HAL
open science

La régénération, un processus multi-étape au résultat imprévisible : L'exemple d'une Sapotaceae en Forêt de Guyane française

François Feer, Catherine Julliot, Bruno Simmen, Pierre-Michel Forget, Françoise Bayart, Stéphanie Chauvet

To cite this version:

François Feer, Catherine Julliot, Bruno Simmen, Pierre-Michel Forget, Françoise Bayart, et al.. La régénération, un processus multi-étape au résultat imprévisible : L'exemple d'une Sapotaceae en Forêt de Guyane française. Revue d'Écologie, 2001, 56 (2), pp.119-145. hal-03530049

HAL Id: hal-03530049

https://hal.science/hal-03530049v1

Submitted on 17 Jan 2022

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

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

LA RÉGÉNÉRATION, UN PROCESSUS MULTI-ÉTAPE AU RÉSULTAT IMPRÉVISIBLE : L'EXEMPLE D'UNE SAPOTACEAE EN FORÊT DE GUYANE FRANÇAISE

François FEER[1], Catherine JULLIOT[1,2], Bruno SIMMEN[2], Pierre-Michel FORGET[1], Françoise BAYART[1] & Stéphanie CHAUVET[1]

SUMMARY

The net result of the multi-stage recruitment from seed production to seedling establishment was assessed along 3 consecutive years in *Chrysophyllum lucentifolium* (Sapotaceae) in a mature rain forest of French Guiana. According to year, between 37 and 42 % of seed production was primarily dispersed away from fruiting trees without damage, especially by primates. Seeds dispersed in howler monkeys' (*Alouatta seniculus*) defecation were serendipitously buried by dung beetles (14%), eaten by terrestrial vertebrates such as rodents, or destroyed by insects or pathogens. The proportion of seeds secondarily dispersed by scatterhoarding rodents varied from 3 to 17 % according to year. The survival rate of unremoved and uneaten seeds after 20 days, varied from 2 to 56 % according to year and pattern of spatial distribution generated by primary dispersal (clump or scattered). The empirical model based on the seed and seedling fate diagram showed that, according to years, from 6 to 15 % of produced seeds lead to seedling establishment away from parent tree. Variations in patterns of seed removal and predation by rodents were the most crucial factors governing the effectiveness of primary and secondary dispersers and the spatial distribution of seedlings. Between-year variations of recruitment were important and stochastic because the fluctuations of seed production and seed dispersal/predation varied independently. The proposed empirical model has thus no predictive value. However it can be useful for instance to test the effects of seed size and of some faunal perturbations.

RÉSUMÉ

Un bilan de la régénération à étapes multiples depuis la production de la graine jusqu'à l'installation de la jeune plantule, a été établi sur 3 ans, pour *Chrysophyllum lucentifolium* (Sapotaceae) en forêt mature de Guyane française. Selon les années, de 37 à 42 % des graines produites sont disséminées intactes, essentiellement par les primates, à distance de la couronne de l'arbre (dispersion primaire). Les graines dispersées dans les fèces de singes hurleurs (*Alouatta seniculus*) sont enfouies accidentellement par les coléoptères coprophages (14 %), puis consommées par les vertébrés terrestres, essentiellement les rongeurs, ou détruites par les insectes ou les agents pathogènes. Le taux de dispersion secondaire par les rongeurs varie de 3 à 17 % selon les années. Le taux de survie du reste des graines après 20 jours, varie de 2 à 56 % selon les années et selon le mode de distribution spatial généré par

[1] UMR 8571 et

[2] EP 2017, MNHN-CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale, 4 Avenue du Petit Château, F-91800 Brunoy.

Rev. Écol. (Terre Vie), vol. 56, 2001.

la dispersion primaire (groupé ou éparpillé). Le modèle empirique construit à partir du diagramme quantifié du devenir des graines et des plantules, montre que, selon les années, de 6 à 15 % des graines produites donnent une plantule installée à distance de l'arbre. Les variations de prédation par les rongeurs constituent le facteur principal modulant l'efficacité des disperseurs primaires et secondaires et la distribution spatiale des plantules. Les variations inter-annuelles de la régénération sont importantes et ont un caractère aléatoire lié aux variations indépendantes de la production de graines et de leur dispersion/prédation. Le modèle empirique proposé n'a donc aucune valeur prédictive mais il permet cependant de tester par exemple les effets de la taille de la graine et ceux de certaines perturbations de la faune impliquée dans le processus.

INTRODUCTION

La phase cruciale de la régénération végétale incluant la production de graines, leur dissémination et l'établissement de la plantule est soumise à de nombreux facteurs spécifiques à la plante ou liés à l'environnement biotique et abiotique, qui modulent le devenir des unités de dissémination. Durant les 30 dernières années, diverses hypothèses ont été proposées pour expliquer les rythmes phénologiques et les processus de maintien de la diversité des plantes tropicales (Janzen, 1969, 1970 ; Connell, 1971 ; Janzen, 1978 ; Howe, 1980 ; Howe & Smallwood, 1982). Toutes ces hypothèses prennent en compte l'impact des communautés d'animaux frugivores-granivores sur les stades précoces de la régénération naturelle qui touche une majorité d'espèces des forêts tropicales (voir revues dans Janzen, 1969, 1971 ; Howe & Smallwood, 1982 ; Estrada & Fleming, 1986). Des compilations de nombreuses études ont montré que les modalités de prédation des graines, après dispersion par les invertébrés et par les vertébrés terrestres, étaient distinctes (Clark & Clark, 1984 ; Hammond & Brown, 1998). En réalité, il semble que l'installation des plantules dépende souvent d'interactions complexes entre les vertébrés et les invertébrés, entre les disperseurs primaires et secondaires, les prédateurs et les facteurs de l'habitat (Janzen, 1982 ; Janzen & Martin, 1982 ; Estrada & Coates-Estrada, 1991 ; Forget & Milleron, 1991 ; Fragoso, 1997 ; Forget *et al.*, 1999 ; Spironello, 1999). L'exemple des rongeurs qui peuvent intervenir à la fois en tant que prédateurs et disperseurs de graines (voir revue de Forget *et al.*, 1998b) illustre bien ce phénomène. Price & Jenkins (1986) ont proposé un diagramme décrivant les voies possibles du devenir des graines sous l'influence des rongeurs, afin de modéliser les effets des facteurs liés aux caractéristiques des graines et des rongeurs. Ces auteurs soulignent que la complexité des relations rend difficile une prédiction de l'effet net en terme de probabilité de survie des graines. Cependant cette approche pourrait être utilisée pour la construction d'un modèle empirique décrivant les effets d'un plus large ensemble d'animaux intervenant sur la survie des graines puis des plantules. Schupp & Fuentes (1995) suggèrent que la combinaison d'une approche expérimentale basée sur des observations, prenant en compte la complexité du processus de régénération, serait à même de mieux relier la dispersion et ses conséquences. Ils soulignent cependant que cette démarche, associée à la construction de modèle causal, risque de se voir limitée aux espèces de plantes qui s'y prêtent le plus facilement.

L'efficacité des disperseurs de graines est définie par Schupp (1993) comme le produit de la quantité de graines dispersées par la qualité du site d'installation, en termes de probabilité de production d'un nouvel adulte reproducteur. Il y a davantage d'études sur l'efficacité individuelle d'agents disperseurs importants

(exemple Howe, 1980 ; Schupp, 1993) que sur les conséquences de l'action de larges ensembles d'animaux disperseurs sur les stades précoces du processus de régénération (voir Julliot, 1997 ; Silvius, 1999 ; Spironello, 1999, pour les Sapotaceae). La répartition spatiale des graines (éparpillée ou groupée) résultant de la dispersion primaire par les primates par exemple est un aspect important de l'efficacité de la dispersion (Howe, 1980, 1986). Chez certaines espèces, en effet, les pertes de graines et de plantules dues aux prédateurs, aux herbivores, aux agents pathogènes et à la compétition inter- et intra-spécifique sont plus importantes dans les agrégats (Howe, 1980, 1989 ; Notman *et al.*, 1996 ; Spironello, 1996 ; Forget *et al.*, 2001). Cependant, de fortes concentrations locales comme celles qui résultent des défécations abondantes et répétées par les vertébrés peuvent aussi saturer les prédateurs de graines (Janzen, 1969, 1978 ; Fragoso, 1997) ou favoriser la mise en réserve par les rongeurs (Vandermeer *et al.*, 1979). Les coléoptères coprophages qui enfouissent accidentellement les graines contenues dans les excréments de vertébrés sont d'autres disperseurs secondaires qui désormais ne peuvent plus être ignorés (Estrada & Coates-Estrada, 1991 ; Andresen, 1999, 2000 ; Feer, 1999). Les variations temporelles de la production fruitière, de la dispersion primaire ou secondaire, de la prédation en fonction des facteurs climatiques, de la dynamique de population des agents animaux affectent l'efficacité de la dispersion à l'échelle de la saison mais aussi de l'année (Schupp, 1988a ; Feer & Forget à paraître). Pour tenir compte de l'influence à moyen terme des variations du succès de recrutement des plantules, il est donc indispensable d'étudier plusieurs cycles annuels (voir Connell & Green, 2000).

Cette étude propose de quantifier grâce à un modèle empirique simple, les résultats de la régénération depuis la production de graines jusqu'à un stade précoce de l'installation des plantules chez une Sapotaceae de la forêt sempervirente, *Chrysophyllum lucentifolium* Cronguist. La probabilité de survie des jeunes plantules et leur mode de répartition spatiale sont comparés sur 3 années. Le modèle de fonctionnement a été élaboré grâce à la synthèse des données expérimentales et d'observations en partie publiées par les auteurs (Julliot, 1996b, 1997 ; Chauvet, 1997 ; Simmen *et al.*, 1998 ; Forget *et al.*, 2001 ; Simmen *et al.,* 2001 ; Feer & Forget, en prép.).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

SITE D'ÉTUDE

La station des Nouragues, située dans une réserve naturelle à environ 100 km de Cayenne (4° 5' N, 52° 40' W), est installée dans un bloc de forêt humide sempervirente non perturbée (Bongers *et al.*, 2001). Le climat est caractérisé par une saison des pluies entre les mois de novembre et août, irrégulièrement interrompue par un épisode sec centré sur le mois de mars. La température moyenne est de 26 °C et les précipitations annuelles moyennes sont de 2 990 mm (Grimaldi & Riéra, 2001). La zone d'étude est située au pied d'un « inselberg » et consiste en un ensemble de haute futaie, de forêt de lianes et de bords de rivière. Plus de 1 200 espèces d'arbres, d'arbustes, de lianes, de palmiers et de plantes herbacées y ont été recensées jusqu'à aujourd'hui (Poncy *et al.*, 1998 ; Poncy *et al.*, 2001). Les familles dominantes, Caesalpiniaceae, Sapotaceae, Mimosaceae, et Lecythidaceae totalisent 50 % des arbres.

