

Impacts des mammifères néotropicaux sur les graines

Impact of neotropical mammals on seeds dispersal and predation

Louis Lazure¹

louis.Lazure@USherbrooke.ca

Jarcilene S. Almeida-Cortez²

Resume

La dispersion et la prédation des graines par les mammifères sont deux processus-clés de la dynamique des communautés végétales. Les forêts humides néotropicales, dont la grande complexité est reconnue, présentent un éventail très vaste de relations mammifères-propagules des plantes. La dispersion permet aux graines d'échapper à la compétition, à la prédation, de coloniser de nouveaux sites et de s'établir dans des micro-sites favorables. La prédation diminue le nombre de graines candidates à la germination, peut affecter la dispersion des graines restantes et constitue un mécanisme de maintien de la grande diversité végétale en forêt tropicale. Les didelphimorphes et les chiroptères sont de très bons disperseurs qui ont un rôle primordial dans la régénération de la forêt. Les cas de prédation des graines dans ces deux taxons sont très rares. Les primates, taxon le plus étudié à ce jour sur le sujet, sont également de très bons disperseurs, parfois prédateurs, qui possèdent une diète extrêmement variée. Les ongulés peuvent être disperseurs ou prédateurs, l'un n'excluant pas l'autre. Leur importance se situe dans leur habilité à consommer des graines en général plus grosses que les autres mammifères. Les rongeurs ne présentent pas un profil net et se distinguent par leur comportement de synzoochorie, consistant à cacher des graines afin de s'en nourrir plus tard. Une part importante de ses graines sera cependant oubliée et candidate à la germination. Le rôle des membres de l'ordre des carnivores est très peu connu, mais quelques études effectuées montrent qu'ils peuvent être d'efficaces disperseurs.

Mots-clés: dispersion, graine, mammifère, néotropical, prédation, zoochorie.

Abstract

Seeds dispersal and predation by mammals are two key processes affecting the dynamics of plant communities. Neotropical rainforests, which are of great complexity, have many different relationships involving plant propagules and mammals. Dispersal allows the seed to escape competition and predation, to colonize new sites and to establish in favorable micro-sites. Seed predation reduces the number of seeds able to germinate, can affect dispersal of the remaining seeds and is one of the mechanisms that maintain a high plant species diversity in tropical rainforests. Didelphimorphs and chiropteras are very good dispersers that have a primary role in forest regeneration. Seed predation is very rare in these taxons. Primates, the most studied group on this subject, are also very good dispersers,

¹ Département de biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec J1K 2R1, Canada.

² Departamento de Botânica/CCB, Universidade Federal de Pernambuco, Rua Prof. Nelson Chaves S/N, Recife PE, CEP 50372-970, Brasil.

sometimes predators, and possess an extremely diverse diet. Ungulates can be either dispersers, predators, or both. Their importance is due to their ability to consume generally larger seeds than other mammals. Rodents do not show a net profile and are distinctive by their synzoochore behaviour, consisting of hiding seeds and feeding on them later. An important part of cached seeds can be forgotten and later germinate. The role of carnivores in seed predation or dispersal is poorly known but a few studies show that they could be effective dispersers.

Key words: dispersal, mammal, neotropical, predation, seed, zoochory.

Nomenclature : ITIS, 2006

Environ 370 genres d'animaux herbivores dans le monde pratiquent la frugivorie et la granivorie à différents niveaux (Danell et Bergström, 2002). Bien que les mammifères ne représentent qu'une petite portion des animaux herbivores, leur impact est très important, à cause de leur taille, de leur taux métabolique et de leur mobilité. Deux des relations importantes qu'entretiennent les mammifères avec les plantes sont la dispersion et la prédation des graines. Elles sont évidemment complexes, d'autant plus lorsqu'il s'agit de la forêt tropicale humide. Malgré l'impact évident que ces relations ont sur les individus et les populations, autant du côté végétal qu'animal, et aussi au niveau des communautés et écosystèmes, il reste encore plusieurs zones d'ombre dans les connaissances à ce sujet. Et lorsqu'il est question de dispersion par les vertébrés, plus souvent qu'autrement l'accent est mis sur la faune aviaire.

Cette revue porte sur l'écologie et l'évolution de la dispersion et de la prédation des graines par les mammifères, particulièrement dans le contexte de la forêt humide néotropicale.

En forêt humide néotropicale

Les forêts humides tropicales possèdent une immense diversité et une abondance d'êtres vivants, dont les destinées sont entremêlées via les relations qu'ils entretiennent. Deux de celles-ci, la dispersion et la prédation des propagules par les mammifères, a une importance qui ne fait aucun dou-

te dans la dynamique des forêts humides néotropicales. Entre 70 et 94% des espèces de plantes ligneuses des forêts néotropicales sont adaptées à la dispersion par endozoochorie (via le passage par le système digestif d'un animal) (Jordano, 1992). Selon une étude effectuée dans une autre forêt tropicale, sur l'île de Bornéo en Indonésie, la richesse des plantules serait réduite de 60 % avec le retrait des animaux disperseurs (Webb et Peart, 2001). D'un autre côté, les fruits et graines supportent une grande partie de la biomasse et de la richesse en vertébrés dans les forêts tropicales (Terborgh, 1992).

Une des caractéristiques des forêts tropicales est la grande diversité d'espèces ligneuses. Selon certains, la prédation des graines n'y serait pas étrangère, bien qu'elle y présente des taux généralement plus faibles qu'en d'autres écosystèmes, comme les prairies, les forêts tempérées et les forêts sclérophyllées (Hulme, 2002). Il existe quatre mécanismes par lesquels la granivorie pourrait affecter la biodiversité de la communauté végétale (Hulme et Benkman, 2002). Mais les auteurs soulignent que pour le moment, les démonstrations expérimentales de ces mécanismes sont peu nombreuses. (i) Tout d'abord, si un prédateur démontre une préférence envers les grosses graines, principalement pour une raison de valeur énergétique dans un système de décision coûts-bénéfices, et si ces dernières possèdent un avantage compétitif sur les petites graines (Leishman *et al.*, 1995), l'action d'un prédateur permettra à des espèces possédant de petites graines moins compétitives de s'établir. (ii) Si la sélection des graines se fait en fonction de la fréquence, ce-

elles qui sont les plus souvent rencontrées subiront plus de prédation, permettant l'établissement d'espèces plus rares et empêchant la domination de l'habitat par une ou quelques espèces. (iii) La variation dans les préférences des graines et des micro-sites d'alimentation par la communauté de prédateurs forme un patron de prédation spatialement hétérogène, qui affecte le succès d'établissement de différentes espèces en différents lieux. Si ce mécanisme se maintient assez longtemps, il peut favoriser la coexistence d'espèces végétales. (iv) D'après le modèle Janzen-Connell, la prédation des graines est fonction de la densité et de la proximité à un plant conspécifique. Les prédateurs exerceront une plus grande pression là où les graines sont plus nombreuses et proches du plant-mère. La mortalité plus grande à proximité du plant-mère ou d'un autre conspécifique durant le recrutement réduit la probabilité qu'une espèce va elle-même se remplacer dans la succession à un site. Ce processus, dans la forêt tropicale, expliquerait à la fois le grand nombre d'espèces, la faible densité d'adultes de chaque espèce et la grande distance entre adultes conspécifiques (Janzen, 1970 ; Fragoso, 1994). Le pécarri à lèvres blanches (*Tayassu pecari*) est un exemple de mammifère qui exhibe un comportement d'alimentation en accord avec le modèle de Janzen-Connell (Wyatt et Silman, 2004) et dont la disparition risque d'engendrer d'importants changements dans la composition spécifique de la forêt (Silman *et al.*, 2003). Du point de vue de la conservation, la compréhension des relations de dispersion et de prédation des graines et

l'augmentation des connaissances s'avèrent vitales dans le contexte actuel des forêts humides néotropicales. En effet, le déboisement et la fragmentation du territoire forestier dans les néotropiques augmentent encore aujourd'hui et ont pris des proportions alarmantes dans certaines régions (arc de déforestation amazonien et forêt Atlantique du Brésil). Les mammifères disperseurs et prédateurs, eux-mêmes menacés par la perte d'habitat, la fragmentation et la chasse, sont des acteurs essentiels à la conservation et la régénération de la forêt. Griz et *al.* (2002) identifient les deux buts que la recherche devrait poursuivre dans cette optique : (1) comprendre le rôle des groupes de vertébrés dans la dispersion (et nous rajoutons la prédation des graines), (2) découvrir l'impact qu'a, ou aurait, l'interruption de ces processus sur des groupes de plantes (sur des familles entières aussi bien que sur la population d'une espèce particulière).

