

## EFFETS DE LA FRAGMENTATION FORESTIÈRE SUR L'ACTIVITÉ DES COLÉOPTÈRES COPROPHAGES : DISPERSION SECONDAIRE DES GRAINES EN GUYANE FRANÇAISE

Yves HINGRAT<sup>1</sup> & François FEER<sup>2</sup>

### SUMMARY

The effect of seed burial by dung beetles on seed survival and seedling establishment in *Tetragastris altissima* (Burseraceae) was measured on 3 sites of continuous forest and 7 islands in the man-inundated rain forest of Saint-Eugène, French Guiana. Experiments using a total of 250 seeds were performed using wire enclosures open to dung beetles but excluding terrestrial seed predators. Fragmentation had no effect on the rate of dung disappearance at 12, 24 and 48 h because there was a high variability between sites. On average, 24 % of seeds were buried by dung beetles after 72 h. Overall, there was no effect of fragmentation due to variation between sites. Dung burial rates were positively correlated with rarefaction of the dung beetle samples collected on the different sites. They were also positively correlated with weighted abundances of large diurnal tunnellers after 12 h and to total tunnellers after 24 h. Seed burial was positively correlated to weighted abundance of large nocturnal tunnellers and of total tunnellers. The species diversity and abundance were positively related to area that did not involve a correlation between seed burial rates and area. After 72 h, survival rate of protected seeds at ground surface was significantly larger (78 %) than for non protected seeds (22 %), which were attacked by rodents. There was no difference between continuous forest and islands. Eight percent of buried seeds emerged, i.e. 2 % of all seeds deposited. Burial depth significantly affected the rate of emergence of buried seeds. Ninety percent of seeds at surface germinated versus 0 % at 10 and 15 cm. The effects of seed burial by dung beetles on early recruitment of *T. altissima* was low and highly variable between sites in relation with the structure of the community of Scarabaeidae and intensity of seed predation.

### RÉSUMÉ

L'effet de l'enfouissement des graines contenues dans les excréments par les coléoptères coprophages sur la survie des graines et l'établissement des plantules a été mesuré chez *Tetragastris altissima* (Burseracées) sur 3 sites en forêt continue et 7 îles résultant de l'inondation de la forêt dense par l'homme à Saint-Eugène en Guyane française. Des expériences utilisant un total de 250 graines ont été menées avec un dispositif fait d'enclos laissant agir les coléoptères coprophages à l'abri des prédateurs terrestres de graines. Il n'a pas été détecté d'effet de la fragmentation sur les taux de disparition des excréments après 12, 24 et 48 h en raison de la grande variabilité entre sites. Un pourcentage moyen de 24 % des graines a été enfoui par les coprophages après 72 h. La fragmentation n'a pas eu d'effet sur

---

<sup>1</sup> Emirats Center for Wildlife Propagation, BP 47, Missouri, Province de Boulemane, Maroc.

<sup>2</sup> Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 8571 CNRS-MNHN, Laboratoire d'Ecologie, 4 avenue du Petit Château, F-91800 Brunoy, E-mail : feer@mnhn.fr.

l'enfouissement des graines qui a montré une grande variabilité entre sites. La disparition des excréments était positivement corrélée à la raréfaction des échantillons de coprophages capturés sur les sites, à l'abondance pondérée des grands fouisseurs diurnes après 12 h et avec celle du total des fouisseurs après 24 h. L'enfouissement des graines a été positivement corrélé aux abondances pondérées des grands fouisseurs nocturnes et du total des grands fouisseurs. La diversité spécifique et l'abondance des coprophages était positivement corrélée à la superficie des sites mais il n'y avait aucune corrélation entre l'enfouissement des excréments ou des graines et la superficie. Après 72 h, le taux de survie des graines protégées en surface (78 %) a été significativement supérieur à celui des graines non protégées (22 %), soumises à la prédation des rongeurs. Il n'a pas été observé de différences de survie entre la terre ferme et les îles. Huit pour cent des graines enfouies protégées ont émergé, soit 2 % de l'effectif initial. Le taux d'émergence des graines enfouies est significativement affecté par la profondeur. Il a été de 90 % en surface mais il a été nul à 10 et 15 cm de profondeur. L'effet des coprophages sur le succès de la régénération précoce de *T. altissima* a été faible et a varié selon les sites en relation avec la structure de la communauté de Scarabéidés et l'intensité de la prédation des graines au sol.

## INTRODUCTION

Les coléoptères coprophages tiennent une place importante parmi les organismes décomposeurs qui favorisent le recyclage de la matière organique en exploitant les fèces des vertébrés pour leur alimentation et leur reproduction (Halffter & Matthews, 1966 ; Halffter & Edmonds, 1982 ; Hanski & Cambefort, 1991). A côté des effets d'enrichissement du sol (Bornemissza & Williams, 1970), l'enfouissement des excréments par les coprophages est aussi connu pour limiter les épizooties en réduisant la disponibilité des sites de pontes des parasites (Fincher, 1973). Plus récemment, il a été observé, principalement dans les forêts tropicales, qu'ils jouaient le rôle de disperseurs secondaires des graines contenues dans les fèces des mammifères frugivores (Janzen, 1982 ; Estrada & Fleming, 1986 ; Estrada & Coates-Estrada, 1991 ; Andresen, 1994, 1999, 2000 ; Shepherd & Chapman, 1998 ; Andresen, 1999 ; Feer, 1999 ; Andresen, 2000 ; Vulinec, 2000). Ces travaux ont montré qu'ils déplacent les graines horizontalement et surtout verticalement par enfouissement involontaire. Ceci peut accroître la probabilité de survie des graines en diminuant l'effet des facteurs de mortalité dépendant de la densité (voir Howe, 1989) et en les soustrayant partiellement à l'intervention des vertébrés terrestres granivores (Shepherd & Chapman, 1998 ; Andresen, 2000). Cependant, la présence d'excréments peut avoir un effet attractif sur les prédateurs comme les rongeurs (Janzen, 1982 ; Andresen, 1994) et il a été constaté que l'enfouissement pouvait être nuisible à la germination (Andresen, 2000). Or la profondeur comme le taux d'enfouissement dépendent à la fois de la taille de la graine et de la taille et du comportement des espèces de coprophages (Andresen, 1994, 2000 ; Feer, 1999). Shepherd et Chapman (1998) ont suggéré qu'il existe pour chaque graine un optimum de profondeur où l'effet des coprophages est le plus favorable. Pour une espèce végétale donnée, l'efficacité de dispersion des coprophages dépendra localement de la structure et de la composition de la communauté de coprophages et de l'activité des prédateurs de graines (Feer *et al.*, 2001).