Un total de 127 espèces de mammifères a été identifié dans la réserve et ses environs immédiats (Voss & Emmons, 1996 ; Bongers *et al.*, 2001). Parmi les 65 mammifères non volants, les primates (6 espèces) sont d'importants frugivores (Simmen *et al.*, 2001) et disperseurs de graines (Zhang & Wang, 1995 ; Julliot, 1996a ; Simmen & Sabatier, 1996 ; Julliot *et al.*, 2001). Quatre d'entre eux, le singe hurleur (*Alouatta seniculus*), le singe araignée (*Ateles paniscus*) et les singes capucins (*Cebus apella* et *C. olivaceus* spp.) dominent en terme de biomasse (Guillotin *et al.*, 1994 ; Simmen *et al.*, 1998). Parmi les mammifères terrestres, les rongeurs sont les frugivores-granivores les plus diversifiés et les plus abondants (Feer *et al.*, 2001). Deux grandes espèces de caviomorphes, l'agouti (*Dasyprocta leporina*) et l'acouchi (*Myoprocta exilis*) ainsi que les rats épineux (*Proechimys cuvieri* et *P. guyanensis*) sont les rongeurs les plus communs sur le site (Guillotin, 1982 ; F. Feer & P.-M. Forget, obs. pers.). Les ongulés, les plus importants en terme de biomasse, comprennent deux espèces de pécaris (*Tayassu tajacu* et *T. pecari* spp.), deux espèces de cervidés (*Mazama americana* et *M. gouazoubira* spp.) et le tapir (*Tapirus terrestris* ; Feer *et al.*, 2001).

ESPÈCE VÉGÉTALE ÉTUDIÉE

Chrysophyllum lucentifolium (cité ci-après par le nom de genre) est un grand arbre de la canopée, localement abondant. Quarante six individus (diamètre à hauteur de poitrine supérieur à 30 cm) ont été répertoriés sur 25 ha de la partie orientale de la zone d'étude, là où il est le plus abondant (Fig. 1). La fructification, synchrone entre individus, a lieu chaque année entre mars et mai. Le fruit est une drupe sphérique de $5,6 \pm 0,2$ cm ($N = 36$), de couleur jaune-orangé pesant $97,4 \pm 44,6$ g ($N = 68$) qui contient en moyenne $4,0 \pm 1,3$ graines entourées de pulpe et protégées par un épicarpe épais et fibreux. La graine mesure $2,5 \times 1,2 \times 0,8$ cm et pèse en moyenne $1,4 \pm 0,6$ g ($N = 300$). Après 20 jours, 73 % des graines au sol ($N = 583$) ont germé ; toutes les graines germent dans un délai d'un mois.

Compte tenu de sa taille et de la dureté de son péricarpe, le fruit de *Chrysophyllum* n'est prélevé dans l'arbre que par un nombre réduit d'espèces consommatrices. Il constitue une ressource prédominante pour les deux grands primates, le singe hurleur et le singe araignée (Julliot, 1996a ; Simmen & Sabatier, 1996). Ces espèces consomment la pulpe adhérant aux graines, ces dernières étant ensuite disséminées dans leurs fèces. Les taux de germination en conditions naturelles des graines extraites de fruits frais et des graines trouvées dans les défécations de primates sont de 82,5 et 84,6 % respectivement (différence non significative, F. Feer, données non publiées). Le singe capucin (*Cebus apella*) et le kinkajou (*Potos flavus*) sont également consommateurs et disperseurs de *Chrysophyllum* (Zhang, 1994 ; Julien-Laferrière, 2000). Un autre primate, le saki (*Pithecia pithecia*), ainsi que des perroquets, des rongeurs arboricoles tel le coendou (*Coendou prehensilis*), des muridés et des échymyidés sont des prédateurs potentiels des graines dans l'arbre. Une partie des graines peut être détruite par les larves d'insectes qui parasitent les fruits dans l'arbre. Au sol, les graines sont principalement consommées par les rongeurs granivores. Les rats épineux les accumulent dans leurs terriers ou les cachent isolément (Forget, 1991 ; Feer & Forget, à paraître) comme le font les rongeurs caviomorphes (Forget, 1990 ; 1993). La tige charnue des jeunes plantules est consommée (F. Feer, obs. pers.) apparemment par les rats épineux et sans doute les muridés. Enfin les plus

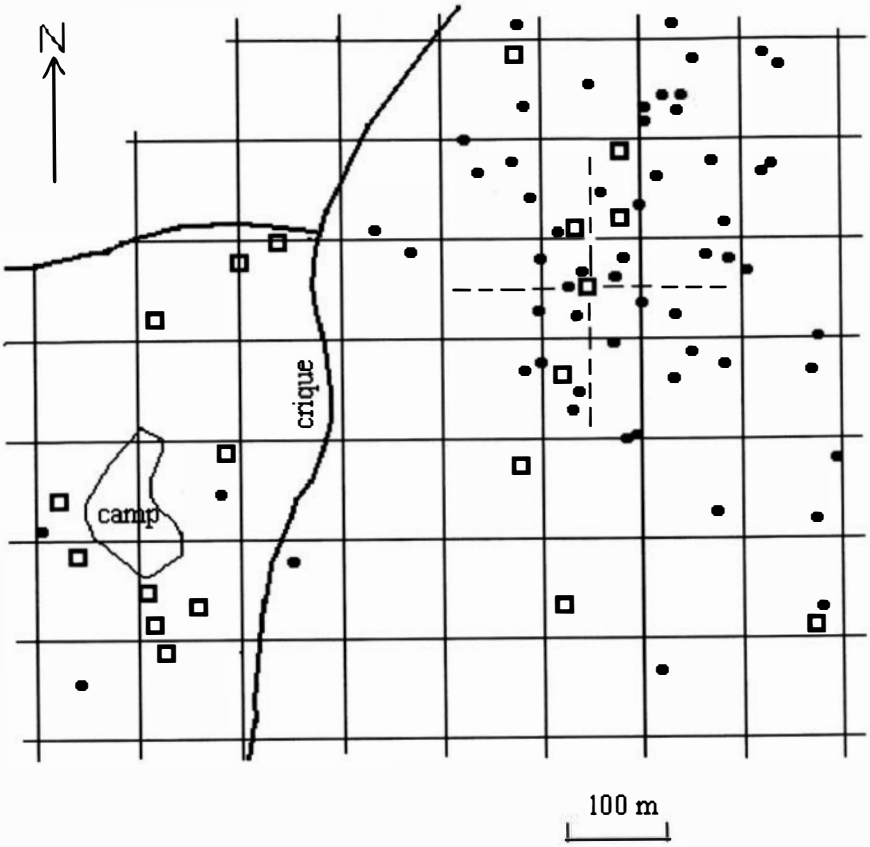

Figure 1. — Site des Nouragues avec les arbres de *Chrysophyllum lucentifolium* de diamètre > 30 cm (●), l'emplacement des transects linéaires des expériences 6 et 9 (en tirets) et les sites de défécation de singes hurleurs (□) de l'expérience 10 (voir texte).

grandes espèces de coléoptères coprophages fouisseurs (Scarabaeidae, Coprinae) enterrent accidentellement les graines de *Chrysophyllum* en exploitant les fèces de primates (Feer, 1999, 2000).

Construction du diagramme du devenir des graines

Le diagramme du devenir des graines puis des plantules représente schématiquement la succession d'étapes survenant entre la production des fruits sur l'arbre et l'établissement de la cohorte de jeunes plantules. Il retrace sur ses différentes branches, l'évolution du nombre de graines ou de jeunes plantules retrouvées après chaque étape. À chacune d'elle correspond le résultat d'une ou plusieurs des expériences en terme de nombre de graines ou de jeunes plantules survivantes. Pour une étape j quelconque, il s'exprime par un nombre N_j de graines ou de plantules équivalent au produit du nombre N_i de l'étape précédente i par un

coefficient c_i dont la valeur découle des résultats expérimentaux correspondants. Quand le coefficient correspond à une proportion de graines ou de plantules survivantes, N_j est égal à $N_i \times c_i$. Quand le coefficient représente la proportion de graines ou de plantules détruites ou ne participant pas au nombre N_j, le nombre N_k est égal à $N_i \times (1 - c_i)$ avec $N_i = N_j + N_k$.

Trois grandes phases ont été distinguées dans le devenir des graines :

Phase 1 : depuis la production de graines dans l'arbre (N_1) jusqu'à l'arrivée des graines au sol, soit à distance de l'arbre, soit sous la couronne de l'arbre (Fig. 2). La première partie (N_2) correspond à la totalité des graines dispersées par les vertébrés arboricoles à distance de la couronne de l'arbre (dispersion primaire). Nous avons différencié la dispersion par les singes hurleurs (N_{21}) de celle des autres disperseurs (N_{22}) en raison des caractéristiques propres de leur mode de défécation (voir plus loin phase 2). Les graines tombées sous l'arbre (N_3) comprennent les graines contenues dans les fruits et les graines seules et viables, c'est-à-dire non parasitées, ni avortées ou détruites par la prédation des animaux arboricoles (voir plus loin phase 3).

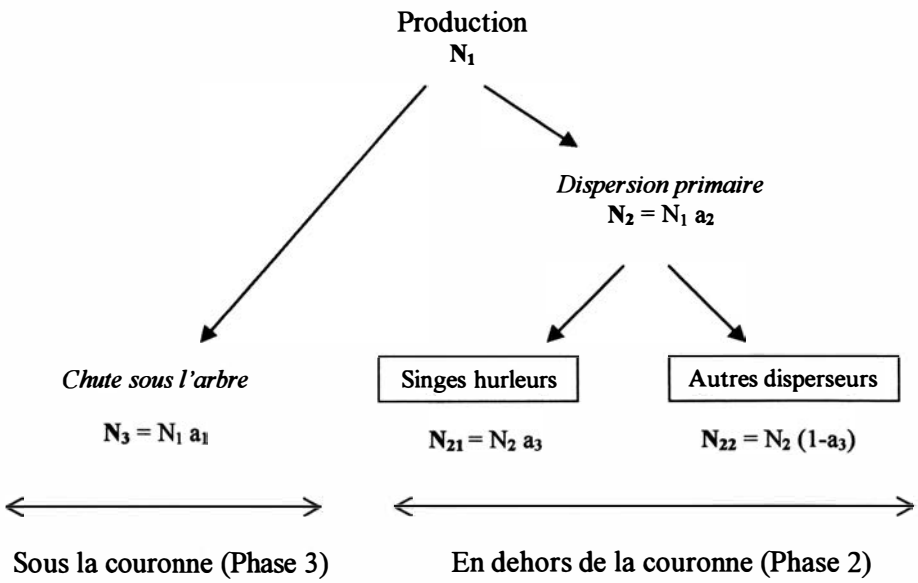

Figure 2. — Diagramme du devenir des graines de la production à la chute des graines sur le sol (Phase 1 et 3). a_1 : proportion de graines intactes seules ou dans un fruit entier tombées sous l'arbre ; a_2 : proportion de graines dispersées par l'ensemble des animaux arboricoles ; a_3 : proportion de graines dispersées par les singes hurleurs.

Phase 2 : depuis l'arrivée au sol des graines intactes à l'extérieur de la couronne par dispersion primaire jusqu'à l'établissement des jeunes plantules (Fig. 3). Nous avons distingué grossièrement deux catégories de distribution au sol des graines rejetées par les consommateurs arboricoles selon la manière dont ils répartissent leurs défécations. Les graines groupées (N_{31}) correspondent aux

défécations matinales typiquement synchrones d'une troupe de singes hurleurs près de leur dortoir. D'après Julliot (1997), 61 % des défécations de cette espèce correspondent à ce mode agrégé. Les graines provenant du reste des défécations de cette espèce (N_{32}), moins agrégées dans l'espace et dans le temps, ont été rangées dans la deuxième catégorie, celle des graines isolées. Les graines disséminées par les singes araignées, les singes capucins et le kinkajou (N_{22}) ont également été placées dans la catégorie des graines isolées.

