

EN QUOI L'ÉTUDE DES ÎLOTS FORESTIERS PERMET-ELLE DE MIEUX CONNAÎTRE LE FONCTIONNEMENT DE LA FORÊT TROPICALE ?

Egbert Giles LEIGH, Jr.¹, Jean-François COSSON², Jean-Marc PONS³ & Pierre-Michel FORGET⁴

SUMMARY

Small forested islands isolated from surrounding tropical forest by new reservoirs provide a norm for interpreting the effects of fragmentating the forest by intervening agriculture and pasture, and an effective means of investigating the ecological organization of the mainland forest. Water is a more effective barrier to immigration and a more neutral matrix than field or pasture. On forest fragments isolated by water, the effects of fragmentation are minimally confounded with effects of the matrix, while forest fragments surrounded by fields and pastures may suffer intrusions from fire, domestic animals, and other pests. On small islands, some species will go extinct. If the extinction of a species is followed by increase in its prey or competitors, we may provisionally assume that on the mainland, these prey and competitors are limited by the species now absent from the island. If, when a tree's seed disperser disappears, new seedlings of that tree no longer appear, that tree's regeneration presumably depends on its seed disperser. Islands in new reservoirs are the tropical forest ecologist's closest analogue to the exclusion experiments so effective in understanding the ecology of intertidal communities. Small islands in reservoirs can also serve as systems of replicates for experimental analysis of the causes of regulation of selected populations. We review work on small islands isolated in 1914 by Panama's Gatun Lake, islands isolated in 1986 by Venezuela's Lake Guri, and islets isolated in 1994 at Saint-Eugène in French Guiana. The more recently the islands have been isolated, the more can be learned from them. The Saint-Eugène Fragmentation Project is particularly important because it is only one of the three in true rainforest and studies there have been done before and after fragmentation.

RÉSUMÉ

Les petites îles boisées qui sont isolées de la forêt tropicale voisine après la mise en eau de réservoirs en amont des barrages hydroélectriques constituent des modèles pour l'étude de

¹ Smithsonian Tropical Research Institute, Apartado 2072, Balboa, République du Panama.
Email : Leighl@gamboia.si.edu

² Centre de Biologie et Gestion des Pullulations, Institut National de la Recherche Agronomique et Laboratoire Génome, Populations, Interactions, Université Montpellier II, CNRS UPR 9060, Place Eugène Bataillon C.C. 63, F-34095 Montpellier Cedex, France.

³ Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Zoologie Mammifères et Oiseaux, 55 rue de Buffon, F-75005 Paris, France.

⁴ Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Ecologie Générale, CNRS-MNHN UMR 8571, 4 avenue du petit Château, F-91800 Brunoy, France.

la fragmentation forestière après mise en agriculture ou pâturage. Elles offrent ainsi aux écologistes un protocole expérimental pour l'étude des processus écologiques de la forêt de terre ferme. L'eau est une barrière plus efficace et joue un rôle plus neutre contre l'immigration que les champs ou les pâturages. Sur des fragments forestiers isolés par une matrice aquatique, les effets de la matrice, qui sont souvent confondus avec ceux de la fragmentation, sont ici minimaux, alors que des fragments forestiers entourés de champs et de pâturages ont à supporter les feux intrusifs et l'invasion des animaux domestiques et autres pestes. Sur les petites îles, quelques espèces vont disparaître. Si l'extinction d'une espèce y est suivie de l'augmentation de la population de ses proies ou d'autres espèces compétitrices, on peut provisoirement supposer que, sur le continent, ces proies et compétiteurs sont limités par cette espèce qui a aujourd'hui disparu sur l'île. Si, lorsque l'agent disséminateur des graines d'un arbre disparaît et que les jeunes plantules de cet arbre ne sont plus présentes, c'est que la régénération de l'arbre en était fortement dépendante. Les îles des récents réservoirs sont, pour les écologistes, des systèmes expérimentaux analogues aux expériences d'exclusion qui sont si utiles pour comprendre l'écologie des communautés, des zones intertidales en particulier. Les îlots des réservoirs peuvent également servir comme système de réplicats pour l'analyse des causes de la régulation de certaines populations. Dans cet article, nous présentons une revue des études menées sur les petites îles isolées en 1914 par les eaux du lac Gatun au Panama, les îles isolées en 1986 par le lac Guri au Venezuela, et les îlots formés en 1994 à Saint-Eugène en Guyane française. Plus les îles se sont formées récemment, plus les enseignements qui en découlent sont riches. Le Projet Fragmentation de Saint-Eugène est particulièrement important car c'est le seul des trois sites cités à être réalisé dans une vraie forêt tropicale humide, et les études y ont été menées avant et après la fragmentation.

INTRODUCTION

L'étude des communautés des îles océaniques a largement enrichi notre connaissance de l'écologie et de l'évolution. Par exemple, c'est par l'étude des Pinsons de Darwin dans les biotopes relativement simples et récents des îles Galapagos que le rôle du déplacement des caractères, prévenant l'exclusion compétitive d'une espèce par une autre, ainsi que les étapes et les processus de spéciation ont pu être clairement établis (Lack, 1947 ; Grant & Grant, 1998). Contrairement à la terre ferme, la surface relativement limitée des îles océaniques ne favorise pas l'installation des prédateurs ni l'évolution d'un écosystème capable de résister ou d'absorber des espèces exogènes (Darwin, 1859 ; Fritts & Rodda, 1998). La fragmentation de la forêt tropicale en îlots par inondation des zones boisées en amont des barrages crée aussi des écosystèmes simplifiés.

Cette fragmentation est un type de processus par lequel, dans de nombreuses régions, les activités humaines réduisent les écosystèmes forestiers tropicaux à des « îlots forestiers », isolés les uns des autres par une matrice de nature différente (formations secondarisées, pâturages, eau...). L'étude des conséquences de cette fragmentation sur le fonctionnement de l'écosystème forestier est donc devenue une priorité pour de nombreux scientifiques (Schelhas & Greenberg, 1996 ; Laurance & Bierregaard, 1997).

Dans cet article, nous montrerons que la comparaison des îlots forestiers avec la terre continue voisine peut révéler quelques principes d'organisation des écosystèmes intacts de la forêt tropicale. Nous montrerons comment, dans certaines circonstances, les effets de la fragmentation nous permettent d'acquérir les données essentielles pour comprendre le fonctionnement des forêts tropicales et comment, en retour, une bonne connaissance du fonctionnement des forêts naturelles est indispensable pour analyser les effets de la fragmentation. De ce fait, l'étude des effets de la fragmentation forestière repose sur une interaction et un équilibre constants entre « recherche fondamentale » et « recherche appliquée ».