La fragmentation forestière est une cause importante de perte de biodiversité et d'extinction locale d'espèces, en particulier dans les forêts tropicales (Laurance & Bierregaard, 1997). Les études des effets de la fragmentation sur les insectes y sont encore peu nombreuses et limitées à des groupes considérés comme de bons indicateurs de perturbation (papillons, Lovejoy *et al.*, 1986 ; Brown & Hutchings,

1997), spécialisés (abeilles, Powell & Powell, 1987), fonctionnellement homogènes (coléoptères coprophages, Klein, 1989 ; Estrada *et al.*, 1998 ; Hingrat, 1999 ; Andresen, 2000 ; termites, Souza & Brown, 1994) ou partageant le même habitat (coléoptères de la litière, Didham *et al.*, 1998). Les coléoptères coprophages (Scarabéidés) forestiers tropicaux conviennent bien à l'étude des effets de la fragmentation car ils forment une guild taxinomiquement bien définie, à la fonction homogène, fortement sténotopique et dépendante d'organismes très affectés par la fragmentation (Estrada & Fleming, 1986 ; Klein, 1989 ; Gill, 1991 ; Hanski & Cambefort, 1991 ; Halffter *et al.*, 1992 ; Feer, 1999). Deux études menées à 10 ans d'intervalle au Brésil, ont montré les effets négatifs de la fragmentation sur la diversité et l'abondance des Scarabéidés coprophages (Klein, 1989 ; Andresen, 2000). Des résultats similaires ont été obtenus sur une plus grande échelle au Mexique par Estrada *et al.* (1998). Andresen (2000) a été la première à étudier à Manaus les effets de la dispersion secondaire par les coprophages dans un habitat fragmenté. Elle a d'abord établi expérimentalement pour 3 espèces végétales dispersées par le singe hurleur que l'enfouissement des graines par les Scarabéidés était favorable à la régénération précoce. Elle a ensuite montré que cet effet positif de la protection des graines par enfouissement était particulièrement accentué dans les fragments en raison de la pression de prédation de la part des rongeurs qui y régnait à un niveau plus élevé qu'en forêt continue. Cela souligne l'importance des rongeurs terrestres pour la survie des cohortes de beaucoup d'espèces végétales au stade de l'installation des jeunes plantules (voir Silvius, 1999 ; Spironello, 1999 ; Feer *et al.*, 2001). Il faut en outre rappeler qu'ils peuvent être aussi des disperseurs secondaires de graines (Forget, 1991 ; Hal-lwachs, 1994). Les populations de rongeurs, comme celles des autres mammifères, subissent les effets de la fragmentation (à Saint-Eugène : Granjon *et al.*, 1996 ; Ringuet, 1998 ; à Manaus : Malcolm, 1997) ce qui a des conséquences sur leur impact sur les graines (S. Chauvet, comm. pers.). Il est donc prévisible qu'en modifiant les paramètres de l'interaction des coprophages et des rongeurs, la fragmentation entraîne des perturbations dans le processus de la régénération précoce de certaines espèces et, à terme, dans les mécanismes de maintien de la diversité végétale. La fragmentation n'influencerait pas seulement l'abondance et la diversité des insectes mais aussi modifierait les interactions qu'ils peuvent avoir avec d'autres organismes, avec des répercussions profondes sur le fonctionnement de l'écosystème (Didham *et al.*, 1996).

Cette étude réalisée à la station de Saint-Eugène du Muséum National d'Histoire Naturelle (voir Granjon *et al.*, 1996 ; Claessens *et al.*, 2002 ; Dalecky *et al.*, 2002), concerne le devenir de la graine de *Tetragastris altissima* (Burséracées), après dispersion endozoochore par les primates quand elle est soumise aux effets indirects des insectes qui exploitent les excréments et à l'attaque directe des prédateurs terrestres. Ses objectifs sont de mesurer les effets de la fragmentation sur l'enfouissement par les coléoptères coprophages des excréments et des graines de *T. altissima* qu'ils contiennent puis d'étudier la relation entre l'enfouissement et la structure de l'assemblage local de Scarabéidés. Enfin, elle analyse les effets de l'enfouissement des graines sur la régénération de *T. altissima*.

## MATÉRIEL ET MÉTHODE

### ESPÈCE VÉGÉTALE ÉTUDIÉE

*Tetragastris altissima* est un arbre de la canopée à fructification annuelle. De couleur pourpre à maturité, ses fruits sont constitués de 3 à 5 loges enfermant chacune une graine (Sabatier, 1983). La taille moyenne de la graine est de 15,4 × 8,0 mm et son poids frais de 0,8 g (Ratiarison, 1999). Chaque graine est pourvue d'un arille pulpeux blanc, à saveur sucrée. Lorsque le fruit est mature, il laisse apparaître des loges rouge vif à la base desquelles la graine arillée blanche reste attachée. Les couleurs contrastées du fruit, sa saveur, et son abondance, sont autant de facteurs qui le rendent hautement attractif pour les singes atèles (*Ateles paniscus*) et des singes hurleurs (*Alouatta seniculus*) (Howe, 1980 ; Van Roosmalen, 1985 ; Guillotin *et al.*, 1994 ; Simmen & Sabatier, 1996 ; Ratiarison, 1999). Les graines de *T. altissima* ou de l'espèce morphologiquement très proche *T. panamensis*, sont fréquemment retrouvées dans les fèces des primates (Julliot, 1996 ; Feer, 1999).

