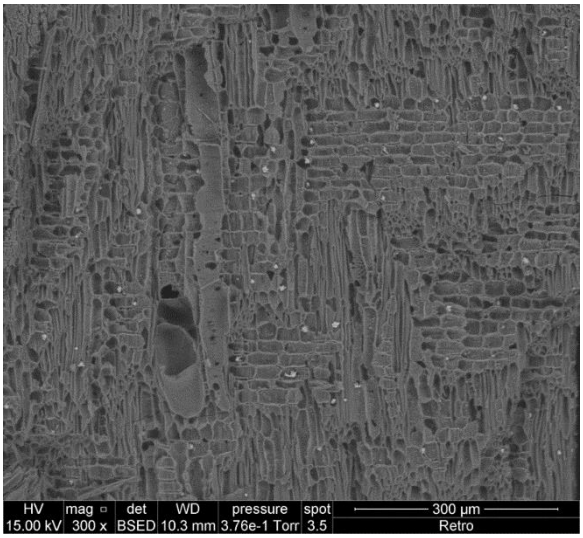
Planche XXXVI











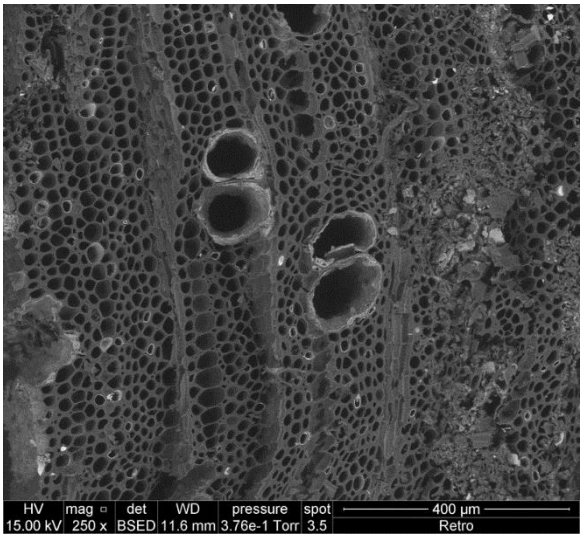
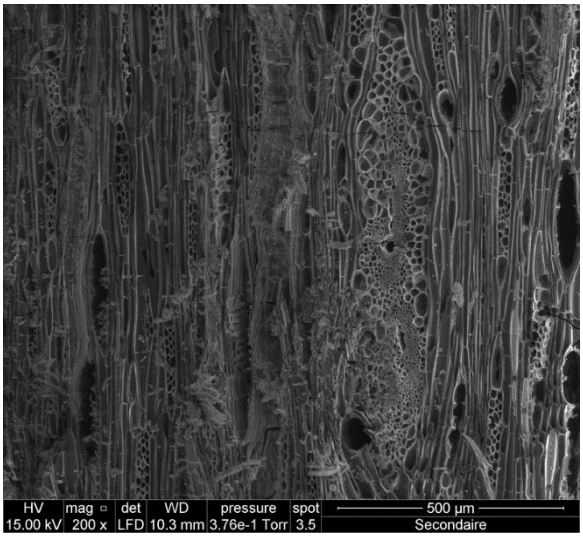
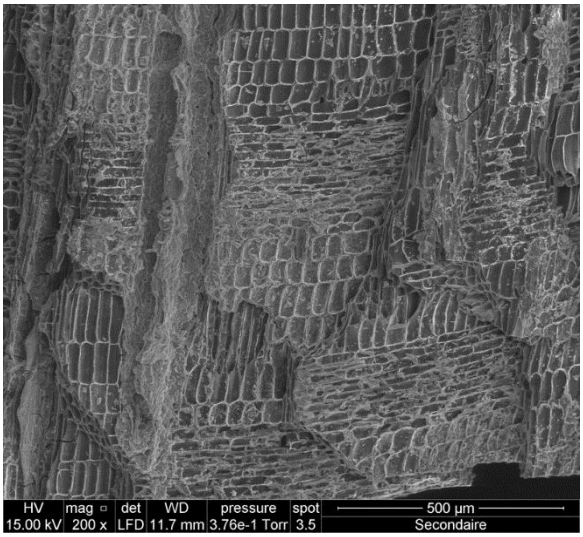
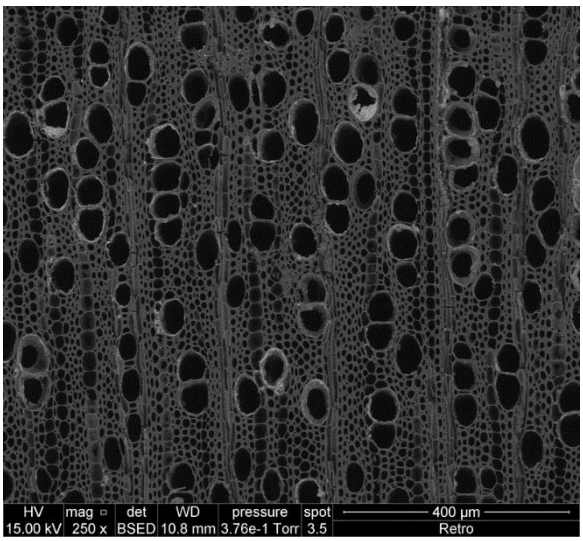
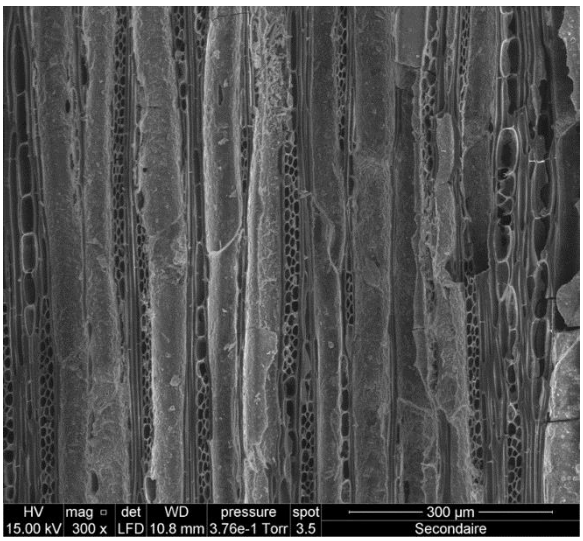