Nous décrivons en premier lieu ce que les gestionnaires doivent savoir de l'organisation écologique de la forêt tropicale et ce que la fragmentation nous apprend de cette organisation.

QUE DOIT-ON SAVOIR SUR L'ORGANISATION ÉCOLOGIQUE D'UNE FORÊT TROPICALE ?

Pour comprendre l'organisation écologique de la forêt tropicale, il faut connaître quels mécanismes biologiques régulent les populations, comment coexistent différentes espèces, et dans quelle mesure ces différentes espèces dépendent les unes des autres. Par exemple, la plupart des populations de Vertébrés herbivores semblent être régulées par des diminutions saisonnières ou épisodiques des ressources en fruits et/ou en jeunes feuilles (Leigh *et al.*, 1982). A l'inverse, les Invertébrés herbivores semblent plutôt être limités par leurs prédateurs et/ou leur parasitoïdes (Leigh, 1999). Les populations de la plupart des espèces de plantes tropicales semblent être limitées, du moins en partie, par les insectes phytophages spécifiques ou des agents pathogènes (Ridley, 1930 ; Janzen, 1970 ; Connell, 1971 ; Wills & Condit, 1999), mais en bloc, les plantes sont limitées par l'abondance de la lumière, de l'eau et des nutriments (Vitousek, 1984 ; Wright & van Schaik, 1994).

Plusieurs espèces cohabitent quand elles ne sont pas limitées par les mêmes facteurs écologiques. Par exemple, les espèces héliophiles et sciaphiles coexistent car les plantes qui poussent le plus vite sous une lumière abondante dans de grandes ouvertures survivent faiblement à l'ombre, et *vice versa*. C'est donc parce qu'il existe un compromis entre croissance rapide dans une forte lumière et survie élevée dans la pénombre, c'est-à-dire parce que la même espèce ne peut avoir une croissance rapide dans une forte lumière et une survie élevée dans la pénombre, que les plantes héliophiles et sciaphiles cohabitent (Brokaw, 1987 ; King, 1994 ; Kitajima, 1994 ; Hubbell, 1998). De manière similaire, les épinoches des lacs du Nord doivent trouver un compromis (« trade-off ») entre consommer des larves de diptères, des ostracodes et autres crustacés du fond des lacs, ce qui favorise une bouche large et une taille corporelle plus élevée, et se nourrir de plancton dans les eaux libres, ce qui favorise une petite bouche, un corps étroit et plus souple avec de nombreuses branchiospines (« gill rakers »). En conséquence, les espèces planctoniques et benthiques d'épinoches peuvent coexister (McPhail, 1992 ; Schluter, 1995). Autre exemple, c'est parce que les herbivores qui limitent les populations d'une espèce végétale particulière sont incapables de se nourrir de la plupart des autres espèces (Barone, 1998) que de nombreuses espèces de plantes coexistent sous les tropiques (Connell, 1971).

La prise en compte de l'interdépendance des espèces est essentielle pour comprendre les fondements et le maintien de la diversité tropicale (Leigh, 1999). Ainsi, un agent pathogène peut entraîner la rareté d'une plante à fleurs (angiosperme) sans toutefois conduire à sa disparition si cette plante continue par ailleurs à être pollinisée efficacement par des animaux qui cherchent d'autres fleurs de cette espèce sur de grandes surfaces. Un tel pollinisateur permet le maintien des flux géniques et la conservation d'une forte diversité génétique même si la plante est rare. Ainsi, le figuier *Ficus obtusifolia*, rare au Panama, où sa densité est d'un adulte pour 7 hectares, conserve une diversité génétique aussi élevée que n'importe quel autre arbre connu car, au moment de la pollinisation, il peut attirer

des guêpes pollinisatrices à quelques kilomètres à la ronde (Nason *et al.*, 1996, 1998). La « domestication » par les plantes de certaines espèces animales pollinisatrices ou disséminatrices de graines a joué un rôle clé dans l'évolution de la diversité des Angiospermes (Regal, 1977 ; Crepet, 1984 ; Tiffney & Mazer, 1995).

L'interdépendance entraîne l'interdépendance. Une espèce de plante qui dépend des animaux pour la pollinisation des fleurs et/ou la dispersion des graines dépend également d'autres plantes pour l'alimentation de ses pollinisateurs et/ou de ses disperseurs au cours des saisons quand cette espèce ne produit point de fleurs ou de fruits. Ainsi, le wacapou (*Vouacapoua americana*), dont les individus fructifient en masse tous les 3 ou 4 ans, et qui ne voit ses graines échapper aux insectes parasites que lorsqu'elles ont été enterrées par des rongeurs caviomorphes comme l'acouchi ou l'agouti, dépend également d'autres espèces d'arbres qui nourrissent ces rongeurs lorsqu'il n'est pas lui-même en fruits (Forget, 1990, 1994). Certaines plantes dépendent d'autres forêts pour la nutrition de leurs pollinisateurs et de leurs disperseurs pendant les périodes où la forêt qui les héberge est pauvre en ressources alimentaires. Ainsi, les espèces buissonnantes du sous-bois de la forêt de La Selva au Costa Rica dépendent des forêts d'altitude du volcan Barva où vont se nourrir les oiseaux de sous-bois disperseurs de graines pendant les périodes déficitaires en fruits à La Selva (Loiselle & Blake, 1991). Pour connaître les modalités de ces formes d'interdépendance, il est nécessaire de poursuivre des études sur l'histoire naturelle de ces plantes et de ces animaux, une stratégie de recherche quelque peu démodée aujourd'hui, mais qui constitue pourtant un préalable indispensable à toute analyse de viabilité d'une population fragmentée.

OBJECTIFS DES RECHERCHES SUR LA FRAGMENTATION

Afin de comprendre comment la fragmentation de l'habitat agit sur une communauté écologique, il est nécessaire d'analyser comment la proximité des bordures des îles nouvellement formées modifie les conditions environnementales des populations insulaires. Ce thème a fait l'objet de nombreuses publications (Laurance & Bierregaard, 1997) et cet article ne s'étendra pas sur ce sujet.