Les relations dans un contexte évolutif

Dispersion

La mobilité est une différence fondamentale entre les espèces végétales et animales. Bien que les plants adultes soient immobiles, les espèces végétales ont un besoin vital de mouvement à certain moment de leur cycle de vie, notamment lors de la reproduction sexuée (pollinisation) et de la dispersion de leur descendance (dispersion des graines). Il n'est donc pas surprenant à première vue que des relations se soient développées pour que les plantes puissent profiter de la mobilité des animaux : un échange nourriture contre le mouvement. Ces relations prennent plusieurs formes, dépendamment du vecteur animal, du mode de transport et de l'effet sur l'organe végétal. D'après Howe et Smallwood (1982), la dispersion des graines est favorisée pour trois raisons principales : (i) pour échapper à la compétition intra-spécifique ; (ii) pour coloniser des endroits

récemment perturbés ; (iii) pour déposer les graines dans des microsites ayant une plus forte probabilité d'implantation du propagule. Willson (1992) émet lui aussi trois hypothèses à la dispersion : (i) éviter les prédateurs qui se nourrissent souvent en réponse à la densité des graines ou à la proximité du plant-mère ; (ii) éviter la compétition intra-spécifique ; (iii) trouver un endroit (micro-habitat) approprié pour l'établissement. De plus, il est possible que la dispersion permette un flux génétique entre populations.

Du côté de la plante, la sélection naturelle aurait favorisé l'apparition de traits facilitant la consommation des fruits par des animaux disperseurs. Il s'agit ici de la phénologie, de l'attractivité (traits facilitant la découverte des fruits, visuels et chimiques), de la taille et de la composition en nutriments et en métabolites secondaires (Herrera, 2002). Un patron commun, mais avec plusieurs variations, s'observe chez les arbres dispersés par zoochorie : des fruits charnus, une production de fruits en grande quantité, la maturation simultanée des fruits d'un même individu, avec des intervalles faibles entre les épisodes de fructification, ou une production continue (Piña-Rodrigues et Aguiar, 1993). On peut s'imaginer qu'un individu présentant un ensemble de traits favorisant la découverte et la dispersion de ses graines est celui qui aura la meilleure valeur adaptative (*fitness*). Cependant, la relation animaux-graines n'est pas isolée des autres processus écologiques, biotiques et abiotiques, qui agissent également dans la sélection naturelle. Par exemple, une plante peut être dispersée par un animal mais également subir de la prédation par une autre espèce. À ce moment, deux forces de sélection contraires influencent le caractère d'attractivité des fruits. De plus, l'échelle de temps plante-animal est très différente. Les taxons d'angiospermes qui sont dispersés par zoochorie ont des durées de vie généralement 30 fois supérieures à celles de leurs agents disperseurs. Cela suggère

que l'animal disperseur est plus enclin à s'ajuster à son « environnement d'arbres fruitiers » que la plante à son « environnement d'agents disperseurs » (Herrera, 1985).

Du côté animal, il est important de noter en premier lieu qu'il n'y a que très peu d'animaux dont le régime est presque exclusivement composé de fruits, et la frugivorie absolue n'existe pas chez les mammifères (Jordano, 1992 ; Herrera, 2002). Chez les frugivores-granivores occasionnels, il n'y a pas besoin d'adaptations morphologiques, physiologiques ou comportementales importantes. Mais chez les « grands frugivores », des adaptations ont été nécessaires vu la difficulté de dépendre d'un régime composé uniquement de fruits ou de graines. En effet, une telle diète est faible en nutriments, présente de forts déséquilibres de certains éléments (très faible en azote par exemple), est variable dans sa composition chimique et varie dans le temps et dans l'espace (Herrera, 2002). De plus, avaler des graines sans les digérer constitue une perte de temps, d'énergie et de capacité d'alimentation (Howe, 1986). Les « grands frugivores » possèdent des adaptations au niveau de la denture, de l'intestin, de la physiologie de la digestion et du comportement. S'il y a bien eu coévolution dans la dispersion des graines, c'est sur ces espèces et les interactions qu'elles entretiennent que la sélection a joué, et celles-ci sont relativement rares (Herrera, 2002).

Herrera (2002) émet de sérieuses réserves sur la nature mutualiste de plusieurs des relations plante-disperseur en soulignant le fait qu'il n'y a pas de cas connu de mutualisme obligatoire entre une plante et son disperseur animal. De plus, il y a peu de relations bilatérales : chaque espèce d'arbre dépend de plusieurs disperseurs et ceux-ci ne se limitent pas aux fruits et graines d'une seule espèce pour se nourrir. La relation plante-animal touchant la dispersion des graines est celle pour laquelle on retrouve le moins de preuves de spécialisation réciproque

(adaptation mutuelle). Howe (1986) en arrive à une conclusion semblable. En effet, très peu d'études ont réussi à établir un lien vital entre une espèce végétale et son disperseur (Asquith *et al.*, 1999).

Prédation

Les graines sont une source de nourriture de qualité, étant composées de tissus riches en énergie et nutriments (Jordano, 1992).

Contrairement à la dispersion, pour laquelle on peut s'attendre à ce qu'elle « fixe » dans le temps deux espèces qui ont coévolué et qui ont une relation mutualiste, il serait pertinent de penser que la prédation des graines favoriserait la spéciation, via des processus de « course à l'armement », de fuite et de compétition apparente (Hulme et Benkman, 2002). Cependant, tout comme dans le cas de la dispersion, la quasi absence de spécialisations chez les mammifères frugivores (Jordano, 1992 ; Herrera, 2002) ne permet pas d'en arriver à une telle conclusion. Même la granivorie, qui exige un certain degré d'adaptation, n'implique pas de relations suffisamment étroites pour qu'il y ait une véritable coévolution entre deux espèces. C'est d'autant plus vrai en milieu tropical, où les ressources alimentaires sont plus diversifiées. Ces mécanismes de spéciation s'appliquent davantage aux oiseaux qu'aux mammifères, mais encore plus aux insectes.

Principes généraux

La dichotomie entre prédateurs et disperseurs de graines n'existe pas, car les relations 100% mutualistes ou antagonistes sont très rares. Hulme (2002) suggère plutôt de visualiser les interactions plantes (propagules)–animaux le long d'un gradient allant du mutualisme (frugivore dispersant les graines) à la prédation (granivore qui tue toutes les graines qu'il consomme), avec de nombreuses formes intermédiaires entre ces deux extrêmes. En effet, certains

disperseurs tuent de nombreuses graines et des prédateurs peuvent disperser une partie des graines qu'ils consomment.

Dispersion

Comme il s'agit ici de mammifères qui ingèrent des graines, volontairement ou non, on parle de mammaliochorie et d'endozoochorie (transit via le système digestif) lorsque la dispersion des graines en est le résultat (Poschold *et al.*, 2005).