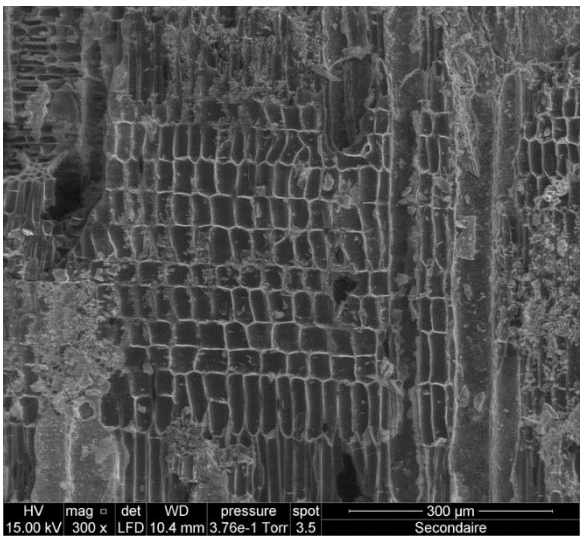
Planche XXXVII











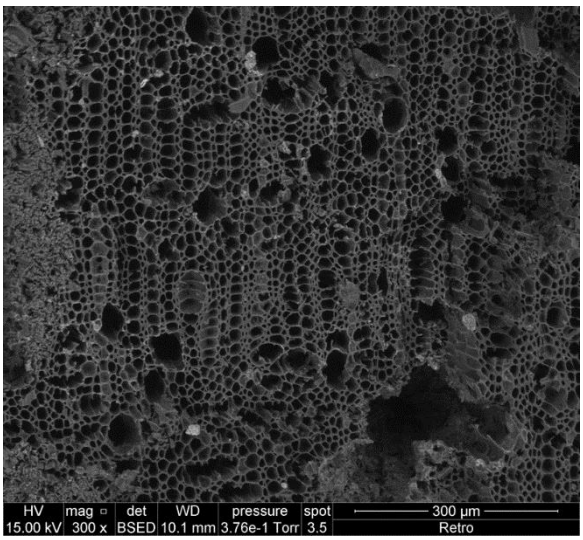
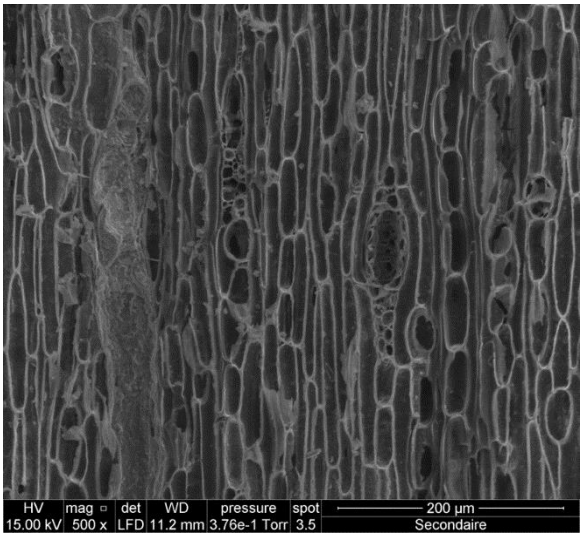
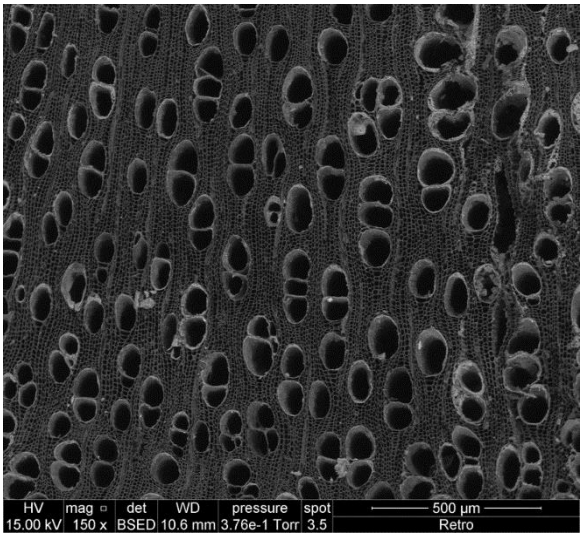
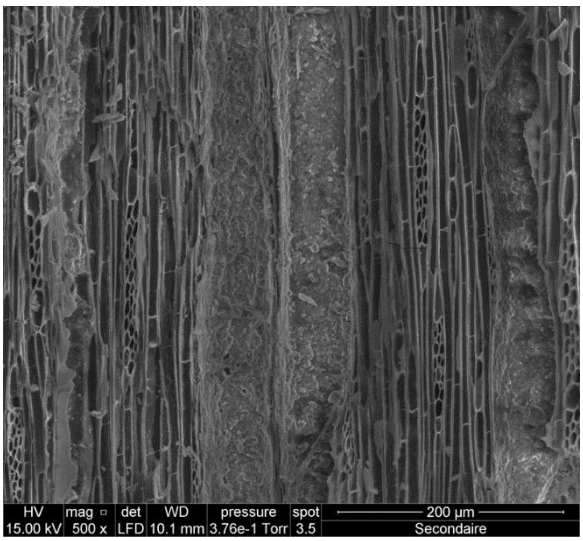
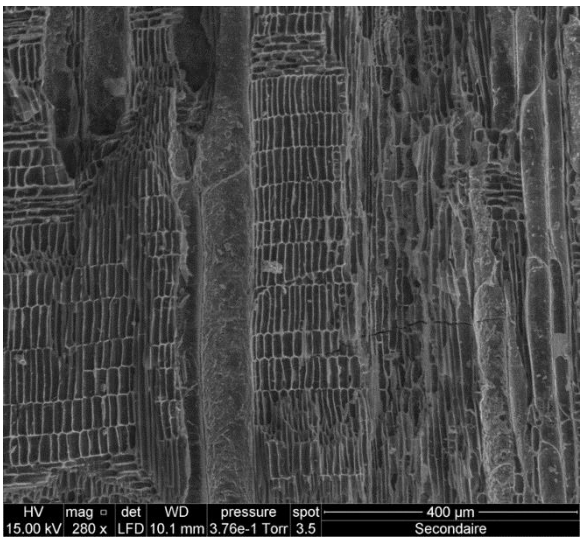