Les graines disséminées par les singes hurleurs sont toujours mélangées à une quantité importante de matière fécale (Julliot, 1996b) susceptible d'attirer de nombreux coléoptères coprophages (Feer, 1999). À l'inverse, les graines disséminées par les autres disperseurs sont mêlées à des quantités très faibles de matière fécale. Peck & Howden (1984) ont montré au Panama que les espèces de coléoptères coprophages capturées grâce à une grande quantité de fèces étaient plus nombreuses, plus abondantes et de tailles plus grandes que les espèces capturées grâce à une plus petite quantité d'appât (voir aussi Andresen, 2000). Nos observations sur le site d'étude vont dans le même sens. Les coléoptères coprophages susceptibles de jouer un rôle dans l'enfouissement des graines de *Chrysophyllum* sont limités à quelques espèces de grande taille (Feer, 1999). Nous avons donc fait l'hypothèse que l'action de ces insectes en tant que disperseurs secondaires (N_{41} et N_{43}) se limitait aux graines contenues dans les défécations de singe hurleur, les défécations des autres espèces de vertébrés étant comparativement peu abondantes et n'attirant pas de coprophages susceptibles d'enfouir les graines.

Les grands coléoptères coprophages fouisseurs déplacent les graines verticalement dans leurs galeries. Bien qu'ils opèrent occasionnellement des petits déplacements horizontaux avant enfouissement, il a été considéré qu'ils ne modifiaient pas le mode de distribution initial des graines. Les graines enfouies superficiellement (N_{51}, N_{54}) sont en partie exploitées par les prédateurs terrestres qui les détectent. Les graines enfouies à 5 - 10 cm (N_{52}, N_{55}) sont moins susceptibles d'être exploitées mais l'émergence de la plantule est gênée (Andresen, 2000).

Une partie des graines groupées ou isolées non rapidement enfouies par les coléoptères (N_{42}, N_{44}, N_{22}), sont soumises à l'action des vertébrés terrestres qui, soit les consomment, soit, comme certains rongeurs, les mettent en réserve (caches : N_{53}, N_{56}, N_{57}). Nous avons considéré que les graines dispersées initialement de manière groupée par les animaux arboricoles (N_{42}) passent à l'état isolé quand elles sont cachées par les rongeurs (N_{53}) (Fig. 3).

Phase 3 : depuis la chute des graines sous la couronne jusqu'à l'établissement des jeunes plantules sous cette dernière (Fig. 4). Les graines non disséminées hors de la couronne (N_3) tombent au sol seules, nues (N_{33}) ou à l'intérieur des fruits entiers (N_{34}). Les graines seules qui disparaissent (N_{45}) pourraient être partiellement cachées par les rongeurs et donc se retrouver à faible distance, hors de la couronne de l'arbre. Les jeunes plantules survivant sous la couronne ont une double origine : une partie vient des graines seules (N_{46}) et l'autre vient des graines contenues dans les fruits entiers (N_{47}).

PRODUCTION ET DEVENIR DES GRAINES DANS L'ARBRE

Données des collecteurs

Sous 3 arbres situés à l'intersection des domaines vitaux de 3 bandes de singes hurleurs (Julliot, 1992), des collecteurs de 1,5 m^2 de surface chacun ont été

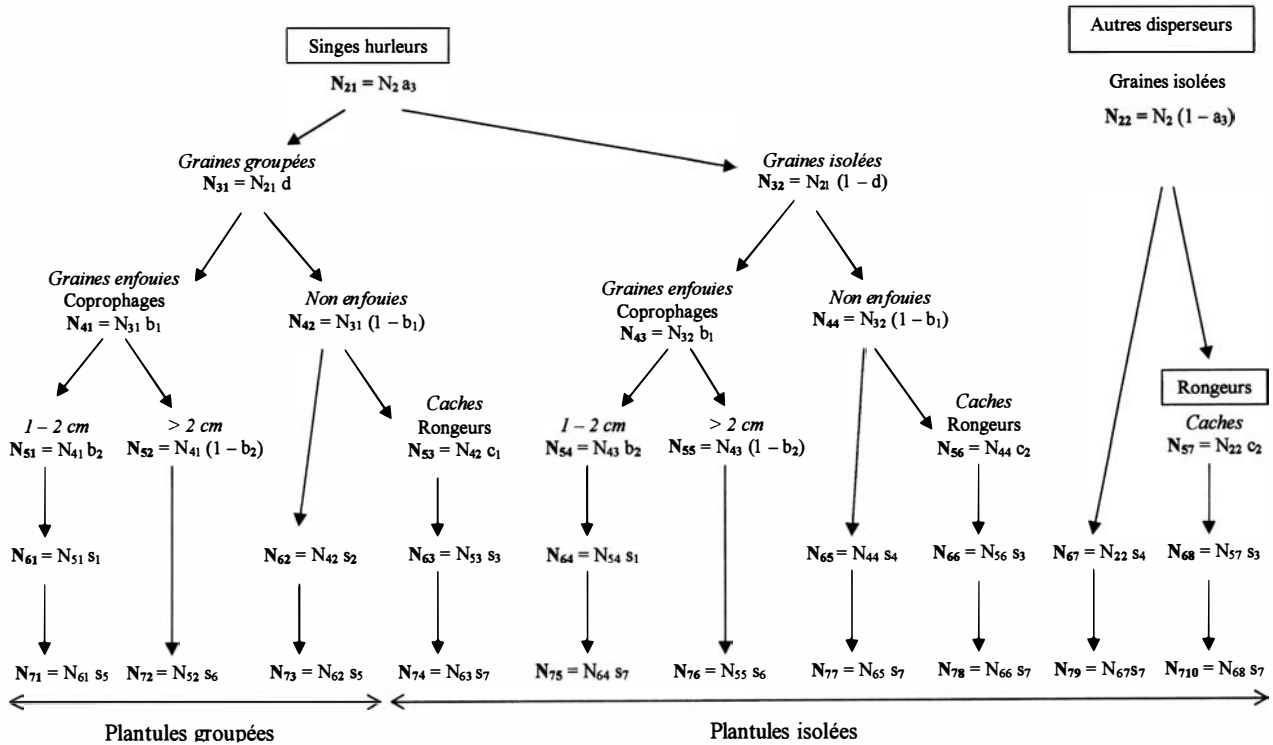

Figure 3. — Diagramme du devenir des graines de la dispersion primaire à l'installation des plantules en dehors de la couronne (Phase 2). d : proportion des défécations de singes hurleurs sous les dortoirs ; b_1 : taux d'enfouissement total par les coléoptères coprophages ; b_2 : taux d'enfouissement superficiel (1-2 cm de profondeur) par les coléoptères coprophages ; c_1 : proportion des graines groupées cachées par les rongeurs ; c_2 : proportion des graines isolées cachées par les rongeurs ; s_1 : taux de survie des graines enfouies superficiellement ; s_2 : taux de survie sur place des graines groupées à 20 j ; s_3 : taux de survie des graines cachées par les rongeurs ; s_4 : taux de survie des graines isolées à 20 j ; s_5 : taux de survie des graines et jeunes plantules groupées en surface ou enfouies superficiellement entre 21 et 42 j ; s_6 : taux de survie des jeunes plantules issues des graines enfouies à 5-10 cm de profondeur ; s_7 : taux de survie des graines et jeunes plantules isolées en surface ou enfouies superficiellement entre 21 et 42 j.

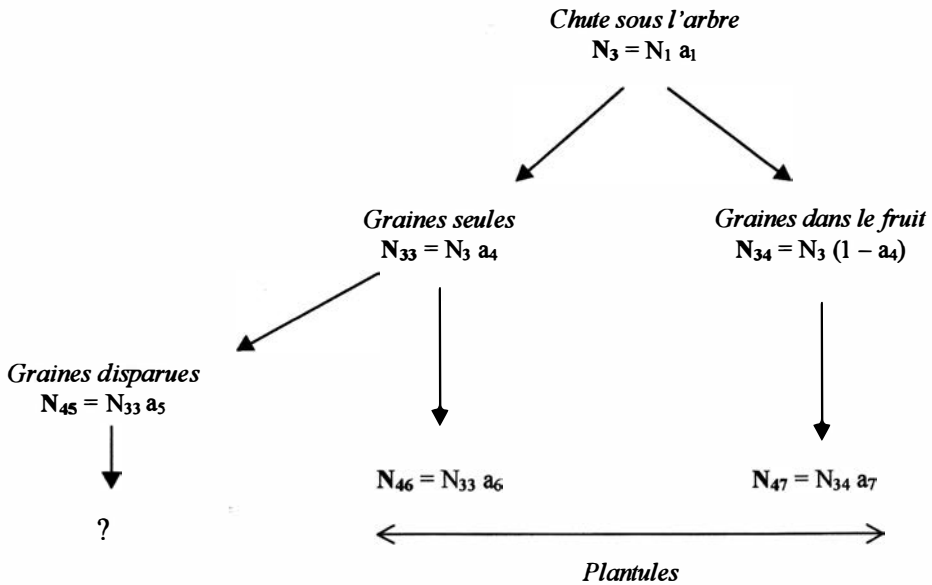

Figure 4. — Diagramme du devenir des graines de la chute sous l'arbre à l'installation des plantules sous la couronne (Phase 3). a_4 : fréquence des graines intactes seules ; a_5 : fréquence des graines seules disparues ; a_6 : taux de survie des jeunes plantules issues de graines seules ; a_7 : taux de survie des jeunes plantules issues des graines contenues dans les fruits.

installés, à raison de 7 à 23 collecteurs par arbre selon la surface de projection au sol de la couronne. Le suivi de leur contenu a duré de la mi-février à fin mars 1995. D'après les courbes cumulatives individuelles de production, les trois quarts de la période de fructification ont été échantillonnés. En 1996, le suivi a duré du 10 février au 20 mai, couvrant entièrement la période de fructification. Comme la production des 3 arbres était faible, 4 arbres supplémentaires dont la production était plus abondante, ont été échantillonnés.

Dans les collecteurs, relevés tous les 5 jours, nous avons distingué : 1) - les fruits entiers tombés spontanément ou à cause des vertébrés arboricoles ; 2) - les morceaux de fruits laissés par les consommateurs arboricoles ; 3) - les graines intactes, manipulées, recrachées après consommation de la pulpe ou déféquées sur place par les animaux arboricoles ; 4) - les graines non viables cassées par les consommateurs, parasitées par des larves d'insectes ou avortées.

L'évaluation de la production de graines pour chaque arbre a été faite sur la base du contenu des collecteurs en supposant que la quantité de fruits entiers ou en morceaux emportés au-delà de la couronne était négligeable. Au nombre de graines isolées, ou contenues dans les fruits, trouvées dans les collecteurs, a été ajouté le nombre estimé de graines qui ont été prélevées avec la pulpe. Ce nombre a été estimé à partir des morceaux de fruit en se basant sur le poids moyen des fruits (sans les graines) et sur le nombre moyen des graines par fruit. L'évaluation de la production totale en fruits et en graines de l'arbre a été obtenue par extrapolation de la surface échantillonnée à la surface totale de la couronne.