### LA FAUNE DE SCARABAEIDAE

Les coléoptères coprophages ont été capturés à l'aide de pièges-fosses appâtés à l'excrément humain (Hingrat, 1999). En mai 1999, un total de 250 jour-pièges ont été répartis également sur 3 sites de terre ferme situés autour de la station à une distance de 200-300 m les uns des autres et sur 7 îles d'une superficie variant de 1 à 38 ha (Tab. I). Chaque site a été caractérisé par la richesse spécifique, la raréfaction, l'abondance et l'abondance pondérée par la taille des différentes espèces (voir Feer, 1999 et les références afférentes). Nous avons distingué les groupes fonctionnels des fousseurs (*Coprinae*) qui entraînent les excréments dans les galeries qu'ils creusent sur place, celui des rouleurs (*Scarabaeinae*) qui forment des pilules qu'ils déplacent avant de les enterrer et celui des résidents (genre *Eurysternus*) qui demeurent sur place près des excréments (Hanski & Cambefort, 1991). Enfin il a été tenu compte du rythme d'activité diurne ou nocturne des espèces (voir Feer, 1999). Nous avons considéré la taille (longueur tête + corps) des espèces qui intervient dans les capacités d'enfouissement (Andresen, 1994 ; Feer, 1999). Nous avons évalué les abondances cumulées des espèces de plus de 10 mm comme Andresen (2000). Enfin nous avons examiné les abondances pondérées (produit des effectifs par la taille selon Peck & Howden, 1984) cumulées des grandes espèces de fousseurs nocturnes ( $\geq 12,5$  mm, *Dichotomius boreus*, *D. cf. robustus*, *D. subaeneus*, *D. lucasi*) et de fousseurs diurnes ( $\geq 13,0$  mm, *Sulcophanaeus faunus*, *Oxysternon festivum*, *O. durantoni*, *Phanaeus chalcomelas*, *P. bispinus*) qui sont les plus susceptibles d'enfourer les graines de *T. altissima* (Feer, 1999).

### ENFOUISSEMENT DES EXCRÉMENTS ET DES GRAINES

Sur chaque site a été installé un dispositif expérimental composé de cinq placettes distantes de 25 m, le long d'un transect linéaire de 125 m, à une distance minimale de 50 m des lisières et des *T. altissima* en fruits (expérience 1).

TABLEAU I

*Caractéristiques des sites étudiés, enfouissement des graines, fréquences des signes d'activité des coprophages et structure des échantillons de Scarabéidés capturés à Saint-Eugène.*

	Terre ferme			Iles							
	1	2	3	57	9	5	13	15	58	2	
Superficie (ha)	1 500	1 500	1 500	1,1	1,4	1,5	4,5	8	25,5	38,3	
Graines enfouies (%) <sup>1</sup>	12	12	12	12	8	72	32	4	44	36	
Activité des coprophages (%) <sup>2</sup>											
Fouisseurs diurnes	100		80			20		100	40	20	
Fouisseurs nocturnes	100	100	60	40	20	100	60	100	100	100	
Rouleurs diurnes				80		60	20	60	60		
Résidents				40			60	20	20		
Coprophages collectés <sup>3</sup>											
Nombre d'espèces	32	34	28	15	11	—	22	31	30	24	
Raréfaction	17,2	13,0	16,1	13,0	11,0	—	10,9	18,2	17,3	15,0	
Abondances	651	648	644	480	57	—	469	363	335	400	
Abondances pondérées (Ap)	5 942	5 466	5 825	4474	649	—	4 147	3 202	3606	3 580	
Abondances sp. > 10 mm	195	142	116	42	30	—	135	78	126	135	
Abondances fouisseurs	314	216	604	28	33	—	275	180	241	270	
Abondances rouleurs	294	403	23	448	1	—	133	133	73	108	
Ap fouisseurs diurnes	1 722	1 036	3 541	15	115	—	275	1 204	789	611	
Ap fouisseurs nocturnes	1 739	2 068	1 126	288	158	—	2 082	776	1 265	1 753	
Ap fouisseurs total	3461	3103	4667	303	273	—	2 351	1 980	2054	2 363	
Ap rouleurs diurnes	291	692	186	3717	5	—	791	843	481	636	
Ap grands fouisseurs diurnes	414	111	333	0	71	—	116	501	403	106	
Ap grands fouisseurs nocturnes	998	858	1026	284	114	—	1 423	890	995	1 668	
Ap grands fouisseurs total	1413	968	1 359	284	185	—	1 539	1 392	1 399	1 774	

<sup>1</sup> Moyenne calculée sur 5 placettes / site et 5 graines de *Tetragastris* / placette, après 72 heures.

<sup>2</sup> Proportion des placettes par site où l'activité de tel ou tel groupe fonctionnel a été observée (présence d'individus, de déblais, de pilules ou de galeries) : fouisseurs diurnes à 12 heures, fouisseurs nocturnes à 24 heures, rouleurs diurnes à 12 heures.

<sup>3</sup> L'échantillon total est de 4 408 individus comprenant 50 espèces.

Cinquante grammes d'excrément humain contenant cinq graines de *T. altissima* ont été déposés sur chaque placette avant 8h00 du matin, en mars-avril 1999. Elle a été immédiatement recouverte d'un grillage de 30 × 30 cm de maille de 2,5 cm, laissant libre accès aux coprophages, même les plus gros, mais interdisant l'entrée des rongeurs terrestres. L'excrément humain a été utilisé de préférence à celui de singe hurleur qui n'était pas disponible en quantité suffisante sur le site. Nous avons estimé que le biais occasionné était faible au vu des préférences des Scarabéidés observées sur un autre site guyanais (voir Feer, 1999). Les graines ont été collectées sous les arbres en fruits puis triées par flottaison pour éliminer les graines parasitées ou avortées. Un cerclage métallique de 3 cm de haut a été ajouté à la base de l'enclos pour retenir les pilules des coprophages rouleurs, mais également les graines déplacées par eux. Ce dispositif est susceptible de perturber le comportement des animaux mais de manière semblable sur toutes les placettes.

Le taux de disparition de l'excrément a été traduit en indices allant de 0 à 6 correspondant à 7 classes distinctes : 0 %, ]0 – 20 %], ]20 – 40 %], ]40 – 60 %], ]60 – 80 %], ]80 – 100 %], 100 %. Il a été estimé visuellement après 12, 24, 48 et

72 heures, c'est-à-dire jusqu'à complète disparition. Les traces d'activité telles que pilules, galeries, déblais, ou les animaux en action ont été répertoriés sur chaque placette de façon à estimer une fréquence par site de l'activité des différents groupes fonctionnels de Scarabéidés. Les graines restées en surface ont été dénombrées après 72 h, les autres étant supposées enfouies par les Scarabéidés.

#### DEVENIR DES GRAINES

Après 72 h, nous avons, premièrement, laissé l'enclos grillagé sur les placettes où une ou plusieurs graines avaient disparu (expérience 2) de façon à déterminer le taux d'émergence des jeunes plantules issues des graines enfouies. Ce dispositif a permis en outre de connaître le taux de germination et la survie des graines laissées en surface à l'abri des prédateurs. Deuxièmement, nous avons retiré la protection sur les placettes où les 5 graines étaient restées en surface après disparition de la masse fécale (expérience 3) pour évaluer la survie des graines et des jeunes plantules soumises à l'attaque des prédateurs. Les contrôles ont eu lieu à 5 et 10 jours, puis tous les 7 jours durant 6 semaines.