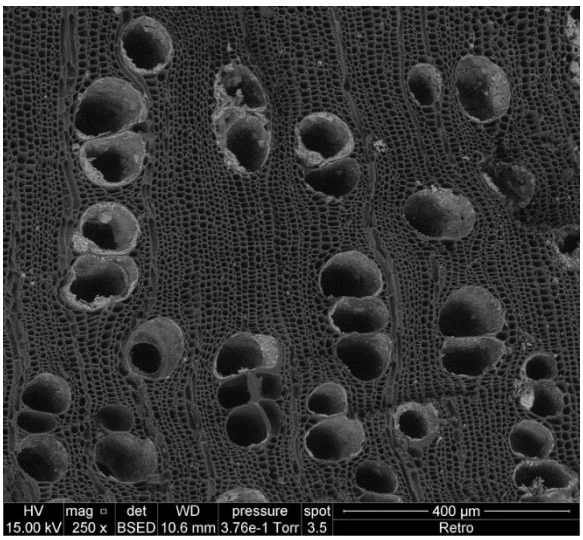
Planche XXXVIII











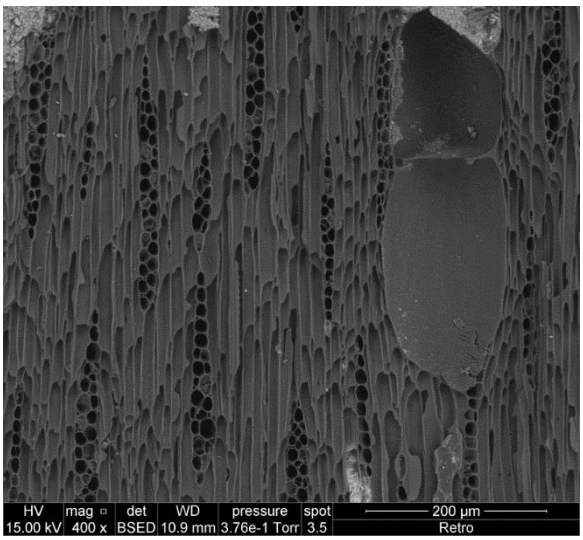
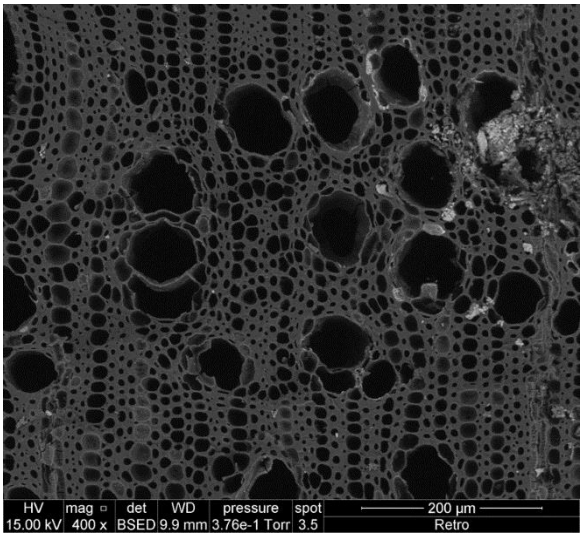