Effets des consommateurs arboricoles

En 1995, des affûts au sol ont permis d'identifier les vertébrés arboricoles ou volants diurnes venant dans 3 arbres. Pour chacun, les affûts ont duré de 06h00 à 19h00 durant deux jours consécutifs, à raison de 2 sessions, la première dans la première moitié de la période de production et la seconde au cours de la deuxième moitié. Les effets des visites des différentes espèces ont été évalués grâce à l'analyse du contenu des collecteurs et de 2 placettes (15 - 27 m^2) au sol ratissées sous les couronnes. Avec un total de 30 à 57 m^2 selon les arbres, l'ensemble collecteurs et placettes représentait entre 14,3 et 17,0 % de la surface de la couronne. Leur relevé était fait après chaque passage des consommateurs diurnes afin de mesurer le rôle respectif des espèces. L'effet des consommateurs arboricoles nocturnes a été évalué en vidant les collecteurs et en nettoyant le sol sur les placettes à 19h00, la veille de l'affût diurne, et en les relevant avant 6h00 le lendemain. Afin de juger de la représentativité des résultats des affûts sur l'ensemble de la période de fructification, les données obtenues à partir des collecteurs lors des 2 sessions d'affût ont été comparées à celles des relevés successifs menés tous les 5 jours.

DEVENIR DES GRAINES SOUS LA COURONNE DE L'ARBRE

Expérience 1 : survie sur place et disparition des graines tombées sous l'arbre

Des graines ont été groupées sur une placette de 50 cm de côté, disposée au hasard sous les couronnes respectives de 4 arbres productifs en 1995 (Tab. I), différents des arbres équipés de collecteurs (cf. plus loin). Les graines étaient marquées par une scarification superficielle de façon à les distinguer de celles tombées sur les placettes. Les graines survivant sur place ou disparues ont été dénombrées 23 jours après le début de l'expérience et les jeunes plantules survivantes après 43 jours.

Expérience 2 : survie et germination des graines contenues dans les fruits entiers

Trois placettes de 2 × 2 m ont été délimitées au hasard sous la couronne de chacun des arbres mentionnés plus haut. Les fruits entiers tombés sur ces placettes ont été dénombrés et marqués tous les 5 jours jusqu'à la fin de la production en mai 1995. Les jeunes plantules émergées des fruits pourris, ont été dénombrées à la fin de la période d'observation. Leur taux de survie a été calculé d'après le nombre moyen de graines par fruit.

DEVENIR DES GRAINES DISPERSÉES

Les effets des coléoptères coprophages, des vertébrés terrestres et des autres facteurs du milieu sur la survie des graines après dispersion puis des jeunes plantules installées, ont été évalués grâce à une série d'expériences menées en forêt (Tab. I), simulant différentes conditions naturelles de groupement des graines par exemple (voir Fig. 3). Les graines utilisées étaient extraites de fruits collectés sous divers arbres, et étaient *a priori* viables. Cette étude s'arrête au stade de la

TABLEAU I

Récapitulatif des schémas, des traitements et du matériel des expériences menées sur les graines de Chrysophyllum lucentifolium.

N°	Lieu	Traitement	Nombre de sites	Nombre de graines/site	Total graines	Période	Contrôle
1	sous arbre		4	20	80	1995	graines à 23 j, plantules à 43 j
2	sous arbre		4			1995	fruits et plantules en fin de fructification
3	site de défécation	gr. marquées dans excrément	13	4-5 × 19	92	1995, 1996	graines enfouies à 24 h
4	transect	gr. enfouies 1-2 cm	53	1	53	1997	graines à 4 semaines
5	au hasard	gr. enfouies 5 et 10 cm	3	10	30	1995	plantules à 31-42 j
			2	10	20	1996	
			5	5	25	1997	
6	transect	gr. isolées	20	5	100 × 2	1996	graines à 21 j,
			20	5	100	1997	plantules à 42 j
7	au hasard	gr. marquées isolées	4	10	40	1995	graines à 20 j
8	transect	gr. groupées	20	5	100	1997	graines à 4 semaines
9	transect	gr. marquées groupées	20	5	100	1997	graines à 4 semaines caches
10	site de	gr. marquées	19	15-10 × 44	150	1995	graines à 20 j
	défécation	groupées			305	1996	caches
					180	1997	

jeune plantule, soit environ 6 semaines après la dispersion primaire de la graine, période au-delà de laquelle la prédation se stabilise à un taux plus faible (Forget *et al.*, 2001).

Expérience 3 : dispersion des graines par les coléoptères coprophages

Des graines marquées avec un fil de 10 cm ont été placées au sol dans une masse d'excréments frais de singes hurleurs d'environ 50 g sur leur site de défécation. Les expériences ont été mises en place le matin peu de temps après le passage des singes. La proportion de graines enfouies, la profondeur d'enfouissement ainsi que les proportions de graines consommées ou disparues ont été notées 24 h plus tard.

Expérience 4 : survie des graines enfouies superficiellement

Des graines ont été enterrées une par une à un emplacement marqué, à une profondeur de 1 - 2 cm tous les 8 m le long de 2 transects linéaires. L'expérience a été mise en place en 1997 et le nombre de graines restantes a été noté 4 semaines après.

Expérience 5 : survie des graines enfouies en profondeur

Des graines non marquées ont été enfouies dans le sol à 5 et 10 cm de profondeur à intervalles de 30 cm sur un total de 10 sites au hasard. Les germinations ou les plantules survivantes ont été dénombrées 31 à 42 jours après le début de l'expérience.

Expérience 6 : survie des graines isolées en place

Cinq graines ont été disposées en ligne, avec un espacement de 2 m entre chacune, sur 20 sites installés tous les 25 m sur 2 transects rectilignes de 250 m se croisant perpendiculairement en leur centre (Fig. 1). Les graines puis les plantules restées intactes sur place ont été dénombrées après 21 jours puis 42 jours. L'expérience a été réalisée en mars puis renouvelée en avril 1996 et 1997.

Expérience 7 : survie des graines isolées en place et des graines cachées par les rongeurs

En avril et mai 1995, des graines marquées avec un fil blanc de 60 cm de long (Forget, 1990), ont été disposées isolément sur le sol espacées d'un mètre, sur 4 sites au hasard. Les graines retrouvées intactes sur place ont été dénombrées après 20 jours. Le marquage a permis de dénombrer les graines cachées individuellement par les rongeurs dans un rayon de 5 m. La très grande majorité des caches se situe dans ce périmètre (F. Feer, observation personnelle). Le devenir des graines cachées a été suivi durant un minimum de 20 jours après le début de l'expérience.

Expérience 8 : survie des graines en place et des plantules groupées

Des graines ont été groupées sur 20 placettes de 50 cm de côté disposées selon le même patron que dans l'expérience 6, mais à 10 m des sites de cette dernière (Forget *et al.*, 2001). Cette expérience a été faite aux mêmes périodes que l'expérience 4 et les mêmes mesures ont été effectuées.

Expérience 9 : survie des graines groupées en place et mise en réserve par les rongeurs

Sur 20 sites placés à 10 m des sites de l'expérience 4 mais à l'opposé des sites de l'expérience 8, des graines marquées groupées ont été disposées de la même manière que dans l'expérience 6. Les graines survivant sur place et les graines cachées dans un rayon de 5 m ont été dénombrées après 28 jours. Cette expérience s'est déroulée en avril 1997.

Expérience 10 : survie des graines groupées sous les dortoirs de singes hurleurs

Suivant le même objectif que dans l'expérience 9, les graines marquées ont été déposées en groupes sur 19 emplacements de défécation de singes hurleurs répartis sur une surface de 41 ha (Fig. 1). Les mêmes mesures que dans l'expérience 7 ont été effectuées. Les expériences ont été menées durant les saisons de fructification de 1995, 1996 et 1997.

RÉSULTATS

PRODUCTION ET VIABILITÉ DES GRAINES

La production totale estimée des trois arbres suivis en 1995 a varié entre 3 828 et 11 252 graines (Tab. II). En 1996, elle n'atteint que 318 à 1 544 graines pour les mêmes arbres tandis que celle des 4 arbres supplémentaires a varié entre 1 282 et 1 944 graines. D'après le contenu des collecteurs en 1995 (Tab. III), aucune graine tombée sous l'arbre, c'est-à-dire non consommée par les prédateurs arboricoles, n'était parasitée ou avortée. Par contre, en 1996, la proportion de graines parasitées ou avortées atteignait 20 à 40 % selon le nombre d'arbres pris en compte.

TABLEAU II

Caractéristiques des arbres et production de graines en 1995 et 1996 chez Chrysophyllum lucentifolium.

Arbre	N° *Chrysophyllum*						
	1	2	3	4	5	6	7
Diamètre à hauteur de poitrine (cm)	70	65	130	70	110	70	70
Surface de la couronne (m^2)	310	210	615	509	353	158	390
Nombre de collecteurs	10	7	23	12	11	5	11
Production totale de graines							
1995	3 828	11 252	4 983	—	—	—	—
1996	1 544	318	681	1 944	1 392	1 282	1 488

DEVENIR DES GRAINES SOUS L'ARBRE

La proportion de graines groupées placées sous l'arbre et ayant survécu jusqu'au stade jeune plantule en 1995, a été de 30,0 % (N = 80) (exp. 1). La proportion de graines disparues, ayant pu être partiellement cachées par les rongeurs, a été de 45,0 %.

La même année, un total de 176 fruits entiers a été dénombré dans les placettes disposées sous les arbres (exp. 2). Le nombre de graines qu'ils

TABLEAU III

État de l'ensemble des graines de Chrysophyllum lucentifolium *contenues dans les collecteurs et estimation de la proportion des graines disparues en pourcentage du nombre total de graines en 1995 et 1996.*

Année	Nombre d'arbres (nombre cumulé de graines)	Collecteurs			
		% Graine intacte seule	% Graine intacte dans fruit	% Prédation	% Avortement Parasitisme
1995	3 (1163)	19,0	38,0	1,0	0
1996	3 (131)	8,4	30,9	0,8	40,0
	7 (411)[1]	23,6	19,0	0,2	20,0

[1] les arbres 1, 2 et 3 inclus

contenaient a été estimé à 665. La proportion de graines non consommées par les animaux terrestres ou non détruites par les parasites dans le fruit, qui sont parvenues à germer malgré l'obstacle de l'enveloppe du fruit, a été de 33,5 %. Une proportion de 10,3 % d'entre elles a atteint le stade jeune plantule soit 3,5 % du total des graines contenues dans les fruits.

D'après le contenu des collecteurs, tous les fruits entiers tombés sous l'arbre en 1995 étaient matures alors qu'en 1996 une grande partie était immature ou avortée. Seules 47,4 % des graines (N = 78) contenues dans les fruits cette dernière année ont été considérées comme étant en état de germer.

DISPERSION PRIMAIRE

La proportion de graines disparues, estimée d'après les morceaux de fruits récoltés dans les collecteurs, est supposée ingérée par les vertébrés arboricoles et dispersée intacte. Elle a été environ deux fois plus importante en 1995 (42,0 %) qu'en 1996 (19,9 %) pour les 3 arbres échantillonnés. Cependant, si l'on considère le total des 7 arbres en 1996, cette proportion atteint 37,2 %, soit une valeur proche de celle de 1995.

L'analyse des collecteurs lors des affûts de 1995 a donné une proportion de graines dispersées de 40,5 % (N = 178) qui n'est pas significativement différente de celle qui a été estimée la même année sur l'ensemble de la période ($\chi^2 = 0,15$; $P > 0,05$). On peut donc supposer que l'impact des disperseurs arboricoles est resté relativement constant au cours de la période de fructification.