L'activité des coprophages et le devenir des graines ont été étudiés du 19 mars au 8 avril 1999, avant l'échantillonnage des Scarabéidés, afin d'éviter un biais éventuel dû à une éventuelle diminution des densités.

#### EFFET DE LA PROFONDEUR D'ENFOUISSEMENT SUR L'ÉMERGENCE DES GRAINES

Dans des sacs à germination remplis de terre homogène, des graines de *T. altissima* ont été placées en surface et à 4 profondeurs différentes (2, 5, 10 et 15 cm), à raison de 4 graines par sac et 5 sacs par profondeur (expérience 4). Les graines placées au fond d'un trou fait à l'aide d'un plantoir, ont été recouvertes de terre meuble non tassée afin de simuler les conditions d'enfouissement par les bousiers. Les 25 sacs ont été disposés en forêt sous un enclos grillagé. Le dispositif a été contrôlé régulièrement durant 50 jours afin de relever le nombre maximal de germinations émergentes définissant un taux d'émergence.

#### ANALYSE DES DONNÉES

A chaque valeur d'indice de disparition de fèces a été attribuée la valeur médiane de la classe représentée (classe de pourcentage de disparition). Les variations de la disparition des excréments ont été analysées grâce à une analyse de variance en mesures répétées testant les effets de la fragmentation (forêt continue - île) et l'effet aléatoire du site à l'intérieur de l'effet fragmentation. Les 3 premières périodes (12 à 48 h) ont seules été prises en compte dans l'analyse car les plus fortes variations y ont été observées. Les variations de la proportion de graines restées en surface après 72 heures ont été analysées grâce à une analyse de variance à 2 facteurs hiérarchisés prenant en compte l'effet site à l'intérieur de l'effet fragmentation. L'effet de la profondeur d'enfouissement sur la capacité d'émergence des plantules a été testé avec une analyse de variance à un facteur.

Tous les pourcentages ont subi une transformation arc sinus racine de façon à satisfaire les hypothèses de l'analyse de variance (Sokal & Rohlf, 1981). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel Systat 8.0 (SPSS, 1998).

Les relations entre taux de disparition des excréments, enfouissement des graines et caractéristiques des échantillons collectés sur les différents sites, ont été analysées à l'aide du coefficient de corrélation de Spearman. Les données de l'île 5 n'ont pas été prises en compte dans certains calculs car les insectes n'y ont pas été échantillonnés.

## RÉSULTATS

### STRUCTURE DE LA COMMUNAUTÉ DE SCARABÉIDÉS

La structure des échantillons de Scarabéidés présente une corrélation positive avec la surface des sites en ce qui concerne le nombre d'espèces ( $r_s = 0,78$ ,  $P < 0,01$ ), l'abondance ( $r_s = 0,61$ ,  $P < 0,05$ ), l'abondance pondérée ( $r_s = 0,61$ ,  $P < 0,05$ ) et l'abondance des individus de plus de 10 mm ( $r_s = 0,72$ ,  $P < 0,05$ ). En outre, une corrélation existe aussi au niveau de l'abondance des fousseurs ( $r_s = 0,71$ ,  $P < 0,05$ ), de l'abondance pondérée des fousseurs diurnes ( $r_s = 0,85$ ,  $P < 0,01$ ) et du total des fousseurs ( $r_s = 0,92$ ,  $P < 0,01$ ) (Tab. I).

### ENFOUISSEMENT DES EXCRÉMENTS ET DES GRAINES

Il n'y a pas d'effet significatif de la fragmentation sur les taux de disparition des excréments (Tab. II, Fig. 1). L'effet site à l'intérieur de l'effet fragmentation est, par contre, très significatif. Les taux de disparition ont varié significativement avec le temps entre 12 et 48 h. Il existe une interaction significative temps x site (fragmentation) ( $P = 0,001$ ), ce qui traduit une forte hétérogénéité de la rapidité d'exploitation des fèces entre sites. Le taux de disparition à 12 et à 24 h n'est pas corrélé à la superficie des sites (respectivement,  $r_s = -0,04$  et  $r_s = 0,06$ ,  $n = 10$ ,  $P > 0,05$ ).

TABLEAU II

*Résultat de l'analyse de variance en mesure répétée (12, 24 et 48 h) à 2 facteurs [fragmentation et sites (fragmentation)] de la proportion de disparition des excréments. Les degrés de liberté (ddl) indiquent quel terme d'erreur a été utilisé.*

Sources de variation	ddl	Carré moyen	F	P
Entre groupes				
Fragmentation	1,8	1 595,61	0,30	0,60
Site (Fragmentation)	8,40	5 391,55	11,74	< 0,0005
Résiduelle	40	459,21		
Intra-groupe				
Temps	2,16	44 405,88	61,15	< 0,0005
Temps x fragmentation	2,16	1 121,66	1,55	0,24
Temps x site	16,80	726,14	2,93	0,001
Résiduelle	80	248,07		