La plupart du temps, les graines dispersées par un mammifères se retrouvent dans les fèces. D'autres seront simplement jetées, échappées, régurgitées et crachées (Lambert, 2002). Si le fruit ou la graine est retiré à même le plant-mère par l'animal, il s'agit de dispersion primaire. Si le propagule est recueilli au sol ou dans des fèces suite à une dispersion primaire avant de se faire transporter de nouveau, il s'agit de dispersion secondaire (Vander Wall, 2002). Les principaux disperseurs secondaires sont les scarabées bousiers (*dung beetles*, Scarabaeidae), les fourmis, les oiseaux et les rongeurs (Andresen et Levey, 2004 ; Vander Wall *et al.*, 2005).

Trois mécanismes déterminent comment les frugivores affectent la germination des graines : (i) par une modification mécanique ou chimique du péricarpe ; (ii) par une séparation des graines et de la pulpe ; et (iii) par un effet fertilisant des fèces entourant les graines. Pour le premier mécanisme, l'endozoochorie semblerait augmenter la germination en enlevant une couche imperméable de l'enveloppe de la graine ou un inhibiteur de germination soluble (van der Pijl, 1982 ; Traveset et Verdú, 2002). Chez les mammifères en général, le temps de rétention des graines dans l'organisme est entre 6 heures et 10 jours (maximum de 70 jours) (Poschold *et al.*, 2005).

Wang et Smith (2002) soulignent que bien souvent, pour la dispersion des graines, les relations entre une espèce végétale et la (ou les) espèce(s)

animale(s) varient dans le temps et dans l'espace. Les systèmes dispersé-disperseur(s) présentent rarement un équilibre, ce que des études à court terme et à petite échelle ne sont pas en mesure de déterminer.

Prédation

Les prédateurs ont un effet plus grand que de simplement réduire le nombre de graines candidates à la germination. Les prédateurs pré-dispersion peuvent également réduire la dispersion si elle est effectuée par des disperseurs qui répondent à la densité de la ressource (*density-responsive seed-dispersers*). La prédation affecte également les fruits qui ont déjà subi la dispersion primaire (appelé prédation post-dispersion) (Wenny, 1999 par exemple). Dans ce cas, les prédateurs post-dispersion agissent comme un filtre sur le *seed shadow*, modifiant la densité, la distribution des graines et la capacité de colonisation. Un taux de prédation des graines plus grand que 50% est typique chez plusieurs espèces végétales (Hulme, 2002 ; Hulme et Benkman, 2002), mais Vander Wall *et al.* (2005) prétendent que dans le cas de la prédation post-dispersion, les taux sont très souvent surestimés.

Le choix des graines à consommer par le prédateur se base sur divers critères. Tout d'abord, les caractéristiques physiques et chimiques du fruit ou de la graine influenceront le choix de chaque espèce. La théorie des coûts-bénéfices, ou celle plus détaillée de l'optimisation, semblent bien s'appliquer dans plusieurs cas pratiques de recherche de nourriture (ex. Giraldeau, 1994). Les coûts auxquels font face les granivores sont le temps de recherche et de manipulation, le transport, la digestion et la détoxification. Il y a également l'effet de la compétition et les risques de prédation. Le bénéfice est essentiellement le contenu en énergie, mais d'autres facteurs de sélection peuvent être le contenu en minéraux, en acides aminés ou en carbohydrates solubles s'ils sont limitants. La faim et l'habitat vont également influ-

encer le comportement de recherche de nourriture (Hulme et Benkman, 2002). Un point de vue simpliste veut que la dispersion primaire des graines soit en fonction de la distance (c'est une prémisses à l'hypothèse de Janzen-Connell) et que la densité des graines diminue en s'éloignant de l'arbre mère. Cependant, lorsqu'il s'agit de zoochorie, on doit plutôt parler de dispersion « spatialement contagieuse ». Les graines se retrouveront concentrées en divers endroits : sous les lieux de traitement de la nourriture (*fruit-processing roosts*), aux sites de parades (surtout chez les oiseaux), dans les latrines, aux sites de repos et de sommeil et au pied d'autres arbres fruitiers où se nourrit l'animal (Schupp *et al.*, 2002). Cette concentration de graines peut être désavantageuse de deux façons : à cause de la forte compétition due à la densité de graines et à cause des risques d'infections fongiques, favorisées par la grande quantité d'excréments et de fruits (Stiles, 1992).

L'effet de la granivorie sera moindre si la plante touchée par la prédation se reproduit surtout végétativement, s'il y a une grande banque de graines persistante qui tamponne l'effet de prédation, si l'animal atteint la satiété avant de tuer un nombre significatif de graines, si l'effet du micro-habitat est plus limitant et si la densité des granivores est limitée par un autre facteur que la disponibilité des graines (Hulme et Benkman, 2002).

Mammifères de la forêt néotropicale

Rongeurs

Dans la littérature, les recherches portent plus souvent sur les effets des rongeurs en général ou d'un genre, plutôt que sur des espèces en particulier. La plupart des rongeurs sont des prédateurs (Bonaccorso *et al.*, 1980 ; Martinez-Gallardo et Sanchez-Cordero, 1993 ; Herrera *et al.*, 2003), habituellement suite à la dispersion primaire des graines (prédation post-dispersion).

Les dasyproctidés (agouti et paca) et les échimyidés (rats épineux) sont par contre d'importants disperseurs secondaires (Forget, 1993, 1994 ; Hoch et Adler, 1997 ; Peres et Baider, 1997 ; Wenny, 1999 ; Peña-Claros et De Boo, 2002). Même s'ils se nourrissent des graines, les rongeurs peuvent, bien malgré eux, agir en tant que disperseurs en pratiquant la synzoochorie. Ce comportement consiste à cacher ou enfouir des graines afin de les retrouver après un certain temps. Bien sûr, le taux de recouvrement est rarement de 100% (surtout dans le cas du *scatter-hoarding*) et les graines peuvent alors germer (Smith, 1975 ; Brewer et Rejmanek, 1999 ; Brewer et Webb, 2001 ; Gorchoy *et al.*, 2004 ; Russo, 2005). Lorsque les rongeurs agissent comme disperseurs de graines, ils ne les transportent guère plus loin que cinq mètres du plant mère dans plusieurs cas (Forget, 1994 ; Fragoso, 1997). Les petits rongeurs (8-130 g) ont un rôle particulier et critique dans la dynamique de la dispersion des graines en forêt néotropicale. Ce sont les prédateurs dominants des graines de petites tailles (<30 mm de largeur). Les petits rongeurs, contrairement aux gros mammifères, peuvent persister dans des forêts secondaires de plus petite dimension, ce qui a pour résultat de modifier les patrons de succession végétale en comparaison à une forêt primaire (DeMattia *et al.*, 2004). Les rongeurs se nourrissent de plusieurs familles de plantes, dont les Palmae, sur lesquelles ont été faites plusieurs études (Smythe, 1989 ; Brewer et Webb, 2001 ; Pimentel et Tabarelli, 2004 ; Silva, 2000).

Didelphidés

Les seuls marsupiaux de l'est de l'Amérique du Sud et de l'Amérique Centrale sont des animaux omnivores dont la majeure partie de la diète est composée d'invertébrés, mais qui se nourrissent occasionnellement de fruits. Selon les études faites sur ces sujets, il existe une grande diversité de disperseurs au sein de cette famille ; ce

sont de bons disperseurs des familles de plantes suivantes : Araceae, Cecropiaceae, Moraceae, Piperaceae et Solanaceae (Medellín 1994 ; Cáceres, 2002 ; Pinheiro *et al.* 2002 ; Carvalho *et al.*, 2005). On dénombre également quelques cas de prédation des graines (Cáceres, 2002). Les graines de plusieurs fruits passent le système digestif sans être endommagées et sont toujours viables, avec des taux de germination entre 30 et 100 %. Les petites graines (< 0,8 cm diam.) s'en sortent le plus souvent indemnes, mais les plus grandes (> 1 cm diam.) peuvent être détruites ou rejetés au site d'alimentation. Pimentel et Tabarelli (2004) ont par contre montré qu'ils dispersent les grandes graines du palmier *Attalea oleifera*. Les opossums sont de bons disperseurs, qui transportent les graines entre 40 et 80 m (Cáceres *et al.*, 1999 ; Cáceres, 2002, 2004). Les études de Cáceres (2002) et de Carvalho *et al.* (2005) montrent que pour quatre espèces de didelphidés, la majorité des graines retrouvées dans les fèces appartiennent à des espèces pionnières (comme *Cecropia* spp. et *Piper* spp.). Ils auraient donc un rôle important à jouer dans la régénération en bordure de fragments forestiers.