Au contraire, dans cet article, nous mettrons l'accent sur une plus grande urgence. Comme l'écrivent Terborgh et ses collaborateurs (1997b), nous devons identifier les espèces qui disparaissent des fragments, celles qui profitent de l'absence des prédateurs, ou de la disparition des compétiteurs, puis comprendre comment ces changements affectent la régénération végétale et en retour les populations animales. L'étude du fonctionnement des fragments forestiers se rapproche ainsi des expériences d'exclusion menées sur les écosystèmes situés dans la zone de balancement des marées (dite zone intertidale), dans la mesure où l'on peut estimer les effets écologiques de l'absence d'une espèce donnée. Les expériences d'exclusion ont ainsi fourni une abondante littérature permettant d'expliquer le fonctionnement des communautés des milieux rocheux qui se découvrent périodiquement dans la zone littorale de l'Ouest des États-Unis (Paine, 1974, 1977).

En région tropicale, les îles nouvellement formées sont des fragments de forêt particulièrement propices à de telles études parce que ces îlots sont entourés par une matrice aquatique. L'eau qui sépare alors les fragments constitue une barrière

à la fois plus efficace et moins perturbatrice que les milieux terrestres modifiés par l'homme. Souvent, les parcelles défrichées sont incendiées ce qui peut entraîner des mortalités massives d'arbres au bord des fragments forestiers. Ces parcelles suivent ensuite une lente évolution vers un paysage humanisé constitué en proportion variable de pâturages, de cultures plus ou moins intensives et de surfaces en régénération naturelle. La matrice terrestre héberge donc quantité de plantes rudérales, d'animaux domestiques, de prédateurs ou de parasites des milieux ouverts comme les corvidés par exemple qui ont envahi les fragments boisés du Midwest américain, ou encore les rats noirs *Rattus rattus* qui ont envahi les fragments forestiers de Madagascar (Goodman, 1995). En résumé, la matrice aquatique, parce qu'elle est moins perturbatrice pour les fragments forestiers que les pâturages ou les forêts secondaires et constitue également une barrière plus efficace pour nombre d'espèces animales, permet de s'affranchir des problèmes liés à la matrice et d'étudier le phénomène de fragmentation *per se*.

LES ÎLES COMME EXPÉRIENCES D'EXCLUSION

Comme nous l'avons déjà suggéré, les petites îles sont analogues aux enclos utilisés par les écologistes dans les écosystèmes littoraux. Voyons maintenant ce que les études sur ces îles nous ont déjà appris. Nous baserons notre exposé sur trois exemples pris dans trois pays néotropicaux. Nous parlerons d'abord des travaux menés sur les petites îles près de la grande île de Barro Colorado (Barro Colorado Island, BCI) créées par l'inondation du fleuve Chagres entre 1910 et 1914 pour former le lac Gatun, dans la partie centrale du canal de Panama (Adler & Seamon, 1991 ; Leigh *et al.*, 1993). Nous évoquerons ensuite le cas des îles du lac Guri au Venezuela, formées au cours de la mise en eau d'un barrage entre 1983 et 1986 (Terborgh *et al.*, 1997a). Enfin, nous terminerons en considérant le cas des îles de Saint-Eugène récemment créées en 1994 après la construction du barrage de Petit Saut et la montée des eaux en amont de la rivière Sinnamary en Guyane française (Granjon *et al.*, 1996 ; Cosson *et al.*, 1999).

BARRO COLORADO ISLAND

Wright (1979) a comparé l'abondance et la diversité des oiseaux et des lézards insectivores sur des îles de tailles différentes sur le lac Gatun et des sites dans la forêt continue proche pour savoir si ces espèces étaient en compétition pour la nourriture. Ces îles, dont la surface est comprise entre 13 et 1 500 ha, ont toujours été boisées depuis leur isolement en 1914. Les oiseaux et les lézards insectivores y exploitent des ressources alimentaires similaires (Wright, 1979 ; Moermond, 1986). Avant leur isolement, toutes ces îles hébergeaient à peu près les mêmes espèces et communautés d'oiseaux. Depuis, un grand nombre d'espèces d'oiseaux se sont éteintes sur les plus petites îles, et l'abondance des espèces restantes n'a pas augmenté. Là où les oiseaux sont moins abondants et diversifiés, les insectes et les lézards insectivores sont plus fréquents (Tab. I). Par ailleurs, à taille égale, les lézards y sont plus lourds et produisent plus d'œufs (Wright, 1979). Il apparaît que le nombre de lézards insectivores est régulé par le nombre d'insectes, qui en retour est plus élevé sur les îles avec peu d'oiseaux insectivores (Tableau I ; Wright, 1979). Une diminution de l'abondance des oiseaux n'exempte

TABLEAU I

Compétition entre Oiseaux et Lézards pour les ressources d'Insectes sur les îles du lac Gatun au Panama.

Site	Surface ha	n spp. Oiseaux	n Oiseaux capturés filet/heure	N Lézards vus/heure	% Lé- zards morts/jour	Arthropodes/ 50 balayages
Pipeline Road	Terre Ferme	26	0.13	7.00	0.013	39.6
Orchid Island	16	24	0.14	6.00	-	29.2
Barro Colorado Island	1 500	19	0.09	8.33	0.015	54.0
Juan Gallegos Island	659	19	0.10	11.60	0.006	33.4
Abogado Island	13	16	0.07	11.00	-	-
Lion Hill Island	38	14	0.05	11.00	0.011	41.4
Pantera Island	15	13	0.04	11.67	0.013	66.4

pas ces lézards d'une prédation ; il n'y a aucune corrélation entre la taille de l'île et le taux de mortalité ou l'intensité de prédation s'exerçant sur ces lézards (Wright *et al.*, 1984).

La diversité des arbres est souvent très faible sur les îlots (< 1 ha) du lac Gatun, même sur ceux qui ont été continuellement boisés depuis leur formation en 1914 (Leigh *et al.*, 1993). En supposant que la diversité spécifique des peuplements d'arbres de ces îles avant leur formation était comparable à ce qu'elle est aujourd'hui en forêt secondaire sur terre ferme en bordure du lac, on peut montrer que, sur plusieurs îles n'ayant subi aucun défrichement, la diversité des arbres est plus faible que celle attendue après un simple déclin stochastique depuis 1914 (Tab. II). Par ailleurs, la composition spécifique des différentes îles montre une similitude bien supérieure à celle qu'on attendrait du seul hasard. Un ensemble de quatre espèces d'arbres à grosses graines se répand sur ces îlots. Les mêmes processus sont-ils à l'œuvre sur tous les îlots ?