En se basant sur les estimations cumulées du nombre de graines dispersées obtenu par les 2 méthodes, nous avons estimé que les animaux arboricoles diurnes étaient responsables de 80,4 % du total de la dispersion (N = 245). D'après les affûts, l'essentiel des graines dispersées le jour est imputable au singe hurleur (85,0 %, N = 197). La part dispersée par cette espèce a donc été de 68,5 % du total (N = 245).

Action des coléoptères coprophages (dispersion secondaire)

Les coléoptères coprophages ont enterré 14,1 % (N = 92) des graines marquées introduites dans les excréments de singe hurleur (exp. 3). Le reste est demeuré à la surface (78,3 %) ou a disparu (7,6 %), probablement à cause de l'action des vertébrés terrestres. La majorité des graines dont il a été possible de mesurer la profondeur d'enfouissement se trouvaient à 1-2 cm (83,3 %, N = 12). La proportion de graines enfouies superficiellement qui survivent sur place malgré l'action des animaux terrestres, est de 81,1 % (N = 53) (exp. 4). La proportion moyenne de graines enfouies à 5 - 10 cm qui ont survécu et sont parvenues à émerger jusqu'au stade jeune plantule a varié de 8,0 à 42,5 % selon les années (exp. 5, Tab. IV).

TABLEAU IV

Taux de survie jusqu'au stade plantule de graines de Chrysophyllum lucentifolium *enfouies expérimentalement à une profondeur de 5 et 10 cm (expérience 5).*

Année (nombre de graines)	Profondeur (cm)		Moyenne
	5	10	
1995 (N = 30)	36,7	26,7	31,7
1996 (N = 20)	55,0	30,0	42,5
1997 (N = 25)	8,0	8,0	8,0

Graines et jeunes plantules isolées survivant en place

La proportion de graines isolées non consommées par les animaux terrestres ni détruites par les agents pathogènes et survivant sur place en 1995, a été de 20,0 % (exp. 7, Tab. V). En 1996, les survies sur place des graines isolées mais non marquées ont été peu différentes entre mars et avril (exp. 6, $\chi^2 = 2{,}03$, $P > 0{,}05$) et ont été en moyenne de 56,0 % puis postérieurement de 74,1 %. En 1997, la survie sur place a été de 52,0 % puis de 51,9 %.

Graines et jeunes plantules groupées survivant en place

Sur les sites de défécation de singes hurleurs, la proportion de graines groupées survivant sur place a été plus importante en 1995 (41,3 %) et 1996 (52,5 %) qu'en 1997 (2,2 %) (exp. 10). En 1996, les survies sur place de graines non marquées sont peu différentes entre mars et avril (exp. 8, $\chi^2 = 0{,}02$, $P > 0{,}05$) et ont été en moyenne de 63,5 % puis de 70,0 % à la deuxième période. En 1997, la survie sur place a été de 19,0 % puis de 26,3 %.

TABLEAU V

Résultats des expériences 6 à 10 : survie des graines sur place et taux de mise en réserve par les rongeurs (cache) en pourcentages.

N° expérience	Période (nb. de graines)	Survie sur place % après 20-21 jours	Survie sur place % de 21 à 42 jours	Cache des rongeurs %
Graines isolées				
6	mars 1996 (100)	61,0	}74,1	
	avril 1996 (100)	51,0		
	1997 (100)	52,0	51,9	
7	1995 (40)	20,0		15,0
Graines groupées				
8	mars 1996 (100)	63,0	}70,0	
	avril 1996 (100)	64,0		
	1997 (100)	19,0	26,3	
9	1997 (100)			6,0
10	1995 (150)	41,3		13,3
	1996 (305)	52,5		5,6
	1997 (180)	2,2		17,2

Graines cachées par les rongeurs (dispersion secondaire)

Quinze pour cent des graines isolées ont été cachées par les rongeurs dans l'intervalle de 20 jours après le dépôt des graines (exp. 7). Pour les graines groupées, cette proportion a varié de 5,6 à 17,2 % pour les 3 années (exp. 10). La proportion de graines cachées puis non consommées après au moins 20 jours a été de 50,0 %, 52,9 % et 3,2 % en 1995, 1996 et 1997 respectivement. Enfin en 1997, le taux de cache des graines groupées a été de 6,0 % (exp. 9).

MODÉLISATION EMPIRIQUE ET BILAN DE LA RÉGÉNÉRATION

Estimations des coefficients

Phase 1 : les proportions de graines tombées sous les arbres (a_1) ou dispersées par les animaux (a_2) sont estimées en 1995 et 1996, mais nous ne disposons pas de données pour 1997. L'analyse des fèces de singe hurleur a montré qu'en 1997, la fréquence des graines de *Chrysophyllum* y était inférieure à celle de 1995 et équivalente à celle de 1996 (Feer & Forget à paraître). D'après Simmen & Sabatier (1996), *Chrysophyllum* vient au premier rang de la consommation du singe araignée et du singe hurleur en mars-avril, ce qui suggère que ces deux primates répondent de manière similaire face aux fluctuations de disponibilité en fruit de cette espèce. Si nous supposons que les autres consommateurs arboricoles réagissent parallèlement aux primates, nous pouvons faire l'hypothèse que le taux de dispersion primaire a_2 de 1997 est le même qu'en 1996 (Tab. VI).

TABLEAU VI

Valeurs des coefficients (voir légende Fig. 2 à 4) du diagramme du devenir des graines. Les valeurs calculées ou extrapolées sont en italiques.

Coefficients	Années		
	1995	1996	1997
Phase 1			
a_1	0,570	0,426	*0,426*
a_2	0,420	0,372	*0,372*
a_3	0,685	0,685	0,685
Phase 2			
d	0,610	0,610	0,610
b_1	0,141	0,141	0,141
b_2	0,833	0,833	0,833
c_1	0,133	0,056	0,172
c_2	0,150	*0,027*	*0,067*
s_1	0,811	0,811	0,811
s_2	0,413	0,525	0,022
s_3	0,500	0,529	0,032
s_4	0,200	0,560	0,520
s_5	*0,490*	*0,606*	*0,084*
s_6	*0,317*	0,425	0,080
s_7	*0,269*	0,741	0,519
Phase 3			
a_4	0,190	0,236	
a_5	0,450		
a_6	0,300		
a_7	0,035	*0,017*	

Les dénombrements de primates sur le site d'étude ne suggèrent aucun changement important de densités de population au cours des années d'étude (Simmen *et al.*, 1998). Si l'on suppose en outre que les variations inter-annuelles de l'environnement trophique (diversité, quantité et distribution des ressources en fruits) ont affecté de manière semblable les frugivores arboricoles, on peut considérer que la participation relative du singe hurleur (a_3) est restée stable durant ces trois années.

Phase 2 : si nous supposons *a priori* que la fréquence relative des défécations des singes hurleurs sous les dortoirs ne varie pas selon les années, la proportion de graines disséminées de manière groupée plutôt qu'isolée par cette espèce (d) restera stable au cours des années.

La communauté de coléoptères coprophages n'a pas montré de variation notable de structure de taille et d'abondance des espèces de 1995 à 1997 (Feer, 2000). Nous supposerons donc que l'intervention des coléoptères coprophages (b_1 et b_2) est restée stable au cours des années. Pour estimer la survie des graines enfouies à plus de 2 cm (s_6) nous avons considéré pour chaque année la moyenne des taux de survie à 5 et 10 cm, soit 31,7, 42,5 et 8,0 % respectivement pour 1995, 1996 et 1997.

D'après les résultats des expériences avec les graines marquées (exp. 7, 8 et 10) réalisées au cours des différentes années, nous avons examiné la relation entre le taux de cache des graines par les rongeurs (Ca) et la proportion des graines survivant sur place après 20 jours (S_{20}). Nous avons estimé les taux de cache des graines isolées (c_2) en 1996 et 1997 d'après les proportions de graines survivant sur place à partir de l'équation de la régression linéaire entre ces variables ($Ca = -0{,}22\ S_{20} + 18{,}45$; $F_5 = 7{,}66$, $P = 0{,}07$). De même, nous nous sommes servis de la relation entre la survie des graines en place entre 21 et 42 jours (S_{42}) et la survie à 21 jours (S_{21}), ($S_{42} = 1{,}04\ S_{21} + 0{,}06\ F_4 = 14{,}87$, $P = 0{,}06$), établie d'après les résultats des expériences avec des graines non marquées isolées ou groupées, pour estimer les taux de survie des jeunes plantules groupées (s_5) des 3 années. Nous avons estimé de la même façon la survie des jeunes plantules isolées en 1995 (s_7) tandis que nous avons pris en compte les valeurs observées de l'expérience 4 pour les deux autres années.

Nous avons supposé que la quantité de fèces présente au moment du rejet des graines sur le sol a une influence négligeable sur la détection des graines par les disperseurs-prédateurs, étant donné que l'activité intense des coléoptères fait disparaître très rapidement la majeure partie de la matière fécale (Feer, 1999). Nous avons donc utilisé des coefficients identiques (s_4 et s_7) pour les graines isolées, qu'elles soient déféquées par les singes hurleurs ou par les autres disperseurs arboricoles.

Phase 3 : en 1996, le contenu des collecteurs a montré que seulement 47,4 % des graines contenues dans les fruits tombés étaient non immatures ou avortées. Si l'on considère que ces graines ont le même taux de survie jusqu'au stade jeune plantule (a_7) que celles qui sont dans la même situation en 1995 (3,5 %, exp. 9), la survie des plantules issues des graines contenues dans les fruits en 1996 peut être évaluée à 1,7 %.

Variations inter-annuelles de la régénération et du rôle des animaux

En se basant sur une production initiale de 1 000 graines, le nombre de plantules survivantes sous la couronne de l'arbre calculé d'après le modèle est de 49 en 1995. En supposant que les effets des animaux terrestres et des autres facteurs de mortalité sont restés les mêmes sous les arbres en 1996, le nombre de plantules sous les arbres serait de 36. Or, le total des plantules provenant des graines dispersées varie de 62 à 150 selon les années (Fig. 5). Donc malgré un taux de dispersion par les animaux arboricoles ne dépassant pas 42 % des graines produites, le nombre de plantules installées à distance de l'arbre mère est supérieur à celui des plantules installées sous l'arbre en 1995 et 1996.

On remarque que le bilan final de la régénération varie beaucoup selon les années, avec un nombre de jeunes plantules environ 2,5 fois plus élevé en 1996 que lors des deux autres années alors que le taux de dispersion primaire varie relativement peu (Fig. 5). Définissons provisoirement l'efficacité d'un disperseur comme le nombre de plantules installées issues des graines disséminées par ce disperseur rapporté au nombre de graines qu'il a initialement dispersées. On constate que le maximum d'efficacité de l'ensemble des disperseurs primaires se situe en 1996 (Tab. VII). Ceci ne peut être lié à des variations de participation relative des différents animaux arboricoles disperseurs puisque l'efficacité est restée stable (cf. Tab. VI), mais bien plutôt aux variations dues aux facteurs intervenant après dispersion primaire.