Chiroptères

Les chauves-souris frugivores d'Amérique sont des microchiroptères de la famille des Phyllostomidés (van der Pijl, 1982). En Guyane Française centrale seulement, on retrouve 23 espèces de chauves-souris uniquement ou à prédominance frugivores et 29 autres qui effectuent de la frugivorie opportuniste (Simmons *et al.*, 2002) Comme elles trouvent leur nourriture grâce à l'odeur et la vision, plusieurs des fruits dont elles se nourrissent présentent des adaptations, signes probables d'une co-évolution. Les propagules dispersés par les chauves-souris présentent ces caractéristiques : généralement pendants, de grande ou petite taille, avec une pulpe charnue aromatique et communément verts, jaunes ou blancs

(Almeida-Cortez, 2004). Les chauves-souris frugivores ont l'habitude de transporter leur nourriture à leur perchoir pour se nourrir, où tombent alors plusieurs graines, des morceaux de fruits et leur défécation (Schupp et al., 2002). Une autre stratégie d'alimentation est la consommation des graines dans l'arbre producteur et la défécation en vol en petite quantité à plusieurs reprises (Bizerril et Raw, 1998). Ce comportement offrirait une dispersion d'une très grande qualité. Parmi les mammifères, c'est chez les chauves-souris que le passage dans le système digestif a l'effet le plus positif sur la germination (Naranjo et al., 2003 ; Traveset et Verdú, 2002), bien que dans une étude de Lopez et Vaughan (2004), seulement deux espèces aient montré un pourcentage de germination plus élevé après le passage dans le système digestif. Le temps de rétention est très court, souvent moins de 20 minutes, mais elles peuvent facilement transporter des fruits à plus de 300 m avant de les consommer (van der Pijl, 1982 ; Simmons et al., 2002) et effectuer une quarantaine de vols par nuit pour se nourrir (Charles-Dominique et Cooper, 1986). Quelques-unes des plus grandes, *Artibeus jamaicensis* et *A. literatus*, parcourent plusieurs kilomètres par nuit (Handley et al., 1991). Reiter et al. (2006), dans une expérience menée dans la forêt tropicale humide des Philippines, a calculé un *seed shadow* d'aussi peu que 0,3 ha pour des espèces de *Ficus spp.* Ce qu'on appelle en anglais *seed shadow*, est l'aire où on retrouve les graines d'un individu suite à la dispersion primaire, qu'elles soient simplement tombées au sol ou dispersées par zoochorie. Cependant dans cette étude, comme les graines excrétées devaient être retrouvées par les observateurs, il est fort probable que celles qui ont été dispersées sur une plus longue distance aient été ignorées. Les familles les plus mangées par les chiroptères sont : Cecropiaceae, Piperaceae, Solanaceae, Clusiaceae, Moraceae, Chrysobalanaceae, Annonaceae, Sapotaceae et Anacardiaceae (van der

Pijl, 1982 ; Bizerril et Raw, 1998 ; Simmons et al., 2002 ; Sazima et al., 2003) et plus rarement les Fabaceae (Romo, 1996). Schlumpberger et al. (2006) rapportent le cas particulier d'un cactus (*Rhipsalis juengeri*) dispersé par les chauves-souris. Mais les études sur la dispersion concernent essentiellement les Cecropiaceae, les Moraceae et les Piperaceae (Bannack et al., 2002 ; Peña-Claros et De Boo, 2002 ; Lobava et al., 2003 ; Passos et Passamani 2003 ; Thies et Kalko, 2004).

Les chauves-souris permettent un échange de diaspores entre les forêts primaires et secondaires (Lobava et al., 2003 ; Lopez et Vaughan, 2004). Tout comme mentionné dans le cas des didelphidés, plusieurs des espèces consommées par les chiroptères sont pionnières. Les chauves-souris permettent la recolonisation de larges aires ouvertes qu'elles survolent. Une fois passée cette étape, les conditions deviennent favorables aux plantes dispersées par d'autres animaux, tels les oiseaux et les mammifères terrestres (Simmons et al., 2002)

Le genre *Chiroderma* contient deux espèces (*C. doriae* et *C. villosum*) qui diffèrent par leur diète granivore. Ce sont des prédateurs des graines reconnus, qui possèdent des adaptations morphologiques au niveau du crâne permettant ce type d'alimentation (Nogueira et Peracchi, 2003 ; Nogueira et al., 2005).

Tayassuidés (pécari)

Tous les ongulés, y compris les cervidés et les perissodactyles, se nourrissent des fruits tombés au sol ou de fruits produits par des plantes de la sous-canopée (Bodmer, 1991). Les tayassuidés sont des omnivores. La morphologie de leur denture leur permet de se nourrir d'une grande variété de nourriture : fruits, racines, bulbes, champignons, noix, feuilles, graines, herbe, vers, insectes et occasionnellement de petits invertébrés et d'œufs (Sowls, 1997). Dans une étude de Bodmer (1989), la diète du pécaris à collier et du pécaris à lèvre blanche était composée respectivement de 59 et 66% de

fruits. En termes de biomasse de prédateur, les pécaris à lèvres blanches sont les plus importants prédateurs de graines des néotropiques. De plus, ils sont capables de s'attaquer à des graines plus dures que n'importe quel autre frugivore. Les pécaris à collier ont un moindre impact parce qu'ils forment des groupes plus petits, sont de plus petite taille et se nourrissent des graines les moins résistantes, qui seraient probablement mangées par d'autres animaux (ex : agouti *Dasyprocta leporina* et paca *Agouti paca*) s'ils n'étaient pas présents (Kiltie, 1982). Les pécaris détruisent les graines et les plantules et retournent le sol (Fragoso, 1994, 1997). Ils sont facilement capables de détruire un endocarpe mince et sont donc des prédateurs des graines pour la plupart des espèces végétales (Kiltie, 1981a, 1981b ; Smythe, 1989 ; Fragoso, 1994). Seulement 5% des spécimens observés par Bodmer (1991) contenaient des graines intactes. Si un fruit contient plusieurs petites graines (< 1cm diam.), elles seront plus souvent avalées entières sans être brisées par la mastication, que s'il n'y a qu'une ou quelques grosses graines (Bodmer, 1991 ; Sowls, 1997). Cependant, les pécaris recrachent souvent des graines avant d'avaler. La majorité des graines viables dispersées par les pécaris se retrouvent donc à moins de cinq mètres du plant mère, ce qui en font des disperseurs sur de très courtes distances (Fragoso, 1997). Jusqu'à présent, la plupart des études de prédation et dispersion par les pécaris concernaient des espèces de palmiers (Kiltie, 1981a).

Cervidés

Dans les néotropiques, on trouve des cervidés qui sont principalement frugivores comme le daguet rouge (*Mazama americana*) et le daguet gris (*Mazama gouazoubira*), des ruminants dont la diète est composée respectivement de 56 à 81% et de 68 à 87% de graines et fruits (Bodmer, 1989 ; Gayot et al., 2004). Leur diète est très variée (entre 80 et 110 espèces végétales, en plus de

champignons et animaux) (Gayot *et al.*, 2004). Ce sont des prédateurs de graines efficaces, très peu (4%) d'estomacs de spécimens observés par contenant des graines intactes (Bodmer, 1991 ; Gayot *et al.*, 2004) et la plupart des graines viables qu'ils dispersent aboutissent très près du plant mère (Fragoso, 1997). Mais contrairement aux pécaris qui tuent les graines lors de la mastication initiale, il semble que c'est la fermentation et la rumination qui agit chez les cerfs (Bodmer, 1991). Le rôle que jouent les daguets dans la régénération des forêts est mineur, imposant une pression négative sur la survie des graines de plusieurs espèces et étant disperseurs potentiels d'espèces ayant de toute façon plusieurs relations avec d'autres animaux disperseurs ou prédateurs (surtout dans les familles Cecropiaceae et Moraceae) (Gayot *et al.*, 2004).