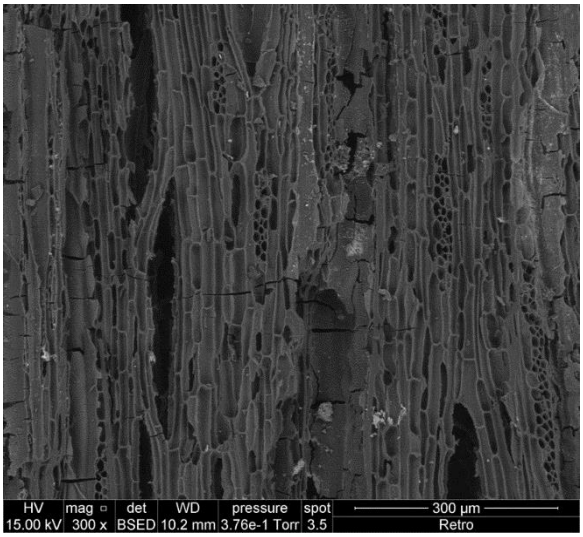
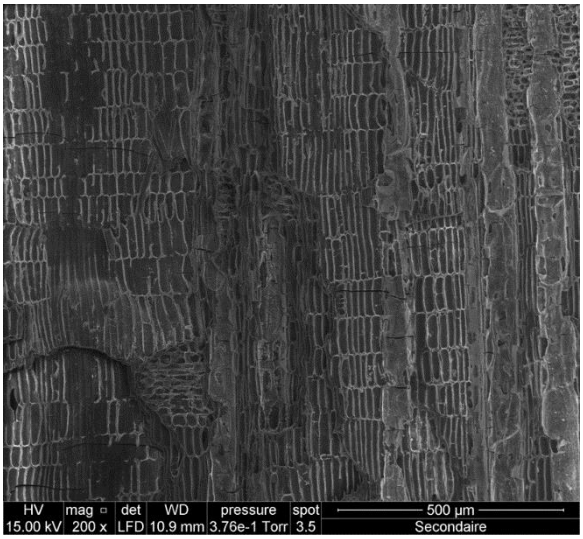
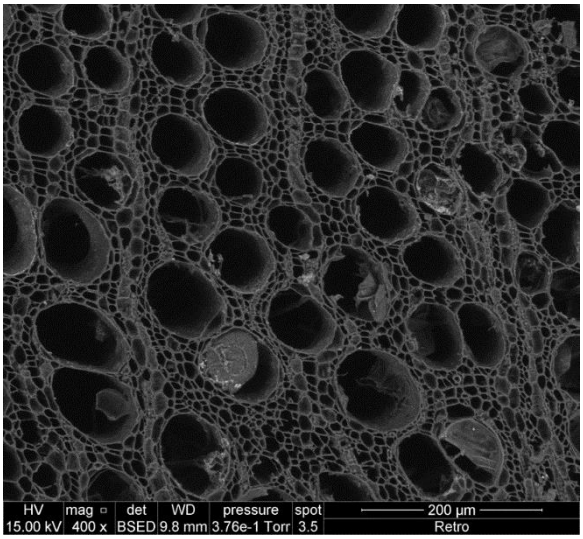