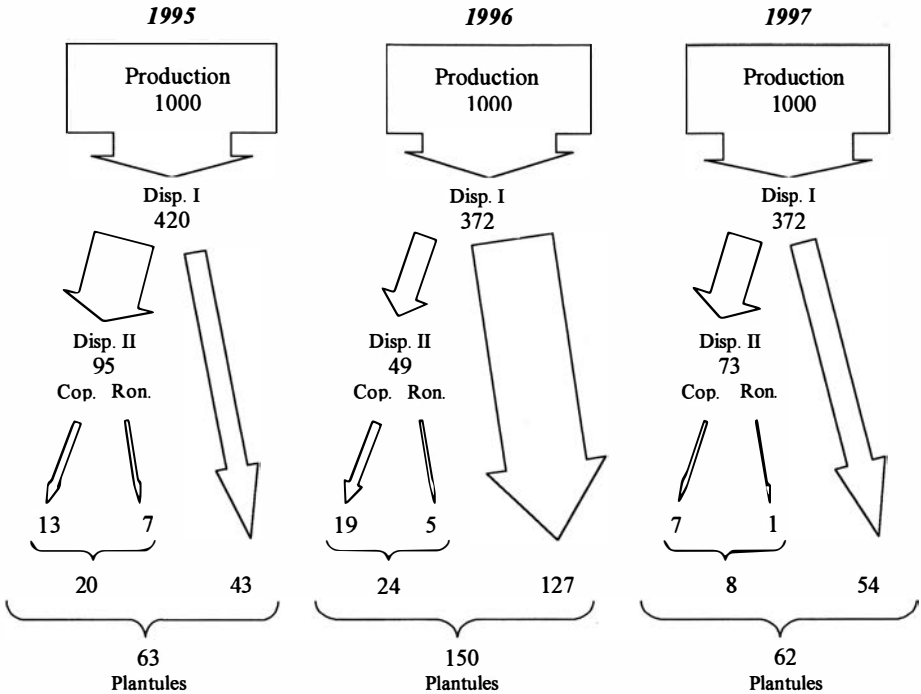

Figure 5. — Diagramme quantifié simplifié du devenir des graines de *Chrysophyllum lucentifolium* en dehors de la couronne de l'arbre pour les 3 années sur la base d'une production (N_1, cf. Fig. 2) de 1 000 graines représentant la dispersion primaire (Disp. I : $N_{21} + N_{22}$), la dispersion secondaire totale (Disp. II : $N_{41} + N_{43} + N_{53} + N_{56} + N_{57}$, cf. Fig. 3), les jeunes plantules installées sur place ($N_{73} + N_{77} + N_{79}$) et issues de la dispersion secondaire par les coléoptères coprophages (Cop. : $N_{71} + N_{72} + N_{75} + N_{76}$) et par les rongeurs (Ron. : $N_{74} + N_{78} + N_{710}$).

TABLEAU VII

Efficacité des disperseurs primaires et secondaires de Chrysophyllum lucentifolium *en pourcentages, pour les années 1995, 1996 et 1997.*

	Années		
	1995	1996	1997
Efficacité des disperseurs primaires	15,0	40,3	16,7
Efficacité des disperseurs secondaires	21,0	49,0	11,0

L'efficacité des animaux terrestres en tant que disperseurs secondaires varie selon les années avec un minimum en 1997 et un maximum en 1996 (Tab. VII). Comme l'action des coléoptères coprophages est supposée constante (cf. Tab. VI), ceci suggère que les rongeurs sont responsables des variations observées. En effet, en 1996 contrairement aux autres années, les rongeurs exercent la plus faible prédation sur les graines enfouies par les coléoptères ou les plantules qui en sont

issues, ce qui accroît l'efficacité de ces derniers. Bien que cette même année, les rongeurs exploitent également peu les graines qu'ils ont eux-mêmes cachées, cela a peu d'influence sur l'efficacité totale des disperseurs secondaires, car les taux de mise en réserve sont faibles.

En fait, la forte régénération de 1996 est peu liée à la dispersion secondaire au vu de la grande proportion représentée par les plantules issues des graines laissées sur place (84,7 % du total, Fig. 5). Leur abondance découle de la faible prédation. À l'inverse, en 1997 une prédation élevée diminue fortement la survie sur place (cf. Tab. VI). Il en est de même en 1995, mais la part de la dispersion secondaire dans la survie totale est plus grande (31,7 contre 12,9 % pour 1997) à cause d'un taux de cache supérieur mais surtout d'une moindre prédation des graines groupées par rapport à celle des graines éparpillées (voir plus loin).

Mode de distribution des jeunes plantules

La distribution spatiale des plantules installées offre un fort contraste selon les années. En 1995 la majorité des plantules sont groupées (63,2 %) tandis que c'est l'inverse pour les autres années avec 35,3 et 2,9 % respectivement en 1996 et 1997. En 1995 la survie des graines groupées est très supérieure à celle des graines isolées (cf. Tab. VI) en relation avec une prédation plus accentuée des rongeurs sur ces dernières. Comme les graines groupées sont numériquement les plus importantes à cause de la prépondérance des singes hurleurs, les plantules provenant des graines accumulées sous les dortoirs de cette espèce dominent largement. La relation entre le taux de survie et le mode de distribution des graines est inversé en 1996 et surtout en 1997 (cf. Tab. VI). Cette dernière année la plupart des plantules survivantes sont situées hors des emplacements des dortoirs de singes hurleurs. Cela suppose que l'action prédatrice des rongeurs en 1996 et en 1997 pénalise davantage l'efficacité des singes hurleurs que celle des autres disperseurs primaires.

DISCUSSION

Le bilan de la régénération de *Chrysophyllum* fait apparaître que la majorité des jeunes plantules sont établies à distance de l'arbre producteur. Julliot (1997) constate cependant que les plantules de *Chrysophyllum* plus âgées survivent en grand nombre sous les arbres producteurs. Spironello (1999) a également observé ce phénomène chez quelques espèces de Sapotaceae du Brésil en dépit d'une mortalité élevée des plantules sous les arbres, mais il a constaté que les jeunes arbres les plus grands sont situés en dehors de la couronne de l'arbre. Ceci suggère que l'installation de la plantule à distance de l'arbre est favorable à la régénération sur le long terme. La dispersion zoochore intense observée chez *Chrysophyllum* comme chez d'autres espèces de Sapotaceae serait donc un mécanisme important permettant d'accroître la probabilité qu'une plantule installée donne un individu adulte.

Chrysophyllum dépend principalement des primates pour la dispersion des graines comme cela a été observé pour la plupart des Sapotacées et des autres espèces des forêts amazoniennes dont les fruits et les graines ont des caractéristiques morphologiques proches (Van Roosmalen, 1985 ; Andresen,

1994 ; Zhang & Wang, 1995 ; Julliot, 1996b ; Spironello, 1999 ; Julliot *et al.*, 2001). *Chrysophyllum* est une espèce abondamment consommée par les deux plus grandes espèces de primates du site (singe hurleur et singe araignée) qui sont de ce fait des disperseurs efficaces en terme de quantités transportées (Julliot, 1994 ; Simmen & Sabatier, 1996). Malgré l'existence d'un gaspillage quand les graines sont rejetées ou déféquées sous l'arbre, une grande partie de la production de graines viables est disséminée (37 à 42 %). Ces taux de dispersion primaire sont supérieurs à ceux observés pour 10 espèces de Sapotaceae au Brésil (en moyenne 21 %, Spironello, 1999) ou de Burséraceae du Panama *Tetragastris panamensis* (23 %, Howe, 1982) ou de Guyane *T. altissima* (9 %, Ratiarison, 1999). Ceci peut être dû au fait que les graines de *Chrysophyllum* subissent moins de prédation avant dispersion, notamment par les vertébrés granivores arboricoles ou les insectes. Il est néanmoins possible que ce facteur ait été sous-estimé dans notre étude à cause de la petite taille de l'échantillon considéré. Les primates sont connus pour rejeter les fruits dont la pulpe est infestée par des larves d'insectes (Van Roosmalen, 1985 ; Jordano, 1987 ; Spironello, 1999). En évitant de consommer les fruits infestés de *Chrysophyllum* dont les graines sont le plus souvent endommagées, ils disséminent majoritairement des graines intactes avec apparemment pas d'effet négatif du transit intestinal sur la germination (Julliot, 1992 ; F. Feer, obs. pers.).

Le devenir des graines de *Chrysophyllum* après dispersion par les animaux arboricoles semble, pour les années d'études, peu dépendant du parasitisme par les insectes et les agents pathogènes contrairement à ce qui est constaté chez d'autres espèces de Sapotaceae (Spironello, 1999). Ce sont les mammifères terrestres et plus spécialement les rongeurs, qui ont le plus grand impact sur la survie des plantules de *Chrysophyllum* en jouant le rôle de filtre pour la pluie de graines produite par les disperseurs primaires (Forget *et al.*, 2001 ; Chauvet, 1997). Nos résultats suggèrent que la prédation par les rongeurs module l'efficacité des disperseurs primaires et limite également celle des disperseurs secondaires terrestres. En effet, les rongeurs exploitent avec la même intensité les graines déposées par les disperseurs primaires et celles qu'ils ont eux-mêmes mis en réserve. Comme probablement d'autres vertébrés terrestres, ils détectent et consomment les graines enterrées superficiellement par les coléoptères coprophages (Andresen, 1999, 2000). Le rôle prépondérant de la prédation par les vertébrés chez *Chrysophyllum* est assez conforme à ce qui s'observe chez d'autres espèces des forêts néotropicales dont les graines ont un poids inférieur ou proche de 1 g et sont peu infestées par les insectes (Hammond & Brown, 1995 ; Forget *et al.*, 1998b ; Spironello, 1999). Contrairement à certaines graines de plus grande taille (Forget *et al.*, 1998b ; Wenny, 1999), *Chrysophyllum* dépendrait peu de la dispersion secondaire par les rongeurs pour sa régénération (cf. Fig. 5). En revanche, la dispersion secondaire par les coléoptères coprophages joue un rôle relativement plus important malgré la prédation des rongeurs sur les graines enfouies.

Qu'en est-il des répercussions de l'interaction entre coléoptères coprophages et rongeurs sur la survie des plantules selon la taille de la graine ? Une graine plus petite que *Chrysophyllum* comme *Tetragastris altissima* (1,5 × 0,8 cm), bénéficie d'un taux d'enfouissement plus grand par les coléoptères (Andresen, 1999 ; Feer, 1999) et subit de la part des rongeurs une plus forte prédation mais sans mise en réserve (F. Feer et Y. Hingrat, obs. pers.). Avec un enfouissement et une prédation double de ceux de *Chrysophyllum* (les autres paramètres restant les mêmes), le

nombre de plantules survivantes de *T. altissima* estimé grâce au modèle n'est, selon les années, que de 17 à 42 pour une production de 1 000 graines. À l'inverse, une graine plus grande que *Chrysophyllum* comme *Osteophloeum platyspermum* (Myristicaceae, 2,3 × 1,6 cm) ne subit plus aucun effet des coléoptères mais est davantage cachée par les rongeurs (F. Feer, données non publiées). Avec un taux de cache double de celui de *Chrysophyllum* et une prédation égale, le nombre de plantules survivantes est de 60 à 151, soit des valeurs peu différentes de celles obtenues pour *Chrysophyllum*. Ces simulations montrent que la prédation et/ou la dispersion par les rongeurs terrestres est probablement l'un des facteurs-clés de la régénération de nombreuses espèces par son rôle modulateur sur l'efficacité des disperseurs primaires et secondaires qui agissent en amont. Ce rôle des rongeurs semble être confirmé par les études de système de régénération à étapes multiples où ils sont impliqués (voir par exemple Wenny, 1999). Ils sont également capables de modifier l'aspect du nuage de graines résultant des étapes qui précèdent leur intervention.