Périssodactyles (tapirs)

Les tapirs sont les plus gros herbivores indigènes des forêts tropicales sud-américaines. Leur diète est composée de fibres, de feuilles et de fruits. Ces derniers constituent entre 36 et 15% du régime, selon la saison et la production des fruits (Henry *et al.*, 2000). Ce sont les ongulés qui ingèrent la plus grande quantité de graines après mastication et une bonne partie s'en tire intacte (41% dans Bodmer (1991) ; 98% dans Fragoso (1997)). Ils dispersent plus de graines puisqu'ils ne les détruisent pas, ni mécaniquement, ni chimiquement. De plus, ils peuvent facilement parcourir plus de 20 km d'un trait, ce qui fait d'eux des disperseurs sur longue distance. Leur habitude de faire leurs besoins dans des latrines crée des îlots de végétation (Fragoso *et al.*, 2003). En accord avec la littérature, les familles des Arecaceae, Fabaceae, Araceae et Sapotaceae sont des composantes importantes de la part frugivore de leur diète (Bodmer 1991 ; Quiroga-Castro et Roldan, 2001), bien que Henry *et al.* (2000) aient recensé jusqu'à 42 espèces. Les tapirs sont les principaux disperseurs de certaines es-

pèces (ex. *Enterolobium contortisiliquum*) dont les graines sont trop grosses pour être consommées par d'autres animaux des néotropiques (Galetti *et al.*, 2001). Ils font fréquemment leurs besoins dans l'eau, ce qui peut favoriser certaines espèces mais en tuer plusieurs autres (Bodmer, 1991).

Primates

Les primates des néotropiques sont des disperseurs de graines très importants. Il s'agit du taxon de mammifères pour lequel la littérature portant sur la dispersion et la prédation des graines est la plus abondante (Tableau 1). Les plus grands primates néotropicaux peuvent aisément se déplacer sur de longues distances. *Cebus capucinus* dispersent fréquemment à 100-200 mètres du plant-mère (Wehncke *et al.*, 2003). Les primates sont assez fidèles à leurs sites-dortoirs et passent beaucoup de temps à se nourrir dans les arbres. Ils vont souvent y déféquer, créant des amas de graines au sol. D'après des données rapportées par Schupp *et al.* (2002), la densité des graines sous un dortoir est semblable à celle sous un arbre fruitier dans son pic de fructification. Les comportements d'alimentation sont variables, ce qui résulte en diverses conséquences pour les graines (ingestion avec ou sans mastication, crachat, mise de côté, etc.) (Lambert, 2002). Leur diète est également très variée. Les

graines d'au moins 50 familles de plantes que l'on retrouve dans les néotropiques sont consommées par les primates et sont pour la plupart dispersées (Howe, 1980 ; Knogge *et al.*, 1998 ; Peña-Claros et De Boo, 2002 ; Herrera *et al.*, 2003 ; Righini *et al.* 2004 ; Wehncke *et al.*, 2004 ; Dew, 2005 ; Ratiarison et Forget, 2005 ; Russo, 2005 ; Russo *et al.*, 2005 ; Stevenson *et al.*, 2005), mais la prédation n'est pas rare (Oppenheimer, 1982 ; Howe, 1983 ; Norconk et Conklin-Brittain, 2004 ; Russo *et al.*, 2005) (Tableau 1). Les propagules dispersés par les primates présentent ces caractéristiques : grands fruits (>14 mm), généralement protégés par une pellicule et de couleur brun, vert, orange ou jaune (Almeida-Cortez, 2004). Les petits primates (Callithricidae) sont omnivores, incluant une proportion moindre de fruits et graines dans leur diète, ce qui réduit leur rôle à ce chapitre, en comparaison aux plus grands primates (Shanahan *et al.*, 2001). Chapman (1989) a déterminé que la majorité des graines dispersées par trois espèces de primates au Costa-Rica étaient viables lorsque excrétées dans les fèces mais subissaient soit de la dispersion secondaire, soit de la prédation. Une étude de Knogge *et al.* (2003) portant sur les tamarins (*Saguinus mystax* et *S. fuscicollis*) a déterminé que le passage dans le système digestif n'avait pas d'effet sur les graines de 39 espèces, ce qui permet leur dispersion dans les fèces. De leur côté,

Tableau 1. Sommaire de la recherche bibliographique de la littérature portant sur la dispersion ou la prédation des graines par différents taxons de mammifères, au travers de la littérature de langues anglaise, française et portugaise.

Table 1. Summary of the bibliographic research of the literature relating to the dispersion or the predation of seeds by different taxon of mammals, through english, french and portuguese literature.

Taxons	Nombre d'articles	Nombre d'espèces étudiées animale / végétale	Rôles joués par les espèces animales dans les relations étudiées disperseur / prédateur / « cacheur »
Rongeurs	16	8 / 14	5 / 9 / 12
Didelphimorphes	7	9 / 33	34 / 3 / 0
Chiroptères	11	16 / 31	39 / 2 / 0
Ongulés	11	5 / 46	37 / 21 / 0
Primates	21	14 / 101	511 / 48 / 0
Carnivores	4	1 / 11	11 / 0 / 0

Oliveira et Ferrari (2000), ont montré qu'environ 40% des graines ingérées par *Saguinus midas niger* en forêt primaire se retrouvaient en forêt secondaire, indiquant que certains primates peuvent avoir un rôle important à jouer dans la régénération des forêts.

Carnivores

Certains carnivores se nourrissent de fruits, souvent tombés au sol, et participent à la dispersion. Le rôle des carnivores comme agents disperseurs est

peu connu (Herrera, 2002), comme le montre la littérature peu abondante à ce sujet (Tableau 1). Parmi les carnivores qui se nourrissent de fruits on retrouve des canidés (*Cerdocyon thous*, *Pseudalopex vetulus*, *Chrysocyon brachyurus*) (Pizo, 2002), des félins (dont le jaguar, *Panthera onca*) (van der Pijl, 1982), le kinkajou (*Potos flavus*) (Charles-Dominique, 1993; Kays, 1999) et le coati à queue annelée (*Nasua nasua*), qui consomme les fruits d'une cinquantaine d'espèces sans les endommager, ce qui en fait

un bon disperseur (Pizo, 2002; Alves-Costa *et al.*, 2004).

Conclusion

Les relations de dispersion et prédation des graines impliquent plusieurs espèces végétales et mammaliennes, sont sources de diversité et modèlent les communautés et écosystèmes. Beaucoup reste à découvrir sur l'écologie des graines et les relations plantes-animaux. Les forêts humides néotropicales, par leur nature éminemment complexe

Tableau 2. Glossaire de termes utiles sur la dispersion et la prédation des graines. Français, anglais et portugais.

Table 2. Glossary of useful terms on the dispersion and the predation of seeds in english, portuguese and french.