A BCI, les grosses graines de plusieurs espèces telles celles d'*Astrocaryum standleyanum* (Smythe, 1989) et de *Virola nobilis* (Forget & Milleron, 1991) ne peuvent survivre que lorsqu'elles sont enterrées par des agoutis : presque toutes les graines laissées à la surface du sol sont détruites par les insectes. Ces espèces ne se régénèrent pas sur les îlots de moins d'un hectare qui manquent de mammifères résidents (Adler & Seamon, 1991). Des quatre espèces d'arbres à grosses graines qui se répandent sur ces îlots, les graines de trois d'entre elles n'ont pas d'insectes consommateurs, et le prédateur de la quatrième, le palmier *Attalea butyracea* (ex *Scheelea zonenensis*), est absent vers la fin de la période de fructification. L'absence d'agoutis disperseurs de graines a-t-elle alors contribué à l'extinction des autres espèces dont les graines doivent être enterrées pour échapper aux insectes parasites (Leigh *et al.*, 1993) ? Pour étayer cette hypothèse, il serait nécessaire de connaître la proportion d'espèces d'arbres à grosses graines dont la régénération dépend réellement des agoutis. Or, les facteurs qui régissent la survie des graines n'ont été étudiés à ce jour que pour un nombre limité d'espèces. De plus, les études sur ces îles ayant débuté après coup, nous connaissons mal la composition et la diversité spécifique de la forêt avant son isolement.

TABLEAU II

Diversité des arbres de plus de 10 cm de DBH (diamètre à 1,30 m de hauteur) sur les îlots (< 1 ha) du lac Gatun et sur terre ferme en forêt secondaire voisine à Panama. D'après Leigh et al. (1993). L'indice α de Fisher est calculé à partir du nombre n d'arbres et du nombre S d'espèces selon la formule $S = \alpha \ln(1 + n/\alpha)$.

	Superficie (ha)	n arbres	n spp.	Indice α de Fisher
Terre ferme ^a	-	62	23	13
Vulture Island	0,095	59	10	3
Terre ferme ^b	-	125	36	17
Camper Island	0,13	125	19	6
Anjeta Island	0,16	128	26	10
Ormosia Island	0,16	135	32	13
Terre ferme ^c	-	250	47	17
NW Juan Gallegos	0,41	340	25	6
Annie Island	0,63	399	37	10

a : 25 % de la parcelle ; b : 50 % de la parcelle ; c : 100 % de la parcelle.

GURI

Terborgh *et al.* (1997a,b) ont entrepris des travaux sur les transformations écologiques à l'œuvre dans les îlots forestiers formés par les eaux montantes du lac Guri en amont du barrage de Raul Leoni. Ces travaux ont débuté en 1990, soit seulement quatre ans après l'isolement des îlots. En commençant l'étude peu de temps après la mise en eau du barrage, les auteurs espéraient discerner les conséquences à court terme de la fragmentation.

Terborgh *et al.* (1997a) ont ainsi trouvé que la densité des oiseaux était deux fois plus élevée sur les îlots que sur la terre continue. Cette augmentation était presque entièrement due 1) aux oiseaux cavitaires, qui se nourrissent sur les îles, et nichent dans les arbres morts noyés en périphérie des îlots, et 2) aux espèces de pigeons qui nichent sur les îlots dépourvus de leurs prédateurs et vont s'alimenter sur la terre continue. Ces résultats suggèrent que les populations d'oiseaux cavitaires sont limitées par la disponibilité en sites de nidification, et que les populations de Columbides peuvent être limitées en partie par les prédateurs des œufs et des poussins au nid. Terborgh *et al.* (1997a) ont également mis en évidence, sur des îles de 10 hectares qui hébergeaient des singes capucins (*Cebus olivaceus*), que la densité des oiseaux y était cinq fois plus faible que sur le continent. Cette faible densité semble résulter de la prédation exercée sur les nids par les singes présents en densité bien plus élevée que sur la zone témoin.

Par ailleurs, Terborgh *et al.* (1997b) ont également observé une densité très élevée de singes hurleurs (*Alouatta seniculus*) sur les îlots de moins d'un hectare comme cela a été précédemment observé pour les singes capucins sur les îles moyennes (10 ha). Les singes hurleurs se sont retrouvés emprisonnés par la montée des eaux sur ces îlots dont ils ne pouvaient s'échapper car le continent ou de plus grandes îles y sont hors de vue. On a longtemps cru que les populations de singes hurleurs étaient seulement limitées par la raréfaction saisonnière de la nourriture, ce qui entraîne leur vulnérabilité aux parasites (Milton, 1982, 1996).

Terborgh *et al.* (1999, p. 50) concluent quant à eux qu'elles doivent être plutôt limitées par des prédateurs. Mais il est probable que les mécanismes sociaux qui conduisent à la dispersion des jeunes jouent également un rôle régulateur de la densité locale. Sur les îlots, ces singes n'auraient qu'à être capables de survivre à une saison de faibles ressources alors qu'en forêt continentale, ils ne peuvent survivre et se reproduire en période de disette que s'ils sont en outre suffisamment vigoureux et en bonne santé pour défendre leur domaine vital contre d'autres groupes de singes.

Sur les îlots de 1-10 ha du lac Guri, les fourmis champignonnistes sont au moins vingt fois plus abondantes que dans la forêt continentale voisine : sur ces îles, il y a entre 2 et 4 colonies matures de fourmis champignonnistes par hectare (Terborgh *et al.*, 1997 ; 1999 ; Rao 2000). Dans la région du lac Guri, les tatous jouent un rôle majeur en limitant l'établissement des colonies nouvelles des fourmis champignonnistes (Rao, 2000 ; Rao *et al.*, 2001), mais d'autres prédateurs peuvent aussi être impliqués, en particulier sur la terre ferme continue. A BCI, les fourmis légionnaires contrôlent l'établissement des colonies des populations de nombreuses espèces de fourmis sur le sol forestier (Franks, 1982) mais les îles de de moins de 150 hectares ne peuvent pas héberger des colonies de fourmis légionnaires (Britton *et al.*, 1999). Une seule espèce néotropicale de fourmis légionnaires (qui se trouve aussi à BCI ; Christian Ziegler, comm. pers.), *Nomamyrmex esenbeckii*, peut détruire les colonies anciennes de fourmis champignonnistes (Swartz, 1998). Donc, dans la forêt continentale, les fourmis champignonnistes sont limitées par une ou plusieurs espèces de prédateurs et non pas par la raréfaction saisonnière de la nourriture.

Les fourmis légionnaires contrôlent-elles l'établissement des jeunes colonies de fourmis champignonnistes ? A BCI, Christian Ziegler (comm. pers.) a vu des fourmis légionnaires en train de détruire une jeune colonie de fourmis champignonnistes nouvellement installée. Les tatous et les fourmis légionnaires sont-ils des prédateurs-clés de voûte qui protègent la forêt continentale de l'attaque des colonies de fourmis champignonnistes ?