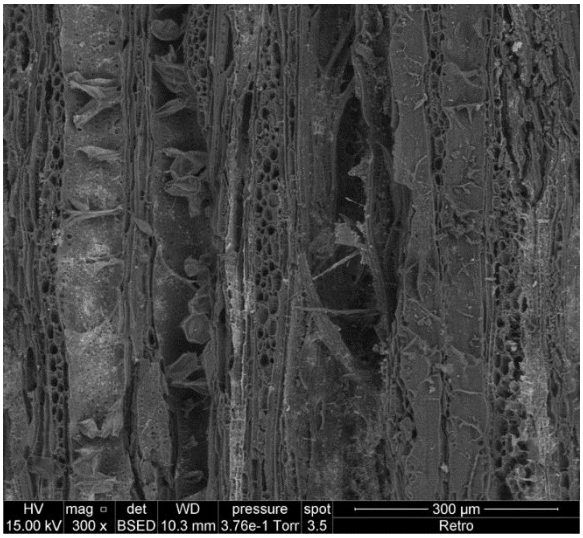
Planche XXXIX

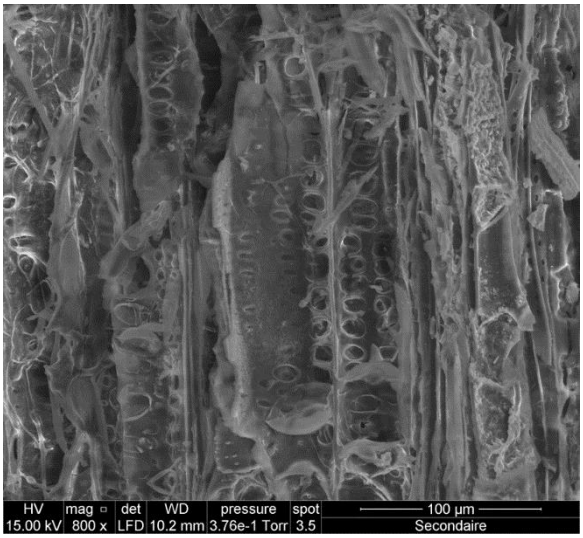












Enrichissement de la collection

Au cours de cette thèse, j'ai bu bénéficier des deux collections de charbons de bois tropicaux présentes à l'ISEM : celle de Rita Scheel-Ybert, qui comprend plus de 1600 spécimens brésiliens et celle de Christophe Tardy qui comprend plus de 400 spécimens de Guyane Française.

J'ai à mon tour contribué à la collection de Guyane en carbonisant des échantillons de bois supplémentaires. Ces échantillons proviennent essentiellement de la xylothèque de Kourou. La plupart, accumulés au cours de la thèse de Christophe Tardy, étaient déjà stockés à l'ISEM à mon arrivée. D'autres ont été offerts au cours de ma thèse par Jacques Beauchêne (Cirad, UMR EcoFoG) et tous n'ont pas encore été carbonisés. Enfin, certains proviennent de prélèvements effectués en forêt.