Banque de graines / Seeds bank / Banco de sementes	Ensemble des graines viables dans la litière ou le sol, présentant un potentiel pour le recrutement de nouveaux individus.
Diaspore / Diaspore / Diásporo	Unité de dispersion d'une plante, qui peut être la graine, le fruit contenant la (les) graine(s), etc.
Dispersion primaire / Primary dispersal / Dispersão primária	Mouvement des graines de la plante mère à un substrat plus ou moins distant, plus souvent par vent, gravité ou consommation par des vertébrés.
Dispersion secondaire / Secondary dispersal / Dispersão secundária	Tout mouvement subséquent à la dispersion primaire. Les graines sont initialement au sol ou dans des fèces.
Endozoochorie / Endozoochory / Endozoochoria	Dispersion des graines via ingestion par un animal
Frugivorie / Frugivory / Frugívoría	Type d'herbivorie où l'animal se nourrit de la pulpe, des graines ou autres tissus qui composent les fruits. Quatre types de frugivores : (i) ceux qui avalent le fruit en entier et qui défèquent ou régurgitent les graines intactes ; (ii) ceux qui se nourrissent uniquement la pulpe en évitant d'avalier les graines ; (iii) ceux qui ouvrent le fruit pour se nourrir des graines, qu'ils brisent le plus souvent ; finalement (iv) ceux qui avalent tout le fruit et qui en digèrent la totalité.
Granivorie / Granivory / Granivoria	Type d'herbivorie, et plus précisément de frugivorie, consistant en la consommation des graines.
? / Larder-hoarding / ?	Un des deux types de synzoochorie, où toutes les graines sont cachées au même endroit.
Mammaliochorie / Mammaliochory / Mamalacoria	Type de dispersion des graines effectué par les mammifères.
Prédation des graines / Seed predation / Predação de sementes	Lorsque la consommation de graines résulte en leur mortalité.
? / Scatter hoarding / ?	Un des deux types de synzoochorie, où les graines sont cachées en plusieurs endroits dispersés
? / Seed rain / Chuva de sementes	Patron spatial de distribution des graines tombées au sol.
? / Seed shadow / ?	Aire où on retrouve les graines d'un individu, soit de la <i>seed rain</i> ou suite à une dispersion primaire.
Synzoochorie / Synzoochory / Synzoocoria	Cacher ou enfouir des graines par des vertébrés, dans le but de les retrouver plus tard et de s'en nourrir. Très répandue dans l'ordre des rongeurs. Il y a une distinction entre <i>scatter-hoarding</i> et <i>larder-hoarding</i> .
Temps de rétention / Retention time / Tempo de retenção	Temps que prend la graine pour passer dans le système digestif, de l'ingurgitation à l'excrétion.
Zoochorie / Zoochory / Zoocoria	Dispersion des graines par les animaux.

xe, sont un terroir fertile pour la recherche dans ce domaine. Tous les taxons considérés dans ce texte présentent des possibilités intéressantes de recherche, mais l'ordre des carnivores est particulièrement sous-représenté dans la littérature sur le sujet. Il est probable que nous obtiendrons une image plus juste de la frugivorie, de la granivorie, de la dispersion et de la prédation des graines au cours des prochaines années. Les découvertes et théories, connues et à venir, permettront de comprendre l'écologie et l'évolution de ces relations et auront d'importantes implications pratiques dans les efforts de conservation.

Remerciements

Office Québec-Amériques pour la jeunesse et Bourses à la mobilité du Ministère de l'Éducation du Québec pour le soutien financier à l'étranger.

References

- ALMEIDA-CORTEZ, J.S. 2004. Dispersão e banco de sementes. In: A.G. FERREIRA et F. BORGHETTI (eds.), *Germinação – Do básico ao aplicado*. Artmed, Porto Alegre, p. 225-235.
- ALVES-COSTA, C.P.; DA FONSECA, G.A.B. et CHRISTOFARO, C. 2004. Variation in the diet of the brown-nosed coati (*Nasua nasua*) in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, **85**(3):478-482.
- ANDRESEN, E. et LEVEY, D.J. 2004. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia*, **139**(1):45-54.
- ASQUITH, N.M.; TERBORGH, J.; ARNOLD, A.E. et RIVEROS, C.M. 1999. The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology*, **15**:229-235.
- BANNACK, S.A.; HORN, M.H. et GAWLI-CKA, A. 2002. Disperser- vs. establishment-limited distribution of a riparian fig tree (*Ficus insipida*) in a Costa Rican tropical rain forest. *Biotropica*, **34**(2):232-243.
- BIZZERIL, M.X.A. et RAW, A. 1998. Feeding behaviour of bats and the dispersal of *Piper arboretum* seeds in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **73**:1270-1284.
- BODMER, R.E. 1989. Frugivory in Amazonian Artiodactyla: evidence for the evolution of the ruminant stomach. *Journal of Zoology*, **219**:457-467.
- BODMER, R.E. 1991. Strategies of Seed Dispersal and Seed Predation in Amazonian Ungulates. *Biotropica*, **23**(3):255-261.
- BONACCORSO, F.J.; GLANZ, W.E. et SANDFORD, C.M. 1980. Feeding assemblages of mammals at fruiting *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) trees in Panama: seed predation, dispersal, and parasitism. *Revista Biología Tropical*, **28**:61-72.
- BREWER, S.W. et REJMANEK, M. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science*, **10**(2):165-174.
- BREWER, S.W. et WEBB, M.A.H. 2001. Ignorant seed predators and factors affecting the seed survival of a tropical palm. *Oikos*, **93**:32-41.
- CÁCERES, N.C. 2002. Food habits and seed dispersal by the white-eared opossum, *Didelphis albiventris*, in Southern Brazil. *Studies on neotropical fauna and environment*, **37**(2):97-104.
- CÁCERES, N.C. 2004. Diet of three didelphid marsupials (Mammalia, Didelphimorphia) in southern Brazil. *Mammalian Biology*, **69**(6):430-433.
- CÁCERES, N.C.; DITTRICH, V.A.O. et MONTEIRO, E.L.A. 1999. Fruit consumption, distance of seed dispersal and germination of Solanaceous plants ingested by common opossum (*Didelphis aurita*) in southern Brazil. *Revue d'écologie La terre et la vie*, **54**(3):225-234.
- CARVALHO, F.M.V.; FERNANDEZ, F.A.S. et NESSIMIAN, J.L. 2005. Food habits of sympatric opossums coexisting in small Atlantic Forest fragments in Brazil. *Mammalian Biology*, **70**(6):366-375.
- CHAPMAN, C.A. 1984. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica*, **21**(2):148-154.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. 1993. Speciation and Coevolution – An interpretation of frugivory phenomena. *Vegetatio*, **108**:75-84.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. et COOPER, H.M. 1986. Frugivorie et transport des graines de *Cecropia* par les chauves-souris en Guyane. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, **132**:145-157.
- DANELL, K. et BERGSTRÖM, R. 2002. Mammalian herbivory in terrestrial environments. In: C.M. HERRERA et O. PELLMYR (eds.), *Plant-Animal Interactions – An Evolutionary Approach*. Malden, Blackwell Publishing, p. 107-131.
- DEMATTIA, E.A.; CURRAN, L.M. et RATHCKE, B.J. 2004. Effects of small rodents and large mammals on Neotropical seeds. *Ecology*, **85**(8):2161-2170.
- DEW, J.L. 2005. Foraging, Food Choice, and Food Processing by Sympatric Ripe-Fruit Specialists: *Lagothrix lagothricha poeppigii* and *Ateles belzebuth belzebuth*. *International Journal of Primatology*, **26**(5):1107-1135.
- FORGET, P.M. 1993. Postdispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. *Oecologia*, **94**:255-261.
- FORGET, P.M. 1994. Recruitment pattern of *Vouacarpoua americana* (Caesalpinaceae), a rodent-dispersed tree species in French Guiana. *Biotropica*, **26**:408-419.
- FRAGOSO, J.M.V. 1994. *Large mammals and the community dynamics of an Amazonian rain forest*. Gainesville, FL. Doctoral dissertation. University of Florida, 210 p.
- FRAGOSO, J.M.V. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology*, **85**:519-529.
- FRAGOSO, J.M.V.; SILVIUS, K.M. et CORREA, J.A. 2003. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology*, **84**(8):1998-2006.
- GALETTI, M.; KEUROGHLIAN, A.; HANADA, L. et MORATO, M.I. 2001. Frugivory and Seed Dispersal by the Lowland Tapir (*Tapirus terrestris*) in Southeast Brazil. *Biotropica*, **33**(4):723-726.
- GAYOT, M.; HENRY, O.; DUBOST, G. et SABATIER, D. 2004. Comparative diet of the two forest cervids of the genus *Mazama* in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, **20**:31-43.
- GIRALDEAU, L.-A.; KRAMER, D.L.; DESLANDES, I. et LAIR, H. 1994. The effects of competitors and distance on central place foraging eastern chipmunks *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*, **47**:621-632.
- GORCHOV, D.L.; PALMEIRIM, J.M.; JARAMILLO, M. et ASCORRA, C.F. 2004. Dispersal of seeds of *Hymenaea courbaril* (Fabaceae) in a logged rain forest in the Peruvian Amazonian. *Acta Amazonica*, **34**(2):251-259.
- GRIZ, L.M.S.; MACHADO, I.C. et TABARELLI, M. 2002. Ecologia de Dispersão de Sementes : Progressos e Perspectivas. In: M. TABARELLI et J.M.C. SILVA, *Diagnóstico da Biodiversidade de Pernambuco*. Recife, Secretaria da Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente/Fundação Joaquim Nabuco/Editora Massangana, p. 597-608.
- HANDLEY, C.O.Jr.; GARDNER, A.L. et WILSON, D.E. 1991. Demography and natural history of the Common Fruit Bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panama. Washington, Smithsonian Institution Press.
- HENRY, O.; FEER, F. et SABATIER, D. 2000. Diet of the Lowland Tapir (*Tapirus terrestris* L.) in French Guiana. *Biotropica*, **32**(2):364-368.
- HERRERA, C.M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic vertebrate seed dispersal systems. *Oikos*, **44**:132-141.
- HERRERA, C.M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. In: C.M. HERRERA et O. PELLMYR (eds.), *Plant-Animal Interactions – An Evolutionary Approach*. Malden, Blackwell Publishing, p. 185-208.
- HERRERA, E.R.T.; FRANKE, T.; KNOGGE, C.; SKRABAL, J. et HEYMANN, E.W. 2003. Flower and fruits visitors of *Marcgravia longifolia* in Amazonian Peru. *Plant Biology*, **5**(2):210-214.
- HOCH, G.A. et ADLER, G.H. 1997. Removal of black palm (*Astrocaryum standleyanum*) seeds by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). *Journal of Tropical Ecology*, **13**:51-58.
- HOWE, H.F. 1980. Monkey Dispersal and Waste of a Neotropical Fruit. *Ecology*, **61**:944-959.
- HOWE, H.F. 1983. Annual variation in a neotropical seed-dispersal system. In: S.L. SUT-