Quelles sont alors les conséquences des fortes densités des espèces herbivores généralistes, fourmis champignonnistes, singes hurleurs, et aussi iguanes (Terborgh *et al.*, 1997b), sur le fonctionnement écologique des îlots forestiers ? Terborgh *et al.* (1999, p. 56) et Rao *et al.* (2001) ont montré que la densité et la diversité des plantes qui se développent sur les îlots sont nettement plus faibles que sur les sites témoins du continent. La forte pression des animaux herbivores dans les îlots favorise-t-elle les espèces de plantes les plus aptes à se défendre ? En Malaisie, des fragments forestiers entourés de plantations de palmiers à huile, ont un peuplement végétal dominé par les espèces dont les graines se dispersent par voie balistique et dont les feuilles ont une faible capacité photosynthétique (Thomas, 2002). Or, les feuilles dotées d'une faible capacité photosynthétique ont habituellement une faible concentration en azote (Zotz & Winter, 1994) et sont, en conséquence, moins attractive pour les herbivores (Coley, 1983).

Au cours de l'évolution, la « domestication » des animaux pollinisateurs a permis l'explosion, le foisonnement des plantes à fleurs et le remplacement des plantes à croissance lente. Les forêts de Gymnospermes bien défendues mais pauvres en espèces ont laissé place à une forêt diversifiée d'Angiospermes (Regal, 1977 ; Crepet, 1984). Or dans le cas des îlots, il semble bien que la fragmentation entraîne la chute de la diversité, et favorise le remplacement des plantes mieux

définies à croissance plus lente et résistantes aux herbivores comme si l'évolution des communautés d'Angiospermes sur les îlots allait en sens inverse.

SAINT-EUGÈNE

Afin d'étudier les effets de la fragmentation de l'écosystème forestier, et de s'assurer que les résultats obtenus étaient bien dus à la fragmentation plutôt qu'à des différences entre les habitats, il est préférable de comparer les communautés avant et après la fragmentation. Par conséquent, Granjon *et al.* (1996), Ringuet *et al.* (1998) et Cosson *et al.* (1999a) ont entrepris de telles comparaisons à Saint-Eugène avant et après que le réservoir d'un barrage fragmente la forêt en Guyane française. Saint-Eugène est le premier projet d'étude de la fragmentation de la forêt tropicale humide par inondation à être poursuivi dans une forêt diversifiée avec des saisons peu marquées. Le climat de Barro Colorado est caractérisé par une saison sèche de 4 mois et le lac Guri traverse un écotone entre une forêt sèche et une savane ; leurs forêts hébergent moins de 100 espèces d'arbres de plus de 10 cm de diamètre par hectare. Leur flore est suffisamment connue pour permettre le relevé et l'identification des arbres de plus de 10 cm de diamètre sur un hectare en une journée ou deux. A Saint-Eugène, l'inventaire de deux parcelles d'un hectare par Jean-François Villiers (Laboratoire de Phanérogamie, MNHN, comm. pers.) met en évidence une communauté floristique riche en Légumineuses et Lécythidacées, dont le faciès est similaire à celui des forêts du littoral à *Eperua falcata* (Caesalpiniacées) où la diversité est comprise entre 100 et 180-240 espèces par hectare (Prévost & Sabatier, 1996 ; D. Sabatier, comm. pers.) ce qui fait de l'inventaire une tâche particulièrement difficile et laborieuse. C'est pourquoi, les études sur les effets de la fragmentation à court terme se sont surtout concentrées sur la comparaison des communautés animales avant et après l'inondation de la forêt située en amont du barrage.

Ce que nous enseigne le « Saint-Eugène Fragmentation Project » (SEFP) est que l'espèce de grande taille, qui est la plus commune de sa guild, maintient des populations insulaires stables alors que les autres espèces disparaissent ou se raréfient selon les cas. Ainsi, les rats épineux *Proechimys guianensis* et *P. cuvierii* sont souvent les seules espèces de Rongeurs à se maintenir, les plus petites espèces disparaissant des îlots (Ringuet *et al.*, 1998), et *Artibeus obscurus* continue de fréquenter les îlots contrairement à plusieurs autres espèces de chauves-souris frugivores de plus petite taille corporelle (Cosson *et al.*, 1999a,b).

On peut envisager plusieurs explications pour cette réponse à la fragmentation. Premièrement, sur le continent, les prédateurs qui préfèrent manger les plus gros animaux pourraient favoriser les plus petites espèces. Sur les îles où sont absents ces prédateurs, leur proies favorites peuvent remplacer les plus petites proies. Dans les lacs de la Nouvelle Angleterre, par exemple, l'absence de prédateurs permet aux proies plus grosses de dominer. Les lacs avec des poissons planctonophages *Alosa* sp. n'ont pas de *Daphnia* ni *Diaptomus*, les espèces préférées de ces poissons, et sont habités par de plus petites espèces de zooplancton. Inversement, *Daphnia* et *Diaptomus* dominent le peuplement de zooplancton dans les lacs sans *Alosa* sp. (Brooks & Dodson, 1965). En forêt tropicale humide, les mammifères terrestres sont probablement limités par la raréfaction saisonnière des ressources en fruits et graines (Smythe *et al.*, 1982). Le rôle joué par les prédateurs pour la coexistence de différentes espèces de Rongeurs en forêt tropicale pourrait être important mais reste à préciser.

Deuxièmement, une espèce de grande taille et la plus commune au sein d'une guilde, comme *Proechimys semispinosus* sur les petites îles du lac Gatun (Adler 2000, p. 67), est souvent moins spécialisée et s'adapte plus facilement qu'une autre espèce compétitrice souvent trop spécialisée pour survivre sur de telles îles.

Troisièmement, au sein du peuplement de petits vertébrés terrestres, les plus petites espèces semblent fluctuer avec de plus grandes amplitudes que leurs compétiteurs qui ont réussi à se maintenir sur les îles comme *Proechimys* spp. (G. Adler, comm. pers.). Ainsi au Panama, les populations de souris comme *Oryzomys* et *Heteromys* fluctuent de manière imprévisible, avec de plus grandes amplitudes que celles du rat épineux *Proechimys semispinosus*. Les îlots de Saint-Eugène, dont la superficie varie d'un à une dizaine d'hectares, sont-ils trop petits pour héberger des populations soumises à d'importantes fluctuations sous l'effet de mécanismes démographiques stochastiques ?