Le mode de distribution spatial initial des graines de *Chrysophyllum* résultant de la dispersion primaire varie entre un type agrégé lié aux défécations du singe hurleur et un mode éparpillé lié à l'action des autres disperseurs dont principalement le singe araignée. Dans notre étude il est toutefois possible que les observations aient conduit à sous-estimer l'action des singes araignées, plus mobiles et circulant sur de plus grands domaines vitaux que les singes hurleurs. Les proportions de plantules groupées sont donc plus probablement légèrement inférieures à celles obtenues. Il apparaît que les facteurs de mortalité intervenant au sol après la dispersion modifient profondément la distribution finale des jeunes plantules de *Chrysophyllum*, selon qu'ils touchent plutôt les graines et les plantules groupées ou isolées. Nos données de 1995 montrant une prédation supérieure des graines isolées reposent sur un petit échantillon, et il est plus probable que la prédation supérieure sur les graines groupées, observée avec plus de fiabilité durant les autres années, représente la situation la plus fréquente chez *Chrysophyllum*. Une prédation plus forte des graines groupées a également été notée chez d'autres espèces de Sapotaceae (Spironello, 1996, 1999 ; F. Feer, obs. pers.). L'efficacité d'un disperseur primaire varierait donc en fonction du mode de distribution des graines qu'il génère si par ailleurs la prédation, ou tout autre facteur de mortalité, varie selon cette distribution.

D'après notre modèle, nous pouvons calculer puis comparer l'efficacité de la dispersion en agrégat et en isolat en rapportant le nombre de plantules survivant au nombre de graines dispersées dont elles sont issues, selon l'une ou l'autre des distributions. L'efficacité de la dispersion en agrégat est de 36,0 % contre 43,4 % pour la dispersion en isolat en 1996 et de 1,3 % contre 27,7 % en 1997. Pour ces années, l'efficacité du singe hurleur serait donc inférieure à celle du singe araignée. On note que la différence d'efficacité varie nettement selon les années. La grande abondance relative des singes hurleurs combinée au grand nombre de graines qu'ils dispersent, expliquerait pourquoi Julliot (1997) a observé une concentration de plantules de *Chrysophyllum* sous leurs dortoirs. Ces données correspondent cependant à la superposition de cohortes successives de plantules dont la survie a probablement été renforcée par un effet de saturation locale des prédateurs (Janzen, 1978). Les graines de *Chrysophyllum* ne semblent pas présenter de défense mécanique ou chimique leur permettant de mieux résister à la mortalité dépendante de la densité due aux prédateurs ou aux agents pathogènes. Cette espèce ne se conformerait donc pas au modèle que Howe (1989) a proposé pour

les espèces qui tendent à être déposées en grands agrégats par les gros animaux disperseurs comme les singes hurleurs. Ces derniers favorisent l'hétérogénéité spatiale des premiers stades de régénération de *Chrysophyllum*. L'action des disperseurs secondaires qui réarrangent localement la pluie de graines, se déroule à plus petite échelle ; les rongeurs effectuent leurs caches à courte distance en relation avec la petite taille de la graine (Forget *et al.*, 1998b) ce qui ne modifie pas fondamentalement les résultats de la dispersion à grande échelle opérée par les disperseurs primaires (voir Fragoso, 1997 ; Peres & Baider, 1997 ; Wenny, 1999). Sur le long terme, il est possible que les plantules concentrées sous les dortoirs de singes hurleurs aient moins de chance de se trouver dans des conditions favorables de croissance et de survie que celles qui sont éparpillées sur de très nombreux sites par les singes araignées ou les kinkajous par exemple. Howe (1980) a estimé que moins de 4 % des graines de *Tetragastris panamensis* produites avaient une chance d'installation, principalement à cause des pertes liées à la dispersion par agrégats des singes hurleurs. En outre, les rongeurs faiseurs de caches peuvent contribuer à placer les graines dans des microhabitats favorables à l'installation des plantules (Wenny, 1999).

Le bilan de la régénération et de l'efficacité de la dispersion de *Chrysophyllum* varie selon les années principalement en fonction des facteurs agissant après la dispersion primaire. Nos résultats suggèrent que le maximum de survie des plantules en 1996 est lié à la faible activité des prédateurs terrestres en particulier des rongeurs. Elle peut être due aussi bien à une faible densité des rongeurs qu'à l'abondance de ressources trophiques alternatives (Schupp, 1988a, 1988b ; Willson, 1988 ; Osunkoya, 1994 ; Forget, 1996, 1997 ; Forget *et al.*, 1998b). L'efficacité de la dispersion est maximale en 1996 mais comme la production de fruit est, selon les arbres considérés, de 4 à 8 fois inférieure à celle de 1995, le nombre absolu de plantules est plus faible. Un effet compensatoire est cependant possible en 1996 si les graines sont moins attaquées par les prédateurs en raison de leur rareté dans les défécations. L'année théoriquement la plus favorable pour la régénération précoce de *Chrysophyllum* est celle pendant laquelle une forte production de graines coïncide avec une efficacité optimale de la dispersion, c'est à dire une faible prédation. Comme ces deux événements dépendent de facteurs indépendants, les variations dans le temps du succès de la régénération sont hautement imprévisibles (voir Connell & Green, 2000). D'une manière générale, le caractère aléatoire du succès de la régénération serait propre aux espèces végétales qui dépendent de l'interaction de nombreux animaux disperseurs/prédateurs dont les effets varient indépendamment. Ce caractère aléatoire est encore accentué par l'influence d'événements climatiques irréguliers supra-annuels (exemple El Niño, voir Curran *et al.*, 1999) qui sont à l'origine de fluctuations de la reproduction végétale. Ceci montre d'une part la fragilité des généralisations faites à partir d'études sur une seule ou sur un petit nombre d'années, d'autre part la difficulté qu'il y a à proposer des modèles prédictifs fiables, même pour les espèces les mieux connues. L'établissement de modèles empiriques présente l'avantage de mettre en lumière et de hiérarchiser quelques facteurs-clés de la régénération à étapes multiples. À partir de là, il est théoriquement possible d'identifier certaines des pressions sélectives qui agissent sur le processus de régénération naturelle. Il est également possible de faire des hypothèses sur les modalités de la régénération quand tel ou tel facteur varie sous l'influence de perturbations.

La chasse, l'exploitation forestière et la fragmentation de l'habitat liée aux barrages hydroélectriques ou à l'agriculture ont des effets négatifs sur la diversité et la densité des espèces qui composent les communautés animales des forêts tropicales (Robinson & Redford, 1991 ; Laurance & Bierregaard, 1997). En Guyane, les densités de population de primates sont souvent moindres dans les zones chassées ou exploitées pour le bois (De Thoisy & Vié, 1998 ; Forget *et al.* 1998a) et dans les petits fragments forestiers (A. Dalecky, com. pers. ; F. Feer, obs. pers.) par rapport aux zones non perturbées de forêt continue. Le singe araignée est le primate le plus sensible à toutes ces formes de perturbation (De Thoisy & Vié, 1998 ; R. Day, com. pers.). D'après notre modèle, l'absence de cette espèce, sans modification de l'effet des singes hurleurs, entraînerait une baisse de 10 % de la dispersion primaire qui s'accompagnerait d'une survie des plantules inférieure (entre 52 et 134 ‰) à celle qui prévaut en situation non perturbée. Les effets de la fragmentation sont cependant difficiles à prévoir sachant que les densités de singes hurleurs peuvent diminuer ou augmenter dans les îlots forestiers (Andresen, 2000). Dans le contexte de la fragmentation, de fortes densités de rats épineux (*Proechymys* spp.) ont été observées sur les îles de Saint-Eugène après la mise en eau du barrage de Petit Saut (Ringuet, 1998). En conséquence, la prédation accrue des graines qui en résulterait sur ces sites, diminuerait l'efficacité de la dispersion primaire. De plus, la fragmentation est connue pour perturber la communauté de coléoptères coprophages qui dépendent partiellement de la densité des singes hurleurs (Andresen, 2000 ; F. Feer & Y. Hingrat, données non publiées). Les perturbations anthropiques sur la forêt tropicale pourraient ainsi avoir des répercussions indirectes à long terme en entravant le processus de régénération des nombreuses espèces qui entretiennent avec les animaux des relations de dépendance fortes pour la survie de leurs semences (Forget *et al.*, 1998a ; Andresen 2000).

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par le Ministère de l'Environnement (Programme SOFT n° 95042) et le CNRS (URA 1183, maintenant UMR 8571). Nous remercions les collègues qui ont aidé à la réalisation de ce travail sur le terrain à la Station Scientifique des Nouragues, et ont fait des critiques et des suggestions pour améliorer le manuscrit. Enfin nous sommes redevables à I. Hardy pour la cartographie.

RÉFÉRENCES

ANDRESEN, E. (1994). — *Frugivory and primary seed dispersal by spider monkeys* (Ateles paniscus) *and howler monkeys* (Alouatta seniculus), *and the fate of dispersed seeds at Manu National Park, Perú.* M.S. thesis, Duke University.

ANDRESEN, E. (1999). — Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rainforest. *Biotropica*, 31 : 145-158.

ANDRESEN, E. (2000). — *The role of dung beetles in the regeneration of rainforest plants in Central Amazonia.* Ph.D. thesis, University of Florida.

BONGERS, F., CHARLES-DOMINIQUE, P., FORGET, P.-M. & THÉRY, M. (Éds) (2001). — *Nouragues : dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest.* Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, Netherlands.

CHAUVET, S. (1997). — *Facteurs écologiques de la régénération des arbres en forêt tropicale : effets majeurs des rongeurs sur la survie des graines de deux espèces de Sapotacées en Guyane française.* D.E.A., Université Pierre et Marie Curie (Paris VI) et Paris-Sud (Paris XI).

CLARK, D.A. & CLARK, D.B. (1984). — Spacing dynamics of a tropical rain forest tree : evaluation of the Janzen-Connell model. *Am. Nat.*, 124 : 769-788.

CONNELL, J.H. (1971). — On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *In :* P.J. Den Boer & G.R. Gradwell (Eds). *Dynamics of populations.* Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.

CONNELL, J.H. & GREEN, P.T. (2000). — Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology*, 81 : 568-584.

DE THOISY, B. & VIÉ, J.-C. (1998). — Faune et activités humaines : exploitation forestière et chasse en Guyane française. *JATBA, Revue d'Ethnobiologie*, 40 : 103-120.

ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. (1991). — Howler monkeys (*Alouatta palliatta*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal : ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.*, 7 : 459-474.

ESTRADA, A. & FLEMING, T.H. (1986). — *Frugivores and seed dispersal.* Dr W. Junk, Publishers, Dordrecht.

FEER, F. (1999). — Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. *J. Trop. Ecol.*, 15 : 1-14.

FEER, F. (2000). — Les Coléoptères coprophages et nécrophages (Scarabaeidae *s. str.* et Aphodiidae) de la forêt de Guyane française : composition spécifique et structure des peuplements. *Annls Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 36 : 29-43.

FEER, F., HENRY, O. & FORGET, P.-M. (2001). — Frugivory and seed dispersal by terrestrial mammals. *In :* F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget & M. Théry (Eds). *Nouragues : dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest.* Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, Netherlands.

FORGET, P.-M. (1990). — Seed-dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *J. Trop. Ecol.*, 6 : 459-468.

FORGET, P.-M. (1991). — Scatterhoarding of *Astrocaryum paramaca* by *Proechimys* in French Guiana : comparison with *Myoprocta exilis. Trop. Ecol.*, 32 : 155-167.

FORGET, P.-M. (1993). — Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. *Oecologia*, 94 : 255-261.

FORGET, P.-M. (1996). — Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. *J. Trop. Ecol.*, 12 : 751-761.