- TON; T.C. WHITMORE et A.C. CHADWICK (eds.), *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Oxford, Blackwell, p. 211-227.
- HOWE, H.F. 1986. Seed Dispersal by Fruit-Eating Birds and Mammals. In: D.R. MURRAY (ed.), *Seed dispersal*. San Diego, Academic Press, p. 123-189.
- HOWE, H.F. et SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**:201-228.
- HULME, P.E. 2002. Seed-eaters: Seed Dispersal, Destruction and Demography. In: D.J. LEVEY; W.R. SILVA et M. GALETTI (eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Wallingford, CAB International, p. 257-273.
- HULME, P.E. et BENKMAN, C.W. 2002. Granivory. In: C.M. HERRERA et O. PELLMYR (eds.), *Plant-Animal Interactions – An Evolutionary Approach*. Malden, Blackwell Publishing, p. 132-157.
- IT IS. 2006. Integrated Taxonomic Information System. En ligne: www.itis.usda.gov; consulté le 2006/08/07.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, **104**:501-528.
- JORDANO, P. 1992. Fruits and Frugivory. In: M. FENNER (ed.), *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Wallingford, CAB International, p. 61-85.
- KAYS, R.W. 1999. Food preferences of kinkajou (*Potos flavus*): a frugivorous carnivore. *Journal of Mammalogy*, **80**:589-599.
- KILTIE, R.A. 1981a. Distribution of palm-fruits on a rain forest floor: why white-lipped peccaries forage near objects. *Biotropica*, **13**:141-145.
- KILTIE, R.A. 1981b. Stomach contents of rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica*, **13**:234-236.
- KILTIE, R.A. 1982. Bite force as a basis for niche differentiation between rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica*, **14**:188-195.
- KNOGGE, C.; HEYMANN, E.W. et HERREIRA, E.R.T. 1998. Seed dispersal of *Asplundia peruviana* (Cyclanthaceae) by the primate *Saguinus fuscicollis*. *Journal of Tropical Ecology*, **14**:99-102.
- KNOGGE, C.; HERRERA, E.R.T. et HEYMANN, E.W. 2003. Effects of Passage Through Tamarin Guts on the Germination Potential of Dispersed Seeds. *International Journal of Primatology*, **24**(5):1121-1128.
- LAMBERT, J.E. 2002. Exploring the link between animal frugivory and plant strategies: the case of primate fruit processing and postdispersal seed fate. In: D.J. LEVEY; W.R. SILVA et M. GALETTI (eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Wallingford, CAB International, p. 365-379.
- LEISHMAN, M.R.; WESTOBY, M. et JURADO, E. 1995. Correlates of seed size variation – a comparison among five temperate floras. *Journal of Ecology*, **83**(3):517-529.
- LOBAVA, T.A.; MORI, S.A.; BLANCHARD, F.; PECKHAM, H. et CHARLES-DOMINIQUE, P. 2003. *Cecropia* as a food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity. *American Journal of Botany*, **90**:388-403.
- LOPEZ, J.E. et VAUGHAN, C. 2004. Observations on the role of frugivorous bats as seed dispersers in Costa Rica secondary humid forests. *Acta Chiropterologica*, **6**(1):111-119.
- MARTÍNEZ-GALLARDO, R. et SÁNCHEZ-CORDERO, V. 1993. Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice, *Heteromys desmarestianus*. *Journal of Mammalogy*, **74**:436-442.
- MEDELLÍN, R.A. 1994. Seed dispersal of *Cecropia obtusifolia* by 2 species of opossums in the Selva Lacondana, Chiapas, Mexico. *Biotropica*, **26**(4):400-407.
- NARANJO, M.E.; RENGIFO, C. et SORIANO, P.J. 2003. Effects of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *Journal of Tropical Ecology*, **19**:19-25.
- NOGUEIRA, M.R. et PERACCHI, A.L. 2003. Fig-seed predation by 2 species of chiroderma: discovery of a new feeding strategy in bats. *Journal of Mammalogy*, **84**(1):225-233.
- NOGUEIRA, M.R.; MONTEIRO, L.R.; PERACCHI, A.L. et DE ARAUJO, A.F.B. 2005. Ecomorphological analysis of the masticatory apparatus in the seed-eating bats, genus *Chiroderma* (Chiroptera : Phyllostomidae). *Journal of Zoology*, **266**:355-364.
- NORCONK, M.A. et CONKLIN-BRITAIN, N.L. 2004. Variation on Frugivory : The Diet of Venezuelan White-Faced Sakis. *International Journal of Primatology*, **25**(1):1-26.
- OLIVEIRA, A.C.M. et FERRARI, S.F. 2000. Seed dispersal by black-handed tamarins, *Saguinus midas niger* (Callitrichinae, Primates): implications for the regeneration of degraded forest habitats in eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, **16**:709-716.
- OPPENHEIMER, J.R. 1982. n.d. In: E.G.Jr. LEIGH; A.S. RAND et D.M. WINDSOR (eds.), *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-terms Changes*. Cambridge, Smithsonian Press, p. 253-272.
- PASSOS, J.G. et PASSAMANI, M. 2003. *Artibeus lituratus* (Chiroptera, Phyllostomidae): biologia e dispersão de sementes no Parque do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão, Santa Teresa (ES). *Natureza on line*, **1**(1):1-6.
- PEÑA-CLAROS, M. et DE BOO, H. 2002. The effect of successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. *Journal of Tropical Ecology*, **18**:261-274.
- PERES, C.A. et BAIDER, C. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, **13**:595-616.
- PIMENTEL, D.S. et TABARELLI, M. 2004. Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, **36**(1):74-84.
- PIÑA-RODRIGUES, F.C.M. et AGUIAR, I.B. 1993. Maturação e Dispersão de Sementes. In: I.B. AGUIAR; F.C.M. PIÑA-RODRIGUES et M.B. FIGLIOLIA, *Sementes Florestais Tropicais*. Brasília, Associação Brasileira de Ecologia de Sementes/Comitê Técnico de Sementes Florestais.
- PINHEIRO, P.S.; CARVALHO, F.M.V.; FER-NANDEZ, F.A.S. et NESSIMINA, J.L. 2002. Diet of the marsupial *Micoureus demerarae* in small fragments of Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **37**(3):213-218.
- PIZO, M.A. 2002. The Seed-dispersers and Fruit Syndromes of *Myrtaceae* in the Brazilian Atlantic Forest. In: D.J. LEVEY; W.R. SILVA et M. GALETTI (eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Wallingford, CAB International, p. 129-143.
- POSCHOLD, P.; TACKENBERG, O. et BONN, S. 2005. Plant dispersal potential and its relation to species frequency and co-existence. In: E. VAN DER MAAREL (ed.), *Vegetation ecology*. Malden, Blackwell Publishing, p. 147-171.
- QUIROGA-CASTRO, V.D. et ROLDAN, A. 2001. The fate of *Attalea phalerata* (Palmae) seeds dispersed to a tapir latrine. *Biotropica*, **33**(3):472-477.
- RATIARISON, S. et FORGET, P.-M. 2005. Frugivores and seed removal at *Tetragastris altissima* (Burseraceae) in a fragmented forested landscape of French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, **21**:501-508.
- REITER, J.; CURIO, E.; TACUD, B.; URBINA, H. et GERONIMO, F. 2006. Tracking at-dispersed seeds using fluorescent pigment. *Biotropica*, **38**(1):64-68.
- RIGHINI, N.; SERIO-SILVA, J.C.; RICOGRAY, V. et MARTINEZ-MOTA, R. 2004. Effect of different primate species on germination of *Ficus* (*Urostigma*) seeds. *Zoo Biology*, **23**(3):273-278.
- ROMO, M.C. 1996. Seasonal variation in fruit consumption and seed dispersal by canopy bats (*Artibeus* spp.) in a lowland forest in Peru. *Vida Silvestre Neotropical*, **5**:110-119.
- RUSSO, S.E. 2005. Linking seed fate to natural dispersal patterns: factors affecting predation and scatter-hoarding of *Virola calophylla* seeds in Peru. *Journal of Tropical Ecology*, **21**:243-253.
- RUSSO, S.E.; CAMPBELL, C.J.; DEW, J.L.; STEVENSON, P.R. et SUAREZ, S.A. 2005. A Multi-Forest Comparison of Dietary Preferences and Seed Dispersal by *Ateles* spp. *International Journal of Primatology*, **26**(5):1017-1037.
- SAZIMA, M.; BUZATO, S. et SAZIMA, I. 2003. *Dyssonochroma viridiflorum* (Solanaceae): a Reproductively Bat-dependent Epiphyte from the Atlantic Rainforest in Brazil. *Annals of Botany*, **92**:725-730.
- SCHLUMPBERGER, B.O.; CLERY, R.A. et BARTHLOTT, W. 2006. A unique cactus with scented and possibly bat-dispersed fruits: *Rhipsalis juengeri*. *Plant Biology*, **8**(2):265-270.
- SCHUPP, E.W.; MILLERON, T. et RUSSO, S.E. 2002. Dissemination Limitation and the Origin