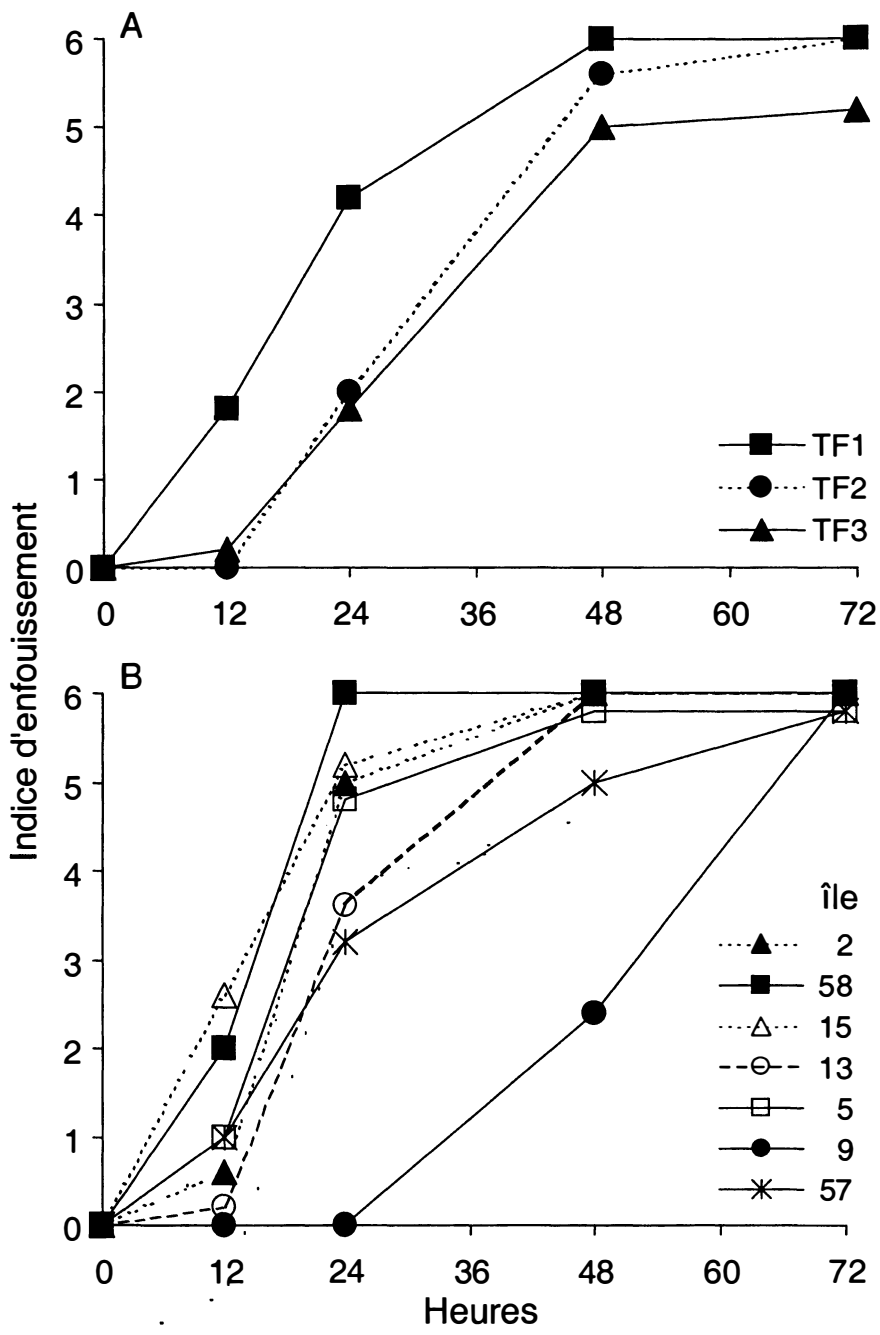


Figure 1. — Variations de l'indice d'enfouissement de l'excrément avec le temps sur les différents sites : A, terre ferme ; B, îles.



A 12 heures, seul le site TF1 et l'île 15 ont présenté une forte activité des coprophages, avec des indices de disparition respectifs significativement supérieurs à ceux de la majorité des autres sites. Ils correspondaient aux traces d'activité de fousseurs diurnes observées sur les 5 placettes de chacun de ces 2 sites (Tab. I). L'indice relativement élevé de l'île 103 s'est révélé être lié à l'action d'un seul fousseur de grande taille (*Sulcophaneus faunus*) qui a enfoui la totalité de l'excrément sur une placette. Un faible indice a été enregistré sur l'île 57 en relation avec l'absence d'activité des fousseurs diurnes malgré la fréquence élevée des rouleurs diurnes. Cette île se rapproche des îles 2 et 13 où les fousseurs diurnes étaient peu présents, voire absents, mais où les rouleurs diurnes étaient actifs dès la première journée. L'île 13 se singularise par une fréquence élevée des résidents. Enfin, aucune activité des coprophages n'a été observée le premier jour sur TF2 et sur l'île 9.

A 24 heures, l'activité des coprophages s'est manifestée sur la totalité des sites à l'exception de l'île 9 où il restait encore la totalité des excréments. L'activité s'est accrue sur les îles 15 et 58 ainsi que sur TF1 : on y a observé les déblais des fousseurs nocturnes sur la totalité des placettes. Les îles 2 et 5, où l'activité des fousseurs diurnes était faible, ont présenté des indices de disparition élevés avec une fréquence des fousseurs nocturnes maximale.

Après 48 heures, peu d'excréments restaient en surface sur les sites à l'exception du cas de l'île 9 où ils n'ont disparu que 24 heures plus tard (Fig. 1).

Sur un total de 250 graines placées dans les excréments, 60 (24,0 %) ont été enfouies par les coléoptères coprophages (en moyenne, 24,4 %,  $\pm 13,3$  par site). Il n'y a pas d'effet de la fragmentation sur l'enfouissement des graines ( $F_{1,8} = 1,18$ ,  $P > 0,05$ ) mais l'effet site est très significatif ( $F_{8,40} = 3,10$ ,  $P = 0,008$ ). Les valeurs extrêmes d'enfouissement des graines (4 – 72 %) ont été observées respectivement sur les îles 15 et 5. Le taux d'enfouissement des graines n'est pas corrélé à la superficie des sites ( $r_s = 0,006$ ,  $P > 0,05$ ). Il n'est pas non plus corrélé à celui des excréments à 12 et à 24 h ( $r_s = 0,11$  et  $0,44$  respectivement,  $P > 0,05$ ,  $n = 10$ ). Il en est de même si l'on exclut l'île 5.

#### TRAITEMENT DES EXCRÉMENTS ET DES GRAINES

Le taux de disparition des excréments est positivement corrélé à la raréfaction des échantillons capturés (à 12 h,  $r_s = 0,84$ ,  $P < 0,01$ , à 24 h,  $r_s = 0,67$ ,  $P < 0,05$ ,  $n = 9$ ) mais il ne présente aucune corrélation avec les autres paramètres de l'ensemble des échantillons. Il ne montre pas de relation avec les abondances des fousseurs et des rouleurs, ni avec les abondances pondérées des grands fousseurs diurnes ou nocturnes, ni avec celles des rouleurs diurnes. Par contre, une corrélation positive existe avec les abondances pondérées des grands fousseurs diurnes après 12 h ( $r_s = 0,61$ ,  $P < 0,05$ ) et avec celles du total des fousseurs après 24 h ( $r_s = 0,67$ ,  $P < 0,05$ ).

La proportion des graines enfouies ne montre pas de relation avec les paramètres des échantillons capturés ni avec les abondances par groupes fonctionnels. Par contre, une corrélation positive peu significative existe avec l'abondance pondérée des fousseurs nocturnes ( $r_s = 0,59$ ,  $0,10 > P > 0,05$ ). Enfin, l'enfouissement des graines est positivement corrélé à l'abondance pondérée des grands fousseurs nocturnes ( $r_s = 0,61$ ,  $P < 0,05$ ) et celle du total des fousseurs ( $r_s = 0,63$ ,  $P < 0,05$ ).