Ici la taxonomie n'a pas été mise à jour, les noms sont ceux qui étaient inscrits sur les plaquettes ou sur les étiquettes des prélèvements. Ceci permet d'aller et venir entre « l'ancienne » collection et celle-ci plus simplement en attendant leurs mises à jour.

N° tiroir	N°	N° bis	Genre/espèce	Famille
1	746		*Crudia aromatica*	Caesalpinioideae
1	2547		*Sagotia racemosa*	Euphorbiaceae
1	2526			Myrtaceae
2	1687		*Eugenia* sp.	Myrtaceae
2	773		*Cassia spruceana*	Caesalpinioideae
2	2440	1754	*Lacmellea floribunda*	Apocynaceae
3	2748	23491	*Inga* sp.	Mimosoideae
3	2256		*Hieronyma alchorneoides*	Euphorbiaceae
3	2364	DS 3763	*Vatairea paraensis*	Faboideae
4	1428		*Talisia* cf. *pilosula*	Sapindaceae
4	2256	1379	*Hieronyma alchorneoides*	Euphorbiaceae
4	1497		*Vatairea guianensis* ?	Faboideae
5	1535		*Calycolpus goetheanus*	Myrtaceae
5	1428		*Talisia pilosula*	Sapindaceae
5	1712		*Osteophloem platyspermum*	Myristicaceae
6	2259	1386	*Unonopsis* sp.	Annonaceae
6	2531	1825	*Amanoa guianensis*	Euphorbiaceae
6	576		*Moronobea coccinea*	Clusiaceae
7	1417		*Symphonia globulifera*	Clusiaceae
7	2072		*Micropholis cayennensis*	Sapotaceae
7	2025		*Candolleodendron brachystachyum*	Caesalpinioideae
8	2071		*Heisteria densifrons*	Olacaceae
8	2074		*Eperua falcata*	Caesalpinioideae
8	2069		*Drypetes variabilis*	Euphorbiaceae
9	2080		*Eperua rubiginosa*	Caesalpinioideae
9	2133		*Sloanea* sp.	Elaeocarpaceae
9	356		*Licania micrantha*	Chrysobalanaceae
10	2122		*Licania alba*	Chrysobalanaceae
10	2106		*Lecythis idatimon*	Lecythidaceae
10	464		*Caryocar glabrum*	Caryocaraceae
11	1447		*Parinari montana*	Chrysobalanaceae

N° tiroir	N°	N° bis	Genre/espèce	Famille
11	2128		*Eschweilera sagotiana*	Lecythidaceae
11	701		*Xylopia sericea*	Annonaceae
12	2110		*Lecythis poiteaui*	Lecythidaceae
12	1307		*Licaria cannella*	Lauraceae
12	2110		*Lecythis poiteaui*	Lecythidaceae
13	2118		*Lecythis zabucajo*	Lecythidaceae
13	2138		*Aspidosperma album*	Apocynaceae
13	2118		*Lecythis zabucajo*	Lecythidaceae
14	1336		*Dicorynia guianensis*	Caesalpinioideae
14	1268		*Tapirira guianensis*	Anacardiaceae
14	1306		*Recordoxylon speciosum*	Caesalpinioideae
15	2055		*Chrysophyllum preurii*	Sapotaceae
15	839		*Dicorynia guianensis*	Caesalpinioideae
15	1057		*Achrouteria pomifera*	Sapotaceae
16	1455		*Micropholis obscura*	Sapotaceae
16			*Ceiba pentandra*	Bombacaceae
16	1342		*Micropholis guianensis*	Sapotaceae
17	1444		*Diplotropis purpurea*	Faboideae
17	1317		*Manilkara bidentata*	Sapotaceae
17	1441		*Andira inermis*	Faboideae
18	2126		*Eschweilera sagotiana*	Lecythidaceae
18	1463		*Enterolobium schomburgkii*	Mimosoideae
18	2144		*Licania fanshawei*	Chrysobalanaceae
19	924		*Couepia guianensis*	Chrysobalanaceae
19	1462		*Qualea rosea*	Vochysiaceae
19	924		*Couepia guianensis*	Chrysobalanaceae
20	2123		*Eschweilera sagotiana*	Lecythidaceae
20	1627		*Inga fanchoniana*	Mimosoideae
20	2050		*Eschweilera micrantha*	Lecythidaceae
21			*Clusia nemorosa*	Clusiaceae
21	1459		*Goupia glabra*	Goupiaceae
21	748		*Terminalia amazonia*	Combretaceae
22			*Clusia minor*	Clusiaceae
22	1367		*Vouacapoua americana*	Caesalpinioideae
22	1672		*Miconia crassifolia*	Melastomataceae
23	2749	23612	*Mouriri crassifolia*	Melastomataceae
23	1223		*Zanthoylum rhoifolium*	Rutaceae
23	2025		*Candolleodendron brachystachyum*	Caesalpinioideae
24	966		*Sclerolobium melinonii*	Caesalpinioideae
24	998	66	*Ambelania acida*	Apocynaceae
24	2403	1702	*Mouriri callocarpa*	Melastomataceae
25	2292	1535	*Homalium guianense*	Flacourtiaceae
25	684		*Mouriri sagotiana*	Melastomataceae
25	1662		*Luehea* sp.	Tiliaceae
26	477		*Parkia pendula*	Mimosoideae
26	1057		*Achrouteria pomifera*	Sapotaceae
26	2110		*Lecythis poiteaui*	Lecythidaceae