Quatrièmement, les espèces qui se maintiennent sur les îles pourraient être celles capables de traverser la barrière aquatique et d'assurer ainsi la connexion entre sous-populations insulaires. Dans le cas des chauves-souris par exemple, il est probable que les grandes espèces dotées de capacités de déplacement plus importantes sont davantage favorisées pour la traversée du lac. Pour les plus petites espèces, le coût énergétique et le risque de prédation liés à la traversée d'un milieu ouvert sont probablement plus importants. Malheureusement, il est très difficile d'apporter des preuves en faveur de ces hypothèses en forêt tropicale.

Enfin, les grandes espèces sont plus capables d'utiliser les ressources alimentaires localisées sur les îles. Ainsi *Artibeus obscurus*, une chauve-souris frugivore à grand domaine vital, qui recherche en canopée des ressources alimentaires localement abondantes mais peu prévisibles du point de vue spatio-temporel, continue de fréquenter les îlots. En revanche, d'autres espèces frugivores de sous-bois comme *Rhinophylla pumilio* qui utilise une autre stratégie alimentaire, exploitant des ressources moins abondantes localement mais réparties plus régulièrement et plus prévisibles d'un point de vue spatio-temporel, ont disparu des îlots (Cosson *et al.*, 1999a). Mais pour ces espèces très mobiles, la stratégie de recherche alimentaire serait en fait un facteur déterminant leur persistance sur les îles. Ainsi, la stratégie d'exploiter en forêt naturelle des ressources réparties en agrégats spatio-temporels instables pourrait favoriser l'exploitation des forêts fragmentées. Par ailleurs, ces résultats suggèrent que les populations de chauves-souris frugivores en forêt naturelle sont limitées par la répartition spatio-temporelle de leurs ressources alimentaires.

FRAGMENTS FORESTIERS : UN FIL COMMUN

Nous avons vu ce que l'étude des fragments forestiers peut nous révéler sur les processus écologiques à l'œuvre au sein des forêts tropicales intactes. De cette analyse on peut aussi tirer une leçon : la sélection naturelle organise les écosystèmes forestiers tropicaux de manière à augmenter leur productivité et leur diversité.

Comme il nous est difficile de connaître comment la sélection naturelle façonne l'organisation de l'écosystème (la sélection entre les écosystèmes n'ayant probablement pas un rôle dominant), nous devons juger de l'organisation fonctionnelle d'un écosystème d'après des critères empiriques. Aristote (Physique 199b1-4) a avancé que, s'il y a une différence, des organismes mutants tendent à

survivre plus faiblement et à se reproduire en moins grand nombre que leurs homologues non-mutants, et en a déduit que les organismes normaux devaient alors être « façonnés » pour survivre et se reproduire. Cette assertion est sous-jacente à la définition de l'adaptation de Ronald Fisher :

« An organism is regarded as adapted to a particular situation, or to the totality of situations which constitute its environment, only if so far as we can imagine an assemblage of slightly different situations, or environments, to which the animal would on the whole be less well adapted ; and equally only if so far as we can imagine an assemblage of slightly different organic forms, which would be less well adapted to that environment (Fisher, 1930, p. 38). »

D'une manière similaire, le déclin de la diversité et de la productivité primaire des écosystèmes subissant les effets aléatoires des activités humaines (cf. Jacobs, 1988 ; Bruijnzeel, 1990 ; Zimov *et al.*, 1995) suggère que les écosystèmes naturels sont organisés pour favoriser la diversité et la productivité (Leigh, 1999). Le déclin de la diversité (Leigh *et al.*, 1993) et, apparemment, de la productivité des fragments forestiers (Thomas, 2002) est un exemple de la dégradation causée par la désorganisation structurelle de l'écosystème suite aux perturbations d'origine humaine. En l'absence d'autres perturbations, et avec du temps, la sélection naturelle peut restaurer le niveau de diversité des arbres sur des fragments de petite taille comme le suggère l'étude des savanes naturelles à Bélize et au Venezuela. En effet, des fragments boisés d'un hectare ou moins y abritent autant d'espèces que des parcelles de taille équivalente en forêt intacte, soit approximativement 50 espèces à Belize et 75-90 espèces dans les savanes Apure du sud du Venezuela (Kellman *et al.*, 1994, p. 98 ; Kellman *et al.*, 1996, p. 40). Si on protège ces îlots d'autres actions néfastes anthropiques et qu'on laisse le temps agir, leur diversité en arbres va-t-elle se rétablir, au moins en partie ?

LES ÎLES UTILISÉES COMME SYSTÈME EXPÉRIMENTAL

Adler (1994, 1998) a également travaillé sur les îles du lac Gatun en les utilisant comme une série de réplicats pour démontrer expérimentalement que la nourriture est un facteur limitant pour les populations de rats épineux *Proechimys semispinosus*. Le premier niveau d'observation de la démonstration d'Adler était de comparer les cycles des populations de *P. semispinosus* sur huit îles de 2 hectares. Il a trouvé que la densité de la population et l'activité reproductrice variaient différemment selon les îles. Cette variabilité était liée à des différences dans la composition spécifique du peuplement d'arbres de chaque île qui détermine en fait la disponibilité en nourriture pour les rongeurs (Adler, 1994 ; Adler & Beatty, 1997). Au cours de la seconde phase de son expérimentation, quatre îles ont été approvisionnées pendant les six mois que dure la saison des fruits, quatre autres étant non approvisionnées (Adler, 1998). Sur les premières îles, la densité totale et le taux de reproduction des *P. semispinosus* furent plus élevés que sur les témoins, ceci suggérant que, même pendant la période d'abondance, *P. semispinosus* est limité par la disponibilité des ressources alimentaires.

Dans la mesure où des forêts d'âge différent sont disponibles sur les îles et sur le continent, ces îles permettent également de comparer la succession végétale sur les îles et sur le continent.

CONCLUSION

Les petits îlots nouvellement formés nous procurent une bonne opportunité d'étudier les processus écologiques à l'œuvre dans une forêt tropicale intacte. Ils ne nous fournissent pas pour autant des conditions expérimentales strictes car il n'est pas possible de contrôler tous les facteurs écologiques impliqués. Par exemple, l'explosion démographique d'une espèce sur une île que l'on serait tenté d'attribuer à la disparition constatée d'une autre espèce peut en fait résulter d'un autre facteur non identifié. Il faut donc multiplier les travaux en variant les conditions d'études avant de pouvoir dégager des explications fiables et générales.