## GERMINATION ET SURVIE DES GRAINES

Sur les 60 graines protégées laissées en surface (expérience 2), 47 (78,3 %) ont germé après 11 jours. Après 38 jours, 37 jeunes plantules ont survécu, soit 66,7 % du total initial. Sur les 130 graines laissées sans protection après l'activité des coprophages (expérience 3), 29 (22,3 %) ont germé et donné une jeune plantule après 38 jours, soit un taux de survie significativement inférieur à celui de graines protégées ( $\chi^2 = 28,06$ ,  $P < 0,001$ ). Le taux de survie moyen sur les sites de terre ferme a été de 20 % et ne varie pas significativement selon les sites ( $P > 0,05$ ). Il n'a pas été différent de celui des îles (29,4 %,  $n = 85$  sans l'île 5,  $P > 0,05$ ). Le taux de survie sur les îles a varié de 0 (îles 5 & 57) à 70,0 % (île 2).

Sur les 60 graines enfouies par les coprophages et protégées par des enclos (expérience 2), 5 (8,3 %) ont émergé, soit 2 % ( $n = 250$ ) du nombre total de graines déposées dans les excréments en début d'expérience. Le taux d'émergence des graines enfouies artificiellement (expérience 4) a été significativement affecté par la profondeur ( $F_{4, 20} = 48,61$  ;  $P < 0,001$ ). Les graines placées en surface ont montré un taux d'émergence de 90 % et un taux de survie des plantules après 42 jours de 75 %, soit une valeur non significativement différente de celle obtenue dans l'expérience 2 ( $P > 0,05$ ). Ce taux d'émergence en surface n'est pas significativement différent de celui de 2 cm (60 %) mais ce dernier est significativement supérieur à celui de 5 cm (20 %, test de Tukey,  $P < 0,05$ ). Aucune des graines enfouies à 10 ou à 15 cm de profondeur n'ont émergé.

## DISCUSSION

### EFFET DE LA FRAGMENTATION

Il n'a pas été mis en évidence d'effet de la fragmentation sur l'enfouissement des excréments à 12 et à 24 h dans les sites de cette étude en raison de la très forte variabilité entre sites. Il en est de même pour l'ensemble de l'évolution de l'enfouissement au cours du temps, bien que la presque totalité de l'excrément ait été finalement enfouie sur tous les sites après 72 h. La fragmentation n'a pas non plus eu d'effet sur l'enfouissement des graines, également à cause de la grande variabilité entre sites. Mais, curieusement, il n'existe pas de relation significative entre la disparition des excréments au cours des premières 24 h et l'enfouissement des graines ce qui suggère que des paramètres différents de la communauté de Scarabéidés interviennent sur ces variables. La disparition des excréments est curieusement corrélée à la raréfaction, donc à une valeur ajustée de la richesse spécifique, et non à l'abondance de l'ensemble des Scarabéidés ou des grandes espèces. Cependant, des corrélations plus nettes ont été notées avec l'abondance pondérée de groupes fonctionnels particuliers comme les fousseurs qui semblent donc plus impliqués que les rouleurs dans la disparition des excréments. La corrélation de l'enfouissement dans les premières 12 h avec l'abondance pondérée des grands fousseurs diurnes est, dans ce sens, tout à fait logique. Par contre, on remarque que l'enfouissement des graines a été d'autant plus important que les fousseurs nocturnes étaient les plus abondants. Le rôle prépondérant des fousseurs par rapport aux rouleurs s'explique par le fait que ces derniers sont relativement plus petits et n'intégreraient pas dans leur pilules des graines de la

taille de *T. altissima* (Feer, 1999). Par contre, on a trouvé parmi les fouisseurs et plus particulièrement les nocturnes, les espèces qui enterrent de grandes quantités d'excréments (voir Halffter & Matthews, 1966 ; Hanski, 1989 ; Hanski & Cambefort, 1991 ; F. Feer & Y. Hingrat, observation personnelle). Le rôle particulier joué par les grands fouisseurs nocturnes (*e.g. Dichotomius* spp.) dans l'enfouissement des graines de *T. altissima*, est lié à leur abondance combinée à leur capacité d'enfouir les graines (Feer, 1999).

L'analyse des effets de la fragmentation sur la communauté de Scarabéidés de Saint-Eugène a montré que la richesse spécifique et l'abondance étaient positivement corrélées à la superficie des fragments. La structure par groupes fonctionnels est liée à la superficie au niveau de l'abondance globale des fouisseurs avec cependant un lien avec les fouisseurs diurnes. Il n'est donc pas étonnant que l'enfouissement des excréments et des graines ne présente pas de lien avec la superficie car ils sont dépendants de sous-catégories particulières par la taille et par le rythme. A Manaus, l'enfouissement des excréments et des graines était plus élevé en forêt continue que sur les fragments (Andresen, 2000) apparemment en liaison avec l'abondance des espèces de coprophages de plus de 10 mm. Le dispositif de Manaus permettait la répétition des expériences sur des fragments de même taille, cependant Andresen (2000) signale une grande variabilité entre fragments de même taille, comme dans cette étude. Elle l'explique partiellement par des différences d'habitat au niveau de la végétation de la matrice terrestre et par la présence en plus ou moins grand nombre des singes hurleurs. Ce primate est en effet l'une des plus importantes sources d'excréments pour les coprophages dans de nombreuses forêts néotropicales (Howden & Young, 1981 ; Peck & Forsyth, 1982 ; Gill, 1991). D'après Estrada *et al.* (1999), l'abondance des coprophages dans des fragments de forêt au Mexique, est davantage liée à la densité des singes hurleurs qu'à la surface des fragments. Les données de Saint-Eugène suggèrent qu'il existe un lien entre l'abondance de ces singes, mais aussi entre celle de l'ensemble des grands vertébrés, et l'abondance des coprophages (Feer & Hingrat, non publié).