N° tiroir	N°	N° bis	Genre/espèce	Famille
27			*Clusia* sp.	Clusiaceae
27			*Myrtaceae* I	Myrtaceae
27	2115		*Chimarrhis turbinata*	Rubiaceae
28			*Clusia* sp.	Clusiaceae
28			*Myrtaceae* II	Myrtaceae
28	2102		*Duroia aquatica*	Rubiaceae
29	1444		*Diplotropis purpurea*	Faboideae
29	2127		*Lecythis persistens*	Lecythidaceae
29	1268		*Tapirira guianensis*	Anacardiaceae
30	1173		*Avicennia germinans*	Acanthaceae
30			*Eugenia biflora*	Myrtaceae
30	356		*Licania micrantha*	Chrysobalanaceae
31			Cf. *Lecythis/Eschweilera*	Lecythidaceae
31			*Tabebuia* sp.	Bignoniaceae
31	2069		*Drypetes variabilis*	Euphorbiaceae
32	1762	2380	*Sterculia frondosa*	Sterculiaceae
32			Bois mouillé	?
32	1404		*Licania membranacea*	Chrysobalanaceae
33	2222	1390	*Buchenavia macrophylla*	Combretaceae
33	1324	2240	*Pachira aquatica*	Bombacaceae
33	1078		*Miconia fragilis*	Melastomataceae
34	459		*Dipteryx punctata*	Faboideae
34	1702	2403	*Mouriri collocarpa*	Melastomataceae
34	1206		*Casearia acuminata*	Flacourtiaceae
35	1740	2407	*Antonia ovata*	Loganiaceae
35	1672		*Mouriri crassifolia*	Melastomataceae
35	1718	2423	*Tapura* sp.	Dichapetalaceae
36	1797	2055	*Dipteryx punctata*	Faboideae
36	1417		*Trymatococcus amazonicus*	Moraceae
36	1324	2240	*Pachira aquatica*	Bombacaceae
37	1699	2378	*Symphonia globulifera*	Clusiaceae
37	1762	2380	*Sterculia frondosa*	Sterculiaceae
37	1516	2278	*Mouriri* sp.	Melastomataceae
38			Cf. *Tabebuia* sp.	Bignoniaceae
38			Cf. *Tabebuia* sp.	Bignoniaceae
38			Cf. *Tabebuia* sp.	Bignoniaceae
39	17		*Tabebuia capitata*	Bignoniaceae
39	43			Melastomataceae
39	6		*Ernestia granvillei*	Melastomataceae
40	32			Leguminosae
40	18		*Tabebuia* cf. *serratifolia*	Bignoniaceae
40	23		*Miconia holosericea*	Melastomataceae
41	42		*Henriettea succosa*	Melastomataceae
41	2127	775	*Lecythis persistens*	Lecythidaceae
41	7		*Miconia ciliata*	Melastomataceae
42	1447		*Parinari montana*	Chrysobalanaceae
42	576		*Moronobea coccinea*	Clusiaceae