Néanmoins des études, notamment celles de Terborgh *et al.* (1997a,b, 1999), réalisées sur de telles îles ont conduit à des résultats inattendus. Qui aurait pensé que la forêt tropicale intacte ne pouvait se protéger des fourmis champignonnistes sans l'aide des animaux prédateurs de ces fourmis ? Qui aurait pensé que l'isolement des fragments forestiers aurait permis aux populations de singes hurleurs d'atteindre des densités jamais observées auparavant ? On voit bien que les changements écologiques observés sur les îles nous permettent d'identifier certains des facteurs impliqués dans le maintien de l'équilibre dynamique d'une forêt intacte. A ce titre ils méritent toute notre attention car ils peuvent nous permettre d'améliorer notre compréhension du fonctionnement de la forêt tropicale dont la complexité même rend l'approche analytique difficile.

RÉFÉRENCES

- ADLER, G.H. (1994). — Tropical forest fragmentation and isolation promote asynchrony among populations of a frugivorous rodent. *J. Anim. Ecol.*, 63 : 903-911.
- ADLER, G.H. (1998). — Impacts of resource abundance on populations of a tropical forest rodent. *Ecology*, 79 : 242-254.
- ADLER, G.H. (2000). — Tropical tree diversity, forest structure and the demography of a frugivorous rodent, the spiny rat (*Proechimys semispinosus*). *J. Zool.*, 250 : 57-74.
- ADLER, G.H. & BEATTY, R.P. (1997). — Changing reproductive rates in a Neotropical forest rodent, *Proechimys semispinosus*. *J. Anim. Ecol.*, 66 : 472-480.
- ADLER, G.H. & SEAMON, J.O. (1991). — Distribution and abundance of a tropical rodent, the spiny rat, on islands in Panama. *J. Trop. Ecol.*, 7 : 349-360.
- BARONE, J.A. (1998). — Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *J. Anim. Ecol.*, 67 : 400-409.
- BRITTON, N.F., PARTRIDGE, L.W. & FRANKS, N.R. (1999). — A model of survival times for predator populations : the case of the army ants. *Bull. Math. Biol.*, 61 : 469-482.
- BROKAW, N.V.L. (1987). — Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *J. Ecol.*, 75 : 9-19.
- BROOKS, J.L. & DODSON, S.I. (1965). — Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150 : 28-35.
- BRUIJNZEEL, L.A. (1990). — *Hydrology of moist tropical forests and effects of conservation : a state of knowledge review*. Free University of Amsterdam.
- COLEY, P.D. (1983). — Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monog.*, 53 : 209-233.
- CONNELL, J.H. (1971). — On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pp. 298-312, in : P.J. den Boer & G.R. Gradwell (eds), *Dynamics of populations*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, the Netherlands.
- COSSON, J.-F., PONS, J.-M. & MASSON, D. (1999a). — Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *J. Trop. Ecol.*, 15 : 515-534.
- COSSON, J.-F., RINGUET, S., DE MASSARY, J.C., CLAESSENS, O. & DALECKY, A. & PONS, J.-M. (1999b). — Ecological changes in recent land-bridge islands in French Guiana, with emphasis on vertebrate communities. *Biol. Cons.*, 91 : 213-222.

- CREPET, W.L. (1984). — Advanced (constant) insect pollination mechanisms : patterns of evolution and implications vis-a-vis angiosperm diversity. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 71 : 607-630.
- DARWIN, C. (1859). — *The Origin of Species*. John Murray, London
- FISHER, R.A. (1930). — *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press.
- FORGET, P.-M. & MILLERON, T. (1991). — Evidence for secondary seed dispersal in Panama. *Oecologia*, 87 : 596-599.
- FORGET, P.M. (1990). — Seed-dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *J. Trop. Ecol.*, 6 : 459-468.
- FORGET, P.-M. (1994). — Regeneration pattern of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae), a rodent-dispersed tree species in French Guiana. *Biotropica*, 26 : 420-426.
- FRANKS, N.R. (1982). — Ecology and population regulation in the army ant *Eciton burchellii*. Pp. 389-395, in : E.G. Leigh, Jr., A.S. Rand & D.M. Windsor (eds), *The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- FRITTS, T.H. & RODDA, G.H. (1998). — The role of introduced species in the degradation of island ecosystems : a case history of Guam. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 29 : 113-140.
- GOODMAN, S.M. (1995). — *Rattus* on Madagascar and the dilemma of protecting the endemic rodent fauna. *Cons. Biol.*, 9 : 450-453.
- GRANJON, L., COSSON, J.F., JUDAS, J. & RINGUET, S. (1996). — Influence of tropical rainforest fragmentation on mammal communities in French Guiana : short-term effects. *Acta Oecologica*, 17 : 673-684.
- GRANT, P.R. & GRANT, B.R. (1998). — Speciation and hybridization of birds on islands. Pp. 142-162, in : Grant, P. R. (ed.), *Evolution on Islands*. Oxford University Press, Oxford.
- HUBBELL, S.P. (1998). — The maintenance of diversity in a neotropical tree community : conceptual issues, current evidence, and challenges ahead. Pp. 17-44, in : F. Dallmeier & J.A. Comiskey (eds), *Forest biodiversity research, monitoring and modelling : conceptual background and old world case studies*. UNESCO, Paris and Parthenon Publishing, Pearl River, NY.
- JACOBS, M. (1988). — *The tropical rain forest*. Springer, Berlin.
- JANZEN, D.H. (1970). — Herbivores and the number of species in tropical forests. *Amer. Nat.*, 104 : 501-528.
- KELLMAN, M., TACKABERRY, R. & MEAVE, J. (1996). — The consequences of prolonged fragmentation : lessons from tropical gallery forests. Pp. 37-57, in : R. Greenberg & J. Schelhas (eds), *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington DC.
- KELLMAN, M., TACKABERRY, R., BROKAW, N.V.L. & MEAVE, J. (1994). — Tropical gallery forests. *National geographic research and exploration*, 10 : 92-103.
- KING, J.S. (1994). — Tree regeneration and herbaceous community response to fire exclusion in a forest-savanna mosaic in Gabon, central Africa. *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 75 : 111.
- KITAJIMA, K. (1994). — Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98 : 419-428.
- LACK, D. (1947). — *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, Cambridge.
- LAURANCE, W.F. & BIERREGAARD, R.O., Jr. (eds) (1997). — *Tropical forest remnants : ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press, Chicago, & London.
- LEIGH, E.G., Jr. (1999). — *Tropical forest ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- LEIGH, E.G., Jr., RAND, A.S. & WINDSOR, D.M. (eds) (1982). — *The ecology of a tropical forest : seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- LEIGH, E.G., Jr., WRIGHT, S.J., PUTZ, F.E. & HERRE, E.A. (1993). — The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands : a test of a null hypothesis and some implications. *Evol. Ecol.*, 7 : 76-102.
- LOISELLE, B. & BLAKE, J.G. (1991). — Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology*, 72 : 180-193.
- MCPHAIL, J.D. (1992). — Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*) : evidence for a species-pair in Paxton Lake, Texada Island, British Columbia. *Can. J. Zool.*, 70 : 361-369.
- MILTON, K. (1982). — Dietary quality and population regulation in a howler monkey population. Pp. 273-289, in : E.G. Leigh, Jr., A.S. Rand & D.M. Windsor (eds), *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- MILTON, K. (1996). — Effects of bot fly (*Alouattomyia baeri*) parasitism on a free-ranging howler monkey (*Alouatta palliata*) population in Panama. *J. Zool.*, 239 : 39-63.
- MOERMOND, T.C. (1986). — A mechanistic approach to the structure of animal communities : *Anolis* lizards and birds. *Amer. Zool.*, 26 : 23-37.