#### EFFET DES COPROPHAGES DISPERSEURS DE GRAINES

Les expériences comparatives, avec et sans protection, ont montré que les graines laissées à la surface du sol et les jeunes plantules de *T. altissima* subissaient des pertes importantes (78 %) par la prédation des animaux terrestres. On peut donc supposer que l'intervention rapide des coprophages leur confère une certaine protection, d'une part, en diminuant l'effet attractif des excréments sur les rongeurs (Janzen, 1986 ; Andresen, 1994), d'autre part, en diminuant les possibilités de détection des graines par enfouissement (Shepherd & Chapman, 1998). Des expériences menées sur le site d'étude avec des graines imprégnées d'odeur fécale et artificiellement enfouies à 3 et 5 cm, ont montré qu'elles pouvaient être détectées par les prédateurs à ces profondeurs (Feer & Hingrat, non publié) mais il est possible qu'elles ne le soient plus à de plus grandes profondeurs comme cela a été démontré pour d'autres espèces (Andresen, 1994, 2000).

Nos expériences ont montré en revanche, que la profondeur avait une influence négative sur les chances d'émerger pour les germinations (expérience 4). Ces résultats sont très similaires à ceux qui ont été obtenus dans des conditions semblables avec d'autres espèces (Andresen, 1994 ; Shepherd & Chapman, 1998 ; Andresen, 2000). Nous avons observé expérimentalement que certaines grandes

espèces de fousseurs (du genre *Dichotomius*) entraînaient les excréments et les graines qu'ils contenaient à des profondeurs supérieures à 15 cm (Feer & Hingrat, non publié ; voir aussi Feer, 1999) incompatibles avec l'émergence des plantules. Feer (1999) avait déjà suggéré que la profondeur d'enfouissement pouvait varier entre espèces de coprophages de taille proche. En définitive, il existe pour chaque espèce végétale une profondeur optimale pour laquelle la prédation est minimale et la germination la moins affectée (Shepherd & Chapman, 1998). La probabilité qu'un maximum de graines soient placées à cette profondeur dépend étroitement de la composition de la communauté de Scarabéidés. Elle est donc susceptible de varier largement selon les sites, comme ici en fonction de l'importance relative des fousseurs profonds.

#### EFFET DE L'ENFOUISSEMENT DES GRAINES

Un bilan global de la survie des graines et plantules de *T. altissima* basé sur les taux moyens de survie déterminés grâce aux différentes expériences, donne 2 plantules issues des graines enfouies et 17 plantules issues des graines laissées en surface sur une base de 100 graines initiales. Avec le plus fort taux d'enfouissement des graines observé (72 %), nous obtenons 6 plantules pour chacun des traitements, considérant que le taux de perte en surface est de 78 %. Dans cette étude, le rôle des coprophages vis-à-vis de *T. altissima* a été très variable selon les sites et il semble que, dans la plupart des cas, trop peu de graines ont été enfouies pour qu'ils aient eu un effet positif sur la probabilité d'installation et de survie des plantules. Il est à prévoir que des graines plus petites que celles de *T. altissima* bénéficieraient davantage de l'action des coprophages (Feer, 1999) avec probablement moins d'effet de la fragmentation si l'on admet que les petites espèces de coprophages y sont moins sensibles. Au contraire, des graines plus grandes risqueraient d'être relativement moins souvent enfouies avec de fortes variations selon les sites liés à la variabilité de l'abondance des plus grands coprophages (voir Andresen, 2000). Ces estimations de l'effet des coprophages sur la probabilité de survie des plantules restent cependant incomplètes sans estimation de la prédation des graines enfouies et non enfouies, donnée que nos expériences n'ont pas permis d'obtenir pour chaque site. Une étude expérimentale plus complète, comme celle qu'a menée Andresen (2000), a montré que d'une part, malgré les grandes variations entre sites et entre espèces végétales, les graines enfouies par les coprophages avaient de plus grande probabilité de donner une plantule que celles qui étaient restées en surface et que, d'autre part, cet avantage de l'enfouissement était plus prononcé dans les fragments de forêt en raison des taux de prédation relativement plus élevés qui y règnent.

De nombreux autres facteurs biotiques et abiotiques liés à la fragmentation et susceptibles d'évoluer avec le temps, entrent en jeu postérieurement dans le succès de la régénération et limitent donc la portée de cette étude. Elle montre pour les sites étudiés, que la fragmentation n'a pas d'effet sur la dispersion secondaire de *T. altissima* par les coprophages. Elle suggère cependant que l'ensemble du processus de régénération, de la dispersion primaire à l'installation de la plantule, est plus largement dépendant, d'une part, de la présence et de la densité du primate disséminateur primaire (Ratariison, 1999) et, d'autre part, de l'intensité de l'activité des rongeurs terrestres (S. Chauvet, comm. pers.). Il convient donc

d'analyser les effets de la fragmentation sur ces acteurs cruciaux dans une chaîne complexe d'interactions qui est probablement largement répandue dans les forêts tropicales.

## REMERCIEMENTS

Nos remerciements vont à G. Dubost et C. Erard qui ont initié le projet de station à Saint-Eugène et l'étude de la fragmentation, à J.-C. Baloup, P. Cerdan et son équipe du laboratoire Hydreco de Petit Saut, à A. Blakaman et aux nombreux collègues qui ont participé généreusement au travail de terrain puis ont aidé à la rédaction de cet article par leurs critiques. Enfin nous remercions P. Grandcolas pour sa contribution à l'amélioration finale du manuscrit. Ce travail a été financé par E.D.F. (Convention Muséum- E.D.F. GP 7531) et le programme Pluriformation du Muséum National d'Histoire Naturelle.

## 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.Sc. 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. University of Florida.
- BORNEMISSZA, G.F. & WILLIAMS, C.H. (1970). — An effect of dung beetle activity on plant yield. *Pedobiologia*, 10 : 1-7.
- BROWN, K.S.J. & HUTCHINGS, R.W. (1997). — Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian butterflies. Pp. 91-110, in : W.F. Laurance & R.O., Jr. Bierregaard (eds), *Tropical forest remnants : ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- CLAESSENS, O., GRANJON, L., DE MASSARY, J.-C., RINGUET, S. & COSSON, J.-F. (2002). — La station de recherche de Saint-Eugène : situation, environnement et présentation générale. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, Suppl. 8 : 21-37.
- DALECKY, A., RINGUET, S., CLAESSENS, O., JUDAS, J., LARUE, M. & COSSON, J.-F. (2002). — Large mammals on small islands : short term effects of forest fragmentation on the large mammal fauna in French Guiana. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, Suppl. 8 : 145-164.
- DIDHAM, R.K., GHAZOUL, J., STORK, N.E. & DAVIS, A.J. (1996). — Insects in fragmented forests : a functional approach. *Trends Ecol. Evol.*, 11 : 255-260.
- DIDHAM, R.K., HAMMOND, P.M., LAWTON, J.H., EGGLETON, P. & STORK, N.E. (1998). — Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecol. Monogr.*, 68 : 295-323.
- ESTRADA, A., DADDA, A.A. & COATES-ESTRADA, R. (1999). — Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Las Tuxtlas, Mexico. *Amer. J. Primatol.*, 48 : 253-262.
- ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. (1991). — Howler monkeys (*Alouatta palliata*), 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., COATES-ESTRADA, R., DADDA, A.A. & CAMMARANO, P. (1998). — Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.*, 14 : 577-593.
- ESTRADA, A. & FLEMING, T.H. (eds). (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., JULLIOT, C., SIMMEN, B., FORGET, P.-M., BAYART, F. & CHAUVET, S. (2001). — La régénération, un processus multi-étape au résultat imprévisible : l'exemple d'une Sapotaceae en forêt de Guyane française. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 56 : 119-145.
- FINCHER, G.T. (1973). — Dung beetles as biological control agents for gastrointestinal parasites of livestock. *J. Parasit.*, 59 : 396-399.