N° tiroir	N°	N° bis	Genre/espèce	Famille
42	2133	782	*Sloanea* sp.	Elaeocarpaceae
43	2138	796	*Aspidosperma album*	Apocynaceae
43	2100	727	*Licania membranacea*	Chrysobalanaceae
43	Don de J. Beauchêne (EcoFoG Kourou)		*Bocoa* sp.	Caesalpinioideae
44	Coll J. Engel Nouragues 2017		*Tabernaemontana undulata*	Apocynaceae
44	Coll J. Engel Nouragues 2017		*Tapirira guianensis*	Anacardiaceae
44	Coll J. Engel Nouragues 2017		Cf. *Talisia esculenta*	Sapindaceae
45	Don J. Beauchêne (EcoFoG Kourou)		*Tapura* sp.	Dichapetalaceae
45	Don J. Beauchêne (EcoFoG Kourou)		*Pachira aquatica*	Bombacoideae
45	1801		*Drypetes variabilis*	Putranjivaceae
46	Collecteur : J. Engel, Nouragues 2017		Cf. *Henriettea* sp.	Melastomataceae
46	Collecteur : B. Riéra		*Henriettea* sp.	Melastomataceae
46	1864		*Hebepetalum humiriifolium*	Linaceae
47	2122		*Licania alba*	Chrysobalanaceae
47	1390		*Bagassa guianensis*	Moraceae
47	1404		*Licania membranacea*	Chrysobalanaceae
48	1693		*Sapium paucinervium*	Euphorbiaceae
48			*Cedrela* sp.	Meliaceae
48	701		*Xylopia nitida*	Annonaceae
49	?359?			Chrysobalanaceae
49	2384		*Quiina* sp.	Quiinaceae
49	2107	755	*Eschweilera collina*	Lecythidaceae
50	1149		*Vouacapoua americana*	Caesalpinioideae
50	1045		*Roupala montana*	Proteaceae
50	1898		*Prunus myrtifolia*	Rosaceae
51	1662		*Lueheopsis rugosa*	Tiliaceae
51	1910	2691/23592	*Maripa* sp.	Convolvulaceae
51	1024		*Simarouba* sp.	Simaroubaceae
52	2371	1689	*Odontadenia perrottetii*	Apocynaceae
52	1300		*Mammea americana*	Clusiaceae
52	1574		*Humiriastrum excelsum*	Humiriaceae
53	Collecteur : B. Riéra		*Cordia nodosa*	Boraginaceae
53	Bois africain		*Calpocalyx heitzii*	Mimosoideae
53	2334	1579	*Albizia niopoides*	Mimosoideae
54	1722	2163	*Vismia macrophylla*	Hypericaceae
54	365		*Dimorphandra polyantha*	Caesalpinioideae
54	2662	23529	*Schefflera decaphylla*	Araliaceae
55	2428	1719	*Moronobea coccinea*	Clusiaceae
55	1137		*Euplassa pinnata*	Proteaceae
55	1798	1490	*Ficus gomelleira*	Moraceae
56	2126	774	*Lecythis persistens*	Lecythidaceae

N° tiroir	N°	N° bis	Genre/espèce	Famille
56	2511	1830	*Myrtaceae indet*	Myrtaceae
56			*Eschweilera/Lecythis*	Lecythidaceae
57	2128	776	*Lecythis persistens*	Lecythidaceae
57	2430	1724	*Catostemma fragrans*	Bombacoideae
57	Collecteur : S. Bodin, Gd Plateau Inselberg 2018 (F10 T9 30-40cm)		*Strychnos* sp.	Loganiaceae
58	1923		*Mahurea palustris*	Bonnetiaceae
58	1735		*Buchenavia grandis*	Combretaceae
58	1921		*Isertia coccinea*	Rubiaceae
59	2399	1688	*Elvasia macrostipularis*	Ochnaceae
59	512		*Albizia pedicellaris*	Mimosoideae
59	1816		*Capirona decorticans*	Rubiaceae
60	727		*Copaifera guianensis*	Caesalpinioideae
60	2275		*Matayba arborescens*	Sapindaceae
60	1973	546	*Dacryodes* sp.	Burseraceae
61	2619	23493	*Tapura capitulifera*	Dichapetalaceae
61	568		*Macrolobium bifolium*	Caesalpinioideae
61	2027	609	*Cupania scrobiculata*	Sapindaceae
62	2464	1742	*Posoqueria latifolia*	Rubiaceae
62	1306		*Recordoxylon speciosum*	Caesalpinioideae
62	1816		*Capirona decorticans*	Rubiaceae
63	2181	1300	*Hydrochorea corymbosa*	Mimosoideae
63	1870	2380	*Trichilia schomburgkii*	Meliaceae
63	72		*Ptychopetalum olacoides*	Olacaceae
64	43			Melastomataceae
64	?		?	
64	2639	23509	*Maquira guianensis*	Moraceae
65	1244		*Hymenaea courbaril*	Caesalpinioideae
65	353-CO		*Lacunaria* cf. *jenmanii*	Ochnaceae