FORGET, P.-M. (1997). — Effect of microhabitat on seed fate and seedling performance in two rodent-dispersed tree species in rainforest in French Guiana. *J. Ecol.*, 85 : 693-703.

FORGET, P.-M., FEER, F., CHAUVET, S., JULLIOT, C., SIMMEN, B., BAYART, F. & PAGES, E. (2001). — Post-dispersal seed survival in four frugivores-dispersed tree species. *In :* F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget & M. Théry (Eds). *Nouragues : dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rain forest.* Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, Netherlands.

FORGET, P.-M., GOURLET-FLEURY, S. & VANNIÈRE, B. (1998a). — Exploitation, chasse et régénération naturelle sont-elles compatibles en Guyane française ? *JATBA, Revue d'Ethnobiologie*, 40 : 79-101.

FORGET, P.-M., MERCIER, F. & COLLINET, F. (1999). — Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) at Paracou, French Guiana. *J. Trop. Ecol.*, 15 : 301-313.

FORGET, P.-M. & MILLERON, T. (1991). — Evidence for secondary seed dispersal in Panama. *Oecologia*, 87 : 596-599.

FORGET, P.-M., MILLERON, T. & FEER, F. (1998b). — Patterns in post-dispersal seed removal by neotropical rodents and seed fate in relation with seed size. Pp. 25-49, *in :* D.M.P. Newbery, H.H.T. Prins & N.D. Brown, (Eds). *Dynamics of tropical communities. Symposium N° 37 of the British Ecological Society.* Blackwell Science, London.

FORGET, P.-M., MILLERON, T., FEER, F., HENRY, O. & DUBOST, G. (2000). — Effects of dispersal pattern and mammalian herbivores on seedling recruitment in *Virola michelii* (Myristicaceae) in French Guiana. *Biotropica.*

FRAGOSO, J.M.V. (1997). — Tapir-generated seed shadows : scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *J. Ecol.*, 85 : 519-529.

GRIMALDI, M. & RIÉRA, B. (2001). — Geography of the Nouragues station. *In :* F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget & M. Théry (Eds). *Nouragues : dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest.* Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, Netherlands.

GUILLOTIN, M. (1982). — Place de *Proechimys cuvieri* (Rodentia, Echimyidae) dans les peuplements micromammaliens terrestres de la forêt guyanaise. *Mammalia*, 46 : 299-318.

GUILLOTIN, M., DUBOST, G. & SABATIER, D. (1994). — Food choice and food competition among the three major primate species of French Guiana. *J. Zool. (London)*, 233 : 551-579.

HAMMOND, D.S. & BROWN, V.K. (1995). — Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology*, 76 : 2544- 2561.

HAMMOND, D.S. & BROWN, V.K. (1998). — Disturbance, phenology and life-history characteristics : factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings. Pp. 51-78, *in :* D.M. Newbery, H.H.T. Prins & N. Brown (Eds). *Dynamics of tropical communities.* Blackwell Science, London.

HOWE, H.F. (1980). — Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology*, 61 : 944-959.

HOWE, H.F. (1982). — Fruit production and animal activity at two tropical trees. Pp. 189-200, *in :* E.G.J. Leigh, A.S. Rand & D.M. Windsor (Eds). *The ecology of a tropical forest : seasonal rhythms and long-term changes.* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

HOWE, H.F. (1986). — Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. Pp. 123-190, *in :* D.R. Murray (Ed.). *Seed dispersal.* Sydney Academic Press, Sydney.

HOWE, H.F. (1989). — Scatter- and clump-dispersal and seedling demography : hypothesis and implications. *Oecologia*, 79 : 417-426.

HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. (1982). — Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13 : 201-228.

JANZEN, D.H. (1969). — Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, 23 : 1-27.

JANZEN, D.H. (1970). — Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.*, 104 : 501-528.

JANZEN, D.H. (1971). — Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2 : 465-492.

JANZEN, D.H. (1978). — Seeding patterns of tropical trees. Pp. 83-128, *in :* P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds). *Tropical trees as living systems.* Cambridge University Press, Cambridge.

JANZEN, D.H. (1982). — Removal of seeds from horse dung by tropical rodents : influence of habitat and amount of dung. *Ecology*, 63 : 1887-1900.

JANZEN, D.H. & MARTIN, P.S. (1982). — Neotropical anachronism : the fruits the Gomphotheres ate. *Science*, 215 : 19-27.

JORDANO, P. (1987). — Avian fruit removal : effects of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology*, 68 : 1711-1723.

JULIEN-LAFERRIÈRE, D. (2000). — Kinkajous, fruits and seeds. in : F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget & M. Théry (Eds). *Nouragues : dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rain forest.* Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, Netherlands.

JULLIOT, C. (1992). — *Utilisation des ressources alimentaires par le singe hurleur roux,* Alouatta seniculus *(Atelidae, Primates), en Guyane : impact de la dissémination des graines sur la régénération forestière.* Thèse de Doctorat, Université de Tours.

JULLIOT, C. (1994). — Frugivory and seed dispersal by red howler monkeys : evolutionary aspects. *Rev. Écol. (Terre et Vie)*, 49 : 331-341.

JULLIOT, C. (1996a). — Fruit choice by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain forest. *Am. J. Primatol.*, 40 : 261-282.

JULLIOT, C. (1996b). — Seed dispersal by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain forest of French Guiana. *Int. J. Primatol.*, 17 : 239-258.

JULLIOT, C. (1997). — Impact of seed dispersal by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) on the seedling population in the understorey of tropical rainforest. *J. Ecol.*, 85 : 431-440.

JULLIOT, C., SIMMEN, B. & ZHANG, S.-Y. (2001). — Frugivory and seed dispersal by three neotropical primates : impact on plant regeneration. *In :* F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget & M. Théry (Eds). *Nouragues : dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest.* Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, Netherlands.

LAURANCE, W.F. & BIERREGAARD, R.O. (1997). — *Tropical forest remnants : ecology, management, and conservation of fragmented communities.* University of Chicago Press, Chicago.

NOTMAN, E., GORCHOV, D.L. & CORNEJO, F. (1996). — Effect of distance, aggregation, and habitat on levels of seed predation for two mammal-dispersed neotropical rain forest tree species. *Oecologia*, 106 : 221-227.

OSUNKOYA, O.O. (1994). — Postdispersal survivorship of North Queensland rainforest seeds and fruits : effect of forest, habitat and species. *Austr. J. Ecol.*, 19 : 52-64.

PECK, S.B. & HOWDEN, H.F. (1984). — Response of a dung beetle guild to different sizes of dung bait in a Panamian rainforest. *Biotropica*, 16 : 235-238.

PERES, C.A. & BAIDER, C. (1997). — Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilian trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *J. Trop. Ecol.*, 13 : 595-616.

PONCY, O., RIERA, B., LARPIN, D., BELBENOÎT, P., JULIEN, M., HOFF, M. & CHARLES-DOMINIQUE, P. (1998). — The permanent field research station « les Nouragues » in the tropical rain forest of French Guiana : current projects and preliminary results on tree diversity, structure and dynamics. Pp. 389-414, *in :* F. Dallmeier & J.A. Comiskey (Eds). *Forest biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean : research and monitoring.* UNESCO and The Partenon Publishing Group, Camforth, Lancashire, UK.

PONCY, O., SABATIER, D., PRÉVOST, M.-F. & HARDY, I. (2001). — The lowland forest : structure and tree species diversity. *In :* F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget & M. Théry (Eds). *Nouragues : dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest.* Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, Netherlands.

PRICE, M.V. & JENKINS, S.H. (1986). — Rodents as seed consumers and dispersers. Pp. 191-235, *in :* D.R. Murray (Ed). *Seed dispersal.* Academic Press, Sidney.

RATIARISON, S. (1999). — *Fragmentation forestière et frugivorie en Guyane française : effet sur la dispersion des graines de* Tetragastris altissima *(Burseraceae).* D.E.A., Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), Université Paris-Sud (Paris XI).

RINGUET, S. (1998). — *Évolution des peuplements et des populations de micromammifères terrestres de forêt tropicale à la suite de la fragmentation de leur habitat : l'exemple du barrage de Petit Saut (Guyane française).* Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

ROBINSON, J.G. & REDFORD, K.H. (1991). — *Neotropical wildlife use and conservation.* University of Chicago Press, Chicago.

SCHUPP, E.W. (1988a). — Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia,* 76 : 525-530.

SCHUPP, E.W. (1988b). — Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos,* 51 : 71-78.

SCHUPP, E.W. (1993). — Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio,* 107/108 : 15-29.

SCHUPP, E.W. & FUENTES, M. (1995). — Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience,* 2 : 267-275.

SILVIUS, K.M. (1999). — *Interactions among* Attalea *palms, bruchid beetles, and neotropical terrestrial fruit-eating mammals : implications for the evolution of frugivory.* Ph.D. thesis, University of Florida.

SIMMEN, B., JULLIOT, C., BAYART, F. & PAGES, E. (1998). — Densités de primates en forêt guyanaise. Test d'une méthode d'estimation par transect. *C. R. Acad Sci. Paris,* 321 : 699-704.

SIMMEN, B., JULLIOT, C., BAYART, F. & PAGES, E. (2001). — The Primate community : diet characteristics and population densities. *In :* F. Bongers, P. Charles- Dominique, P.-M. Forget & M. Théry (Eds). *Nouragues : dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rain forest.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.

SIMMEN, B. & SABATIER, D. (1996). — Diets of some French Guianan primates : food composition and food choices. *Int. J. Primatol.,* 17 : 661-693.

SPIRONELLO, W.R. (1996). — *Chrysophyllum amazonicum* (Sapotaceae) : recrutamento de plântulas versus dispersão de sementes por *Alouatta seniculus. Congreso de Ecologia,* Brasília, Brazil.

SPIRONELLO, W.R. (1999). — *The Sapotaceae community ecology in a Central Amazonian forest : effects of seed dispersal and seed predation.* Ph.D. thesis, University of Cambridge.

VAN ROOSMALEN, M.G.M. (1985). — Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles p. paniscus* Linnaeus 1758) in Surinam. *Acta Amazonica,* 19 : 1-238.

VANDERMEER, J.H., STOUT, J. & RISCH, S. (1979). — Seed dispersal of a common Costa Rican rain forest palm. *Trop. Ecol.,* 20 : 17-26.

VOSS, R.S. & EMMONS, L.H. (1996). — Mammalian diversity in neotropical lowland rainforests : a preliminary assessment. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.,* 230 : 1-230.

WENNY, D.G. (1999). — Two-stage dispersal of *Guarea glabra* and *G. kunthiana* (Meliaceae) in Monteverde, Costa Rica. *J. Trop. Ecol.,* 15 : 481-496.

WILLSON, M.F. (1988). — Spatial heterogeneity of post-dispersal survivorship of Quensland rainforest seeds. *Austr. J. Ecol.,* 13 : 137-145.

ZHANG, S.-Y. (1994). — *Utilisation de l'espace, statégies alimentaires et rôle dans la dissémination des graines du singe capucin* Cebus apella *(Cebidae, Primate) en Guyane française.* Thèse de doctorat, Université Paris VI.

ZHANG, S.-Y. & WANG, L.-X. (1995). — Fruit consumption and seed dispersal of *Ziziphus cinnamomum* (Rhamnaceae) by two sympatric primates (*Cebus apella* and *Ateles paniscus*) in French Guiana. *Biotropica,* 27 : 397-401.