- FORGET, P.-M. (1991). — Scatterhoarding of *Astrocaryum paramaca* by *Proechimys* in French Guiana : comparison with *Myoprocta exilis*. *Trop. Ecol.*, 32 : 155-167.
- GILL, B.D. (1991). — Dung beetles in tropical American forests. Pp. 211-229, in : I. Hanski & Y. Cambefort (eds), *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- GRANJON, L., COSSON, J.-F., JUDAS, J. & RINGUET, S. (1996). — Influence of tropical rainforest fragmentation on mammal community in French Guiana : short term effects. *Acta Oecol. Int. J. Ecol.*, 17 : 673-684.
- GUILLOTIN, M., DUBOST, G. & SABATIER, D. (1994). — Food choice and food competition among the three major primate species of French Guiana. *J. Zool. (Lond.)*, 233 : 551-579.
- HALFFTER, G. & EDMONDS, D.W. (1982). — *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeidae) : an ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecologia, Mexico, D. F.
- HALFFTER, G., FAVILA, M.E. & HALFFTER, V. (1992). — A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomol. Mex.*, 84 : 131-156.
- HALFFTER, G. & MATTHEWS, E.G. (1966). — The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.*, 12-14 : 1-312.
- HALLWACHS, W. (1994). — *The clumsy dance between agouti and plants : scatterhoarding by Costa Rican dry forest agoutis (Dasyprocta punctata, Dasyproctidae, Rodentia)*. Ph. D. Cornell University.
- HANSKI, I. (1989). — Dung beetles. Pp. 489-511, in : H. Lieth & J.A. Wagner (eds), *Ecosystems of the world, 14 b, Tropical forests*. Elsevier, Amsterdam.
- HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y. (1991). — *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- HINGRAT, Y. (1999). — *Effets de la fragmentation forestière sur une guild de coléoptères coprophages en Guyane française. Répercussions sur la régénération végétale*. D.E.A. Muséum national d'Histoire naturelle.
- HOWDEN, H.F. & YOUNG, O.P. (1981). — Panamian Scarabaeinae. *Contr. Amer. Entomol. Inst. (Ann Arbor)*, 18 : 1-204.
- HOWE, H.F. (1980). — Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology*, 61 : 944-959.
- HOWE, H.F. (1989). — Scatter- and clump-dispersal and seedling demography : hypothesis and implications. *Oecologia*, 79 : 417-426.
- 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. (1986). — Mice, big mammals, and seeds : it matters who defecates what where. Pp. 251-271, in : A. Estrada & T.H. Fleming (eds), *Frugivores and seed dispersal : ecological and evolutionary aspects*. Kluwer, Dordrecht.
- JULLIOT, C. (1996). — Seed dispersal by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain forest of French Guiana. *Int. J. Primatol.*, 17 : 239-258.
- KLEIN, B.C. (1989). — Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology*, 70 : 1715-1725.
- LAURANCE, W.F. & BIERREGAARD, R.O. (1997). — *Tropical forest remnants : ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- LOVEJOY, T.E., BIERREGAARD, R.O., RYLANDS, A.B., MALCOLM, J.R., QUINTELA, C.E., HARPER, L.H., BROWN, K.S., POWELL, A.H., POWELL, G.V.N., SCHUBART, H.O.R. & HAYS, M.B. (1986). — Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. Pp. 257-285, in : M.E. Soulé (ed). *Conservation biology : the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- MALCOLM, J.R. (1997). — Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. Pp. 207-221, in : W.F. Laurance & R.O., Jr. Bierregaard (eds), *Tropical forest remnants : ecology, management and conservation of fragmented communities*. Chicago University Press, Chicago.
- PECK, S.B. & FORSYTH, A. (1982). — Composition, structure and competitive behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Can. J. Zool.*, 60 : 1624-1634.
- 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.
- POWELL, A.H. & POWELL, G.V.N. (1987). — Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 19 : 176-179.
- 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). — *Evolution 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)*. Ph. D. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 180p.
- SABATIER, D. (1983). — *Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses*. Thèse de 3<sup>e</sup> Cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 238p.
- SHEPHERD, V.E. & CHAPMAN, C.A. (1998). — Dung beetles as secondary seed dispersers : impact on seed predation and germination. *J. Trop. Ecol.*, 14 : 199-215.
- SILVIUS, K.M. (1999). — *Interactions among Attalea palms, bruchid beetles, and neotropical terrestrial fruit-eating mammals : implications for the evolution of frugivory*. Ph. D. University of Florida.
- SIMMEN, B. & SABATIER, D. (1996). — Diets of some French Guianan primates : food composition and food choices. *Int. J. Primatol.*, 17 : 661-693.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. (1981). — *Biometry*. Freeman, W.E., New York.
- SOUZA, O.F.F. & BROWN, V.K. (1994). — Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *J. Trop. Ecol.*, 10 : 197-206.
- SPIRONELLO, W.R. (1999). — *The Sapotaceae community ecology in a Central Amazonian forest : effects of seed dispersal and seed predation*. Ph.D. University of Cambridge, U.K.
- SPSS (1998). — *SYSTAT 8.0 Statistics*. SPSS Inc., Chicago, Illinois.
- VAN ROOSMALEN, M.G.M. (1985). — Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus* Linnaeus 1758) in Surinam. *Acta Amazonica*, 19 : 1-238.
- VULINEC, K. (2000). — Dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae), monkeys, and conservation in Amazonia. *Florida Entomol.*, 83 : 229-241.