- and Maintenance of Species-rich Tropical Forests. In: D.J. LEVEY; W.R. SILVA et M. GALETTI (eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Wallingford, CAB International, p. 19–33.
- SHANAHAN, M.; SO, S.; COMPTON, S.G. et CORLETT, R. 2001. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. *Biological Reviews*, **76**:529-572.
- SILMAN, M.R.; TERBORGH, J.W. et KILTIE, R.A. 2003. Population Regulation of a Dominant Rain Forest Tree by a Major Seed Predator. *Ecology*, **84**(2):431-438.
- SILVA, J.M.C. 2000. *Dispersão de diásporos e distribuição espacial de Bactris acanthocarpa Mart. (Areaceae) em um fragmento de floresta atlântica no Nordeste do Brasil*. Recife, PE. Mémoire présentée. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, UFPE.
- SIMMONS, N.B.; VOSS, R.S. et MORI, S.A. 2002. Bats as Dispersers of Plants in the Lowland Forests of Central French Guiana. In: *Fungal and Plant Diversity of Central French Guiana*. En ligne: http://www.nybg.org/bosci/french_guiana/bat_disp.html; consultée le 2006/03/14.
- SMITH, C.C. 1975. The coevolution of plants and seed predators. In: L.E. GILBERT et P.H. RAVEN (eds.), *The coevolution of animals and plants*. Austin, University of Texas Press, p. 53-77.
- SMYTHE, N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica*, **21**:50-56.
- SOWLS, L.A. 1997. *Javelinas and Other Pecarries*. Tucson, The University of Arizona Press.
- STEVENSON, P.R.; PINEDA, M. et SAMPER, T. 2005. Influence of seed size on dispersal patterns of woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua Park, Colombia. *Oikos*, **110**:435-440.
- STILES, E.W. 1992. Animals as Seed Dispersers. In: M. FENNER (ed.), *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Wallingford, CAB International, p. 61-85.
- TERBORGH, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica*, **24**:283-292.
- THIES, W. et KALKO, E.K.V. 2004. Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos*, **104**(2):362-376.
- TRAVESET, A. et VERDÚ, M. 2002. A Meta-analysis of the Effect of Gut Treatment on Seed Germination. In: D.J. LEVEY; W.R. SILVA et M. GALETTI (eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Wallingford, CAB International, p. 339-350.
- VAN DER PIJL, L. 1982. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Berlin, Springer-Verlag.
- VANDER WALL, S.B. 2002. Secondary Dispersal of Jeffrey Pine Seeds by Rodent Scatter-hoarders: the Roles of Piling, Recaching and a Variable Environment. In: D.J. LEVEY; W.R. SILVA et M. GALETTI (eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Wallingford, CAB International, p. 193-208.
- VANDER WALL, S.B.; KUHN, K.M. et BECK, M.J. 2005. Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology*, **86**(3):801-806.
- WANG, B.C. et SMITH, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**(8):379-385.
- WEBB, C.O. et PEART, D.R. 2001. High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest: theoretical and conservation implications. *Ecology Letters*, **4**:491-499.
- WEHNCKE, E.V.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. et DALLING, J.W. 2003. Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys: implications for the dispersal limitation of neotropical tree species. *Journal of Ecology*, **91**:677-685.
- WEHNCKE, E.V.; VALDEZ, C.N. et DOMÍNGUEZ, C.A. 2004. Seed dispersal and defecation patterns of *Cebus capucinus* and *Alouatta palliata*: consequences for seed dispersal effectiveness. *Journal of Tropical Ecology*, **20**:535-543.
- WENNY, D.G. 1999. Two-stage dispersal of *Guarea glabra* and *G. kunthiana* (Meliaceae) in Monteverde, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, **15**:481-496.
- WILLSON, M.F. 1992. The Ecology of Seed Dispersal. In: M. FENNER (ed.), *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Wallingford, CAB International, p. 61-85.
- WYATT, J.L. et SILMAN, M.R. 2004. Distance-dependence in two Amazonian palms: effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. *Oecologia*, **140**(1):26-35.

Submitted on: 2006/09/08

Accepted on: 2006/11/03