- NASON, J.D., HERRE, E.A. & HAMRICK, J.L. (1996). — Paternity analysis of the breeding structure of strangler fig populations : evidence for substantial long-distance wasp dispersal. *J. Biogeogr.*, 23 : 501-512.
- NASON, J.D., HERRE, E.A. & HAMRICK, J.L. (1998). — The breeding structure of a tropical keystone plant resource. *Nature*, 391 : 685-687.
- PAINE, R.T. (1974). — Intertidal community structure. *Oecologia*, 15 : 93-120.
- PAINE, R.T. (1977). — Controlled manipulations in the marine intertidal zone, and their contributions to ecological theory. Pp. 245-270, in : *The Changing Scenes in Natural Sciences, 1776-1976*, Academy of Natural Sciences at Philadelphia, Special Publication 12.
- RAO, M. (2000). — Variation in leaf-cutter ant (*Atta* sp.) densities in forest isolates : the potential role of predation. *J. Trop. Ecol.*, 16 : 209-225.
- RAO, M., TERBORGH, J., & NUNEZ, P. (2001). — Increased herbivory in forest isolates : implications for plant community structure and composition. *Conservation Biology*, 15 : 624-633.
- REGAL, P.J. (1977). — Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science*, 196 : 622-629.
- RIDLEY, H.N. (1930). — *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve & Co, Ashford, Kent.
- RINGUET, S., CLAESSENS, O., COSSON, J.-F., DE MASSARY, J.-C., GRANJON, L. & PONS, J.-M. (1998). — Fragmentation de l'habitat et diversité des petits vertébrés en forêt tropicale humide : l'exemple du barrage de Petit Saut. *JATBA, Revue d'Ethnobiologie*, 40 : 11-30.
- SCHELHAS, J. & GREENBERG, R. (1996). — *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington DC.
- SCHLUTER, D. (1995). — Adaptive radiation in sticklebacks : trade-offs in feeding performance and growth. *Ecology*, 76 : 82-90.
- SMYTHE, N. (1989). — Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum* : evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica*, 21 : 50-56.
- SMYTHE, N., GLANZ, W.E. & LEIGH, E.G., Jr. (1982). — Population regulation in some terrestrial frugivores. Pp. 227-238, in : E.G. Leigh, Jr., A.S. Rand & D.M. Windsor (eds), *The ecology of a tropical forest*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- SWARTZ, M.B. (1998). — Predation on an *Atta cephalotes* colony by an army ant, *Nomamyrmex esenbeckii*. *Biotropica*, 30 : 682-684.
- TERBORGH, J., LOPEZ, L. & TELLO, D. (1997a). — Bird communities in transition : the Lago Guri islands. *Ecology*, 78 : 1494-1501.
- TERBORGH, J., LOPEZ, L., TELLO, D., YU, D. & BRUNI, A.R. (1997b). — Transitory states in relaxing ecosystems of land bridge islands. Pp. 256-274, in : W.F. Laurance & R.O. Bierregaard, Jr. (eds), *Tropical Forest Remnants*. University of Chicago Press, Chicago, & London.
- TERBORGH, J., ESTES, J.A., PAQUET, P., RALLS, K., BOYD-HEGER, D., MILLER, B.J. & NOSS, R.F. (1999). — The role of top carnivores in regulating terrestrial ecosystems. Pp. 39-64, in : M. Soulé & J. Terborgh (eds), *Continental Conservation*. Island Press, Washington, DC.
- THOMAS, S.C. (2002). — Ecological correlates of tree species persistence in tropical forest fragments. In : E. C. Losos, E. G. Leigh, Jr., R. Condit & J.V. LaFrankie (eds.), *Tropical Forest Diversity and Dynamics*. University of Chicago Press, Chicago.
- TIFFNEY, B.H. & MAZER, S.J. (1995). — Angiosperm growth habit, dispersal and diversification reconsidered. *Evol. Ecol.*, 9 : 93-117.
- VITOUSEK, P.M. (1984). — Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology*, 65 : 285-298.
- WILLS, C. & CONDIT, R. (1999). — Similar non-random processes maintain diversity in two tropical rainforests. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.*, 266 : 1445-1452.
- WILLS, C., CONDIT, R., FOSTER, R.B. & HUBBELL, S.P. (1997). — Strong density- and diversity-related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest. *Proc. Nat. Acad. Sc. Unit. Stat. Amer.*, 94 : 1252-1257.
- WRIGHT, S.J. (1979). — Competition between insectivorous lizards and birds in central Panama. *Amer. Zool.*, 19 : 1145-1156.
- WRIGHT, S.J. & VAN SCHAIK, C.P. (1994). — Light and the phenology of tropical trees. *Amer. Nat.*, 143 : 192-199.
- WRIGHT, S.J., KIMSEY, R. & CAMPBELL, C.J. (1984). — Mortality rates of insular *Anolis* lizards : a systematic effect of island area ? *Amer. Nat.*, 123 : 134-142.
- ZIMOV, S.A., CHUPRYNIN, V.I., ORESHKO, A.P., CHAPIN III, F.S., REYNOLDS, J.F. & CHAPIN, M.C. (1995). — Steppe-tundra transition : a herbivore-driven biome shift at the end of the Pleistocene. *Amer. Nat.*, 146 : 765-794.
- ZOTZ, G. & WINTER, K. (1994). — Predicting annual carbon balance from leaf nitrogen. *Naturwissenschaften*, 81 : 449.